

Onildo João Marini-Filho



Defesa de Recursos Alimentares e Interações Aéreas entre Borboletas Simpátricas do Gênero Hamadryas

Este exemplar corresponde à redação final da tese defendida pelo (a) candidato (a) Onildo João Marini-Filho

aprovada pela Comissão Julgadora.

12/2/96 *Woodruff W. Benson*

Tese apresentada ao Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas como requisito parcial para a obtenção do grau de Mestre em Ciências Biológicas na área de Ecologia

Orientador: Woodruff Whitman Benson

Campinas

1996



FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA  
BIBLIOTECA CENTRAL DA UNICAMP

M338d Marini-Filho, Onildo João  
Defesa de recursos alimentares e interações aéreas  
entre borboletas simpátricas do gênero *Hamadryas* /  
Onildo João Marini-Filho. -- Campinas, SP : [s.n.], --  
1996.

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

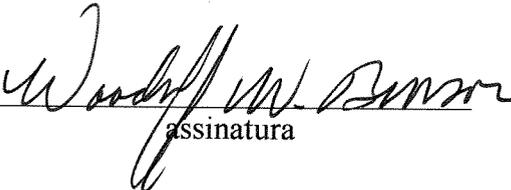
1. Lepidóptero. 2. Animais-Comportamento agressivo.  
3. Animais - Alimentos. I. Benson, Woodruff Whitman.  
II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de  
Biologia. III. Título.

Campinas, 12 de fevereiro de 1996

**BANCA EXAMINADORA:**

**TITULARES:**

Prof. Dr. Woodruff Whitman Benson (Orientador)

  
assinatura

Prof. Dr. Rogério Parentoni Martins

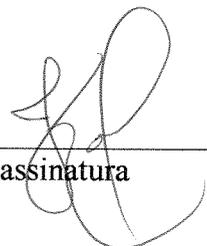
\_\_\_\_\_  
assinatura

Prof. Dr. João Vasconcelos Neto

  
assinatura

**SUPLENTE:**

Prof. Dr. Kléber Del Claro

  
assinatura

**APROVADA**

Dedico esta tese a meu pai Onildo J. Marini, um grande pesquisador, e a minha mãe, Selci M. Becker Marini, por seu amor.

## AGRADECIMENTOS

Agradeço ao meu orientador Woodruff Whitman Benson pelo precioso apoio científico em todas as fases do trabalho, ao professor Keith Brown Jr. por valiosas informações e identificação de borboletas e ao professor Rogério Parentoni Martins por estimulantes discussões que me fizeram mudar o rumo deste trabalho e críticas em várias fases da tese.

Agradeço ao meu irmão e colega Miguel Ângelo Marini pela "iniciação" e contínuo apoio desde que passei a me interessar e compreender melhor a fascinante ecologia, ao borboleteiro Carlos Eduardo G. Pinheiro (Xuxú) pelo pontapé inicial no estudo deste bonito e fascinante grupo de organismos e a Alexandre Ruszczyk pelo incentivo, estimulantes discussões e pela crítica de uma versão preliminar do manuscrito.

Agradeço aos professores Ivan Sazima, Thomas Lewinsohn, Flávio Maes dos Santos, João Vasconcellos Neto e Bruce Williamson pela grande quantidade de informações valiosas que me proporcionaram durante os cursos de mestrado e aos pesquisadores Robert Srygley, Allen Herre, Stanley Rand, Alexandre Bamberg Araújo e Guarino Colli por sábios comentários durante seminários deste trabalho.

Um grande obrigado ao Klaus pelo excelente desenho das borboletas.

Aos grandes colegas-amigos Rudi Laps, Tereza Sposito, Roberta Mameri Carvalho, Monique Van Sluys, André Vitor Freitas, Alexandre Palma, Edison Sujii, José Eugênio Figueiras, José Sabino e todos com quem convivi agradeço o convívio e peço que me desculpem por tê-los abandonado tão cedo. Agradeço a todos pelo valiosíssimo crescimento intelectual e moral proporcionado.

Agradeço a Gláucia Zerbini, e aos meus pais Onildo e Selci Marini pela compreensão, tolerância e apoio irrestrito em toda minha fase acadêmica.

Agradeço aos inseparáveis amigos de Marroc, Gongga e Smurf: Laurent "Duncansteg" Dardenne, Pedro "Baldus" Roitman, Sidarta Ribeiro e sua inesquecível Malabata, "Mestre" Serguei Soares, Sílvia "Glaal" Rossi, Renato "Groo Brancaleone", Cássio "Dúrin", Alexandre "Ozymandias", Andrei "Hound", Cristine "Kassandra", e Renato Malcher pela inspiração e apoio intra e extra acadêmico.

Agradeço aos funcionários da RFL, José Martins, pela identificação do material botânico e Robson e Elzi, pela ajuda na construção do viveiro.

Agradeço a CAPES que financiou a bolsa de estudos durante o curso de Mestrado (1992-1994), a FAPESP que financiou parte do projeto de pesquisa (1993-1994) (Auxílio 93/0555-7 a W. W. Benson) e a Reserva Florestal de Linhares por fornecer apoio logístico durante as coletas de dados.



## LISTA DE FIGURAS

### Capítulo 1

- Figura 1 - a)** Marcação com cores utilizando tinta de tecido para borboletas de asas claras.  
**b)** Marcação com caneta capilar com "nanquim" branco na face ventral de asas de borboletas escuras .. .. . 13
- Figura 2 -** Insetário utilizado para observações comportamentais .. .. . 14
- Figura 3 -** Comprimento da asa anterior de machos (M) e fêmeas (F) de seis espécies de Hamadryas capturados na Reserva Florestal de Linhares, ES. .. .. . 16
- Figura 4 -** Seqüência de comportamentos estereotipados utilizados por Hamadryas dos grupos feronia e laodamia em defesa de alimento. .. .. . 23
- Figura 5 -** Fases 1 a 7 da seqüência de comportamentos estereotipados realizados por indivíduos de Hamadryas dos grupos feronia e laodamia em defesa de recurso alimentar. 27
- Figura 6 -** Frequências relativas do índice do escalonamento, somando-se as fases do escalonamento de combates estereotipados subseqüentes ocorridos entre os mesmos indivíduos de Hamadryas em disputa por recurso alimentar dentro do viveiro. .. 29
- Figura 7 -** Frequências relativas de combates entre indivíduos de Hamadryas em pousos de alimentação e descanso no viveiro em relação ao horário. .. .. . 30
- Figura 8 - a)** Índice do escalonamento dos combates ao longo do dia entre indivíduos de Hamadryas disputando um recurso alimentar no viveiro. **b)** Tempo que os indivíduos permaneceram se alimentando até a hora em que estes deixaram o pouso de alimentação. 31

- Figura 9** - Índice do escalonamento dos combates em relação à assimetria de tamanho entre residente e agressor, medida através da porcentagem de diferença de comprimento da asa anterior, de indivíduos de Hamadryas disputando um recurso alimentar no insetário. 32
- Figura 10** - Frequências relativas de brigas em que o residente venceu em relação às que o agressor venceu em função da porcentagem de diferença de comprimento da asa anterior entre Hamadryas disputando um recurso alimentar. .. .. 34
- Figura 11** - Frequências relativas dos resultados dos combates entre indivíduos de Hamadryas residentes e agressores em disputa por recurso alimentar no insetário separados por sexo. .. .. 38
- Figura 12** - Frequências relativas dos resultados dos combates entre indivíduos de Hamadryas residentes e agressores em disputa por recurso alimentar no insetário separados por sexo. .. .. 40
- Figura 13** - Escalonamento dos combates entre Hamadryas spp. em relação ao tempo que o residente permaneceu se alimentando até o momento do encontro. .. .. 42
- Figura 14** - Frequências relativas de ocorrência dos resultados de combates entre dois indivíduos de Hamadryas disputando um recurso alimentar em relação ao tempo de residência. .. .. 43
- Figura 15** - Índice do escalonamento dos combates em pousos de descanso em relação à assimetria de tamanho entre indivíduos de Hamadryas residentes e agressores. .. 45
- Capítulo 2**
- Figura 1** - Manipulação de borboletas Hamadryas permitindo o movimento das asas anteriores: "Teste de estridulação de Otero". .. .. 56

**Figura 2** - Frequências relativas de perseguições aéreas com indivíduos identificados. a) Perseguições efetuadas por um indivíduo perseguidor. b) Perseguições sofridas por um indivíduo perseguido. .. .. . 62

**Figura 3** - Relação entre o número de vezes que indivíduos obtiveram sucesso em defender o pouso de alimentação e o número de perseguições em vôo efetuadas pelos mesmos. 63

## LISTA DE TABELAS

### Capítulo 1

**Tabela 1** - Médias do comprimento da asa anterior de machos e fêmeas de seis espécies de Hamadryas estudadas na Reserva Florestal de Linhares, com as diferenças absolutas e testes de significância das diferenças. .. .. . 18

**Tabela 2** - Fauna de lepidópteros ninfalídeos capturados em armadilhas de frutos em fermentação na Reserva Florestal de Linhares em 1993. .. .. . 21

**Tabela 3** - Frequência de combates entre as seis espécies de Hamadryas testadas sobre isca de frutos em fermentação dentro do viveiro. .. .. . 26

**Tabela 4** - Porcentagem de vitórias em relação à condição de residência e à porcentagem de diferença de tamanho de Hamadryas em disputa por recurso alimentar no insetário. 36

**Tabela 5** - Frequências relativas do vencedor dos combates entre dois indivíduos de Hamadryas disputando recurso alimentar no viveiro em relação à diferença de idade entre residente e agressor. .. .. . 39

**Capítulo 2****Tabela 1 - Testes manuais de estridulação com machos e fêmeas das espécies de Hamadryas.**

.. .. .. .. .. .. .. .. .. .. 58

**Tabela 2 - Observações e testes de estridulação com Hamadryas em vários locais da região**

Neotropical. .. .. .. .. .. .. .. .. .. 59

## PROLEGÔMENOS

A seiva que flui do tronco de certas árvores é um dos recursos alimentares mais utilizados pelos imagos de várias espécies de borboletas Nymphalidae (Owen 1971, Rosenberg 1989), abelhas, vespas, moscas e besouros (Wilson & Hort 1926, Ruszczyk 1987). Borboletas que utilizam seiva e frutos em decomposição pertencem à guilda das "comedoras de frutos" (DeVries 1988, 1994). Esta guilda está representada pelas subfamílias Charaxinae, Nymphalinae, incluindo Hamadryas (Jenkins 1983, Ruszczyk 1987), Apaturinae, Morphinae, Brassolinae e Satyrinae (*sensu* DeVries 1987). Porém, há uma considerável variação nos hábitos alimentares entre gêneros destas subfamílias (Owen 1971).

