

Este exemplar corresponde a redação final
da tese defendida pela candidata Daniela
América Suárez de Oliveira e aprovada
pela comissão julgadora. 20/12/90.



Woodruff W. Benson
Daniela América Suárez de Oliveira

COMPORTAMENTO TERRITORIAL DE ADULTOS DE DUAS ESPÉCIES
NEOTROPICAIS DE GERRIDAE (HETEROPTERA)

Orientador

Prof. Dr. Thomas Michael Lewinsohn

Dissertação apresentada ao Instituto
de Biologia da Universidade Estadual
de Campinas para a obtenção do grau
de Mestre em Ciências Biológicas -
Ecologia

Campinas

1990

858001439
OL4c

13021/BC

UNICAMP
BIBLIOTECA CENTRAL

Para meus sobrinhos

Lucas e Caio

SUMÁRIO

AGRADECIMENTOS.....	ix
RESUMO.....	1
ABSTRACT.....	3
1 - INTRODUÇÃO.....	5
1.1 Território.....	5
1.2 Territorialidade em Gerrídeos.....	8
2 - MATERIAIS E MÉTODOS.....	13
2.1 Locais.....	13
2.2 As espécies: identificação.....	14
2.3 Censos populacionais.....	15
2.4 Observações gerais.....	16
2.4.1 Captura e marcação.....	16
2.4.2 Constância de áreas de vida.....	16
2.4.3 Encontro de parceiros.....	17
2.5 Observações de comportamento durante invasões.....	17
2.6 Experimentos.....	18
2.6.1 Experimentos de remoção de residentes.....	18
2.6.2 Experimentos de reposição de ex-residentes.....	19
2.6.3 Experimentos de adição em áreas desocupadas.....	19
2.6.4 Experimentos de adição de intrusos em áreas ocupadas.....	20

2.6.5 Experimentos sobre função do território.....	21
2.7 Esforço.....	24
2.8 Procedimentos estatísticos.....	24
3 - RESULTADOS.....	28
3.1 Censos.....	28
3.2 Observações gerais.....	31
3.2.1 Estimativa de longevidade.....	31
3.2.2 Tempo de persistência num local, deslocamentos e número de parceiros sexuais.....	33
3.3 Observações de comportamento.....	38
3.3.1 Observações gerais.....	38
3.3.2 Comportamento de corte.....	41
3.3.3 Comportamento de expulsão.....	42
3.3.4 Observações de invasões espontâneas.....	43
3.4 Experimentos.....	45
3.4.1 Experimentos de remoção de residentes.....	45
3.4.2 Experimentos de reposição de ex-residentes.....	47
3.4.3 Experimentos de adição de indivíduos em áreas desocupadas.....	51
3.4.4 Experimentos de adição de intrusos em áreas ocupadas.....	51
3.4.5 Experimentos para verificação da função do território.....	62
4 - DISCUSSÃO.....	68
4.1 Experimentos de remoção e de reposição.....	68

4.2	Observações versus experimentos.....	70
4.3	Experimentos de adição de intrusos versus adição em áreas desocupadas.....	71
4.4	Experimentos de adição de intrusos.....	72
4.4.1	Comportamento territorial.....	77
4.4.2	<u>Brachymetra albinerva</u> : população densa versus população esparsa.....	77
4.5	Função do território.....	78
4.6	Ambiente versus parentesco.....	82
5	- CONCLUSÕES.....	84
6	- LITERATURA CITADA.....	85

SUMÁRIO DE FIGURAS

- Figura 1 - Número de indivíduos recenseados de Brachymetra albinerva, na Faz. Sta. Elisa, Campinas, S. Paulo...29
- Figura 2 - Número de indivíduos recenseados, de Brachymetra furva, na E.E. da Juréia, Iguape, S. Paulo.....30

SUMÁRIO DE TABELAS

- Tabela 1 - Tempo de observação após marcação (dias), tempo de permanência em um mesmo trecho do riacho (dias) e deslocamento médio (metros) durante todo o período de observação de machos e fêmeas, e o valor de H (Kruskal-Wallis) das comparações entre machos e fêmeas em Brachymetra albinerva e em B. furva.....32
- Tabela 2 - Período médio de duração de casais (dias) e tempo de cópula (segundos) de Brachymetra albinerva e B. furva.....34
- Tabela 3 - Análise de variância da regressão entre o Resíduo da regressão entre período de observação x número de parceiros e o número dias em um mesmo local e a distância percorrida pelos machos de Brachymetra albinerva, na Faz. Sta. Elisa, Campinas, S. Paulo. (Resíduo = local + distância).....36

- Tabela 4 - Análise de variância da regressão entre o Resíduo da regressão entre período de observação x número de parceiros e o número dias em um mesmo local e a distância percorrida pelas fêmeas de Brachymetra albinerva, na Faz. Sta. Elisa, Campinas, S. Paulo. (Resíduo = constante + local + distância).....37
- Tabela 5 - Análise de variância da regressão entre o Resíduo da regressão entre período de observação x número de parceiros e o número dias em um mesmo local pelos machos de Brachymetra furva, na E. E. da Juréia, Iguape, S. Paulo. (Resíduo = constante + local).....39
- Tabela 6 - Análise de variância da regressão entre o Resíduo da regressão entre período de observação x número de parceiros e o número dias em um mesmo local pelas fêmeas de Brachymetra furva, na E. E. da Juréia, Iguape, S. Paulo. (Resíduo = constante + local).....40
- Tabela 7 - Resultado das observações de invasões espontâneas: Frequência com que machos e fêmeas invasores permaneceram, saíram e foram expulsos de áreas de machos, fêmeas e casais de Brachymetra albinerva, na Faz. Sta. Elisa, Campinas, S. Paulo.....44
- Tabela 8 - Resultado das observações de invasões espontâneas: Frequência com que machos e fêmeas invasores permaneceram, saíram e foram expulsos de áreas de machos, fêmeas e casais de Brachymetra furva, na E. E. de Juréia, Iguape, S. Paulo.....46
- Tabela 9 - Experimentos de remoção: Frequência com que os indivíduos removidos de Brachymetra albinerva, na Faz. Sta. Elisa, Campinas, S. Paulo, e de B. furva, na E. E. da Juréia, Iguape, S. Paulo, foram substituídos...48

- Tabela 10 - Experimentos de reposição: Frequência com que machos e fêmeas de Brachymetra furva removidos e substituídos conseguiram se reestabelecer em suas áreas originais, na E. E. da Juréia, Iguape, S.P. Comparação entre machos e fêmeas.....49
- Tabela 11 - Comprimento (mm) do corpo e do fêmur médio (mm) dos indivíduos residentes (Res), dos que se tornaram residentes após a retirada dos primeiros (Novores) e dos marginais (Marg) durante todo o período de observação, em machos e fêmeas de Brachymetra furva.....50
- Tabela 12 - Frequência com que machos e fêmeas de Brachymetra albinerva, na Faz. Sta. Elisa, Campinas, S. Paulo e B. furva, na E. E. da Juréia, Iguape, S. Paulo, permaneceram em áreas desocupadas.....52
- Tabela 13 - Experimentos de adição de invasores: Frequência com que machos e fêmeas invasores permaneceram foram expulsos ou saíram de áreas de machos, fêmeas e casais de Brachymetra albinerva, na Faz. Sta. Elisa, Campinas, S. Paulo, em dois níveis populacionais...53
- Tabela 14 - Modelos log-lineares alternativos da tabela de contingência (Tabela 13), testando a interação entre os fatores tamanho populacional (T), sexo do residente (R), sexo do invasor (I) e resposta do invasor (F). A diferença entre quaisquer dois modelos é aditiva, podendo se julgar o efeito de um fator pelo aumento de G e de g.l. quando é excluído (ΔG).....56
- Tabela 15 - Razão de chance de permanência de indivíduos de Brachymetra albinerva, nos dois níveis populacionais, segundo o modelo completo (incluindo a interação de 3ª ordem).....57

Tabela 16 - Experimentos de adição de invasores: Frequência com que machos e fêmeas invasores permaneceram, saíram e foram expulsos de áreas de machos, fêmeas e casais de <u>Brachymetra furva</u> , na E. E. da Juréia, Iguape, S. Paulo.	58
Tabela 17 - Razão de chance de permanência de intrusos da população esparsa de <u>Brachymetra albinerva</u> e de <u>B. furva</u> segundo o modelo completo (incluindo a interação de 3ª ordem).....	60
Tabela 18 - Modelos log-lineares para os dados das tabelas de contingência (Tabelas 13 e 16), testando a interação entre os fatores espécie <u>Brachymetra albinerva</u> pop. densa X <u>B. furva</u> (S), sexo do residente (R), sexo do intruso (I) e resposta do intruso (F). Com acréscimo de 0,5 a cada valor observado.....	62
Tabela 19 - Razão de chance de permanência dos indivíduos de <u>Brachymetra albinerva</u> e de <u>B. furva</u> baseado no Modelo SRI + RIF + SF.....	63
Tabela 20 - Resultado dos experimentos de remoção de alimento e de fêmeas em <u>Brachymetra albinerva</u> , na Faz. Sta. Elisa, Campinas, S. Paulo. Os números representam indivíduos marcados e mostram a persistência em um mesmo local do riacho.....	65
Tabela 21 - Primeiro experimento de remoção de alimento em <u>Brachymetra furva</u> , na E. E. da Juréia, Iguape, S. Paulo. Os números representam indivíduos marcados e mostram a persistência em um mesmo local do riacho.....	66
Tabela 22 - Segundo experimento de remoção de alimento e de fêmeas em <u>Brachymetra furva</u> , na E. E. da Juréia, Iguape, S. Paulo. Os números representam indivíduos marcados e mostram a persistência em um mesmo local do riacho.....	67

Tabela 23 - Espécies de gerrídeos territoriais, sub-família, sexo territorial, recurso defendido, tipo de ambiente ocupado pela espécie.....	75
--	----

AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Dr. Thomas Michael Lewinsohn, da Universidade Estadual de Campinas, por, durante o desenvolvimento do trabalho, ter sido sempre presente e solícito, pela orientação crítica, pela ajuda nas análises estatísticas, pelos slides, pela leitura, sugestões e correções feitas ao texto desta dissertação.

Ao Prof. Dr. João Vasconcellos Neto, Prof. Dr. Woodruff W. Benson e Prof. Dr. Ivan Sazima, da Universidade Estadual de Campinas, o pelas sugestões, correções e críticas feitas ao texto da dissertação, durante a pré-banca.

Ao Prof. Dr. Antônio Suárez Abreu, da Universidade de São Paulo, pela leitura atenciosa e pela correção gramatical feita ao texto da dissertação da pré-banca.

Ao Prof. Dr. Nils Moller Andersen, do Museu de Zoologia da Dinamarca, pela identificação de uma das espécies.

Aos órgãos financiadores CNPq e Fapesp.

Ao Instituto Agronômico de Campinas, na pessoa do Sr. Luiz Mattes, chefe da seção de Floricultura, pela autorização para o desenvolvimento do trabalho na Fazenda Santa Elisa.

A Secretaria Estadual de Meio Ambiente do Estado de São Paulo, pela autorização para o desenvolvimento do projeto na Estação Ecológica da Juréia.

Aos funcionários da Faz. Sta. Elisa, Sr. Juvercino, Sr. Ademar, Sr. Jeremias e Sr. Antônio Grego (Bariri), pela ajuda e atenção dispensadas.

Aos funcionários da E. E. da Juréia, Malvino, Valdir, Carlinhos, Ana, Miguel por toda atenção e amizade.

Aos professores do curso de Pós-graduação em Ecologia.

Aos funcionários do Departamento de Zoologia, em especial a Tó por toda ajuda e amizade.

Ao meu irmão, Alex, pela amizade, incentivo, companhia no campo e pelo empréstimo do Bernardo.

A minha amiga, Lenice, porque eu sei que ela vai gostar disto, e pela companhia feita durante o trabalho de campo no Monjolinho.

A minha amiga, Sandra, pela solidariedade e companheirismo durante todo o período da pós (e antes).

Às amigas que me acompanharam e ajudaram durante o trabalho de campo, Roseli, Estelinha e Lilian, sem vocês teria sido muito mais chato.

Aos amigos, Paulo Moutinho, Pira, Chico e Rosebel pelas caronas até a Juréia e pela companhia.

Aos meus colegas de curso, Maricy, Marcio, Martinho, Carlos Sorensen, Carlos Sperber, Agostinho, Tche, Carmem, Paulo de Marco, Ciça, Evandro, Tri, Marquinhos, Ronaldo e Cris, pela ajuda em diversas fases, pela amizade e pelos papos.

A minha família, minha mãe Eca, meu pai João, meus irmãos Katia, Rod, Davi, Kako, tia Kika, Andrei e vó América pelo carinho de todos e incentivo de sempre.

RESUMO

Este trabalho trata do comportamento territorial de duas espécies de Gerrídeos: Brachymetra albinerva e Brachymetra furva. Estudei Brachymetra albinerva na Fazenda Santa Elisa, Campinas, S. Paulo, entre março de 1987 e julho de 1989 e Brachymetra furva na Estação Ecológica da Juréia, Iguape, S. Paulo, entre novembro de 1987 e agosto de 1989. Nestas duas áreas, as espécies ocorrem em pequenos riachos.

Através de censos estimei o tamanho populacional das duas espécies. Através de marcação e recaptura estimei: a) a persistência dos indivíduos em um setor do riacho, uma estimativa do tempo médio de manutenção de um território, que mostraram que em média os machos de B. albinerva permanecem durante 10,1 d e as fêmeas 14,8 d ocupando um mesmo local. Os machos de B. furva puderam ser observados em média durante 5,1 d e as fêmeas durante 4,4 d em um mesmo local dos riachos; b) a mobilidade dos indivíduos, ao longo de toda a permanência na área, somando-se todas as distâncias percorridas entre um levantamento e outro, que mostraram que os machos de B. albinerva deslocaram-se em média 24,6 m e as fêmeas 19,6 m; c) a longevidade dos indivíduos, que nos machos de B. albinerva foi de 28,1 d e nas fêmeas 36,7 d em média, e nos machos de B. furva foi em média de 12,7 d e nas fêmeas 11,2 dias; d) do número médio de parceiros que o indivíduo encontra, que nos machos de B. albinerva foi de 3,4 parceiras e nas fêmeas 3,0 parceiros e nos machos de B. furva foi de 1,3 parceiras e nas fêmeas de 1,1 parceiro.

Fiz observações que possibilitaram descrever o padrão comportamental dos indivíduos quando suas áreas eram invadidas. Para examinar as condições em que o comportamento territorial se manifestava, realizei quatro categorias de experimentos de campo: a) remoção de indivíduos residentes de suas áreas, que nas duas espécies foram na maioria das vezes substituídos; b) reposição de residentes de B. furva em suas áreas originais, após terem sido substituídos, que na maioria das vezes conseguiram se reestabelecer; c) adição de intrusos em áreas desocupadas, que, nas duas espécies, na maioria das vezes não permaneceram e d) adição de indivíduos em áreas ocupadas, que nas duas espécies mostraram que os dois sexos são territoriais e que os indivíduos defendem seus territórios apenas contra intrusos com o mesmo sexo. Comparei experimentos de adição de intrusos entre níveis populacionais densos e esparsos de B. albinerva que mostraram que os indivíduos são mais tolerantes a invasões durante os períodos de população mais densa.