Charles Darwin, na sua viagem pelo Brasil, fez observações de Hamadryas feronia que intrigam os entomologistas até a atualidade:

*"...Os hábitos do Papilio feronia muito me surpreenderam. Esta borboleta não é rara, e freqüente geralmente as laranjeiras. Conquanto voe sempre alto, amiúde pousa nos troncos das árvores. Nessas ocasiões a cabeça fica voltada para baixo, e as asas, ao invés de se colarem verticalmente, como comumente acontece, estendem-se abertas num plano horizontal. Esta foi a única borboleta que vi servir-se das pernas como meio de locomoção. Não estando prevenido dessa particularidade, o inseto, quando aproximei cautelosamente a pinça, e no momento preciso em que ia tomá-lo, desviou-se rapidamente para um lado e fugiu. O fato mais singular, no entanto, é a propriedade de que goza esta espécie: a de produzir um ruído de chocalho. Várias vezes, quando duas borboletas, talvez um macho e uma fêmea, voltejavam [voando] num trajeto irregular, uma atrás da outra, pude ouvir distintamente pequenos estalidos, ao passarem próximos de onde me achava. O ruído era contínuo, em pequenos intervalos, e podia ser ouvido a cerca de vinte metros de distância. Tenho certeza de que na observação não houve ilusão alguma."*  
(Darwin, 1871).

Algumas espécies de Hamadryas, como feronia, februa e amphinome, são comuns em ambientes alterados, como pomares, bordas e clareiras de matas (Ross 1963, Jenkins 1983, Otero 1986) e áreas urbanas (Ruszczyk 1987, Rodrigues et al. 1993). Hamadryas comumente atacam quaisquer intrusos ou objetos que passem por perto, quer sejam borboletas, humanos, aves ou folhas caindo (Otero 1986).

As plantas hospedeiras de Hamadryas são quase exclusivamente euforbiáceas, dos gêneros Dalechampia e Tragia. A longevidade máxima observada em indivíduos de Hamadryas foi de 88 dias em H. februa e H. feronia da Venezuela (Otero 1986). Otero (1986) observou que fêmeas destas espécies ovipõem somente na estação chuvosa, embora muitos adultos permaneçam voando durante a estação seca (janeiro a março, na Venezuela).

O gênero Hamadryas Hübner é composto por 20 espécies exclusivamente neotropicais. Oito ocorrem nas Américas Central e do Sul, quatro são restritas ao México e América Central, oito ocorrem somente na América do Sul, sendo que seis destas ocorrem apenas na Bacia Amazônica e duas no sudeste do Brasil (Jenkins 1983).

Jenkins (1983) propõe a divisão do gênero em três grupos de espécies, ou subgêneros, com afinidades taxonômicas indicadas pelo padrão de ramificação das nervuras das asas. Os grupos propostos são: 1) Grupo de espécies februa (sub-gênero Ageronia), composto pelas espécies februa, chloe, amphichloe, glauconome, honorina, atlantis e albicornis; 2) Grupo de espécies feronia (sub-gênero Hamadryas), composto pelas espécies feronia, iphthime, epinome, arinome, amphinome, fornax, belladonna, guatemalena (e talvez as raras alicia e rosandra que possuem características dos grupos februa e feronia, o que enfraquece o argumento da separação entre estes grupos); 3) Grupo de espécies laodamia (sub-gênero Peridromia), composto pelas espécies laodamia, arete e velutina. Nove espécies de Hamadryas ocorrem no litoral norte do Espírito Santo, entre Linhares e Pedro Canário: laodamia, arete, feronia, arinome, amphinome, iphthime, epinome, februa e chloe (K. Brown Jr., comunicação pessoal). Destas, apenas H. chloe não foi estudada no presente trabalho.

Os padrões de coloração das oito espécies de Hamadryas são: 1) H. laodamia e H. arete têm partes ventrais com coloração geralmente associada a borboletas aposemáticas, negras, com pintas vermelhas. As partes dorsais também negras, apresentam pintas azuis podendo possivelmente ser confundidas com borboletas palatáveis de padrão semelhante, como Eunica spp. e Myscelia orsis (Nymphalinae). 2) H. amphinome e H. arinome têm pintas azuis-esverdeadas na superfície dorsal de ambas as asas, negro na superfície ventral das asas anteriores. Entretanto, H. amphinome possui a superfície ventral das asas posteriores vermelhas, enquanto as de H. arinome são negras. 3) As duas faces das asas de H. feronia, H. iphthime, H. epinome e H. februa apresentam um mosaico de tons de preto, cinza e branco, semelhante a casca de árvore, o que as torna crípticas quando pousadas em troncos claros.

O capítulo 1 desta tese trata especificamente da defesa de recursos alimentares<sup>(1)</sup> interespecífica<sup>(2)</sup> entre indivíduos de Hamadryas, dois fatos inéditos na literatura lepidopterológica. O estudo detalhado das brigas em pousos de alimentação visou elucidar o efeito de características físicas e de outras não correlacionadas à capacidade de defesa de recursos pelos indivíduos na determinação da intensidade e do vencedor das brigas. O capítulo 2 visou elucidar a função das interações aéreas entre indivíduos de Hamadryas, já que estas interações são tidas como comportamentos agonísticos. Os dados obtidos são utilizados para argumentar sobre a função de cada comportamento e sobre a impossibilidade da evolução de defesa espacial, ou territorialidade propriamente dita, entre borboletas deste gênero.

**CAP. 1 - DEFESA INTRA E INTERESPECÍFICA DE RECURSOS  
ALIMENTARES EM BORBOLETAS SIMPÁTRICAS DO GÊNERO  
NEOTROPICAL HAMADRYAS (NYMPHALIDAE)**

**RESUMO**

Embora machos de borboletas comumente defendam fêmeas ou locais para acasalamento, a defesa de recursos alimentares é um fenômeno raro, poucas vezes documentado. Conflitos decorrentes da competição entre indivíduos pela posse de alimentos podem ser analisados através de uma estimativa de custos e benefícios associados ao combate pela posse do alimento. Neste estudo analiso os efeitos de assimetrias correlacionadas e não correlacionadas à capacidade de um indivíduo defender um recurso na determinação de conflitos entre borboletas simpátricas do gênero Hamadryas. Mantive números variáveis de machos e fêmeas em um insetário onde fiz observações focais. Indivíduos das seis espécies estudadas defendem o recurso alimentar realizando a mesma sequência de combates estereotipados. Estes combates se concentraram no período da manhã, diminuindo em frequência ao longo do dia. Esta tendência está associada ao decréscimo da qualidade do alimento, porém sem redução de sua intensidade. Indivíduos com pequena diferença de tamanho entre si tendem a realizar combates de alta intensidade com disputas reiteradas. Houve uma correlação negativa entre a intensidade dos combates e a diferença de tamanho entre os interagentes. A diferença de tamanho entre residente e agressor também influenciou a definição do vencedor de um combate. Indivíduos maiores e residentes venceram proporcionalmente mais combates. Machos vencem mais combates frente a fêmeas, já em combates entre dois machos, o residente tende a vencer mais. Hamadryas amphinome foi a espécie com maior sucesso de defesa do pouso de alimentação, o que é consistente com seu maior tamanho. Aparentemente não há relação causal entre a defesa do pouso de alimentação e o acasalamento de Hamadryas.

## ABSTRACT

The defense of feeding resources among butterflies is a rare phenomenon that has been documented in very few cases, although males usually guard females or mating sites. Conflicts resulting from competition between individuals for the possession of a resource item can be analyzed using game theory models and assumptions after determining the costs and benefits of fighting a particular opponent over a particular food item. In this study I analyzed the effects of correlated and uncorrelated asymmetries on the outcomes of conflicts among sympatric butterflies of the Neotropical genus Hamadryas. I kept variable numbers of individuals in an outdoor cage where I conducted focal observations. Individuals of the six species studied defend the feeding resource with the same stereotyped combat sequence. These were concentrated during the morning, decreasing throughout the day with the decrease in resource quality, but without a reduction in combat intensity. Combats between individuals with small size difference may achieve high intensities with reiterated disputes. There was a significant negative correlation between the intensity of combats and the size difference between interactors. The size difference between resident and aggressor also influences the definition of the winner of a combat, and there was weak influence of prior residency on the outcome of combats. Males win more fights when the opponent is a female, while in combats between two males the residents tend to win more. Hamadryas amphinome was the species with the greatest success in defending the feeding site, what is consistent with its greater body size. This is the factor that determines in greater degree the success in resource defense. There appears to be no relation between the defense of feeding sites and the mating of Hamadryas.

## INTRODUÇÃO

A competição por interferência ou por exploração de recursos limitantes deve ser sempre dependente da densidade (Colinvaux 1993: 143). Uma das maneiras pela qual competidores podem interferir mutuamente é através da defesa dos recursos. Competição por interferência ocorre quando um indivíduo prejudica outro, por exemplo, reduzindo sua eficiência em explorar recursos. Isto ocorre, por exemplo, quando uma ave nectarívora agride outra na defesa de um determinado conjunto de flores (Gill & Wolf 1975). A agressão competitiva é comum quando animais competem por recursos alimentares ou parceiros sexuais. Lutar ou fugir da disputa se torna uma questão de tomada de decisão; a escolha baseando-se na avaliação de se os benefícios ultrapassam os custos em um dado conjunto de circunstâncias (Archer 1988: 105).

A abordagem econômica em estudos de territorialidade leva em consideração os benefícios resultantes da disponibilidade de alimento, aquisição de parceiros sexuais, locais seguros para criar a prole e fugir de predadores, e os custos tais como tempo e energia gastos na defesa e forrageamento, riscos de injúria e predação (Brown 1964).

Parker (1974) nota a importância que fatores "correlacionados" e "não correlacionados" à capacidade de defesa do recurso têm no resultado de um conflito. Um fator correlacionado é a uma característica física, fisiológica ou comportamental que dá ao indivíduo uma vantagem em disputas com outros indivíduos. Um fator não correlacionado é uma característica independente da capacidade do indivíduo defender recursos contra concorrentes (Maynard Smith & Parker 1976). Um exemplo comum de um fator não correlacionado é a posse prévia ou residência de um indivíduo no local do recurso alimentar. O tamanho corporal é um dos melhores indicadores da capacidade de defesa de recurso (CDR). Indivíduos de maior tamanho vencem grande parte dos conflitos entre espécies de hidrozoários, gastrópodes, crustáceos, insetos, aracnídeos, peixes, anfíbios, répteis, aves e mamíferos (Archer 1988: 166-169). Os combates são geralmente mais intensos quando os oponentes são de tamanho similar. Ao aumentar a diferença de tamanho (assimetria), a intensidade tende a diminuir exponencialmente (Maynard Smith &

Parker 1976). Quando há uma grande diferença de tamanho entre os combatentes, normalmente o indivíduo maior vence sem haver lutas. A agressão competitiva (p. ex. combates entre indivíduos defendendo territórios) foi especialmente bem estudada em vertebrados, particularmente em teleósteos (ver Bronstein 1984, com o peixe-de-briga, Betta splendens), aves (ver Robinson 1986, com o Chapim, Cacicus cela) e mamíferos (ver Clutton-Brock, Guinness & Albon 1982, com o cervo vermelho, Cervus elaphus).

Também podem existir assimetrias no valor do recurso aos indivíduos em conflito, por exemplo, por diferenças no estado nutricional dos indivíduos: comida deve ser mais valiosa para um animal faminto do que para um que acabou de se alimentar (Huntingford & Turner 1987: 281). Entre os musaranhos dos Estados Unidos, Sorex araneus (Mamalia: Insectivora), donos de territórios vencem combates contra intrusos fracos e quando a comida é escassa. Porém, se ambos indivíduos se consideram donos do território, aquele que viveu em locais de menor densidade de alimentos geralmente vence (Barnard & Brown 1984).

Conflitos entre animais são normalmente resolvidos sem contato físico. Isso é possível devido a comportamentos estereotipados de exibição ("display") usados para transmissão de informações sobre a capacidade de defesa de recursos, ou intenções de agressão. Utilizando a teoria dos jogos, Parker (1974) mostrou que, quando há assimetria, o indivíduo com a maior CDR (maior tamanho corporal) vence, pois seu oponente desiste após o primeiro ter realizado uma exibição convencional. Lutas envolvendo exibição escalonada -- série progressiva de atos agressivos que se tornam mais dispendiosos em termos de energia gasta e riscos corridos (Caryl 1981) -- ocorrem principalmente quando os oponentes possuem CDR's semelhantes. Nestes casos, as disputas tendem a ser mais intensas e demoradas (Austad 1983). Aranhas de teias afuniladas, Agelenopsis aperta, manifestam 35 comportamentos de intensidade crescente em disputas territoriais (Riechert 1978).

Uma premissa do modelo de Parker (1974) é que os indivíduos avaliam a CDR do oponente antes de entrarem em uma disputa física direta. Isto faz sentido quando os gastos energéticos e/ou os riscos de injúria de uma disputa são altos. O modelo de Parker (1974)

prediz que os animais exibirão comportamentos que indiquem confiavelmente sua CDR logo nos estágios iniciais de uma disputa. De fato, grande parte das disputas entre animais terminam nesta fase, sem a necessidade de escalonamento e contato físico (Archer 1988: 166-169).

Maynard Smith (1974) desenvolveu um modelo chamado de "guerra de atritos" para representar disputas entre oponentes com pequena diferença de CDR e que não entram em escalonamento progressivo. Numa disputa deste tipo, o vencedor será aquele que se exhibe por mais tempo, até que o outro desista.

Quando ocorre reconhecimento individual, a prioridade de acesso a um recurso alimentar pode ser estabelecida através de uma hierarquia de dominância. Nestes casos, os indivíduos com maior CDR são reconhecidos como dominantes e seu acesso ao recurso é priorizado em relação aos inferiores na hierarquia (Archer 1988: 152).

A defesa de recursos alimentares para consumo próprio entre borboletas e outros insetos não sociais raramente foi registrada (vide Murawski 1987), não havendo estudos específicos. Porém, a defesa territorial de sítios convencionais de acasalamento tem sido descrita desde Poulton (1904) e havendo exemplos recentes como os de Douwes (1975), Davies (1978), Bitzer & Shaw (1980, 1983), Lederhouse (1982), Alcock (1983, 1985), Wickman & Wicklund (1983), Knapton (1985), Wickman (1985), Alcock & O'Neill (1986), Benson et al. (1989), Brown & Alcock (1990) e Pinheiro (1990).

Nos sítios de acasalamento machos podem defender pequenos territórios onde permanecem à espera de fêmeas para copular. Machos da borboleta Pararge aegeria defendem manchas de sol onde ocorrem acasalamentos. Intrusos sempre perdem seus combates contra residentes, embora um intruso que se estabelece num território após a remoção do dono sempre ganha os combates subsequentes (Davies 1978). Wickman & Wicklund (1983) observaram, no entanto, um único macho de P. aegeria capaz de retomar seu território após longos períodos de ausência, sugerindo que algum fator físico seja importante.

A defesa de território em Papilio polyxenes (Papilionidae) esteve mais relacionada à dominância do residente e à densidade de competidores do que à diferença de tamanho

entre os indivíduos interagentes (Lederhouse 1982). Em um sistema não territorial, o tamanho dos machos de Jalmenus evagoras (Lycaenidae) foi positivamente correlacionado com o sucesso de acasalamento (Elgar & Pierce 1988). Rosenberg & Enquist (1991) demonstraram, no entanto, que tanto o tamanho quanto a condição de residência são importantes para definir o vencedor dos combates territoriais entre machos de Limenitis weidemeyerii (Nymphalidae). A média de tamanho de machos territoriais foi maior que a média de tamanho dos indivíduos vagueadores, sugerindo que machos territoriais são predispostos a vencer os combates justamente por serem maiores. Machos maiores tiveram maior sucesso na tomada e manutenção de territórios. No entanto, eliminando-se o efeito de tamanho, residentes tiveram mais sucesso que intrusos.

Machos das borboletas territoriais Inacchis io e Aglais urticae (Nymphalidae) defendem sítios de oviposição visitados por fêmeas (Baker 1972). Machos de Asterocampa leilia (Nymphalidae) defendem territórios sobre as plantas hospedeiras das larvas e os machos que defendem os territórios mais disputados apresentam as maiores taxas de encontro com fêmeas (Rutowski & Gilchrist 1988). Neste caso, machos acasalam com fêmeas recém emergidas de plantas adjacentes aos seus pousos. Aparentemente, machos de Eueides aliphera (Nymphalidae, Heliconiinae) também defendem sítios de emergência de fêmeas (Benson et al. 1989).

As informações disponíveis indicam que borboletas também disputam o acesso a locais de alimentação, como frutos em fermentação e secreções de seiva nos troncos de árvores. Charaxes (Nymphalidae, Charaxinae) mantêm sua posição no local de alimentação batendo as asas para afastar os intrusos (Owen 1971: 164-165). O mesmo acontece com Archaeoprepona spp. (Nymphalidae) (Ruszczyk 1987). Murawski (1987) observou borboletas Heliconius (Nymphalidae, Heliconiinae) defendendo flores de Psiguria warscewiczii (Cucurbitaceae) durante uma estação seca na Costa Rica. Quando o número de borboletas superou o número de flores disponíveis e as borboletas adotaram o comportamento de defesa de flores individuais ao invés do comportamento de visitaç o seqüencial utilizado em períodos de maior disponibilidade deste recurso.

O presente trabalho é o primeiro estudo detalhado sobre defesa direta de recursos alimentares por borboletas. Analiso a importância de tamanho, condição de residência, sexo, espécie e tempo de alimentação (valor do recurso) na capacidade de defesa de recursos alimentares durante interações agonísticas. Os dados obtidos possibilitam uma análise a nível populacional e intragenérica sobre as causas proximais do comportamento de combates por alimento entre estas borboletas. No entanto há muitas variáveis que podem estar interferindo mutuamente e, portanto, as relações causais são apenas hipotéticas.