Para determinar a função dos territórios defendidos por cada sexo, fiz experimentos de manipulação de possíveis recursos limitantes, que não se mostraram conclusivos. Há uma indicação de que os territórios defendidos por machos de B. albinerva e B. furva possibilitam o encontro de um maior número de parceiras. A territorialidade das fêmeas das duas espécies pode ser atribuído à manutenção de territórios de alimentação, quando comparado a descrição do comportamento de outras espécies, na literatura.

ABSTRACT

This study investigates the territorial behavior in two species of gerrids, Brachymetra albinerva and B. furva. The study was conducted at Fazenda Santa Elisa, Campinas, S. Paulo from March, 1987 to June, 1989, with B. albinerva and at E. E. da Juréia, Iguape, S. Paulo from November, 1987 to August, 1989, with B. furva. Both species occur at small streams.

I have estimated the populational size of both species. Using the capture-recapture technique I estimated: a) the persistence of individuals at a specific site on the stream, which was used as an estimative of the duration of time of the territory, that shows the males of B. albinerva remain in average 14.8 days and for females 14.8 days while in B. furva males remain for 5.1 days and females 4.4 days; b) their mobility, defined as all the total space the individuals displaced at the stream, shows that males of B. albinerva move in average 24.6 m and females 19.6 m; c) lifetime, which in males of B. albinerva was 28.1 days and in females 36.7 days and in B. furva males it was 12.7 days and in females was 11.2 days; d) the number of mates, in males of B. albinerva was found to be 3.4 mates and in the females 3.0 mates while in B. furva the males was 1.3 mates and females 1.1 mates. Seasonal variation in populational size was also estimated for B. albinerva using these same procedures.

The behavioral patterns of individuals facing invasions in their areas was also observed. Four categories of field experiments were done; a) remotion of the holders from their

areas, which lead to a high rate of substitution by new invaders; b) re-introduction of the holders in their sites after occurrence of substitution, resulting most of the time in expulsion of the invaders; c) introduction of individuals in empty sites, which usually do not stay in it; d) introduction of intruders in occupied areas which revealed that individuals of the two sexes, in both species, present territorial behavior, but only against intruders of the same sex.

Holders of B. albinerva during periods of higher populational density were more tolerant to invasions than individuals during periods when the population was more scattered, although on both situations the intruders are expelled.

Finally, experiments manipulating possible limitant resources were made to establish the function of the territories defended. The results were not conclusive, but there is an indication that territories defended by males of B. albinerva and B. furva may favor encounters with a higher number of mates. Territorial behavior in females, in both species, may occur in order to maintain ownership of feeding sites, as occur with females of other species of water striders.

I - INTRODUÇÃO

1.1 - TERRITÓRIO

A definição de território mais comumente utilizada é a de Noble (1939) segundo quem território é simplesmente "qualquer área defendida". Conseqüentemente, comportamento territorial seria qualquer tipo de comportamento usado para defender uma área.

Segundo Brown e Orians (1970) o fator comum aos diversos tipos de territórios é que eles podem ser vistos como adaptações comportamentais que são selecionadas no curso da evolução, porque ajudam os indivíduos na competição pelos requisitos de reprodução e sobrevivência.

A condição necessária para que uma área seja economicamente defensável é que o lucro advindo da defesa dos recursos existentes seja maior que o custo de sua defesa (Brown, 1964). Segundo o modelo de Brown (1964), os recursos economicamente defensáveis tenderiam a ser moderadamente concentrados e relativamente espaçados, uma vez que recursos muito concentrados e pouco espaçados teriam um custo de defesa muito alto, devido à grande pressão de invasão, e os pouco concentrados e muito espaçados seriam inviáveis porque os detentores de territórios não conseguiriam ter vantagem sobre os outros, uma vez que as densidades de recursos seriam altamente imprevisíveis (Baker, 1972).

Neste sentido, territórios não são necessariamente áreas estáveis, no tempo e no espaço. Há uma tendência para que o tamanho do território varie conforme a densidade populacional, diminuindo quanto maior for a pressão do aumento da população, até atingir um tamanho mínimo a partir do qual não seria economicamente vantajosa a defesa da área, quando o comportamento seria então abandonado (Huxley, 1934). Por outro lado, o tamanho dos territórios não pode crescer indefinidamente, pois, a partir de um dado limiar, o aumento do ganho energético advindo da defesa da área crescerá menos do que o aumento do custo de sua defesa.

Segundo Wilson (1975) para que possa ocorrer territorialidade é necessário algumas circunstâncias: 1) os recursos utilizados pela espécie sejam imprevisíveis e não agregados; 2) não haja uma pressão grande de predadores e parasitas, como controladores de tamanho populacional; 3) os indivíduos sejam, de algum modo, ligados a uma área.

Um indivíduo recém-chegado deverá estabelecer-se, se o habitat for suficientemente atraente e sobrepujar a tendência de evitar a hostilidade do residente. Em um habitat favorável, o intruso somente desistirá se encontrar uma forte oposição resultante de uma alta densidade de animais previamente estabelecidos (Hinde, 1956). Por este mecanismo, haverá uma tendência de que os primeiros indivíduos a chegar a um local permaneçam nas áreas mais favoráveis e, somente após a densidade nestas áreas atingir o limite, é que os indivíduos que cheguem posteriormente devem estabelecer-se em áreas menos favoráveis,

emigrar para outros locais, ou então, manter-se como populações de errantes. Indivíduos desta população de errantes substituem eventuais residentes mortos (Kluyver e Tinbergen, 1953).

A defesa pode ser feita de dois modos; através de agressão direta, que seria uma forma mais custosa, porque o defensor estaria sujeito a ferimentos e a um maior gasto de energia; ou através da sinalização de sua presença na área, que envolveria um menor custo energético (Brown e Orians, 1970). Seria igualmente vantajoso para os indivíduos invasores saber se há um indivíduo pré-estabelecido na área, porque é de seu interesse não tentar se estabelecer em uma área já ocupada, para evitar as agressões que poderiam se seguir a uma invasão (Baker, 1983). Se o residente de uma área é removido e esta é ocupada por intrusos que cheguem posteriormente, pode-se inferir a existência de algum sistema de territorialidade (Baker, 1983).

Segundo Maynard Smith e Parker (1976) se não há uma assimetria numa disputa, um dos critérios usados para determinar o vencedor de uma disputa pode ser uma convenção arbitrária. Uma destas convenções arbitrárias pode ser a de que o primeiro indivíduo a estar numa área deve dominar sobre indivíduos que cheguem posteriormente.

Considerando-se os recursos presentes numa área, os territórios podem ser de dois tipos: a) de alimentação, onde o indivíduo defende sua área por conter itens alimentares essenciais a sua sobrevivência; b) de reprodução, cuja defesa pode ter objetivos diversos como: parceiros; posto de canto ou de vigia; local de nidificação ou ninho; local para "display";

família; bando; fonte de alimento para o parceiro ou prole (Hinde, 1956). A defesa de uma categoria destes objetos não exclui a concomitante defesa de outros.

Segundo os requisitos esboçados acima, o comportamento territorial pode se mostrar bastante variável, estando sua ocorrência subordinada ao sexo do indivíduo, sua idade, tamanho populacional, condições ambientais e época do ano (Wilson, 1975).

A grande maioria dos estudos sobre territorialidade envolvem o comportamento de aves e outros vertebrados, mas a territorialidade é encontrada amplamente por todo o reino animal (Stokes, 1974).

Em insetos terrestres, o comportamento territorial foi constatado em Coleoptera, Diptera, Heteroptera, Hymenoptera, Lepidoptera, Odonata e Orthoptera (Fitzpatrick e Wellington, 1983), enquanto que, em insetos de ambientes aquáticos, seja na fase larval ou na adulta, foi encontrado nas ordens Diptera, Ephemeroptera, Hemiptera, Lepidoptera, Odonata e Trichoptera (Hart, 1987).

1.2 TERRITORIALIDADE EM GERRÍDEOS

A família Gerridae (Heteroptera) possui cinco subfamílias e cerca de 52 gêneros (Hungerford e Matsuda, 1960). Compreende insetos semiaquáticos que vivem sobre a superfície da água de rios, lagos e outros corpos d'água. A maioria das espécies apresentam polimorfismo alar com indivíduos macrópteros,

braquípteros e ápteros, sendo a última forma a predominante (Polhemus e Chapman, 1979). A impossibilidade de vôo torna o ambiente ocupado essencialmente bidimensional, o que é uma condição rara.

Alimentam-se de animais mortos ou que morrem ao cair na superfície da água (Polhemus e Chapman, 1979).

Embora predação por sapos, peixes, besouros, patos (Polhemus e Chapman, 1979), aranhas, (Zimmermann e Spence, 1989) e peixes (Cooper, 1984) tenha sido registrada, parece não haver um grupo de predadores especializados. Há um pequeno grupo de parasitas que utilizam Gerrídeos como hospedeiros (Polhemus e Chapman, 1979; Spence, 1986a, e, b).

Pelas características gerais indicadas, os Gerrídeos enquadram-se muito bem nas pré-condições estipuladas por Wilson (1975), ou seja, são um grupo passível de defender territórios. Além disso, a condição de ocuparem um ambiente basicamente bidimensional, torna particularmente favorável o estudo de comportamento territorial neste grupo. Efetivamente, diversos trabalhos demonstraram comportamento territorial em Gerrídeos.

Wilcox (1972) observou e mostrou que os machos de Rhagadotarsus kraepelini, uma espécie australiana, defendiam sítios de acasalamento, usando o batimento das patas para produzir ondas na superfície da água, que repeliam intrusos.

Ninfas e adultos (machos e fêmeas) de Gerris remigis, dos Estados Unidos, defendem áreas de alimentação (Wilcox e Ruckdeschel, 1982). Nesta espécie, machos defendem territórios de alimentação contra outros machos e fêmeas, enquanto que as

fêmeas defendem suas áreas apenas contra fêmeas, pois quando acasaladas são menos atacadas pelos machos territoriais (Rubenstein, 1984).

Lewinsohn et al. (1983) e Lewinsohn (1983), nos Estados Unidos, observaram evidências de territórios distintos em fêmeas e machos de Irepobates becki, que ocorriam em poças semi-isoladas.

Em Gerris elongatus, estudado por Hayashi (1985), no Japão, os machos maiores são territoriais. No início da estação reprodutiva, os machos ficam nas margens da lagoa e no decorrer desta passam a ocupar áreas mais centrais. Estas áreas centrais, passam a ser usadas porque as fêmeas começam a evitar as áreas marginais, devido ao grande número de oviposições já existentes ali.

Em Gerris najas, da Finlândia, e Gerris cinereus, do Marrocos, Vepsalainen e Nummelin (1985a), observaram que as fêmeas apresentavam comportamento territorial efêmero (por algumas horas por vez) defendendo suas áreas para alimentação. Vepsalainen e Nummelin (1985b) estudaram territorialidade em Limnoporus rufoscutellatus, na Finlândia, onde os machos defenderam poças em que tinham melhores chances de acasalamento. Este comportamento não era uma estratégia fixa para atrair parceiras, e os machos podiam mudar de comportamento e deixar de defender territórios.

Comparando o padrão de comportamento de G. najas e de L. rufoscutellatus, Vepsalainen (1985) sugeriu que as diferenças observadas deviam-se ao tipo de ambiente ocupado por cada

espécie; em locais estáveis as fêmeas apresentariam territórios devido a previsibilidade alimentar. Em locais instáveis, os machos tornariam-se territoriais se utilizando de uma estratégia "tudo ou nada", pois as fêmeas ovipõem após terem acasalado com o residente da poça, e assim, se os ovos se desenvolverem antes de a poça secar, o macho estaria garantindo a sobrevivência de uma prole que quase com certeza é sua.

Spence e Wilcox (1986) e Wilcox e Spence (1986) observaram, no Canadá, o comportamento de Limnoporus dissortis e de L. notabilis e mostraram que a identificação do sexo era feita através do batimento das patas na superfície da água. Esta sinalização era feita por machos territoriais ou não. Esse mecanismo de comunicação servia também como sinalização e advertência a distância da presença dos machos territoriais.

Nummelin (1987) estudou Limnoporus rufoscutellatus, na Finlândia, e observou que também nesta espécie os machos produzem ondas na superfície da água através do batimento de suas patas, mas essa sinalização não se mostrou adequada para prever o provável vencedor de encontros agonísticos, nem tampouco se o indivíduo sinalizador era ou não territorial. Este autor sugeriu que as disputas seriam solucionadas com base numa regra convencional, do tipo o primeiro a chegar numa área vence as disputas.

Todos os trabalhos acima citados acima referem-se a Gerrídeos de regiões temperadas.

Em regiões tropicais, Wheelwright e Wilkinson (1985) observaram, na Costa Rica, padrões diferentes de ocupação de

espaço entre machos, fêmeas e ninfas de Potamobates tridentatus, embora não tenham observado comportamento territorial. Em Uganda, Nummelin (1988) estudou o comportamento de quatro espécies de Gerrídeos, Eurymetra natalensis e Tenagogonus albovittatus, onde os dois sexos defendiam territórios e Gerris swakopensis e Rhagadotarsus hutchinsoni, onde apenas os machos eram territoriais.

Assim, nas poucas espécies estudadas até agora, o comportamento territorial mostrou-se bastante diverso em relação ao sexo que o apresenta, ao recurso defendido, e a duração do comportamento.

Este trabalho foi desenvolvido, no Estado de São Paulo fazendo-se observações e experimentos com duas das aproximadamente oito espécies de gerrídeos do gênero neotropical Brachymetra (Shaw, 1933; Drake, 1957): B. albinerva e B. furva.

Os objetivos específicos foram: 1) Verificar se as espécies estudadas apresentam comportamento territorial e se ocorrem diferenças de comportamento entre elas; 2) Elucidar o papel do ambiente na determinação do padrão de comportamento; 3) Observar variação intraespecífica no comportamento, conforme a época do ano, morfo e sexo observado; 4) Nos casos de territorialidade, identificar o tipo de recurso defendido.

II - MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 LOCAIS

Este trabalho foi desenvolvido em duas localidades do Estado de São Paulo: na Fazenda Santa Elisa, Campinas (22°55'S : 47°05'W), entre março de 1987 e julho de 1989, e na Estação Ecológica da Juréia, Iguape (24°30'S: 47°15'W), entre novembro de 1987 e agosto de 1989.

Na Fazenda Santa Elisa, existe uma área utilizada para floricultura onde há vários riachos destinados à irrigação. A espécie estudada neste local foi Brachymetra albinerva (Amyot & Serville, 1843) que ocorre em apenas um destes córregos. Possui ele cerca de 100 m de extensão, 1 a 1,5 m de largura e 30 cm de profundidade. Sua água é proveniente de uma fonte e possui fraca correnteza de 0,11 m/s.

O clima de Campinas é do tipo tropical de altitude (CWA segundo a classificação de Koeppen) e se caracteriza pela sazonalidade marcada das chuvas. A precipitação média anual é de 1371 mm e a temperatura média no mês mais frio é de 17,1°C (julho), e no mês mais quente é de 23,1°C (janeiro e fevereiro) (Seção de Meteorologia, do Instituto Agrônomo de Campinas).

A Estação Ecológica da Juréia é uma área protegida e com pouca interferência humana ocupada, principalmente, por floresta super úmida subtropical da Mata Atlântica. Na Estação

são encontrados vários pequenos riachos com largura entre um e dois metros, com profundidade variável (cerca de 10 a 100 cm) e de grande extensão, que desaguam no Rio Verde. Os riachos onde foram feitos os experimentos e observações encontravam-se em áreas sombreadas e possuíam uma fraca correnteza de 0,008 m/s em média. Neste local, estudei o comportamento de Brachymetra furva Drake, 1957, que é encontrada em vários destes riachos.