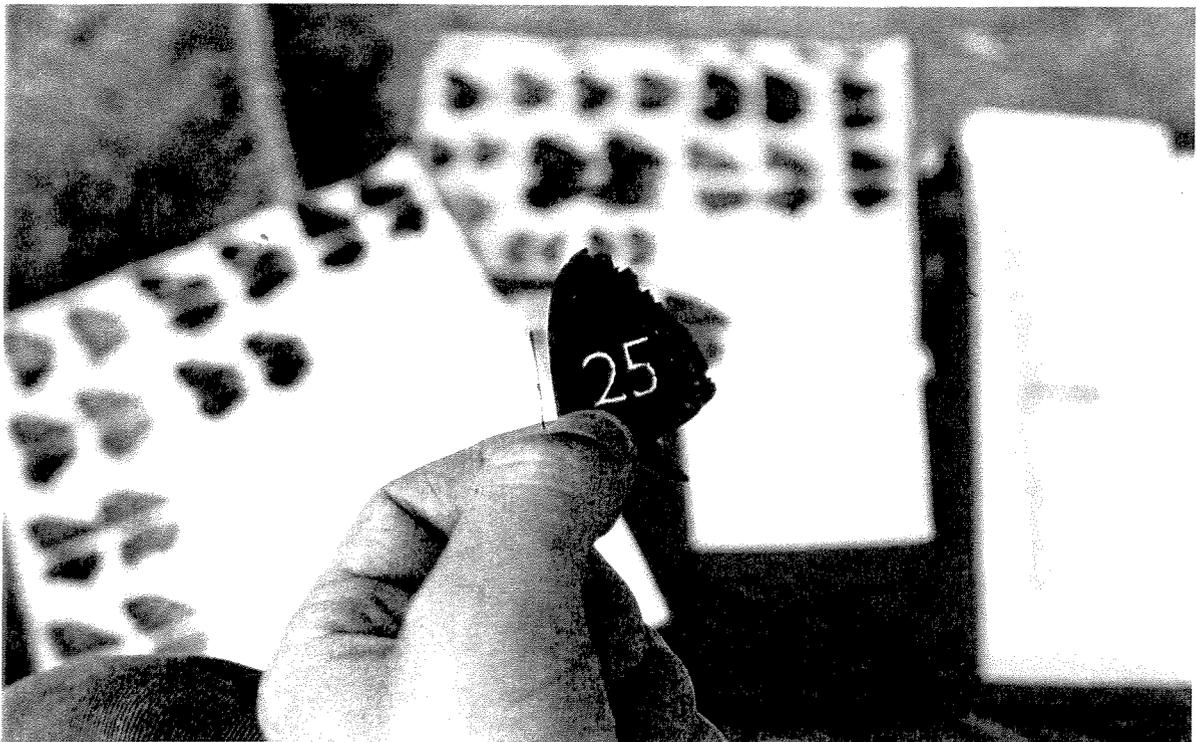
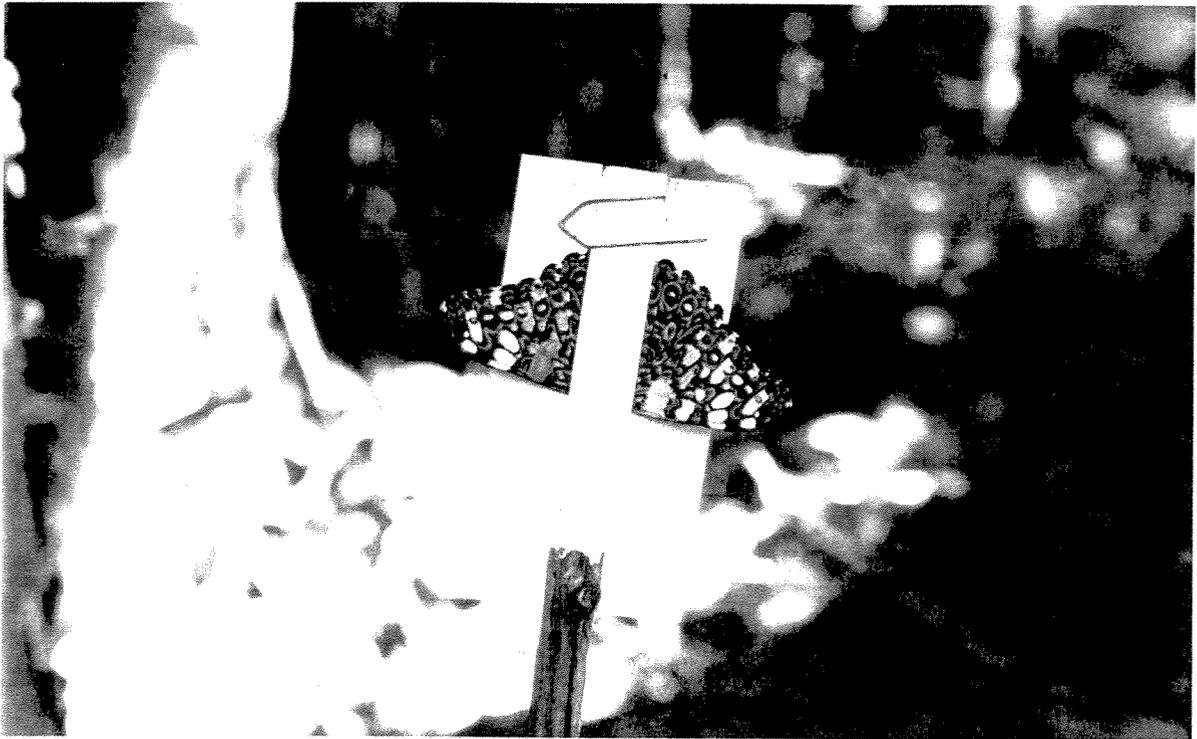
## MATERIAL E MÉTODOS

Fiz este estudo em uma área de Floresta Subtropical Úmida da Reserva Florestal de Linhares, na mata Atlântica do Espírito Santo. Coloquei 23 armadilhas de frutos em fermentação em dois estratos da vegetação (1 m e 5-10 m de altura) nas bordas da mata para captura de ninfalídeos frugívoros.

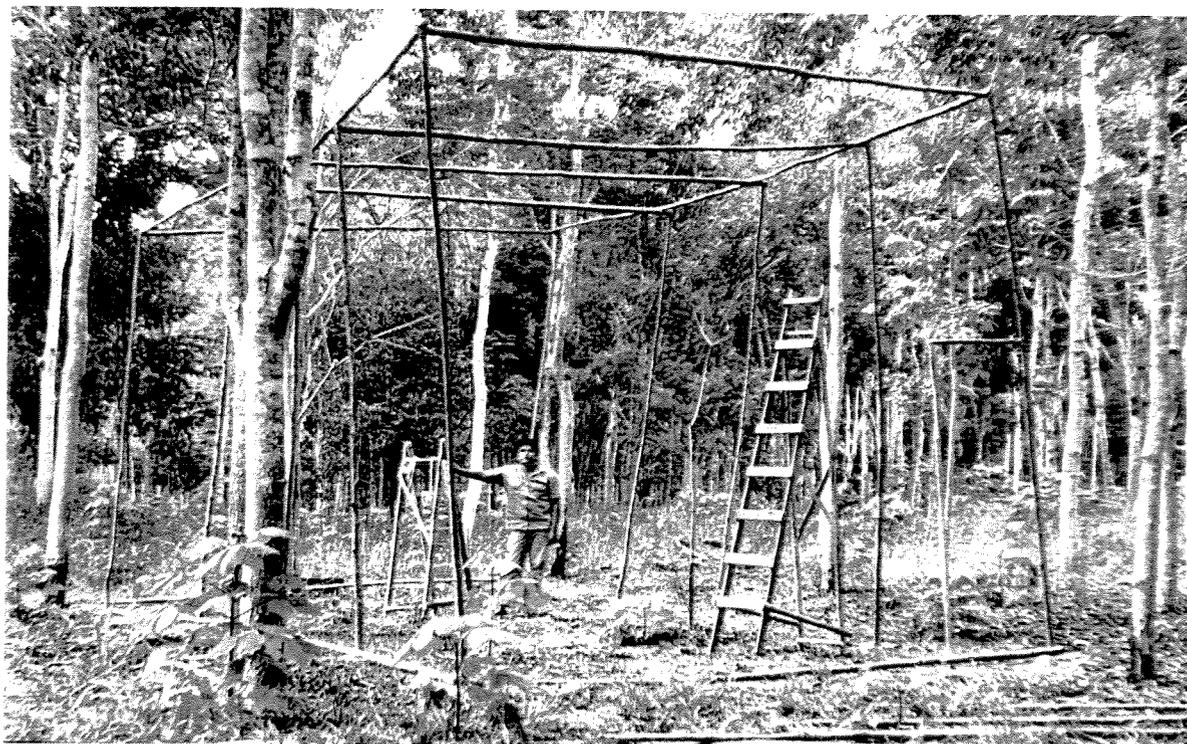
Entre janeiro e maio de 1993, capturei, marquei e liberei as borboletas nos mesmos locais onde foram encontradas. Para cada borboleta capturada, medi o comprimento da base ao ápice da asa anterior (CAA) com um paquímetro de aço (0,05 mm de precisão). Utilizei a revisão do gênero Hamadryas de Jenkins (1983) para identificar as borboletas. Anotei o sexo, através da genitália externa, e a condição relativa de desgaste das asas, a qual fornece uma estimativa da "idade relativa" do indivíduo em grau crescente de 1 a 5 (adaptado de Watt et al. 1977). Anotei o local e o dia da captura e marquei os indivíduos com um número escrito a caneta de escrita permanente ou a caneta nanquim preta com capilar de 0,5 mm (segundo o método de Benson 1972) nas asas das borboletas de cores claras e com tinta nanquim branca (Rotring) nas asas das borboletas de fundo preto. Coloquei marcas coloridas na asa anterior esquerda e anterior direita que identificavam respectivamente o sexo e a espécie (Fig. 1).

Fiz observações ad libitum de indivíduos marcados ou não com auxílio de binóculos 10 x 24 mm. A partir de junho de 1993 realizei observações num insetário de dimensões 10 x 4 m de base e 4 m de altura usando as borboletas capturadas nas armadilhas e com o puçá. O insetário foi coberto por uma tela de nylon de 5% de sombreamento (Sombrite) e foi montado adjacente à borda da mata em local comumente utilizado por Hamadryas. Este continha uma árvore de Angico branco (Senna multijuga, Leguminosae, Caesalpinoideae) que servia de pouso e cuja seiva era utilizada como alimento pelas borboletas. Coloquei no centro do insetário um tronco de 3,5 m de altura e 20 cm de diâmetro (Fig. 2).

Diariamente às 8:00, as borboletas recebiam 2 ml da fração líquida do alimento de caldo-de-cana com banana, os quais eram colocados numa tampa plástica de 1 cm de



**Figura 1 - a)** Marcação com cores utilizando tinta de tecido em borboletas com asas claras, como Hamadryas feronia. **b)** Marcação com caneta capilar com "nanquim" branco na face ventral de asas de borboletas escuras como H. arete.



**Figura 2** - Insetário utilizado nas observações comportamentais de borboletas, instalado dentro de um bosque plantado bordeando a mata, que era normalmente habitado por Hamadryas. No seu interior foi deixada uma árvore de Angico branco (a), cuja seiva servia de alimento, e um tronco morto para as borboletas utilizarem como pouso. A isca de banana (b) era colocada a 80 cm de altura ao lado deste tronco.

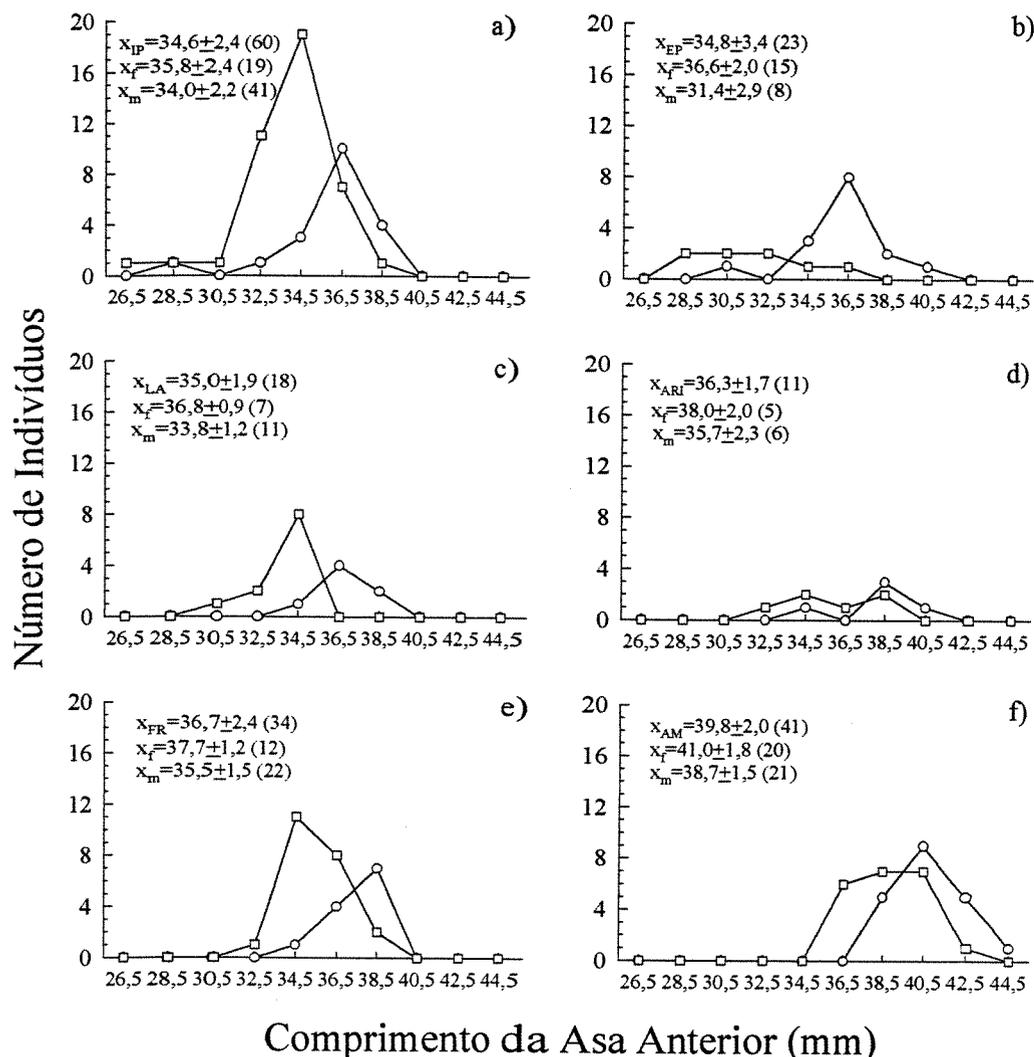
diâmetro por 1 cm de altura ao lado deste tronco a 80 cm de altura. Este sistema permitia o acesso das borboletas ao alimento principalmente pelo lado superior.

Fiz observações focais (sensu Altman 1974) diárias entre 8:00 e 15:00 de indivíduos de Hamadryas amphinome (9 f e 9 m), H. feronia (9 f e 16 m), H. iphthime (14 f e 36 m), H. epinome (11 f e 6 m), H. arinome (5 f e 4 m) e H. laodamia (3 f e 4 m) no insetário. Colocava 10 a 20 borboletas capturadas em esforço intensivo com puçá e armadilhas durante os três primeiros dias de cada período de observações e acrescentava diariamente os indivíduos capturados nas armadilhas, sendo que o número de borboletas no insetário permanecia em cerca de 25. O número máximo de indivíduos presentes simultaneamente no insetário, no entanto, chegou a cerca de 50 em março de 1994, quando a população de H. iphthime cresceu muito. Utilizei fichas de coleta de dados e um cronômetro digital para quantificar a alocação de tempo para as atividades de alimentação, duração, intensidade e outras características dos comportamentos agonísticos.

Fiz observações de combates em pousos de alimentação e de descanso, anotando a numeração dos indivíduos que indicava a espécie, o sexo, o comprimento da asa anterior (CAA) e o grau de desgaste das asas. Anotei o tempo de alimentação dos indivíduos até a chegada de um agressor e a hora da interação.

Analisei os combates através da diferença relativa de tamanho entre residente ( $CAA_{residente}$ ) e agressor ( $CAA_{agressor}$ ), referida como "assimetria de tamanho", a qual foi calculada pela fórmula  $((CAA_{maior}/CAA_{menor}) - 1) \times 100$ . Este cálculo forneceu a porcentagem de diferença de tamanho entre o indivíduo maior e o menor, sempre com sinal positivo. Porém para efeitos de comparação gráfica, convencionei usar valores positivos quando o residente era maior que o agressor e negativos quando o agressor era maior que o residente. Utilizei este critério devido à falta de equivalência entre medidas fracionárias: se A é 25% maior que B, B será 20% menor que A.

Houve uma grande diferença de tamanho entre os oponentes (Fig. 3). Enquanto a média de CAA de Hamadryas iphthime, H. epinome e H. laodamia foi de 3,5 cm, a de H. amphinome foi de 4,0 cm (ver a análise de variância de dois fatores com teste de Tukey "a posteriori" para amostras de tamanhos diferentes na Tabela 1).



**Figura 3** - Distribuição de comprimento da asa anterior (CAA) de machos (—□—) e fêmeas (—○—) dos 191 indivíduos de *Hamadryas* spp. capturados entre janeiro de 1993 e janeiro de 1994 na Reserva Florestal de Linhares, Espírito Santo. **a)** *H. ipthime*, **b)** *H. epinome*, **c)** *H. laodamia*, **d)** *H. feronia*, **e)** *H. arinome*, **f)** *H. amphinome*. Valores de  $x$  indicam a média  $\pm$  desvio padrão e entre parênteses o número de indivíduos. Índices das espécies: IP = *Hamadryas ipthime*, EP = *H. epinome*, LA = *H. laodamia*, ARI = *H. arinome*, FR = *H. feronia*, AM = *H. amphinome*. m = machos, f = fêmeas.

ESPÉCIE/sexo												
	Fêmeas						Machos					
	AMf	ARIf	FRf	LAf	EPf	IPf	AMm	ARIm	FRm	LAm	EPm	IPm
CAA (mm)	41,0	38,0	37,7	36,8	36,6	35,8	38,7	35,7	35,5	33,8	31,5	34,0
d.p.	1,8	2,0	1,2	0,9	2,0	2,3	1,5	2,3	1,5	1,2	2,9	2,2
n	20	5	12	7	15	19	21	6	22	11	8	41
ARIf	3,0 (0,35)											
FRf	3,3 ( <b>&lt;0,01</b> )	0,3 (1,00)										
LAf	4,2 ( <b>&lt;0,01</b> )	1,2 (1,00)	0,9 (1,00)									
EPf	4,4 ( <b>&lt;0,01</b> )	1,4 (0,99)	1,1 (0,95)	0,2 (1,00)								
IPf	5,2 ( <b>&lt;0,01</b> )	2,2 (0,79)	1,9 (0,37)	1,0 (1,00)	0,8 (0,99)							
AMm	2,3 ( <b>&lt;0,01</b> )	-0,7 (1,00)	-1,0 (0,98)	-1,9 (0,78)	-2,1 (0,08)	-2,9 ( <b>&lt;0,01</b> )						
ARIm	5,3 ( <b>&lt;0,01</b> )	2,3 (0,72)	2,0 (0,79)	1,1 (1,00)	0,9 (1,00)	0,1 (1,00)	3,0 (0,18)					
FRm	5,5 ( <b>&lt;0,01</b> )	2,5 (0,64)	2,2 (0,18)	1,3 (0,98)	1,1 (0,94)	0,3 (1,00)	3,2 ( <b>&lt;0,01</b> )	0,2 (1,00)				
LAm	7,2 ( <b>&lt;0,01</b> )	4,2 (0,02)	3,9 ( <b>&lt;0,01</b> )	3,0 (0,12)	2,8 (0,03)	2,0 (0,39)	4,9 ( <b>&lt;0,01</b> )	1,9 (0,88)	1,7 (0,62)			
EPm	9,5 ( <b>&lt;0,01</b> )	6,5 ( <b>&lt;0,01</b> )	6,2 ( <b>&lt;0,01</b> )	5,3 ( <b>&lt;0,01</b> )	5,1 ( <b>&lt;0,01</b> )	4,3 ( <b>&lt;0,01</b> )	7,2 ( <b>&lt;0,01</b> )	4,2 ( <b>&lt;0,01</b> )	4,0 ( <b>&lt;0,01</b> )	2,3 (0,34)		
IPm	7,0 ( <b>&lt;0,01</b> )	4,0 (0,04)	3,7 ( <b>&lt;0,01</b> )	2,8 (0,17)	2,6 ( <b>&lt;0,01</b> )	1,8 (0,12)	4,7 ( <b>&lt;0,01</b> )	1,7 (0,93)	1,5 (0,22)	-0,2 (1,00)	-2,5 (0,25)	

**f x f**

**m x f**

**m x m**

Um índice da diferença de idade entre residente e agressor foi calculado através das cinco classes de desgaste das asas. Quando esta diferença foi igual a 0 ou 1, tratei os oponentes como tendo "idades semelhantes". Quando a diferença foi igual ou maior que 2, tratei-os como "idades diferentes" indicando a direção da diferença.