O clima local é classificado como tropical sub-quente, super úmido, sem seca. A temperatura média anual é de 22,7°C e a pluviosidade média anual é de mais de 4000 mm anuais, sendo os meses de fevereiro e março os mais chuvosos (Cortesão et. al., 1989).

2.2 AS ESPÉCIES: IDENTIFICAÇÃO

Brachymetra albinerva (Amyot & Serville, 1843) foi identificada segundo as descrições de Shaw (1933) e de Gomes (1981). As descrições mostraram-se adequadas às características presentes nos indivíduos. A espécie foi descrita originalmente a partir de indivíduos colecionados no sul do Estado de Goiás. A re-descrição de Shaw (1933) utilizou indivíduos capturados no Equador, em Trinidad, no Panamá, e em São Paulo. A descrição de Gomes (1981) foi feita baseada em indivíduos capturados no Rio de Janeiro. A espécie parece ser comum e amplamente distribuída na Região Neotropical.

Brachymetra furva Drake, 1957 foi identificada pelo Dr. Nils Moller Andersen, curador de Hemiptera do Museu de Zoologia da Dinamarca, baseado na descrição original, que a descreveu a partir de indivíduos capturados no Rio de Janeiro, estado do Rio de Janeiro e em Viçosa, estado de Minas Gerais.

2.3 - CENSOS POPULACIONAIS

A intervalos aproximadamente mensais realizei censos do tamanho populacional dos adultos de Brachymetra albinerva através de contagem direta. Este procedimento visava quantificar flutuações do tamanho da população para correlacioná-las a possíveis variações de comportamento.

Na E.E. da Juréia, devido à grande extensão dos riachos, não era possível realizar censos completos, no tempo disponível e por isto realizei apenas estimativas, através de contagens, do tamanho populacional. Os levantamentos, através de contagem, foram feitos apenas em trechos de mais fácil acesso (onde foram feitas as observações e experimentos).

2.4 - OBSERVAÇÕES GERAIS

2.4.1 Captura e marcação

Capturei os indivíduos com ajuda de uma rede de aquário, colocando-os dentro de um balde que continha um pouco de água no fundo. Pegava-os com a mão, segurando suas pernas e, com uma lupa, determinava o sexo, através da observação dos segmentos finais do abdome. Com o auxílio de um palito de dentes marcava-os com um, dois ou três pequenos pontos de tinta Duco de várias cores, no tórax, de modo a individualizá-los. Esta marcação se mostrou eficiente para ser identificada, com auxílio de um binóculo, desde a margem dos riachos, e durava por meses. Posteriormente, os indivíduos marcados eram soltos.

2.4.2 Constância de áreas de vida

Na Fazenda Santa Elisa, demarqueei as margens do riacho com estacas numeradas, a cada metro, que serviram de referência para mapear a posição de cada indivíduo marcado, a cada levantamento feito no local. Este acompanhamento possibilitou estimar a longevidade dos adultos dos dois sexos.

Como estimativa da mobilidade dos indivíduos, utilizei o total de deslocamento verificado (a soma das diferenças de posições ocupadas pelos indivíduos entre um e outro levantamento, ao longo de todo o período em que esteve presente no riacho), e

como estimativa da persistência em um local, o número de dias total em que os indivíduos podiam ser observados em um mesmo ponto do riacho.

Na E. E. Juréia, a posição dos indivíduos ao longo dos riachos era anotada em relação a pontos naturais de referência, o que só permite estimar a persistência, de B. furva, em dias em mesmo ponto do riacho, e a longevidade de cada sexo.

2.4.3 Encontro de parceiros

A cada visita às áreas observei se o indivíduo estava acompanhado em sua área e pude registrar o número de parceiros com que cada indivíduo marcado formou casal, ao longo de todo período em que foi encontrado no riacho, e o tempo de duração de cada casal. Observei, quando ocorria, o tempo de duração de cópulas para cada espécie.

2.5 - OBSERVAÇÕES DE COMPORTAMENTO DURANTE INVASÕES

Os indivíduos marcados, após serem soltos em suas áreas de origem, foram observados para ver como os indivíduos se comportavam durante invasões de suas áreas. Durante as observações, anotava o sexo dos indivíduos envolvidos em disputas (tentativas de invasão de uma área) e o resultado destas tentativas. Estas observações serviram para avaliar a frequência

com que ocorrem invasões espontâneas, seus resultados e compará-los com os obtidos em experimentos de invasões.

2.6 - EXPERIMENTOS

2.6.1 Experimentos de remoção de residentes

Em Brachymetra furva, realizei 52 experimentos de remoção de indivíduos residentes, machos e fêmeas, para verificar se eram substituídos por outros, para evidenciar se havia uma população de errantes. Como os machos podem ser encontrados sozinhos ou acompanhados, por uma ou até três fêmeas, e as fêmeas podem ser observadas sozinhas ou acompanhadas por um macho, denominei os casos em que os indivíduos encontravam-se acompanhados de "casal". Em 49 casos, os indivíduos removidos faziam parte de casais e o parceiro do indivíduo removido foi mantido na área.

Com B. albinerva, realizei 28 experimentos de remoção de residentes, dos quais 14 foram feitos retirando das áreas indivíduos solitários e 14, retirando indivíduos que se encontravam com parceiros em suas áreas. Estes parceiros não foram removidos quando o experimento foi realizado.

Os indivíduos removidos de suas áreas foram usados como intrusos nos experimentos de adição de indivíduos em áreas ocupadas (ver abaixo). Além disto, alguns indivíduos de B. furva

removidos de suas áreas foram mantidos por 24 horas em um balde, com um pouco de água, e, após este período, foram soltos novamente em sua área original (ver experimentos de reposição)

2.6.2 Experimentos de reposição de ex-residentes

Na E. E. da Juréia, com Brachymetra furva, dos 52 experimentos de remoção feitos, em vários casos os indivíduos residentes retirados foram substituídos por outros: nestes casos foi feito um experimento adicional em que os residentes originais foram repostos novamente em suas áreas de origem para verificar se conseguiam se reestabelecer, e observar possíveis critérios utilizados para assentamento numa área.

Capturei alguns indivíduos usados nestes experimentos e medi seus comprimentos total, do vértice da cabeça ao final do abdômem, e do fêmur médio e comparei as medidas obtidas entre os residentes originais, os que os substituíram e os indivíduos que não se estabeleceram em nenhuma oportunidade, para verificar se o tamanho dos indivíduos influencia o resultado das disputas para ocupação de uma área.

2.6.3 Experimentos de adição em áreas desocupadas

Realizei 54 experimentos com Brachymetra albinerva e 11 experimentos com B. furva de adição de indivíduos em áreas desocupadas. As áreas onde os indivíduos foram soltos encontravam-se desocupadas na ocasião do experimento, mas eram

locais onde eu já havia observado outros indivíduos e presumivelmente aceitáveis. Observei o comportamento dos indivíduos por 30 minutos e no dia seguinte ao do início do experimento determinei se os indivíduos permaneciam nas áreas. Estes experimentos visavam avaliar a frequência com que os indivíduos artificialmente transpostos permaneciam em uma nova área, independentemente do comportamento de indivíduos pré-estabelecidos.

2.6.4 Experimentos de adição de intrusos em áreas ocupadas

Com Brachymetra albinerva, fiz um total de 216 experimentos de adição de intrusos adultos (machos ou fêmeas) em áreas ocupadas por 3 categorias de residentes (machos solitários, fêmeas solitárias e casais). Os intrusos eram indivíduos retirados de outros trechos do riacho, que previamente já haviam sido marcados. Os experimentos foram divididos em 2 categorias de níveis de tamanho populacional (arbitrariamente escolhido como população maior que 30 ou menor que 30 indivíduos, uma vez que o tamanho populacional total, observado durante todo o período de estudo, variou entre 2 e 70 indivíduos, no trecho do riacho estudado). Durante o período de menor densidade (menos que 30 indivíduos) entre agosto e janeiro, fiz 105 experimentos, e no de maior densidade (mais que 30 indivíduos), entre fevereiro e julho, fiz 111 experimentos.

Ao introduzir o intruso na área, registrei o seu comportamento e o do residente por um período de 30 minutos, para

observar suas respostas imediatas. No dia seguinte, determinava se o intruso havia ou não permanecido na área, conforme três categorias de resposta: intruso permaneceu, intruso saiu da área sem ser perseguido ou foi perseguido e expulso pelo residente. Para isto usei o seguinte critério: se, no início do experimento, o intruso permaneceu e no dia seguinte também, classifiquei como "intruso permaneceu"; se no início permaneceu mas, no dia seguinte, não estava na área, classifiquei como "intruso saiu", se no início foi perseguido e, no dia seguinte, não estava na área, como "intruso foi expulso". Em nenhum dos experimentos, o residente saiu ou foi expulso.

Com B. furva, realizei 89 experimentos de adição de intrusos em áreas de residentes utilizando dos mesmos procedimentos e categorias.

2.6.5 Experimentos sobre função do território

Para determinar a função da territorialidade, apresentada pelas duas espécies estudadas, empreguei o procedimento experimental utilizado por Nummelin (1988).

Na Faz. Sta. Elisa, desenvolvi o experimento com B. albinerva, entre os dias 03 e 11 de julho de 1989. Inicialmente, marquei individualmente 11 machos e 12 fêmeas, na tarde do dia 0. Na fase A (sem manipulação); nas manhãs e tardes dos quatro dias seguintes, registrei as posições ocupadas pelos indivíduos, fazendo um mapeamento de suas áreas, para avaliar qual a proporção de indivíduos que permaneciam numa mesma área, durante

este período. Na fase B (remoção de alimento); após o censo da tarde do 4º dia, estendi duas redes de tule (malha com cerca de 1 mm) distantes entre si 10 cm, transversalmente ao riacho nas áreas imediatamente anteriores às ocupadas pelos indivíduos. As redes ocupavam cerca de 10 cm acima e 10 cm abaixo do nível da água, para reter itens alimentares trazidos pela corrente, de modo que, toda a alimentação dos indivíduos viesse da vegetação arbórea sobre o riacho. No 5º dia (manhã e tarde) e no 6º dia pela manhã acompanhei a posição ocupada pelos indivíduos. Caso uma proporção maior de indivíduos passasse a mudar de área, em relação ao observado no período sem manipulação, poderia se dizer que os territórios estariam ligados a alimentação. Na fase C (remoção de fêmeas); após o censo da manhã do 6º dia retirei as redes e todas as fêmeas. Fiz os registros das posições ocupadas pelos indivíduos na tarde do 6º dia, manhã e tarde do 7º dia e pela manhã do 8º dia. Caso uma maior proporção de machos mudassem de área, após este tratamento, em relação ao observado durante o período sem manipulação, poderia se dizer que a manutenção de seus territórios estaria ligado a presença das fêmeas.

Com estes dados pude quantificar o número de Gerrídeos de cada sexo que mudou de local após cada tratamento, o que sugeriria a função do território defendido.

Na E. E. da Juréia, o experimento foi realizado entre os dias 18 e 23 de junho de 1989. Na manhã do 1º dia do experimento, marquei individualmente 33 machos e 29 fêmeas de dois riachos. Na fase A (sem manipulação), na tarde do 1º dia,

bem como na manhã e tarde do 2º, recenseei a posição ocupada por cada indivíduo, em um mapa de cada riacho. Na fase B (remoção de alimento); após o censo da tarde do 3º dia, estendi as duas redes de tule, como descrito anteriormente. Após sua colocação, realizei os levantamentos das posições ocupadas pelos indivíduos na manhã e tarde do 4º dia e pela manhã do 5º dia. Na fase C (remoção de fêmeas); após o levantamento da manhã do 5º dia, retirei todas as fêmeas que se encontravam na área e fiz o primeiro censo pós-remoção na tarde do mesmo dia. Não foram feitos, conforme o delineamento experimental de Nummelin (1988), outros 3 censos, na manhã e tarde do 6º dia e na manhã do 7º dia.

O experimento foi repetido num menor espaço de tempo para diminuir o risco de interrupções, usando riachos separados, para cada tratamento como se segue: Riacho 1) Marquei individualmente 18 machos e 22 fêmeas e observei a posição ocupada por eles durante uma manhã e na manhã e tarde do dia seguinte. No final do segundo dia, coloquei, na área anterior a ocupada pelos indivíduos, três redes de tule, para maior confiança na retenção dos itens alimentares, transversalmente ao sentido da corrente do riacho. As redes permaneceram durante um dia e uma manhã no local e, durante este período, registrei as posições ocupadas pelos indivíduos; Riacho 2) Marquei individualmente 19 machos e 25 fêmeas e observei as posições que ocupavam durante duas manhãs. Após este período, retirei as fêmeas e observei as posições que os machos passaram a ocupar na tarde deste dia, no dia seguinte e na próxima manhã; Riacho 3) Marquei individualmente 16 machos e 18 fêmeas que recenseei

durante um dia (manhã e tarde), depois do qual retirei os machos presentes na área e então observei as posições ocupadas pelas fêmeas durante um dia e uma manhã.

2.7 ESFORÇO

Este trabalho foi desenvolvido durante cerca de 550 horas de observação no campo. Fiz visitas à área de Faz. Sta. Elisa em média a cada período de 4,8 dias, variando este período entre 1 e 34 dias. Visitei a E. E. da Juréia a intervalos de tempo variáveis entre 12 e 268 dias. No total, foram marcados 278 indivíduos de Brachymetra albinerva e 397 indivíduos de Brachymetra furva.

2.8 PROCEDIMENTOS ESTATÍSTICOS

As comparações, entre sexos, das estimativas de longevidade, tempo de permanência em um mesmo local do riacho, número de casais formados e mobilidade dos indivíduos foram feitas com o teste de Kruskal-Wallis.

Nos experimentos de remoção de residentes, de reposição de ex-residentes, de adição de indivíduos em áreas desocupadas, usei a estimativa de p (probabilidade de um evento) sob uma distribuição binomial, com um intervalo de 95% de confiança e

comparando as respostas entre os sexos, usei o teste G de independência (Sokal & Rohlf, 1981).

As diferenças de comprimento do corpo e do fêmur dos machos e fêmeas de B. furva foram analisadas por meio de análise de variância (ANOVA) (Sokal e Rohlf, 1981).

Para verificar se havia diferença de comportamento dos indivíduos de Brachymetra albinerva nos experimentos de adição de intrusos, realizados nos dois níveis populacionais, utilizei análise de tabela de contingência 4-dimensional, baseada em modelo log-linear, usando a estatística G de máxima verossimilhança (Agresti, 1984). Este teste verifica se a resposta obtida depende de interações entre variáveis ou não. No caso, queria testar se o tamanho populacional (T), o sexo do residente (R), o sexo do intruso (I) influenciavam a resposta do intruso ao experimento (F). Por meio desta análise é possível verificar qual o modelo que melhor ajusta os resultados obtidos, ou seja, quais as interações responsáveis pela resposta observada (o intruso permanecer ou não na área de um residente).