A intensidade dos combates foi expressa através do grau do escalonamento atingido nos combates estereotipados (ver descrição nos Resultados), somando-se combates que tenham ocorrido sucessivamente em menos de 3 min e, portanto, parte da mesma seqüência de interações entre dois indivíduos. Observei qual dos indivíduos, residente ou agressor, foi expulso do pouso ou qual deles retornou após a interação. O resultado de um combate foi definido como ganhou, perdeu, abandono ou tolerância. Um indivíduo ganhou o combate quando voltou a se alimentar após seu término. Os perdedores não puderam se alimentar após o combate. O abandono do local ocorreu quando nenhum dos indivíduos voltou a se alimentar. A tolerância ocorreu quando o residente permitiu que o agressor se alimentasse a seu lado sem reagir a sua presença ou realizando apenas exibições de baixa intensidade. Observei também atividades de corte e outras relacionadas ao acasalamento.

Neste estudo examino as seguintes hipóteses:

- 1) Indivíduos maiores e mais novos possuem maior capacidade de luta e tendem a vencer proporcionalmente mais combates;
- 2) Espécies distintas utilizam estratégias diferentes de exploração de recursos alimentares para compensar as diferenças de tamanho entre elas;
- 3) A intensidade das interações está relacionada à diferença de valor que os indivíduos atribuem ao recurso sendo disputado;
- 4) Machos utilizam a defesa do sítio de alimentação como estratégia de acasalamento;

A análise de dados foi feita com o auxílio da planilha eletrônica "Quattro Pro for Windows 1.00" (Microsoft), dos pacotes estatísticos "CSS Statistica 3.0 F" (Statsoft) e "Statistix 3.1" (Analytical Software). Apresento as médias  $\pm$  desvio padrão. Os gráficos foram elaborados usando o programa "Sigma Plot for Windows 1.01" (Jandel Scientific).

## RESULTADOS

### UTILIZAÇÃO DE RECURSOS ALIMENTARES

Um recurso alimentar muito utilizado por populações naturais de Hamadryas foi a seiva de árvores que flui de feridas, como aquelas feitas por coleópteros nos troncos de certas espécies. Na área de estudo a árvore de alimentação utilizada com maior frequência por todas as espécies de Hamadryas foi o Angico branco. Hamadryas laodamia, H. arete, H. feronia e H. arinome também foram observadas se alimentando de seiva de Imbaúba branca, Cecropia hololeuca (Cecropiaceae). Apenas H. laodamia foi observada utilizando seiva de Boleira, Joannesia princeps (Euphorbiaceae). Em Angico branco o início da secreção ocorreu entre 10 e 25 d depois dos furos e cortes serem feitos e geralmente permanece fluindo por 15 a 30 d.

Observei indivíduos de Hamadryas se alimentando de frutos de Myrtaceae em decomposição caídos no interior da floresta. A isca de frutas e caldo-de-cana fermentados utilizada nas armadilhas e no insetário foi bastante atrativa para Hamadryas e várias outras borboletas da família Nymphalidae (Tabela 2). Jaca e goiaba também foram atraentes quando adicionadas à isca sazoadas ou em início de fermentação. A adição de cachaça de cana-de-açúcar também aumentou a atratividade da isca para Hamadryas, ao passo que cerveja preta não causou diferença observável. Indivíduos voavam imediatamente para o recipiente da isca com cachaça, mesmo quando o observador ainda estava manipulando-o.

Observei comumente os seguintes ninfalídeos utilizando seiva de Angico branco: Prepona demophon e Siderone marthesia (Charaxinae); Callicore hydaspes, C. selima, Diaethria clymena, Historis odius, Colobura dirce, Ectima lirissa e Nica flavilla (Nymphalinae); Opsiphanes invirae (Brassolinae) e vários Satyrinae pequenos. Às vezes, alguns destes (principalmente os Charaxinae) expulsavam outros insetos com bater de asas. Observei, também, algumas espécies de moscas e abelhas do gênero Trigona utilizando seiva.

**Tabela 2** - Lepidópteros ninfalídeos (exceto Hamadryas) capturados em armadilhas de frutos em fermentação na Reserva Florestal de Linhares durante 1993.

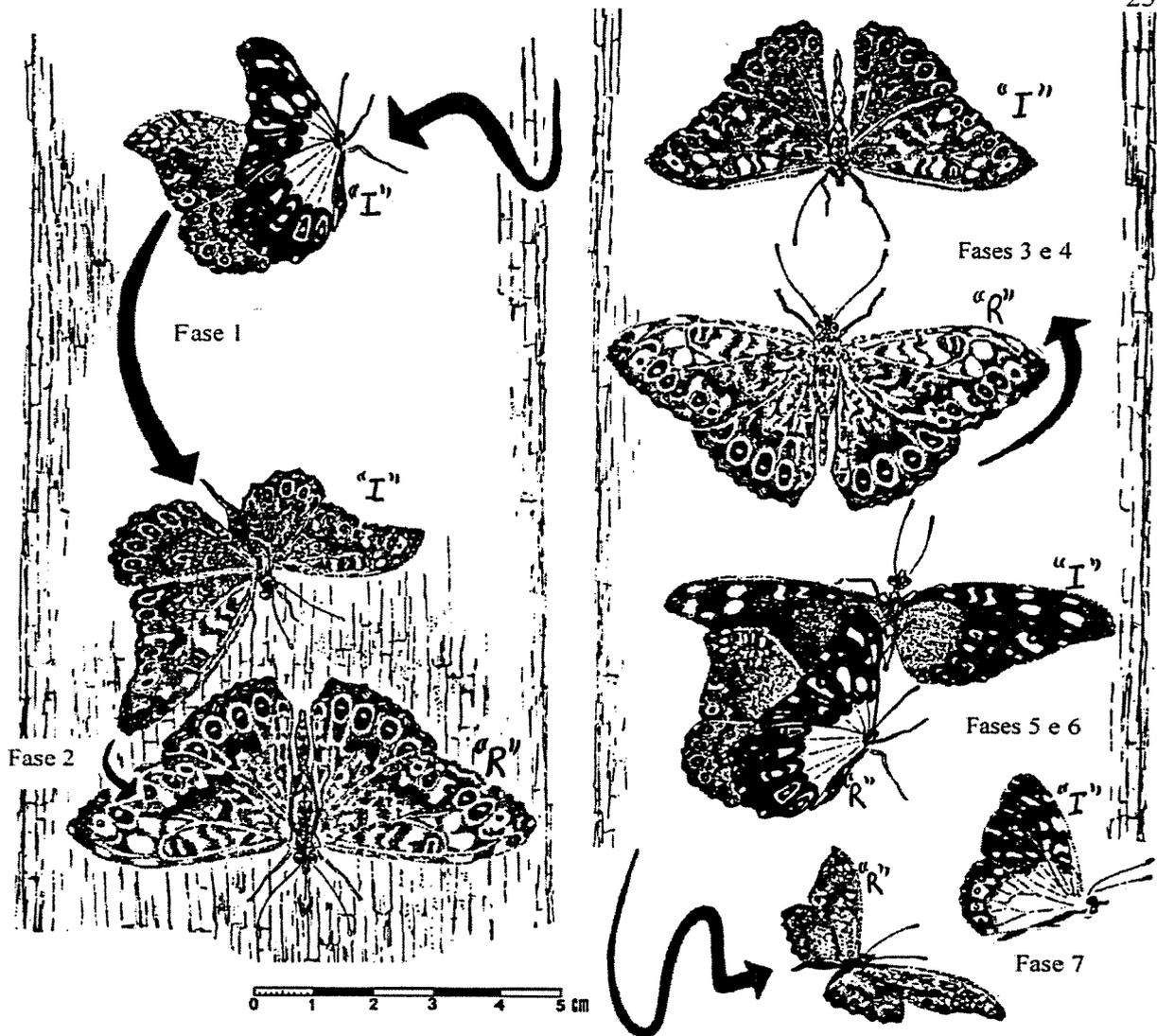
<b>Charaxinae</b>	<b>Nymphalinae</b>	<b>Morphinae</b>	<b>Brassolinae</b>	<b>Satyrinae</b>
<u>Agrias</u> sp.	<u>Callicore hydaspes</u>	<u>Antirreha archea</u>	<u>Opsiphanes invirae</u>	<u>Caeruleptychia perallata</u>
<u>Memphis morrus</u>	<u>C. selima</u>		<u>Caligo illioneus</u>	<u>Cissia ocypete</u>
<u>M. ryphea</u>	<u>Catonephele acontius</u>			<u>Haetera piera</u>
<u>Prepona demophon</u>	<u>Colobura dirce</u>			<u>Hermeuptychia hermes</u>
<u>Siderone marthesia</u>	<u>Diaethria clymena</u>			<u>Magneuptychia junia</u>
<u>Zaretas itys</u>	<u>Dynamine mylitta</u>			<u>Pareuptychia ocirrhoe</u>
	<u>Ectima lirissa</u>			<u>Paryphthimoides phronius</u>
	<u>Historis odius</u>			<u>P. poltys</u>
	<u>Myscelia orsis</u>			<u>Pharneuptychia pharella</u>
	<u>Nica flavilla</u>			<u>Pierella lamia</u>
	<u>Pyrrhogyra ophni</u>			<u>Tavgetis laches</u>
	<u>Temenis korallion</u>			<u>T. virgilia</u>
	<u>T. laothoe</u>			<u>Yphthimoides disafecta</u>

## COMPORTAMENTOS AGONÍSTICOS EM POUSOS DE ALIMENTAÇÃO E DESCANSO

Machos e fêmeas de Hamadryas se repelem mutuamente enquanto estão se alimentando de seiva, isca ou frutos em fermentação. A situação criada em cativeiro reproduziu as condições encontradas no campo, porém com altas densidades de indivíduos, e aparentemente não modificou o comportamento das borboletas. A maior parte das Hamadryas se adaptou bem às condições do insetário. Algumas H. laodamia se debateram contra a tela em seus dois primeiros dias, se adaptando após este período e participando de interações nos pousos de alimentação de seiva. O padrão modal de ação dos combates observados entre indivíduos dos grupos feronia e laodamia (exceto H. iphthime, a ser descrito a seguir) ocorreu de maneira estereotipada, independente da espécie e sexo dos indivíduos. Classifiquei a seqüência completa de um combate estereotipado em sete fases, usando como critério a postura assumida pelos indivíduos interagentes: Fase 1 - Aproximação; Fase 2 - Toque; Fase 3 - Enfrentamento; Fase 4 - Ameaça; Fase 5 - Combate de pernas; Fase 6 - Combate de asas; Fase 7 - Perseguição. A aproximação demorava entre 3 s e alguns minutos, dependendo da motivação do invasor. Um combate após a aproximação (fases 2-7), geralmente durava cerca de 3 a 10 s, com pausas de 1 a 2 s entre o enfrentamento e a ameaça. Geralmente quando o residente retaliava (fase 4), o invasor retrocedia alguns centímetros e esperava entre 1 e 3 s antes de entrar em combate físico (Fig. 4).

Entre as fases 1 a 4 há contato físico apenas na fase 2, quando o intruso se aproxima do residente por trás, tocando-lhe com a asa anterior sobre as asas. Entretanto, interações podem terminar na fase 2, quando na aproximação o intruso toca o residente surpreendendo-o. Este, ao ser tocado, pode voar repentinamente. Algumas vezes o residente retornou ao pouso de alimentação para disputar a posse deste com o indivíduo que o deslocou.

Se não houver desistência, segue-se um combate físico, onde as borboletas se agredem ventralmente com as pernas, aparentemente tentando desalojar a outra do sítio de alimentação. O combate pode ir para a próxima fase, na qual há batida de asas e, às vezes,



**Figura 4** - Sequência de comportamentos estereotipados realizados por *Hamadryas* dos grupos *feronia* e *laodamia* em defesa de recurso alimentar. "I" indica o intruso e "R" o residente. Fase 1) Aproximação: "I" pousa no substrato atrás de "R", caminha em sua direção, aproximando-se do alimento que "R" está utilizando. Fase 2) Toque: "I" aproxima-se por trás e toca com uma asa anterior em "R". Fase 3) Enfrentamento: "R" gira o corpo e os indivíduos ficam frente-a-frente. Fase 4) Ameaça: "R" avança em investidas curtas e rápidas em direção a "I" abrindo e fechando as asas. Fase 5) Duelo de pernas: "I" e "R" debatem-se com as pernas anteriores, pulando sobre o oponente. Fase 6) Combate de asas: "I" e "R" ainda duelando com as patas batem asas pousados no tronco, podendo estridular ou não, dependendo da espécie e sexo. Fase 7) Perseguição: Indivíduos saem voando e se perseguem mutuamente realizando manobras aéreas com ou sem estridulação, até que um deles pouse.

estridulação. As fases 3 a 6 possuem característica escalar, aumentando nitidamente em intensidade e, possivelmente, riscos de injúria no seu desenvolver.

Entre as seis espécies estudadas no insetário, apenas alguns indivíduos de Hamadryas iphthime, H. feronia e H. laodamia variaram o comportamento descrito acima. Intrusos de H. iphthime comumente assumiam atitude não agressiva ao se aproximar de outros indivíduos do grupo feronia no local de alimentação. Nestas ocasiões, os indivíduos apenas ameaçavam e normalmente toleravam outro indivíduo se alimentando ao seu lado (~30% das interações). Observei situações em que até 7 indivíduos desta espécie ficaram lado a lado com as asas semi-fechadas alimentando-se em volta do recipiente. A tolerância foi menos frequente (0 a 15% das interações) entre indivíduos das outras espécies, exceto H. feronia que tolerou entre 18 e 30% dos oponentes do grupo feronia. Indivíduos de H. iphthime, que têm tamanho pequeno, geralmente eram expulsos do pouso de alimentação por espécies maiores e mais agressivas como H. amphinome e H. arinome. Observei, entretanto, quatro machos de H. iphthime realizando uma exibição agressiva ( $n = 7$ ) anterior à comumente observada na maioria dos combates ritualizados. Estes pousavam no tronco cerca de 40-50 cm acima do local de alimentação e se aproximavam em investidas rápidas, abrindo e fechando asas rapidamente e estridulando antes de tocar no residente por trás (fase 2).

Em dias em que o insetário estava com mais de 20 borboletas havia grande número de combates. Nestes dias observei indivíduos intrusos de H. feronia, se aproximando do local de alimentação pelo tronco caminhando de lado em deslocamentos curtos e tremendo uma asa em ângulo de 20 a 30° em relação ao tronco por  $\pm 1$  s com intervalos de  $\pm 1$  s ( $n = 5$ ). Esta exibição aparentemente provocou a tolerância de indivíduos de H. feronia residentes, por isso a interpretei como uma exibição de apaziguamento. Em contraste, indivíduos de H. amphinome geralmente agrediam (fase 4) o indivíduo que realizava esta exibição.

Quando se alimentava de frutos em fermentação, H. laodamia respondeu a invasores de maneira diferente das outras espécies estudadas. Por três vezes, H. laodamia residentes, quando desafiadas por indivíduos do grupo feronia, não exibiram agressões estereotipadas.

A postura assumida pelos primeiros foi de se assolarem ao tronco, mantendo-se imóveis, ao invés de ameaçarem como fazem os indivíduos do grupo feronia. Indivíduos de H. laodamia, espécie de tamanho intermediário, quando ficavam imóveis eram tolerados no mesmo pouso de alimentação por indivíduos do grupo feronia. Nunca observei indivíduos do grupo feronia ficando imóveis quando confrontados por outro indivíduo do mesmo grupo (Tabela 3). Outros indivíduos de H. laodamia (n = 6) defenderam pontos de secreção de seiva no tronco de Angico branco e realizaram as mesmas exhibições descritas para o grupo feronia.

Combates em pousos de descanso normalmente ocorriam quando uma borboleta caminhava em direção ao local de alimentação e encontrava outra borboleta pousada em seu caminho. Geralmente o indivíduo que estava se movendo (intruso), após perceber o indivíduo parado (residente), evitava o encontro desviando seu caminho. Porém, às vezes, o intruso provocava um combate com o residente tocando-o com a asa ou caminhando involuntariamente sobre a asa do residente. Geralmente estes combates eram breves e sem escalonamento.

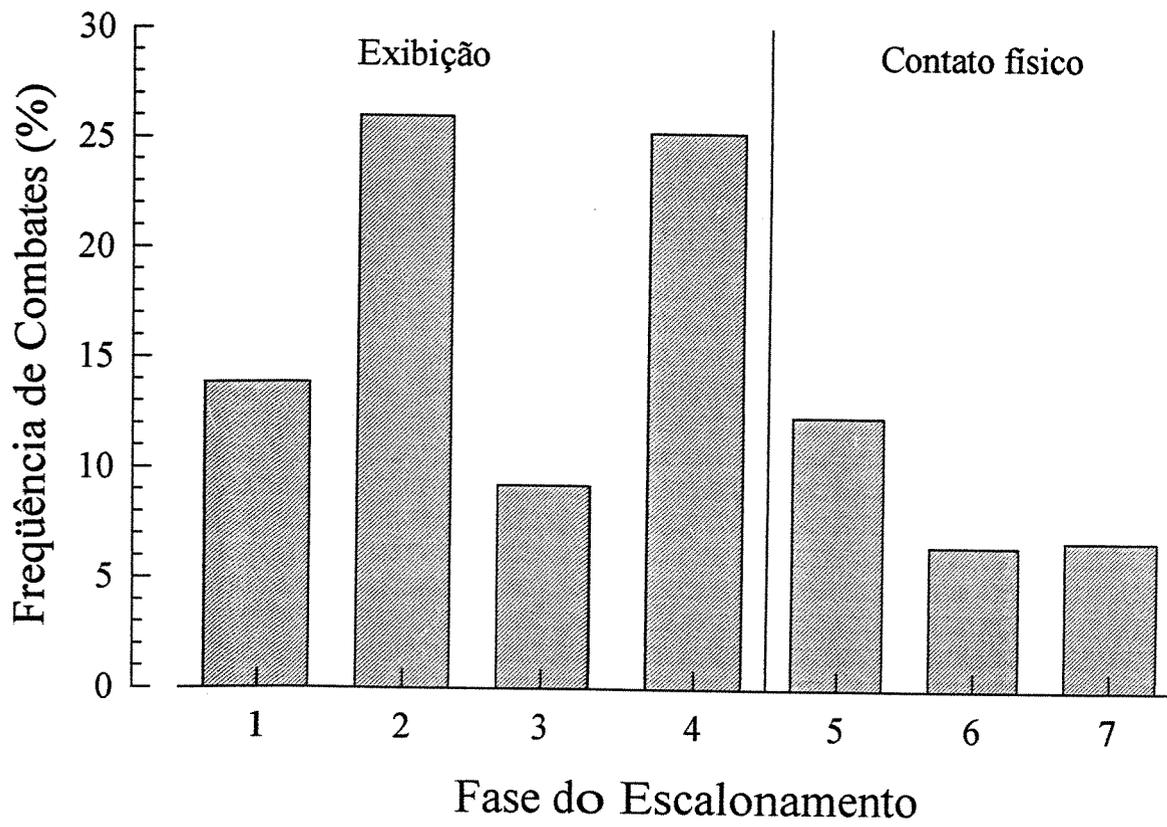
Das 423 interações entre indivíduos de Hamadryas no insetário, 377 ocorreram em pousos de alimentação (32 sobre secreções caulinares e 345 sobre isca de frutos em fermentação) e 40 em pousos de descanso. Fora do insetário observei apenas 6 interações sobre secreções caulinares entre quatro indivíduos, dois machos de H. amphinome, um de H. feronia e uma fêmea de H. epinome, sendo que a seqüência comportamental foi idêntica à observada entre indivíduos em cativo. Estas observações foram excluídas das análises a seguir.