Em qualquer análise deste tipo, o modelo mais completo (saturado) é o que possui o mais alto nível de interação entre as variáveis. Este modelo tem ajuste perfeito, mas grau de liberdade igual a zero, ou seja, todas as frequências observadas são iguais às esperadas. Para obter o modelo que melhor explica os resultados, retira-se do modelo completo sucessivamente as interações que se queiram testar. Caso a retirada de uma dada interação prejudique o ajuste do modelo, isto significa que a interação testada não pode ser retirada do modelo. Se a retirada de uma dada interação não prejudicar o ajuste, isto significa que

esta interação pode ser retirada do modelo, e outras interações de mesmo nível ou menor podem ser retiradas em seguida. Assim, no final do teste, sabe-se quais interações podem ou não ser retiradas do modelo completo inicial e obtém-se o modelo que explica os resultados observados.

Segundo Upton (1978), em modelos hierárquicos, mais comumente empregados, quando se assume que determinado nível de interação está presente em um modelo, por exemplo que a interação de terceiro nível RIF está presente no modelo que melhor ajusta as respostas observadas, todas as interações de níveis inferiores com aquelas variáveis, necessariamente estarão presentes no modelo. No exemplo dado, se a interação entre RIF estiver no modelo, as interações de segundo nível entre RI, RF e IF e as de primeiro nível R, I, F estarão necessariamente mantidas no modelo proposto. Caso se esteja analisando a interação entre variáveis explanatórias e variáveis resposta, necessariamente a interação de mais alto nível que envolva as variáveis explanatórias estarão presentes no modelo. No presente caso, as variáveis explanatórias são: sexo do residente (R), sexo do intruso (I) e tamanho populacional (T). Obrigatoriamente, a interação entre estas variáveis (TRI) estará presente em todos os modelos propostos, uma vez que as eventuais relações causais das variáveis explanatórias entre si não são de interesse.

A comparação, entre espécies, do comportamento dos intrusos nos experimentos de adição também foi feita usando-se o mesmo teste descrito acima, e, neste caso, as variáveis eram espécie (S), sexo do residente (R), sexo do intruso (I) e

resposta do intruso ao experimento (F).

Para o cálculo da razão de chance ("odds ratio") de permanência de um indivíduo invasor, nos dois tamanhos populacionais de Brachymetra albinerva, e cada um desses com a população de Brachymetra furva, usei o método de Agresti (1984). Esta razão de chance mostra, numericamente, qual é a chance de um evento (permanência) ocorrer em comparação a outro (expulsão/saída), conforme o melhor modelo log-linear de tabela de contingência.

Nos experimentos sobre a função do território utilizei o teste G de independência (Sokal e Rohlf, 1981), comparando o número de indivíduos que permaneceram numa mesma área durante o período, sem manipulação, e após cada tratamento aplicado.

III - RESULTADOS

3.1. CENSOS

Na Fazenda Santa Elisa, amostréi 285 indivíduos de Brachymetra albinerva, dos quais 144 machos e 141 fêmeas, o que indica uma razão sexual de 1:1. De todos estes indivíduos, apenas 7 eram macrópteros (5 fêmeas e 2 machos, no mês de abril de 1988).

O maior número de adultos foi encontrado entre março e julho e o menor número, entre agosto e fevereiro, nos dois primeiros anos (fig. 1). Em 1989, a população aumentou menos entre janeiro e julho. Há uma clara oscilação estacional no tamanho populacional, nos anos de estudo, com um pico entre maio e julho, e uma acentuada diminuição até outubro, quando volta a aumentar.

Na E. E. da Juréia, marquei individualmente 184 machos e 213 fêmeas de Brachymetra furva, o que mostra uma razão sexual um pouco deslocada para fêmeas, embora estatisticamente esta proporção não seja diferente de 1:1 ($G = 1,01$ g.l. = 1 $p > 0.05$). Nenhum indivíduo macróptero foi encontrado.

As estimativas do tamanho populacional de Brachymetra furva na E. E. da Juréia são mostradas na fig. 2. Apesar do espaçamento irregular dos censos, não há indicação de oscilação estacional, tendo a população se mantido relativamente estável.

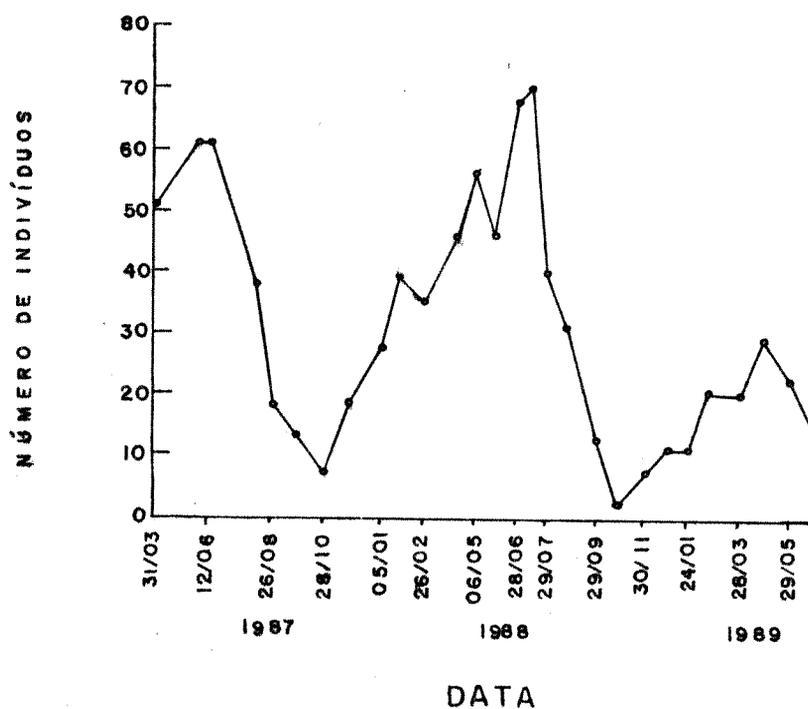


Figura 1 - Número de indivíduos recenseados de Brachymetra albinerva, na Faz. Sta. Elisa, Campinas, S. Paulo

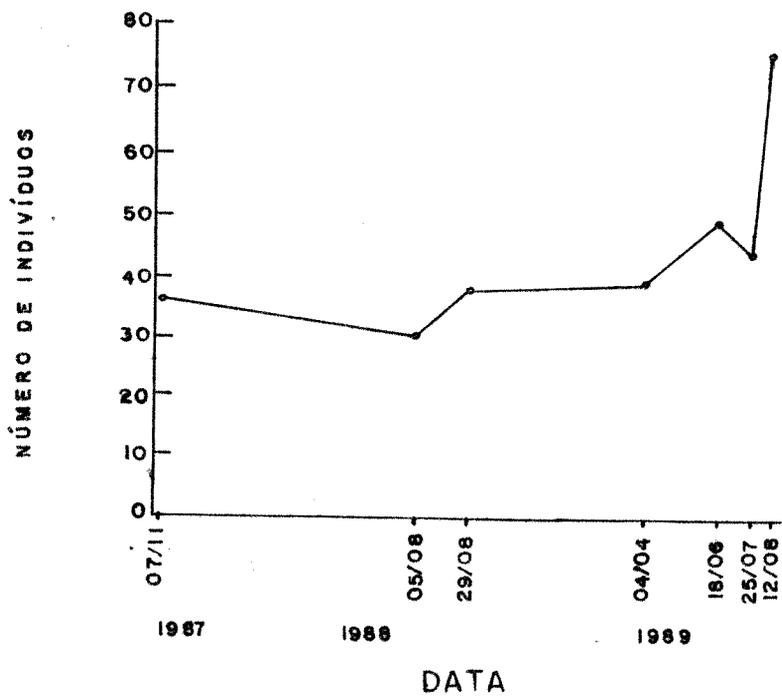


Figura 2 - Número de indivíduos recenseados de Brachymetra furva, na E.E. da Juréia, Iguape, S. Paulo

3.2 OBSERVAÇÕES GERAIS

3.2.1 Estimativas de longevidade

Os machos de B. albinerva foram encontrados em média até 28,1 d (dias) ($s = 27,5$ d; $n = 139$; amplitude 1-120 d) após a data de marcação, e as fêmeas 36,7 d ($s = 33,4$ d; $n = 139$; amplitude 1-141 d). A diferença entre estes dois resultados é estatisticamente significativa pelo teste de Kruskal-Wallis [$H = 4,36$; graus de liberdade (g.l.) = 1; $p = 0,04$] (Tabela 1). Isto indica que fêmeas vivem mais tempo que machos, supondo que a marcação não afete diferencialmente a sobrevivência de cada sexo.

Em B. furva, os machos foram reencontrados em média 12,6 d após a marcação ($s = 16,0$ d; $n = 184$; amplitude 1-60 d), e as fêmeas em média 11,2 d ($s = 16,4$ d; $n = 213$; amplitude 1-131 d). Não há diferença estatística entre sexos ($H = 0,15$; g.l. = 1; $p = 0,69$) (Tabela 1). Como houve intervalos de tempo relativamente grandes entre visitas, isto talvez encubra possíveis diferenças de sobrevivência entre os sexos.

A comparação entre espécies não foi feita formalmente devido à diferença de espaçamentos dos censos nas duas áreas. Usando-se estes levantamentos como indicadores de tempo de vida, é provável que ambas as espécies tenham longevidade semelhante, a julgar, por exemplo, pelo período máximo de reencontro nas fêmeas das duas espécies (Brachymetra albinerva 141 d e B. furva 131 d).

Tabela 1 - Tempo de observação após marcação (dias), tempo de permanência em um mesmo trecho do riacho (dias) e deslocamento médio (metros) durante todo o período de observação de machos e fêmeas, e o valor de H (Kruskal-Wallis) das comparações entre machos e fêmeas em Brachymetra albinerva e em B. furva

	Machos		Fêmeas		H	g.l.
	média	s	média	s		
<u>B. albinerva</u>						
tempo observação (d)	28,1	27,5	36,7	33,4	4,36*	1
permanência num trecho (d)	10,1	16,4	14,8	18,1	6,94**	1
soma dos deslocamentos (m)	24,6	21,2	19,6	17,6	3,16ns	1
número de casais	3,4	3,6	3,0	2,3	0,27ns	1
<u>B. furva</u>						
tempo observação	12,7	16,0	11,2	16,4	0,15ns	1
permanência num trecho	5,1	8,7	4,4	7,2	0,60ns	1
número de casais	1,3	1,3	1,1	1,0	2,50ns	1

* $p < 0,05$ ** $p < 0,01$ ns = não significativo

3.2.2 Tempo de persistência num local, deslocamentos e número de parceiros sexuais

Os machos de Brachymetra albinerva ficaram em média durante 10,1 d em um mesmo ponto do riacho ($s = 16,4$ d; $n = 139$; amplitude 0-94 d) e as fêmeas durante 14,8 d ($s = 18,1$ d; $n = 139$; amplitude 0-85 d). Esta diferença é estatisticamente significativa ($H = 6,94$; g.l. = 1; $p = 0,008$) (Tabela 1). Isto mostra que as fêmeas apresentam uma tendência maior a permanecer em um mesmo local.

Durante todo o período de observação, a mobilidade dos machos foi em média de 24,65 m ($s = 21,2$ m; $n = 109$; amplitude 0-127,0 m) e a das fêmeas foi de 19,6 m ($s = 17,6$ m; $n = 118$; amplitude 0-90,5 m). Estatisticamente, a diferença entre sexos não é significativa ($H = 3,16$; g.l. = 1; $p = 0,07$) (Tabela 1).

Os machos desta espécie foram observados em média com 3,4 parceiras, durante todo o período de observação, ($s = 3,6$ casais; $n = 116$; amplitude 0-16 parceiras) e as fêmeas, em média, 3,0 parceiros ($s = 2,3$ parceiros; $n = 103$; amplitude 0-11 parceiros). Estes dois resultados são semelhantes estatisticamente ($H = 0,27$; g.l. = 1; $p = 0,60$) (Tabela 1).

Em média, um casal desta espécie manteve-se por 2,8 dias ($s = 4,76$ d; $n = 458$; amplitude 1-46 dias) (Tabela 2).

Para verificar que fatores influíam no número de parceiros total observado, para cada indivíduo, relacionei o número de parceiros total com o período total de observação de cada indivíduo, uma vez que estas duas variáveis eram altamente correlacionadas. Tirando, então, o efeito do tempo de observação

Tabela 2 - Período médio de duração de casais (dias) e tempo de cópula (segundos) de Brachymetra albinerva e B. furva

	<u>B. albinerva</u>	<u>B. furva</u>	t	P	g.l.
	Média	Média			
Duração de Casal (d)	2,8	3,2	1,11	0,13	623
Duração de Cópulas (s)	68,0	21,7	17,99	0	79

dos indivíduos, relacionei os resíduos daquela regressão com o número de total de dias que o indivíduo permaneceu em um local do riacho (persistência) e com a distância total percorrida (mobilidade). Em outras palavras, queria verificar se uma maior persistência num trecho do riacho (ou seja, a manutenção de um território) influiu na chance do indivíduo encontrar parceiros, ou se deslocando-se por maiores distâncias o indivíduo conseguia compensar a falta de um território e tinha a mesma chance de encontrar parceiros.

Os resíduos da regressão entre o número de parceiros e o período de observação, quando relacionados ao número de dias em um mesmo local e com a distância percorrida, nos machos de B. albinerva mostraram que a a persistência em um ponto do riacho influencia positivamente o número de parceiros que o indivíduo encontra, ao passo que a distância percorrida não influi (Tabela 3). Embora esta regressão seja significativa, explica apenas 8% da variação do resíduo, evidenciando que outros fatores devem influenciar o número de parceiros encontrados. Para fêmeas, nem a persistência num local nem a distância percorrida influem no número de casais formados (Tabela 4).

Os machos e fêmeas de B. furva não diferem quanto ao tempo de permanência num trecho do riacho (Tabela 1)

Os machos foram observados em média com 1,3 parceiras (s = 1,3 parceiras; n = 114; amplitude 0-6 parceiras), e cada fêmea foi observar com 1,1 parceiros (s = 1,0 parceiros; n = 138; amplitude 0-4 parceiros). Estatisticamente, estes dois resultados são semelhantes (H = 2,50; g.l. = 1; p = 0,11; Tabela 1).

Tabela 3 - Análise de variância da regressão entre o Resíduo da regressão entre período de observação x número de parceiros e o número dias em um mesmo local e a distância percorrida pelos machos de Brachymetra albinerva, na Faz. Sta. Elisa, Campinas, S. Paulo. (Resíduo = local + distância)

Fonte	SS	g.l.	MQ	F	P
regressão	52,22	2	26,11	4,74	0,01
erro	578,46	105	5,51		

Tabela 4 - Análise de variância da regressão entre o Resíduo da regressão entre período de observação x número de parceiros e o número dias em um mesmo local e a distância percorrida pelas fêmeas de Brachymetra albinerva, na Faz. Sta. Elisa, Campinas, S. Paulo. (Resíduo = constante + local + distância)

Fonte	SS	g.l.	MQ	F	P
regressão	1,61	2	0,81	0,24	0,79
erro	326,86	98	3,33		

Para B. furva, relacionei apenas a persistência num trecho do riacho ao resíduo da regressão entre o número de parceiros e o período total de observação, porque não possuía dados sobre mobilidade. Para os machos (Tabela 5), a persistência num local do riacho influi no número de parceiros encontrados, mas a regressão explica apenas 4% da variação do resíduo, ou seja, explica pouco o número de parceiros encontrados. Para as fêmeas, a persistência em um local do riacho influi na quantidade de parceiros encontrados (Tabela 6), e também neste caso a regressão explica apenas 9% da variação do resíduo.

Os casais formados por esta espécie duraram em média 3,2 dias ($s = 4,1$; $n = 167$; amplitude 1-28 dias; Tabela 2).

3.3 OBSERVAÇÕES DE COMPORTAMENTO

3.3.1 Observações gerais

Os indivíduos de ambos os sexos de Brachymetra albinerva se posicionam sempre no centro do riacho e permanecem todo o tempo "patinando" contra a correnteza, na maioria das vezes com a cabeça voltada ao sentido contrário da corrente. De tempos em tempos, os indivíduos dão saltos, que podem não estar ligados a nenhum estímulo aparente. Os dois sexos têm um local de preferência na área, em geral bem no centro. Comumente, deslocam-se para interceptar possíveis itens alimentares trazidos

Tabela 5 - Análise de variância da regressão entre o Resíduo da regressão entre período de observação x número de parceiros e o número dias em um mesmo local pelos machos de Brachymetra furva, na E. E. da Juréia, Iguape, S. Paulo. (Resíduo = constante + local).

Fonte	SS	g.l.	MQ	F	P
regressão	7,02	1	7,02	4,93	0,03
erro	159,60	112	1,42		

Tabela 6 - Análise de variância da regressão entre o Resíduo da regressão entre período de observação x número de parceiros e o número dias em um mesmo local pelas fêmeas de Brachymetra furva, na E. E. da Juréia, Iguape, S. Paulo. (Resíduo = constante + local).

Fonte	SS	g.l.	HQ	F	P
regressão	9,17	1	9,17	13,72	0,003
erro	90,88	136	0,67		

pela corrente. Quando apreendem algum item, alimentam-se ainda no centro do riacho "patinando" continuamente. As fêmeas passam quase todo o tempo "patinando" e atentas a possíveis alimentos trazidos pela corrente. Os machos, além disto, frequentemente deslocam-se ao redor de suas áreas, que possuem em geral de 0,5 a 1,0 m² de área. Quando há um casal ocupando uma área, geralmente a fêmea localiza-se um pouco correnteza acima do macho. Neste caso, os movimentos do macho incluem um deslocamento ao redor da fêmea e, novamente, o retorno a seu ponto de origem.

Caso um macho esteja acompanhado por mais de uma fêmea (que podem ser até três) a área patrulhada pelo macho circunda as das fêmeas, e estas mantêm-se posicionadas 50 e 100 cm de distância entre si, de forma que suas áreas não se sobrepõem.

Em Brachymetra furva é possível identificar dois grupos de indivíduos. Os que permanecem no centro do riacho e que se comportam de modo semelhante ao observado em B. albinerva. Além destes, há um segundo grupo de indivíduos que permanecem quase todo tempo junto às margens, tanto machos quanto fêmeas e, que, quando se afastam das margens, são perseguidos pelos que ocupam o centro do riacho.

3.3.2 Comportamento de corte

O macho de Brachymetra albinerva apresenta comportamento de corte antes da cópula. Este se posiciona cerca de 10 cm atrás da fêmea e então passa a dar pequenas passadas à frente. Cada vez que o macho dá uma passada à frente a fêmea faz o mesmo, de modo que a distância entre os animais permanece

constante. Isto pode se repetir por diversas vezes, ou seja, o macho persegue a fêmea com pequenas passadas. Começa então, a se aproximar da fêmea e a se deslocar ao seu redor, voltando a se posicionar atrás dela. Volta a persegui-la do mesmo modo e a rodeá-la. Isto pode se repetir diversas vezes até que o macho consiga se aproximar, montar sobre a fêmea e copular.

Os machos de B. furva não apresentam comportamento de corte; o macho aproxima-se da fêmea por trás e monta sobre ela. A cópula nesta espécie dura cerca de 1/3 do tempo de duração da cópula de B. albinerva (Tabela 2).

Para as duas espécies, quando uma fêmea é solta na área de um macho, comumente este passa a tentar copular, mas quando um macho é solto na área de uma fêmea há um período de alguns minutos entre sua chegada a área e o início das tentativas de cópula. O número de cópulas observadas entre B. furva (n = 60) foi maior do que em B. albinerva (n = 22), embora o tempo de observação feito da segunda espécie tenha sido maior do que na primeira, o que sugere que B. furva copula mais freqüentemente que B. albinerva.

3.3.3 Comportamento de expulsão

O comportamento de expulsão de intrusos é diferente entre machos e fêmeas, mas semelhante em ambas as espécies, para cada sexo.

Os machos, quando têm suas áreas invadidas por um outro macho, passam a persegui-lo por toda a área. Nestas perseguições, os indivíduos raramente chegam a ficar muito

próximos, e, quando isto ocorre, o invasor dá um salto de modo a se distanciar do residente, e freqüentemente após isso abandona a área. Mais raramente, pode ocorrer um confronto; os dois se "agarram" frente a frente, apoiados nas patas traseiras, dão alguns saltos no mesmo lugar e então se soltam. Este é o comportamento mais agressivo observado entre machos.

As fêmeas das duas espécies não apresentam comportamento de perseguição, como dos machos. Quando uma fêmea tem sua área invadida por outra, as duas se posicionam lado a lado a menos de 1 cm de distância. Então, em geral, a fêmea residente tenta se posicionar atrás da outra, e quando consegue, a invasora gira seu corpo de modo a ficar frente a frente com a fêmea residente; esta, por sua vez, acompanha o giro e então ambas voltam a se posicionar lado a lado contra a corrente. Após este comportamento de postar-se "lado a lado" a fêmea residente pode perseguir a invasora por um curto espaço, depois do que a invasora freqüentemente abandona a área. Mais raramente, pode-se observar o comportamento de "agarrar" semelhante ao dos machos ou ainda uma fêmea tentando montar sobre a outra.

3.3.4 Observações de invasões espontâneas

A maioria dos indivíduos de B. albinerva que invadiram as áreas de casais não permaneceram, tendo sido geralmente expulsa pelo residente do mesmo sexo (Tabela 7). Em áreas de machos solitários, todas as fêmeas invasoras permaneceram, enquanto que os machos invasores foram expulsos. Em áreas de fêmeas solitárias, nenhuma fêmea invasora conseguiu permanecer,

Tabela 7 - Resultado das observações de invasões espontâneas: Frequência com que machos e fêmeas invasores permaneceram, saíram e foram expulsos de áreas de machos, fêmeas e casais de Brachymetra albinerva, na Faz. Sta. Elisa, Campinas, S. Paulo.

Área de:	Resposta do intruso	Sexo do Intruso		N
		Macho	Fêmea	
Macho	permaneceu	0	7	7
	foi expulso	4	0	4
	saiu	0	0	0
Fêmea	permaneceu	4	0	4
	foi expulso	0	8	8
	saiu	5	0	5
Casal	permaneceu	1	2	3
	foi exp. p/macho	23	0	23
	foi exp. p/fêmea	0	9	9
	saiu	0	1	1
N		37	27	64

exp. = expulso

ao passo que aproximadamente a metade dos machos invasores permaneceu e a outra metade saiu espontaneamente. B. furva mostra um padrão semelhante ao de B. albinerva (Tabela 8).

Assim a territorialidade mostra-se basicamente intrasexual, nas duas espécies.

3.4 EXPERIMENTOS

3.4.1 Experimentos de remoção de residentes

Dezoito dos 28 dos indivíduos de B. albinerva removidos de suas áreas foram substituídos por outros. Em 14 experimentos o indivíduo removido pertencia a um casal e em nove ocasiões o substituto tinha o mesmo sexo do indivíduo removido, e nos outros 5 casos ninguém tentou entrar na área. Indivíduos removidos tendem a ser substituídos por outros de seu próprio sexo ($p = 0,78 \pm 0,19$; Tabela 9).

Machos e fêmeas foram igualmente substituídos na mesma proporção ($G = 0,22$; g.l. = 1; $p > 0,05$; Tabela 9), ou seja, nenhum sexo tem sua área preferencialmente ocupada, e como a substituição, em geral é feita por um indivíduo do mesmo sexo do removido, isso mostra que a população de indivíduos errantes possui tanto machos quanto fêmeas a procura de uma área.

Nos experimentos de remoção com B. furva, a maioria dos indivíduos removidos foi substituída por indivíduos do mesmo sexo ($p = 0,95 \pm 0,06$). Frequentemente a substituição era feita por

Tabela 8 - Resultado das observações de invasões espontâneas: Frequência com que machos e fêmeas invasores permaneceram, saíram e foram expulsos de áreas de machos, fêmeas e casais de Brachymetra furva, na E. E. de Juréia, Iguape, S. Paulo.

Área de:	Resposta do intruso	Sexo do Intruso		N
		Macho	Fêmea	
Macho	permaneceu	0	2	2
	foi expulso	4	0	4
	saiu	0	1	1
Fêmea	permaneceu	3	0	3
	foi expulso	1	5	6
	saiu	0	0	0
Casal	permaneceu	0	0	0
	foi exp. p/macho	18	0	18
	foi exp. p/fêmea	0	15	15
	saiu	0	0	0
N		26	23	49

exp. = expulso

um indivíduo que se encontrava na margem da área. Praticamente todos os indivíduos removidos de suas áreas, nesta espécie, faziam parte de casais e portanto, quando um indivíduo era removido, seu parceiro permanecia na área. Isto sugere que um indivíduo só consegue se estabelecer na área caso não haja um residente do mesmo sexo. Em B. furva, tanto machos e quanto fêmeas que foram substituídos igualmente com grande probabilidade (Tabela 9).

3.4.2 Experimentos de reposição de ex-residentes

Em B. furva tanto os machos quanto as fêmeas ex-residentes normalmente conseguiram voltar a ocupar suas áreas e expulsar o indivíduo que os havia substituído ($p = 0,75 \pm 0,15$; Tabela 10). O comportamento de expulsão foi semelhante ao observado nas invasões espontâneas, mas, neste caso, o indivíduo intruso (o ex-residente) conseguia expulsar o indivíduo que o substituíra.

As análises das medidas de tamanho entre os residentes originais, os que os substituíram após a retirada e os que em nenhum momento ocuparam qualquer área mostraram que: não existe diferença significativa entre os comprimentos de corpo e fêmur de fêmeas das três categorias e nem tampouco entre o comprimento dos fêmures dos machos (Tabela 11); houve diferença estatisticamente significativa entre os comprimentos dos corpos dos machos das três categorias ($p < 0,05$) sendo os residentes originais menores que os que os substituíram e estes menores que os marginais. Este resultado parece espúrio uma vez que o tamanho do fêmur

Tabela 9 - Experimentos de remoção: Frequência com que os indivíduos removidos de Brachymetra albinerva, na Faz. Sta. Elisa, Campinas, S. Paulo, e de B. furva, na E. E. da Juréia, Iguape, S. Paulo, foram substituídos.

Espécie	Resposta	Sexo Removido		N
		Macho	Fêmea	
<u>B. albinerva</u>	macho entrou	8	1	9
	fêmea entrou	3	6	9
	ninguém entrou	7	3	10
<u>B. furva</u>	macho entrou	26	1	27
	fêmea entrou	1	14	15
	ninguém entrou	4	5	9

Tabela 10 - Experimentos de reposição: Frequência com que machos e fêmeas de Brachymetra furva removidos e substituídos conseguiram se reestabelecer em suas áreas originais, na E. E. da Juréia, Iguape, S.P. Comparação entre machos e fêmeas.

Resposta	Sexo do Ex-residente		N
	Macho	Fêmea	
se reestabeleceu	13	11	24
não se reestabeleceu	6	2	8
N	19	13	32
G = 1,13 p > 0,05 g.l. = 1			

Tabela 11 - Comprimento (mm) do corpo e do fêmur médio (mm) dos indivíduos residentes (Res), dos que se tornaram residentes após a retirada dos primeiros (Novores) e dos marginais (Marg) durante todo o período de observação, em machos e fêmeas de Brachymetra furva

Sexo			Res	Novores	Marg	F	g.l.	P
Macho	Corpo	Média	6,06	6,15	6,23	3,97	2	0,03
		s	0,15	0,10	0,14			
		N	11	12	6			
Fêmea	Corpo	Média	6,52	6,51	6,46	0,08	2	0,62
		s	0,12	0,13	0,18			
		N	13	8	9			
Macho	Fêmur	Média	6,18	6,26	6,20	0,53	2	0,59
		s	0,22	0,11	0,25			
		N	11	12	6			
Fêmea	Fêmur	Média	6,25	6,26	6,24	0,03	2	0,97
		s	0,15	0,15	0,17			
		N	13	8	9			

médio destes machos não mostrou diferença significativa.

Desconsiderando-se então, a diferença do tamanho do corpo dos machos isto indica que a robustez do indivíduo não influencia sua chance de estabelecer um território, em nenhum dos sexos.

3.4.3 Experimentos de adição de indivíduos em áreas desocupadas

Os experimentos realizados com B. albinerva mostraram que machos e fêmeas frequentemente não permaneceram após introdução em áreas desocupadas ($p = 0,35 \pm 0,13$; Tabela 12).

Os resultados obtidos com B. furva não foram formalmente testados (Tabela 12).

3.4.4 Experimentos de adição de intrusos em áreas ocupadas.

Os experimentos com os indivíduos macrópteros foram agrupados aos de indivíduos ápteros, devido à baixa frequência com que foram encontrados e o pequeno número de experimentos feitos, o que torna impossível qualquer comparação entre os dois morfos.

Os resultados dos experimentos de adição de intrusos em áreas de B. albinerva, nos dois níveis populacionais (população densa: maior que 30 ou esparsa: menor que 30 indivíduos), estão apresentados na tabela 13. Pode-se ver que, em áreas de residentes machos, com a população esparsa, a maioria dos machos invasores foi expulsa, enquanto que a maioria das fêmeas saiu sem ser perseguida; com a população densa, observa-se que a maioria dos machos foi expulsa, ao passo que, a maioria das fêmeas

Tabela 12 - Frequência com que machos e fêmeas de Brachymetra albinerva, na Faz. Sta. Elisa, Campinas, S. Paulo e B. furva, na E. E. da Juréia, Iguape, S. Paulo, permaneceram em áreas desocupadas.

Espécie	Resposta	Macho	Fêmea	N
<u>B. albinerva</u>	permaneceu	10	9	19
	não permaneceu	16	19	35
<u>B. furva</u>	permaneceu	1	4	5
	não permaneceu	3	3	6

Tabela 13 - Experimentos de adição de invasores: Frequência com que machos e fêmeas invasores permaneceram foram expulsos ou saíram de áreas de machos, fêmeas e casais de Brachymetra albinerva, na Faz. Sta. Elisa, Campinas, S. Paulo, em dois níveis populacionais.

Tamanho População	Área de:	Resposta do intruso	Sexo do Intruso		N
			Macho	Fêmea	
Menor que 30 indivíduos	Macho	permaneceu	2	5	7
		expulso	15	0	15
		saiu	4	22	26
	Fêmea	permaneceu	5	3	8
		foi expulso	0	15	15
		saiu	2	7	9
	Casal	permaneceu	0	3	3
		foi expulso p/macho	15	0	15
		foi expulso p/fêmea	1	2	3
saiu		0	4	4	
Maior que 30 indivíduos	Macho	permaneceu	1	9	10
		foi expulso	9	0	9
		saiu	1	6	7
	Fêmea	permaneceu	14	0	14
		foi expulso	2	18	20
		saiu	2	2	4
Casal	permaneceu	2	6	8	
	foi expulso p/macho	14	1	15	
	foi expulso p/fêmea	0	16	16	
	saiu	0	8	8	
Total			89	127	216

permaneceu. Em áreas de residentes fêmeas, nos dois níveis populacionais, vê-se, ao contrário, que, na maioria das vezes, os machos invasores permaneceram, ao passo que, as fêmeas invasoras foram expulsas. Em áreas ocupadas por casais, a maioria dos machos foi expulsa pelos machos residentes, enquanto que as fêmeas invasoras foram expulsas pelas fêmeas residentes, embora algumas tenham abandonado a área, sem serem perseguidas e poucas outras tenham conseguido se estabelecer.

A análise desta tabela de contingência (Agresti, 1984), testando a independência dos 4 fatores: sexo do residente (R), sexo do intruso (I), tamanho populacional (T) e resposta do intruso (F), mostrou que os 4 fatores interagem entre si, ou seja, a permanência ou não do intruso depende da combinação do sexo do residente, do próprio sexo do intruso, e do tamanho populacional no qual o experimento foi realizado ($G = 7,83$ $p = 0,02$ g.l. = 2). Isto significa que a interação entre o sexo do residente e do intruso afeta a chance de permanência diferentemente em cada tamanho populacional em que o experimento foi feito. Este resultado indica que o termo de maior nível de interação não pode ser retirado do modelo e, portanto, a resposta do intruso depende das seguintes interações:

$$\text{resposta} = \text{média} + \text{TRIF} + \text{TRI} + \text{TRF} + \text{TIF} + \text{RIF} + \text{TR} + \text{TI} + \text{TF} + \\ \text{RI} + \text{RF} + \text{IF} + \text{T} + \text{R} + \text{I} + \text{F}$$

onde T = tamanho populacional; R = sexo do residente; I = sexo do intruso e F = resposta do intruso (permaneceu ou não).

Embora não se possa reduzir esta expressão devido à degradação do ajuste do modelo (Tabela 14, modelo 1) quando se retirou a interação de 4ª ordem (TRIF), para efeito explanatório, testei o efeito da retirada de cada uma das interações de 3ª ordem (TRF, TIF e RIF), à exceção da interação TRI, que, como mencionado na seção de Materiais e Métodos, deve estar obrigatoriamente em todos os modelos ajustados. Pode-se notar, que a interação de 3ª ordem que, quando retirada, mais prejudica o ajuste do modelo é a interação RIF (Tabela 14, modelo 4), pela qual a permanência do intruso depende da interação entre o sexo do residente e do intruso.

A tabela 15 apresenta as razões de chance ("odds ratio" Agresti, 1984) de permanência. Em conjunto, a chance de permanência é 2 vezes maior em população densa do que em população esparsa. Ou seja, um indivíduo tem o dobro de chance de permanecer numa área, se a população for densa do que se for esparsa.

Com B. furva (Tabela 16), em áreas de machos residentes, machos intrusos foram expulsos e a maioria das fêmeas permaneceu. Nas áreas de fêmeas residentes, a maioria dos machos saiu da área e as fêmeas foram expulsas. Em áreas de casais, os machos invasores foram expulsos pelos machos residentes e as fêmeas invasoras o foram pelas fêmeas residentes.

Agrupei as categorias "intruso foi expulso" e "intruso saiu" na categoria "intruso não permaneceu" e comparei os resultados da permanência de intrusos nesta espécie com os obtidos em Brachymetra albinerva, em cada nível populacional. A comparação das respostas de B. furva com as da população esparsa

Tabela 14 - Modelos log-lineares alternativos da tabela de contingência (Tabela 13), testando a interação entre os fatores tamanho populacional (T), sexo do residente (R), sexo do invasor (I) e resposta do invasor (F). A diferença entre quaisquer dois modelos é aditiva, podendo se julgar o efeito de um fator pelo aumento de G e de g.l. quando é excluído (ΔG)

Modelo	G	g.l.	p	fator			
				testado	ΔG	g.l.	p
1 TRI + TRF + TIF + RIF	7,83	2	0,02	TRIF	-	-	-
2 TRI + TIF + RIF	13,33	4	0,01	TRF	5,50	2	ns
3 TRI + TRF + RIF	8,61	3	0,04	TIF	0,78	1	ns
4 TRI + TRF + TIF	53,78	4	0	RIF	45,95	2	(0,01
5 TRI + RIF + TF	13,39	5	0,02	-TRF -TIF + TF	5,56	3	ns

ns = não significativo

Tabela 15 - Razão de chance de permanência de indivíduos de Brachymetra albinerva, nos dois níveis populacionais, segundo o modelo completo (incluindo a interação de 3ª ordem)

Tamanho população	Residente	Razão de chance	
		M	F
esparsa	macho	1	1,9
	fêmea	14,1	1
	casal	1	17,7
densa	macho	1	10,2
	fêmea	132,1	1
	casal	1	1,5
Invasor	Residente	Razão de chance	
		pop. densa	pop. esparsa
macho	macho	1,1	1
	fêmea	1,5	1
	casal	5,7	1
fêmea	macho	6,0	1
	fêmea	1	6,4
	casal	1	2,1
População densa X esparsa = 2,0 : 1			
M = macho intruso F = fêmea intrusa pop = população			

Tabela 16 - Experimentos de adição de invasores: Frequência com que machos e fêmeas invasores permaneceram, saíram e foram expulsos de áreas de machos, fêmeas e casais de Brachymetra furva, na E. E. da Juréia, Iguape, S.P.

Área de:	Resposta do intruso	Sexo do Intruso		N
		Macho	Fêmea	
Macho	permaneceu	0	9	9
	foi expulso	4	0	4
	saiu	2	3	5
Fêmea	permaneceu	3	0	3
	foi expulso	0	11	11
	saiu	8	1	9
Casal	permaneceu	1	1	2
	foi exp. p/macho	25	0	25
	foi exp. p/fêmea	1	14	15
	saiu	1	5	6
N		45	44	89

exp. = expulso

de B. albinerva considerando as seguintes variáveis: espécie (S), sexo do residente (R), sexo do intruso (I) e resposta do intruso (F) não podem ser considerados independentes ($G = 8,02$ $p = 0,02$ g.l. = 2). Ou seja, a permanência do intruso depende da interação entre o sexo do residente e o sexo do intruso, e esta varia conforme a espécie estudada. O único modelo que se ajusta satisfatoriamente às observações é o modelo saturado ou completo:

$$\text{Resposta} = \text{média} + \text{SRIF} + \text{SRI} + \text{SRF} + \text{SIF} + \text{RIF} + \text{SR} + \text{SI} + \text{SF} + \\ \text{RI} + \text{RF} + \text{IF} + \text{S} + \text{R} + \text{I} + \text{F}$$

onde, S = espécie; R = sexo do residente; I = sexo do intruso e F = resposta do intruso

A razão de chance de permanência neste caso, embora seja semelhante entre a população esparsa de B. albinerva e a de B. furva, difere quanto à intensidade e parcialmente quanto ao sentido da resposta (Tabela 17). Fêmeas tiveram proporcionalmente mais chance do que os machos de permanecer em áreas de machos solitários; as chances relativas de permanência de machos versus fêmeas em territórios de fêmeas foram semelhantes. No entanto, em áreas de casais machos tiveram muito maior chance de permanência em B. albinerva, enquanto a relação contrária, embora fraca, foi evidenciada em B. furva.

Para comparar os resultados dos experimentos feitos com Brachymetra furva com os feitos com a população densa de B. albinerva, acrescentei 0,5 a cada valor observado, devido a um zero marginal (total nulo) que invalidaria a fórmula (Upton, 1978). Neste caso, a interação de 3ª ordem pode ser retirada do modelo ($G = 1,00$ $p = 0,61$ g.l. = 2). A interação RIF (sexo do

Tabela 17 - Razão de chance de permanência de intrusos da população esparsa de Brachymetra albinerva e de B. furva segundo o modelo completo (incluindo a interação de 3ª ordem)

Espécie	Residente	Razão de chance	
		M	F
<u>B. albinerva</u>	macho	1	1,9
	fêmea	14,1	1
	casal	17,7	1
<u>B. furva</u>	macho	1	35,3
	fêmea	10,3	1
	casal	1	1,4
Invasor	Residente	Razão de chance	
		<u>B. albinerva</u>	<u>B. furva</u>
macho	macho	1,7	1
	fêmea	5,3	1
	casal	1	1,8
fêmea	macho	1	11,1
	fêmea	3,9	1
	casal	7,0	1
<u>B. albinerva</u> população esparsa X <u>B. furva</u> = 1,1 : 1			
M = Macho intruso F = Fêmea intrusa			

residente, sexo do intruso e resposta do intruso) não pode ser retirada do modelo (Tabela 18). O melhor ajuste é conseguido através do modelo:

$$\text{Resposta} = \text{média} + \text{SRI} + \text{RIF} + \text{SF} + \text{SR} + \text{SI} + \text{RI} + \text{RF} + \text{IF} + \text{R} + \text{S} + \text{I} + \text{F}$$

onde a notação é igual à do modelo anterior,

Os fatores de ordem mais alta, neste modelo, são SRI, a interação obrigatoriamente presente dos três fatores causais; e a interação, ou contigência da resposta do intruso sobre a combinação entre o sexo do residente e o sexo do intruso (RIF). Além destas, há um efeito direto da espécie sobre a resposta (SF), que indica uma diferença interespecífica de chance de permanência, independentemente do sexo. A razão de chance de permanência numa área é duas vezes maior para indivíduos de B. albinerva do que os de B. furva sem considerar seu sexo e o do residente. Isto mostra que, os residentes de B. albinerva, quando a população é densa, são mais tolerantes a invasões do que os da outra espécie (Tabela 19).

As comparações feitas entre os dois tamanhos populacionais de B. albinerva e B. furva indicam que a segunda espécie se comportou como se estivesse em níveis populacionais densos, devido à maior semelhança entre resultados obtidos em B. furva e os obtidos nos níveis populacionais densos de B. albinerva.

Tabela 18 - Modelos log-lineares para os dados das tabelas de contingência (Tabelas 13 e 16), testando a interação entre os fatores espécie Brachymetra albinerva pop. densa X B. furva (S), sexo do residente (R), sexo do intruso (I) e resposta do intruso (F). Com acréscimo de 0,5 a cada valor observado.

Modelo	G	g.l.	p	fator			
				testado	AG	g.l.	p
1 SRI + SRF + RIF + SIF	1,00	2	0,61	-SRIF	-	-	-
2 SRI + SRF + SIF	3,20	4	0,53	-SRF	2,20	2	ns
3 SRI + SRF + SIF	43,58	4	0	-RIF	42,58	2	<0,01
4 SRI + SRF + RIF	1,65	3	0,65	-SIF	0,65	1	ns
5 SRI + RIF	10,73	6	0,09	-SIF -SRF	9,73	4	<0,05
6 SRI + RIF + SF	6,37	5	0,27	-SIF -SRF +SF	5,37	3	ns

ns = não significativo

Tabela 19 - Razão de chance de permanência dos indivíduos de Brachymetra albinerva e de B. furva baseado no Modelo SRI + RIF + SF

Espécie	Residente	Razão de chance	
		M	F
<u>B. albinerva</u>	macho	1	: 18,7
	fêmea	50,0	: 1
	casal	1	: 1,5
<u>B. furva</u>	macho	1	: 18,7
	fêmea	50,0	: 1
	casal	1	: 1,5
Invasor	Residente	Razão de chance	
		<u>B. albinerva</u>	<u>B. furva</u>
macho	macho	2,3	: 1
	fêmea	2,3	: 1
	casal	2,3	: 1
fêmea	macho	2,3	: 1
	fêmea	2,3	: 1
	casal	2,3	: 1
<u>B. albinerva</u> X <u>B. furva</u> = 2,0 : 1			
M = Macho intruso F = Fêmea intrusa			

3.4.5 Experimentos para verificação da função dos territórios

Os experimentos feitos para identificar o tipo de recurso defendido por cada sexo de B. albinerva mostram que, com a diminuição da quantidade alimento disponível, não houve mudança de comportamento dos indivíduos de ambos os sexos, como também não houve mudança do comportamento dos machos quando as fêmeas foram removidas (Tabela 20). Não testei, formalmente, se havia diferença entre a proporção de indivíduos que mudaram de área após cada tratamento, devido ao número muito pequeno de indivíduos, em cada categoria, mas as proporções, tanto entre sexos como entre controle e tratamento, são muito semelhantes.

A diminuição do número de indivíduos observada parece se dever à mortalidade dos indivíduos, visto que os indivíduos desaparecidos não foram reencontrados em qualquer outra área do riacho. Isto, aparentemente, se deveu à antecipação da diminuição do número de indivíduos que ocorre normalmente, na época pouco posterior à da realização do experimento (ver fig. 1).

No primeiro experimento com B. furva (Tabela 21), a diminuição da quantidade de alimento disponível não alterou o comportamento tanto de machos quanto de fêmeas. No segundo experimento (Tabela 22), mesmo modificando o perfil do experimento, nota-se que os diversos tratamentos não modificaram o padrão de permanência, em um local, nos dois sexos. Estes resultados em conjunto, não indicam, nas duas espécies, que alimento ou parceiros sexuais sejam os recursos primeiramente defendidos em suas áreas.

Tabela 20 - Resultado dos experimentos de remoção de alimento e de fêmeas em Brachymetra albinerva, na Faz. Sta. Elisa, Campinas, S. Paulo. Os números representam indivíduos marcados e mostram a persistência em um mesmo local do riacho.

		Machos		Fêmeas	
		C	T	C	T
Remoção de alimento	ficaram	6	5	6	8
	mudaram	2	3	1	1
Remoção de fêmeas	ficaram	6	3	6	--
	mudaram	2	1	1	--

C = controle T = tratamento

Tabela 21 - Primeiro experimento de remoção de alimento em Brachymetra furva, na E. E. da Juréia, Iguape, S. Paulo. Os números representam indivíduos marcados e mostram a persistência em um mesmo local do riacho.

		Machos		Fêmeas	
		C	T	C	T
Remoção de alimento	ficaram	18	20	16	17
	mudaram	9	7	7	5
Machos	C * T	G = 0,36 p > 0,05 g.l. = 1			
Fêmeas	C * T	G = 0,34 p > 0,05 g.l. = 1			
C = controle		T = tratamento			

Tabela 22 - Segundo experimento de remoção de alimento e de fêmeas em Brachymetra furva, na E. E. da Juréia, Iguape, S. Paulo. Os números representam indivíduos marcados e mostram a persistência em um mesmo local do riacho.

Local	Tratamento	Resposta	Machos		Fêmeas	
			C	T	C	T
Riacho 1	Remoção de alimento	ficaram	12	7	19	15
		mudaram	6	9	3	7
Riacho 2	Remoção de fêmeas	ficaram	12	12	17	--
		mudaram	6	4	4	--
Riacho 3	Remoção de machos	ficaram	9	--	12	10
		mudaram	5	--	4	6
Machos	Tratamento 1	C * T	G = 1,82 p > 0,05 g.l. = 1			
	Tratamento 2	C * T	G = 0,28 p > 0,05 g.l. = 1			
Fêmeas	Tratamento 1	C * T	G = 2,11 p > 0,05 g.l. = 1			
	Tratamento 3	C * T	G = 0,58 p > 0,05 g.l. = 1			

IV - DISCUSSÃO

4.1 - EXPERIMENTOS DE REMOÇÃO E DE REPOSIÇÃO

Os experimentos de remoção de residentes em B. furva, mostraram que existem indivíduos errantes à procura de um local para se estabelecer, já que a maioria dos indivíduos removidos foram substituídos por outros. Segundo Baker (1983), a substituição de indivíduos removidos evidencia a existência de territorialidade.

Os mesmos experimentos realizados com B. albinerva, ao contrário, mostraram que, nesta população, a pressão de indivíduos errantes deve ser atenuada, pois, embora a maioria dos indivíduos tenha sido substituída, houve muitos casos em que ninguém tentou ocupar as áreas.

Os experimentos de reposição feitos com B. furva, mostraram que o critério usado pelos indivíduos para ocupação de uma área não é do tipo "o primeiro a estar na área vence", porque os ex-residentes conseguiram na maioria das vezes se reestabelecer.

Em B. furva, não há uma diferença aparente de tamanho entre os indivíduos que estabelecem territórios e os que ficam nas margens, que são literalmente marginalizados. Limnoporus rufoscutellatus e Gerris najas também não mostraram diferenças de tamanho entre os indivíduos territoriais ou não territoriais (Vepsäläinen e Nummelin (1985a,b)). Nas espécies aqui estudadas, não observei indivíduos não territoriais; os indivíduos das

margens eram potencialmente territoriais, mas não tiveram sucesso em conquistar uma área.

Nummelin (1987) sugere que, em Limnoporus rufoscutellatus, as disputas seriam solucionadas com base em uma regra convencional, do tipo o primeiro a chegar numa área vence as disputas. Este não é inteiramente o caso de B. furva. O fato de o ex-residente conseguir se reestabelecer, sugere que pode haver algum sistema de retenção do "status" do indivíduo, e o fato de não haver diferença de tamanho entre indivíduos pré-estabelecidos e os que os substituem indica que o porte físico não é um critério determinante do sucesso de estabelecimento de um território.

A realização de outros experimentos onde as características físicas do ambiente, como correnteza, fossem manipuladas poderia ajudar a compreender melhor o sistema de estabelecimento de territórios. Outros experimentos que auxiliariam a compreensão deste fenômeno poderiam envolver a remoção total dos indivíduos de um trecho do riacho, onde em seguida se soltassem indivíduos capturados em outras áreas, para verificar a seqüência de ocupação das áreas e as interações entre os indivíduos para a ocupação. Seria igualmente relevante verificar se, ao transportar um conjunto de indivíduos para uma região que desconhecem, tendem eles a manter sua condição anterior, de ocupantes de território ou marginais.

4.2 OBSERVAÇÕES versus EXPERIMENTOS

Os resultados obtidos das observações de invasões espontâneas foram semelhantes aos obtidos nos experimentos de adição de intrusos, nas duas espécies, mostrando que em áreas de machos as fêmeas invasoras são aceitas e os machos são expulsos; em áreas de fêmeas, os machos permanecem e as fêmeas são expulsas e em áreas de casais os invasores dos dois sexos são expulsos. Isto evidencia que as manipulações realizadas durante os experimentos de adição de intrusos, não alteraram substancialmente o comportamento dos indivíduos e os resultados dos experimentos.

Invasões espontâneas foram raramente vistas, sugerindo que indivíduos já estabelecidos podem advertir potenciais invasores. Várias espécies de Gerrídeos se comunicam através de emissão de ondas produzidas pelo batimento das patas na superfície da água. Uma das funções demonstradas deste comportamento é o de advertência de que uma área está ocupada (Wilcox e Spence, 1986). Não se pode descartar a idéia que a advertência possa ser visual.

4.3 - EXPERIMENTOS DE ADIÇÃO DE INTRUSOS VERSUS ADIÇÃO EM ÁREAS DESOCUPADAS

Os experimentos com B. albinerva de adição de indivíduos em áreas desocupadas mostraram que muitos indivíduos não permaneceram. Isto não era esperado, porque se áreas boas são recursos limitados, os indivíduos deveriam, na maioria das vezes, instalar-se nestas áreas desocupadas. Uma possível explicação para isto é que as áreas escolhidas, embora já houvessem sido ocupadas conforme observações anteriores, haviam deixado de ter as qualidades necessárias para que os indivíduos lá permanecessem. Os poucos resultados com B. furva mostraram a mesma tendência.

Em B. albinerva, considerando que ao chegar a uma área desocupada, um indivíduo tem chances iguais de permanecer ou sair, os experimentos de adição de intrusos em áreas ocupadas parecem indicar que uma maior permanência de um sexo, numa área, deve estar associada a uma atração pelo indivíduo do outro sexo já presente na área, assim como uma menor frequência de permanência deve estar ligada a uma tendência a evitar o indivíduo já estabelecido. Do ponto de vista do residente, isto se daria pela tolerância ou agressividade ao invasor. Desta forma, em áreas de machos onde a maioria das fêmeas permanecem, ou em áreas de fêmeas onde a maioria dos machos permanecem, estaria havendo uma atração dos invasores por estas áreas provavelmente devido à presença dos residentes do sexo oposto. No caso contrário, em que a maioria dos machos não permanecem em áreas de machos e das fêmeas que não permanecem em áreas de

fêmeas, estaria ocorrendo uma interação de evitação destas áreas, devido à agressividade dos residentes.

4.4 - EXPERIMENTOS DE ADIÇÃO DE INTRUSOS

4.4.1 - Comportamento territorial

Segundo Brown e Orians (1970), para que uma área possa ser chamada de território é necessário que: 1- seja um área fixa; 2- haja atos de defesa territorial que evoquem escape e evitem rivais; 3- a área torne-se mais ou menos exclusiva.

As observações de invasões naturais e os resultados dos experimentos de adição de intrusos mostram que, nas duas espécies estudadas, os dois sexos apresentavam áreas com estas características. Os dois sexos, portanto, mostraram-se territoriais, defendendo suas áreas apenas contra indivíduos de seu próprio sexo. As duas espécies apresentaram comportamento semelhante entre si. Nas duas há poliginia, a área dos machos sobrepõe a das fêmeas, o comportamento de perseguição e de expulsão é semelhante, e cada sexo defende sua área apenas contra indivíduos de seu próprio sexo.

O ambiente ocupado por cada espécie apresenta pequenas diferenças quanto à velocidade da correnteza, pluviosidade e sazonalidade. Campinas tem uma diferença mais marcante entre época seca e chuvosa que a Juréia, onde a precipitação é alta praticamente durante todo o ano. Apesar destas diferenças, os

dois locais podem ser considerados semelhantes e chamados de ambientes estáveis, para os Gerrídeos. Ambiente estável seria aquele que durante a vida do indivíduo é perene não havendo risco de vir a secar. Esta estabilidade do ambiente poderia justificar as semelhanças de comportamento entre as duas espécies, e as pequenas diferenças se deveriam a características de cada espécie ou às pequenas diferenças ambientais.

As semelhanças observadas levantam a questão se deve ser esperado que as outras espécies deste gênero apresentem padrões comportamentais semelhantes. Entre os Gerrídeos, o gênero mais estudado até o momento foi Gerris e as diferentes espécies apresentaram padrões variados do comportamento (Tabela 23). Há espécies onde os dois sexos são territoriais, outras onde só os machos são territoriais e outras ainda em que só as fêmeas são territoriais. Mesmo espécies que ocorrem em ambientes semelhantes (estáveis ou instáveis) apresentam padrões diferentes de territorialidade. Esta falta de padrão observada nas espécies de Gerris dificulta inferir qual seria o comportamento observado nas outras espécies de Brachymetra.

Das espécies de Gerrídeos estudadas até agora, a que apresentou o comportamento mais semelhante ao das espécies estudadas aqui foi Eurymetra natalensis, uma espécie tropical africana (Nummelin, 1988). Esta espécie também apresenta os dois sexos territoriais, as áreas dos machos sobrepõem as das fêmeas, pode haver mais de uma fêmea na área de um macho, os indivíduos ficam no centro do riacho, "patinando" contra a corrente e a área dos indivíduos só é defendida de membros de mesmo sexo.

Em duas outras espécies de Gerrídeos, os dois sexos apresentaram comportamento territorial: em Gerris remigis os machos defendem suas áreas também contra fêmeas (Wilcox e Ruckdeschel, 1982; Rubenstein, 1984) e em Tenagogonus albovittatus, os machos defendem suas áreas contra machos e as fêmeas contra machos e fêmeas. Nas outras espécies estudadas até agora, apenas um dos sexos era territorial (ver tabela 23).

Em insetos, a defesa de áreas onde se dá toda a manutenção e outras atividades, incluindo reprodução, por parte de machos e fêmeas era até recentemente reconhecida apenas para insetos sociais (Baker, 1983). As observações feitas por Wilcox e Ruckdeschel (1982), Rubenstein (1984), Nummelin (1988) e o presente trabalho, em que os dois sexos apresentaram territorialidade, mostram que insetos não-sociais apresentam territorialidade complexa e sugerem que a aparente raridade do fenômeno se deva à falta de mais observações.

Um possível fator de favorecimento da evolução de territorialidade em insetos semiaquáticos é sua ocupação de um ambiente basicamente bi-dimensional. A ocupação deste tipo de ambiente, fácil de patrulhar e de perceber intrusos, facilitaria a manutenção de territórios? Seria isto que tornaria este fenômeno relativamente comum neste grupo? Territorialidade também foi constatada em Veliídeos, Rhagovelia scabra (Wilson et al., 1978) um grupo próximo, ecológica e filogeneticamente, aos Gerrídeos, que também ocorre na superfície da água.

Tabela 23 - Espécies de gerrídeos territoriais, sub-família, sexo territorial, recurso defendido, tipo de ambiente ocupado pela espécie

Espécie	Sub-Família	Sexo	Recurso	Ambiente	Autor
<u>Gerris remigis</u>	Gerrinae	macho	alimento	estável	Wilcox et al., 1982
		fêmea	alimento		
<u>Gerris remigis</u>	Gerrinae	macho	alimento e st. de acasalamento	estável	Rubenstein, 1984
		fêmea	alimento		
<u>Gerris najas</u>	Gerrinae	fêmea	alimento	estável	Vepsalainen et al., 1985a
<u>Gerris cinereus</u>	Gerrinae	fêmea	alimento	estável	Vepsalainen et al., 1985b
<u>Gerris elongatus</u>	Gerrinae	macho	st. de acasalamento e de oviposição	estável	Hayashi, 1985
<u>Gerris swakopensis</u>	Gerrinae	macho	st. de acasalamento	instável	Nummelin, 1988
<u>Limnoporus rufoscutellatus</u>	Gerrinae	macho	st. de acasalamento	instável	Vepsalainen et al., 1985a
<u>Limnoporus rufoscutellatus</u>	Gerrinae	macho	st. de acasalamento	estável	Nummelin, 1987
<u>Limnoporus dissortis</u>	Gerrinae	macho	st. de oviposição	instável	Spence et al., 1986 Wilcox et al., 1986

st = sítio

Tabela 23 - Espécies de gerrídeos territoriais, sub-família, sexo territorial, recurso defendido, tipo de ambiente ocupado pela espécie.
(continuação)

Espécie	Sub-Família	Sexo	Recurso	Ambiente	Autor
<u>Limnoporus notabilis</u>	Gerrinae	macho	st. de oviposição	instável	Spence et al., 1986 Wilcox et al., 1986
<u>Tenagogonus albovittatus</u>	Gerrinae	macho	st. de acasalamento	instável	Nummelin, 1988
		fêmea	st. de acasalamento	instável	
<u>Trepobates becki</u>	Trepobatinae	fêmea	não identificado	estável	Lewinsohn, 1983
		macho (?)			
<u>Rhagadotarsus kraepelini</u>	Rhagadotarsinae	macho	st de oviposição	estável	Wilcox, 1972
<u>Rhagadotarsus hutchinsoni</u>	Rhagadotarsinae	macho	st. de oviposição	estável	Nummelin, 1988
<u>Eurymetra natalensis</u>	Halobatinae	macho	fêmeas	estável	Nummelin, 1988
		fêmea	alimento		
<u>Brachymetra albinerva</u>	Halobatinae	macho	fêmeas	estável	este trabalho
		fêmea	alimento		
<u>Brachymetra furva</u>	Halobatinae	macho	fêmeas	estável	este trabalho
		fêmea	alimento		

st. = sítio

? = possivelmente

4.4.2 - Brachymetra albinerva: população densa versus população esparsa

A mudança do padrão de permanência observada entre os experimentos com populações esparsas e densas, parece ser mais evidente, quando se observa as respostas obtidas nos experimentos de adição de fêmeas intrusas. Quando a população estava esparsa, a maioria das fêmeas intrusas postas com machos solitários abandonaram as áreas, ao passo que, nas populações densas a maioria permaneceu em áreas de machos. A adição de fêmeas em áreas de casais em populações esparsas causou uma permanência proporcionalmente maior do que quando a população era densa. Estas diferenças podem ser explicadas pela hipótese do limiar de poliginia de Verner e Willson (1966). Assim, se as fêmeas que chegam posteriormente a uma área encontram os machos com melhores áreas já acasalados, estas precisarão optar entre estabelecer-se como a segunda fêmea de um macho com uma boa área ou como a primeira de um macho com uma área de menor qualidade, presumindo que fêmeas ocupem as melhores áreas primeiro. Pode-se supor que, quando a população era esparsa, as fêmeas tenham algum modo de avaliar a qualidade dos machos ou da área ocupada por eles e julgar a conveniência de permanecer na área, enquanto que, com a população densa, não poderiam ser tão exigentes, devido a uma maior competição por machos, ou por suas áreas.

A maturidade sexual das fêmeas também pode afetar a permanência das fêmeas em territórios. Arnqvist (1989), Clark (1988) e Wilcox (1984) citam exemplos em que fêmeas de Gerrídeos resistem a serem sexualmente molestadas por machos. As

populações de B. albinerva são mais esparsas quando os ovos (colocados pelos adultos no inverno anterior), começam a eclodir, e nessa época, as fêmeas são recém adultas, na maioria e possivelmente não estejam sexualmente maduras; e, também, no final do inverno, quando praticamente a maioria dos indivíduos já morreu, e provavelmente as fêmeas já se tenham reproduzido.

4.5 - FUNÇÃO DO TERRITÓRIO

Nas espécies de Gerrídeos em que foi observada territorialidade, as funções desse comportamento mostraram-se variadas. Um esquema preliminar do estado de conhecimento sobre o assunto, incluindo o tipo de ambiente ocupado por cada espécie, é apresentado na tabela 23.

Em resumo, pode-se dizer que as espécies que ocorrem em ambientes estáveis (ambientes perenes durante a vida dos indivíduos), podem ter qualquer um dos sexos territoriais, ou mesmo os dois sexos simultaneamente e o tipo de recurso defendido, nestes casos, por fêmeas, está primariamente relacionado com alimentação e, em machos, está relacionado a alimentação ou a reprodução. Em ambientes instáveis (aqueles que durante a vida dos indivíduos podem vir a secar e forçá-los a procurar outro local), tanto machos quanto fêmeas podem apresentar comportamento territorial e, neste caso, tanto os machos quanto as fêmeas defendem territórios relacionados à reprodução. É interessante que em ambientes instáveis não foi encontrada nenhuma espécie em que um dos dois sexos ou ambos

defendesse territórios ligados à alimentação.

Seria possível aceitar estas generalizações e predizer a função do território conhecendo-se o ambiente ocupado pela espécie e o sexo territorial? Neste caso, nas duas espécies observadas neste estudo, seria esperado que as fêmeas apresentassem territórios de alimentação e os machos de alimentação ou ligado a reprodução. Porém os experimentos examinando a função do território, não mostraram uma associação entre a territorialidade de machos ou de fêmeas a alimentação ou a reprodução. Nummelin (1988), usando o mesmo procedimento experimental mostrou que a retirada de alimento diminui a permanência de fêmeas, enquanto que a retirada das fêmeas diminui a permanência dos machos. Isto levou este autor a concluir que as áreas das fêmeas seriam territórios de alimentação e as dos machos de acasalamento.

É possível que as diferenças dos resultados dos experimentos feitos com fêmeas por mim e por Nummelin (1988) se devam a diferenças de ambiente. Possivelmente o ambiente onde Nummelin realizou seu experimento fosse um ambiente mais aberto, com menor cobertura arbórea sobre o rio, em que a colocação de duas redes de tule, tenha diminuído drasticamente a quantidade de alimento disponível e alterado a permanência das fêmeas. Quanto à não mudança de permanência dos machos após a retirada das fêmeas nas espécies que estudei, talvez a diferença dos resultados obtidos em relação aos de Nummelin devam-se a diferenças reais entre as espécies. Um acompanhamento por um período de tempo maior poderia evidenciar se minha conclusão é correta.

Não consegui evidenciar se as fêmeas defendem suas áreas devido a alimento, mas como as categorias de territórios fundamentalmente são alimentação e reprodução (Hinde 1956), a alternativa para o comportamento das fêmeas seria que suas áreas são usadas para fins de reprodução. Segundo Vepsalainen e Nummelin (1985a), os territórios de reprodução de fêmeas de *Gerrídeos* poderiam ser mantidos devido a 1) garantia de parceiros, 2) cuidado parental com as ninfas, ou 3) proteção dos ovos. A primeira alternativa não parece plausível, uma vez que a área de um macho se sobrepõe às das fêmeas, de modo que elas têm acesso praticamente só a este macho, pois intrusos são expulsos pelos machos estabelecido. A segunda alternativa também não parece provável, pois não é comum observar ninfas junto às fêmeas e, quando presentes em suas áreas, as ninfas se posicionam junto às margens. A terceira alternativa parece ainda mais improvável uma vez que apenas uma vez observei uma fêmea ovipondo um ovo isolado, sobre uma folha caída e, após ter oviposto retornar ao centro de sua área e, aparentemente, não mais guardar o ovo. Por exclusão, parece mais provável que as áreas das fêmeas sejam defendidas devido a alimento. As fêmeas de *Eurymetra natalensis*, que possuem um comportamento bastante semelhante ao das duas espécies de *Brachymetra*, defendem territórios de alimentação (Nummelin, 1988). As três espécies ocupam ambientes lóticos, o que pode favorecer a concentração de alimento trazido pela corrente em determinados pontos, vantajosamente defendidos como territórios de alimentação.

Para que isto se esclarecesse de modo satisfatório, o método poderia ser aperfeiçoado, manipulando-se mais

rigorosamente os possíveis itens defendidos, por exemplo, colocando-se uma rede de tule cobrindo toda a extensão do riacho, assim evitando que os alimentos chegassem ao riacho vindos da vegetação arbórea que cobre os riachos. Isto reduziria mais fortemente o nível de alimento disponível para os Gerrídeos e poderia evidenciar se para as fêmeas o alimento é recurso defendido em um território.

O número de parceiras com quem os machos das duas espécies estudadas podem ser encontrados mostrou-se relacionado positivamente a uma maior permanência em uma área. Isto sugere que, os territórios de machos podem estar sendo defendidos devido a uma maior chance de encontrar parceiras, quando permanecem em uma área.

É interessante que, embora as chances de encontrar parceiras dos machos de B. albinerva aumentem quando permanecem mais tempo em uma área, são as fêmeas que ficam mais tempo. Esta situação é potencialmente de conflito para o macho, devendo o indivíduo avaliar a vantagem de permanecer num local ou a de sair à procura de fêmeas não acasaladas. No entanto, é possível que, ao calcular a média de dias em que um indivíduo permaneceu em um local não consegui distinguir os indivíduos errantes, que não conseguem se estabelecer e permanecer em um mesmo local dos residentes bem-sucedidos. Neste caso, a permanência média dos dois sexos, considerando apenas os residentes, poderia ser semelhante.

Nummelin (1988) também manipulou a intensidade da correnteza, para examinar o efeito sobre a territorialidade em E. natalensis; entretanto ambos os sexos mantiveram seu padrão de

permanência após a alteração da direção da correnteza. Embora eu não tenha testado a influência da correnteza na persistência dos indivíduos de B. albinerva e B. furva, a sua velocidade em si não parece determinar o estabelecimento dos territórios. Seria interessante verificar qual o papel desempenhado pela correnteza do riacho no estabelecimento e manutenção de um território.

Note-se que em algumas espécies de Gerrídeos, há populações territoriais e não territoriais. Em Trepobates becki, apenas indivíduos em remansos isolados são claramente territoriais, enquanto que nas partes de correnteza mais intensa, encontram-se agrupamentos densos de indivíduos que não parecem guardar mesmo uma distância individual mínima (T. Lewinsohn, comunicação pessoal)

4.6 - AMBIENTE VERSUS PARENTESCO

Como já discutido, o comportamento territorial mostrou-se bastante variável entre espécies, seja quanto ao sexo territorial, seja quanto ao tipo de recurso defendido (Tabela 23). Das espécies estudadas até hoje, nove pertencem à sub-família Gerrinae, uma à sub-família Halobatinae, duas à sub-família Rhagadotarsinae e uma à sub-família Trepobatinae, (classificação de Hungerford e Matsuda, 1960). Apenas em Ptilomerinae, outra sub-família deste grupo, ainda não foram realizados estudos sobre territorialidade.

Estas ocorrências, de diferentes padrões de territorialidade, levam a crer que, caso haja uma base genética de determinação do comportamento, esta deve ter surgido antes da diferenciação das várias sub-famílias, ou que este comportamento seja facilmente evoluído, de tal modo que, surge independentemente em diferentes linhagens.

As espécies de Gerrinae, a sub-família mais estudada, desenvolveram padrões de territorialidade diferentes. Isto sugere que a base filogenética não seja o principal fator a determinar o padrão comportamental exato, que estaria mais diretamente relacionado ao tipo de ambiente ocupado pela espécie, nestes organismos. Haveria, então, uma plasticidade evolutiva para ajuste a condições particulares.

A semelhança de comportamento entre Eurymetra natalensis (Nummelin, 1988) Brachymetra albinerva e B. furva, faz pensar se seria esperado que espécies que ocorram em ambientes tropicais apresentem este padrão comportamental.

Para isto, são necessários outros estudos, em espécies de áreas tropicais, para verificar o real papel desempenhado pelo ambiente na determinação dos padrões de territorialidade das espécies de Gerrídeos.

Como ressaltado por Vepsalainen e Nummelin (1985b), os Gerrídeos oferecem condições excelentes para o estudo da territorialidade como uma adaptação estratégica em situações ecológicas específicas. Seu potencial, especialmente em ambientes tropicais, apenas começa a ser aproveitado.

V - CONCLUSÕES

- 1 - As populações estudadas de Brachymetra albinerva e de Brachymetra furva apresentaram comportamento territorial nos dois sexos, os machos defendendo seus territórios apenas contra machos e as fêmeas apenas contra fêmeas.
- 2 - Os indivíduos de ambas as espécies formaram casais ou haréns, com territórios, contendo de 0 a 3 fêmeas, embutidos dentro do território de um único macho. O sistema de acasalamento é monoginia/poliginia seqüencial.
- 3 - Independentemente do tamanho populacional, esparsos ou densos, os dois sexos de B. albinerva mantiveram-se territoriais, mas a tolerância a indivíduos intrusos, em B. albinerva foi maior quando a população estava mais densa.
- 4 - O padrão de permanência de intrusos mostrou-se semelhante entre B. albinerva e B. furva, quando o tamanho populacional da primeira espécie era maior, embora a segunda espécie tenha se mostrado menos tolerante a invasões.
- 5 - O recurso defendido por machos de Brachymetra albinerva e B. furva parece ser áreas atraentes para fêmeas. Em fêmeas, das duas espécies, o recurso defendido não foi determinado. Possivelmente as fêmeas das duas espécies defendem territórios de alimentação, comparando-se com o comportamento de fêmeas, de outras espécies, descrito na literatura.

VI - LITERATURA CITADA

- Agresti, A. 1984. Analysis of ordinal categorical data. Wiley, New York. 287 p.
- Baker, R. R. 1972. Territorial behaviour of nymphalid butterflies, Aglais urticae (L) and Inachis io (L). Journal of Animal Ecology 41:453-469.
- Baker, R. R. 1983. Insect territoriality. Annual Review of Entomology 28:65-89.
- Brown, J. L. 1964. The evolution of diversity in avian territorial systems. Wilson Bulletin 76:160-169.
- Brown, J. L. e G. H. Orians. 1970. Spacing patterns in mobile animals. Annual Review of Ecology and Systematics 1:239-262.
- Cooper, S. D. 1984. The effects of trout on water striders in stream pools. Oecologia 63:376-379.
- Cortês, J.; A. Alcântara; H. Palo Jr.; Z. Koch e F. P. Campos. 1989. Juréia. A luta pela vida. Ed. Index Ltda. São Paulo. 134 p.

- Drake, C. J. 1957. New neotropical Halobatinae (Hemiptera: Gerridae). *Bulletin of the Brooklyn Entomological Society* 52:128-130.
- Fitzpatrick, S. M. e W. G. Wellington. 1983. Insect territoriality. *Canadian Journal of Zoology* 61:471-486.
- Gomes, C. L. 1981. Alguns aspectos morfológicos de Brachymetra albinerva (Amyot e Serville, 1843) (Hemiptera:Gerridae) *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz* 76: 169-180.
- Hart, D. D. 1987. Feeding territoriality in aquatic insects: cost-benefit models and experimental tests. *American Zoologist* 27:371-386.
- Hayashi, K. 1985. Alternative mating strategies in the waterstrider Gerris elongatus (Heteroptera, Gerridae). *Behavioural Ecology and Sociobiology* 16:301-306.
- Hinde, R. A. 1956. The biological significance of the territories of birds. *Ibis* 98:340-369.
- Hungerford, H. B. e R. Matsuda. 1960. Keys to subfamilies, tribes, genera and subgenera of the Gerridae of the world. *University of Kansas Science Bulletin* 41:3-23.

- Huxley, J. S. 1934. A natural experiment on the territorial instinct. *British Birds* 27:270-277.
- Kluyver, H. N. e L. Tinbergen. 1953. Territory and the regulation of density in titmice. *Archives Neerlandaises de Zoologie* 10:265-274.
- Lewinsohn, T. M., K. Kramer, e S. Ward. 1983. Evidence for territoriality in Trepobates becki (Hemiptera, Gerridae): I - Experimental assessment of density adjustment in contained areas. Fern Mountain Ecology Program, Northern Arizona University. (Relatório não publicado).
- Lewinsohn, T. M. 1983. Evidence for territoriality in Trepobates becki (Hemiptera - Gerridae): II - Behavioral correlates of sex and wing polymorphism. Fern Mountain Ecology Program, Northern Arizona University. (Relatório não publicado).
- Maynard Smith, J e G. A. Parker. 1976. The logic of assymmetrical contests. *Animal Behaviour* 24:159-175.
- Noble, G. K. 1939. The role of dominance on the social life of birds. *Auk* 56:263-273.
- Nummelin, M. 1987. Ripple signals of the waterstrider Limnoporus rufoscutellatus (Heteroptera, Gerridae). *Annales Entomologici Fennici* 53:17-22.

- Nummelin, M. 1988. The territorial behaviour of four Ugandan waterstriders? species (Heteroptera, Gerridae): a comparative study. *Annales Entomologici Fennici* 54:121-134.
- Polhemus, J. T. e H. C. Chapman. 1979. Family Gerridae/ water striders, pond skaters, wherryman. *Bulletin of the California Insect Survey* 21:58-69.
- Price, P. W. 1984. *Insect Ecology*. 2nd ed. Wiley, New York. 207 p.
- Rubenstein, D. I. 1984. Resource acquisition and alternative mating strategies in water striders. *American Zoologist* 24: 345-353.
- Shaw, J. G. 1933. A study of the genus Brachymetra. *University of Kansas Science Bulletin* 21:221-233.
- Sokal, R. R. e F. J. Rohlf. 1981. *Biometry*. W. H. Freeman, New York. 859 p.
- Spence, J. R. 1986a. Interactions between the scelionid egg parasitoid Iiphodytes gerriphagus (Hymenoptera) and its gerrid hosts (Heteroptera). *Canadian Journal of Zoolgy* 64: 2728-2738.

- Spence, J. R. 1986b. Relative impacts of mortality factors in a field population of the waterstrider Gerris buenoi Kirkaldy (Heteroptera:Gerridae). *Oecologia* 70:68-76.
- Spence, J. R. e R. S. Wilcox. 1986. The mating system of two hybridizing species of water striders (Gerridae).
II - Alternative tactics of males and females. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 19:87-95.
- Stokes, A. W. (ed.) 1974. Territory. Benchmark Papers in animal Behavior vol 2. Stroudsburg, Pennsylvania, Dowden, Hutchinson e Ross Inc. 398 p.
- Upton, G. J. G. 1978. The analysis of cross-tabulated data. Wiley, New York. 148 p.
- Vepsalainen, K. 1985. Exclusive female vs male territoriality in two waterstrider (Gerridae) species: hypothesis of function. *Annales Entomologici Fennici* 51:45-49.
- Vepsalainen, K. e M. Nummelin. 1985a. Female territoriality in the waterstriders Gerris najas and G. cinereus. *Annales Zoologici Fennici* 22:433-439.
- Vepsalainen, K. e M. Nummelin. 1985b. Male territoriality in the waterstrider Limnoporus rufoscutellatus (Gerridae). *Annales Zoologici Fennici* 22:441-448.

- Verner, J. e M. F. Willson. 1966. The influence of habitats on mating systems of North American passerine birds. *Ecology* 47: 143-147.
- Wheelwright, N. T. e G. S. Wilkinson. 1985. Space use by a neotropical water strider (Hemiptera:Gerridae): sex and age-class differences. *Biotropica* 17:165-169.
- Wilcox, R. S. 1972. Communication by surface waves. Mating behavior of a waterstrider (Gerridae). *Journal of Comparative Physiology* 80:255-266.
- Wilcox, R. S. 1984. Male copulatory guarding enhances female foraging in a water strider. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 15:171-174.
- Wilcox, R. S. e T. Ruckdeschel. 1982. Food threshold territoriality in a water strider (Gerris remigis). *Behavioural Ecology and Sociobiology* 11:85-90.
- Wilcox, R. S. e J. R. Spence. 1986. The mating system of two hybridizing species of water striders (Gerridae) I - Ripple signal functions. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 19: 79-85.
- Wilson, D. S., M. Leighton e D. R. Leighton. 1978. Interference competition in a tropical ripple bug (Hemiptera:Veliidae). *Biotropica* 10:302-306.

Wilson, E. O. 1975. **Sociobiology**. Belknap Press, Cambridge.
697 p.

Zimmermann, M. e J. R. Spence. 1989. Prey use of the fishing spider **Dolomedes triton** (Pisauridae:Aranae): an important predator of the neuston community. **Oecologia** 80:187-194.