Registrei a fase do escalonamento (de 1 a 7) atingida em 412 interações. Vinte e seis por cento dos combates terminaram na fase 2 porque o invasor provocou a fuga do residente quando o tocava, causando o fim prematuro da interação. Outros 25% dos combates terminaram na fase 4, a última fase sem contato físico entre os interagentes. O alto índice de combates terminados na fase 4 ("ameaça") pode estar relacionado à decisão do indivíduo em desvantagem de não escalar para um combate com contato físico (fases 5-7) provavelmente em virtude do perigo de injúria decorrente (Fig. 5).

**Tabela 3** - Frequências de combates observados entre as seis espécies de Hamadryas em frutos em fermentação dentro do insetário. Combates intra-específicos são mostrados em negrito na diagonal principal. Indivíduos de H. laodamia só participaram de combates no insetário quando se alimentavam de seiva de Angico branco e, portanto, não estão incluídos aqui.

Espécie de <u>Hamadryas</u> residente	Espécie de <u>Hamadryas</u> agressora					$\Sigma$ (%)
	<u>amphinome</u>	<u>arinome</u>	<u>epinome</u>	<u>feronia</u>	<u>iphthime</u>	
<u>amphinome</u>	5	17	18	33	30	103 (33,1)
<u>arinome</u>	8	1	0	1	23	33 (10,6)
<u>epinome</u>	2	1	0	2	4	9 (2,9)
<u>feronia</u>	17	0	6	70	10	103 (33,1)
<u>iphthime</u>	6	5	5	3	44 <sup>(1)</sup>	63 (20,3)
$\Sigma$ (%)	38 (12,2)	24 (7,7)	29 (9,3)	109 (35,0)	111 (35,7)	311

(1) Indivíduos de H. iphthime frequentemente se toleram mutuamente sem entrar em combates ritualizados.



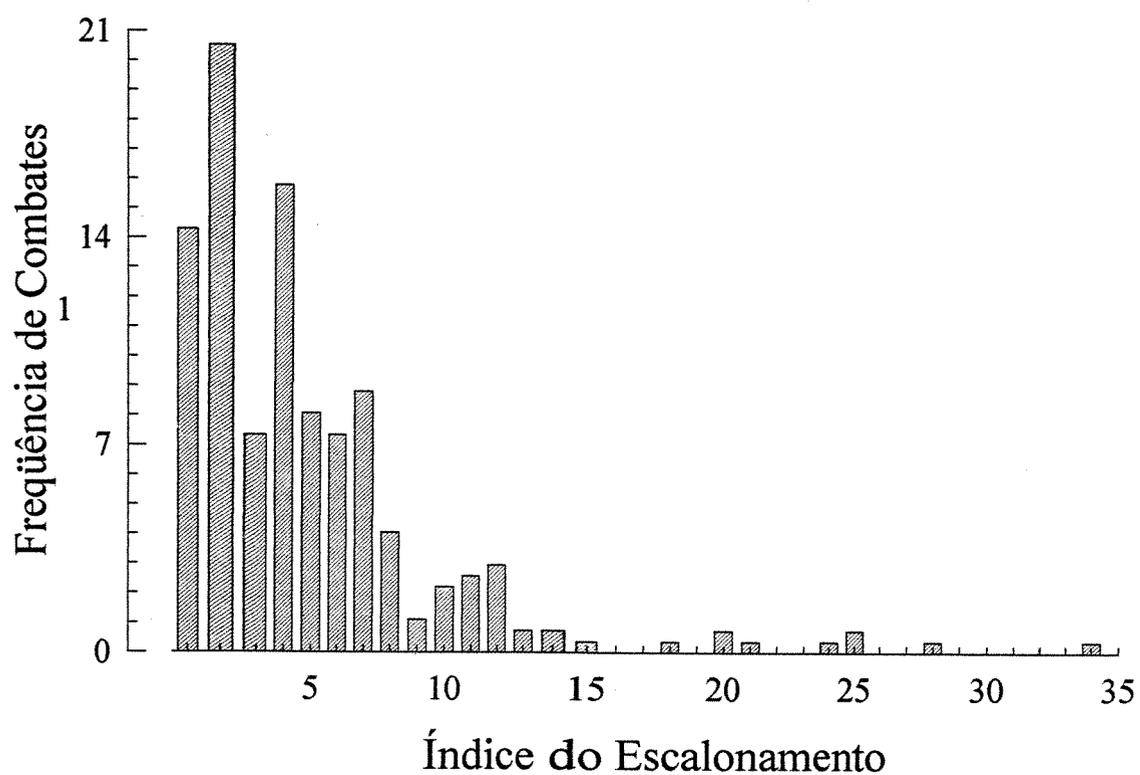
**Figura 5** - Frequências relativas das fases do escalonamento de 1 a 7 dos combates estereotipados atingidas durante disputas entre dois indivíduos de Hamadryas por recurso alimentar ou pouso de descanso no viveiro (n = 412).

Como forma de obter um índice da intensidade dos confrontos entre duas *Hamadryas* somei os valores das fases do escalonamento para combates sem vencedor que ocorreram entre os mesmos indivíduos em intervalos menores que 3 min (62 sobre isca e 7 sobre seiva). Desta maneira elaborei um "índice de escalonamento" que variou de 1 a 34 (Fig. 6). O valor máximo foi obtido para um combate entre um macho de *H. laodamia* enfrentando um macho de *H. arinome* aproximadamente do mesmo tamanho (diferença = 0,3% ou 0,1 mm), disputando o acesso à seiva. As borboletas se enfrentaram 9 vezes em seqüência, durante 7 min, atingindo uma vez a fase 1, sete vezes a fase 4 e uma vez a fase 5 e terminaram tolerando a presença do oponente se alimentando ao seu lado. A intensidade de combates medida através do índice de escalonamento representa melhor a intensidade de interações entre dois indivíduos com ocorrência de combates sucessivos. Em 26 (38%) destas interações prolongadas ocorreu troca de posse do recurso alimentar entre residente e agressor antes da interação ser resolvida.

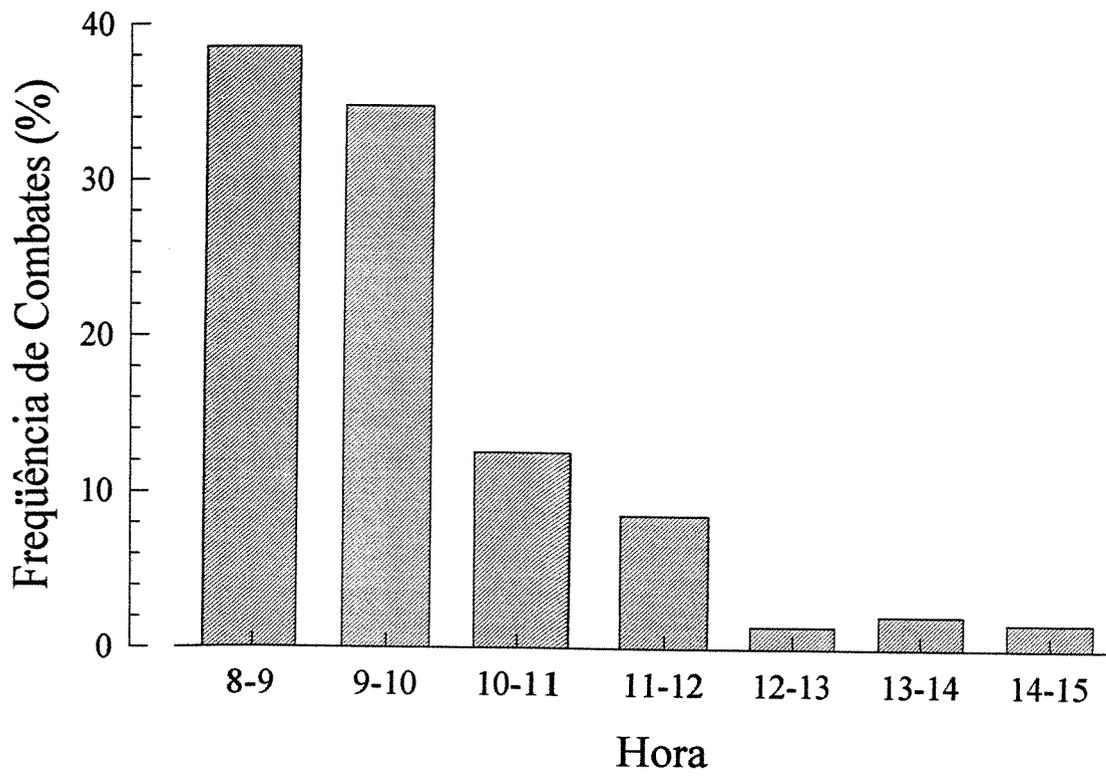
A intensidade das interações, medida através do índice de escalonamento, não diminuiu ao longo do dia (Correlação de Spearman,  $n = 119$ ;  $r_s = 0,082$ ;  $t(n-2) = 0,89$ ;  $p = 0,38$ ) (Fig. 8a). A maioria das borboletas se alimenta nas primeiras horas da manhã (Correlação de Spearman,  $n = 119$ ;  $r_s = 0,50$ ;  $t(n-2) = 6,24$ ;  $p < 0,001$ ) (Fig. 8b). A maior parte (73,3%, 310 de 423) das interações dentro do insetário se deu das 8:00 às 10:00, logo após a colocação da isca (Correlação de Spearman,  $n = 7$ ;  $r_s = -0,89$ ;  $t(n-2) = 4,43$ ;  $p = 0,007$ ) (Fig. 7).

O calor do dia promove a dessecação da isca, o que provavelmente acarretou a redução progressiva da qualidade do recurso alimentar. Isto aparentemente se refletiu no aumento do tempo de alimentação dos indivíduos (Fig. 8b). Poucos indivíduos alimentavam-se depois das 10:00, sendo que as borboletas passavam muito tempo tocando com a probóscide a superfície ressecada do resíduo de frutos em fermentação que sobrava no fundo do recipiente.

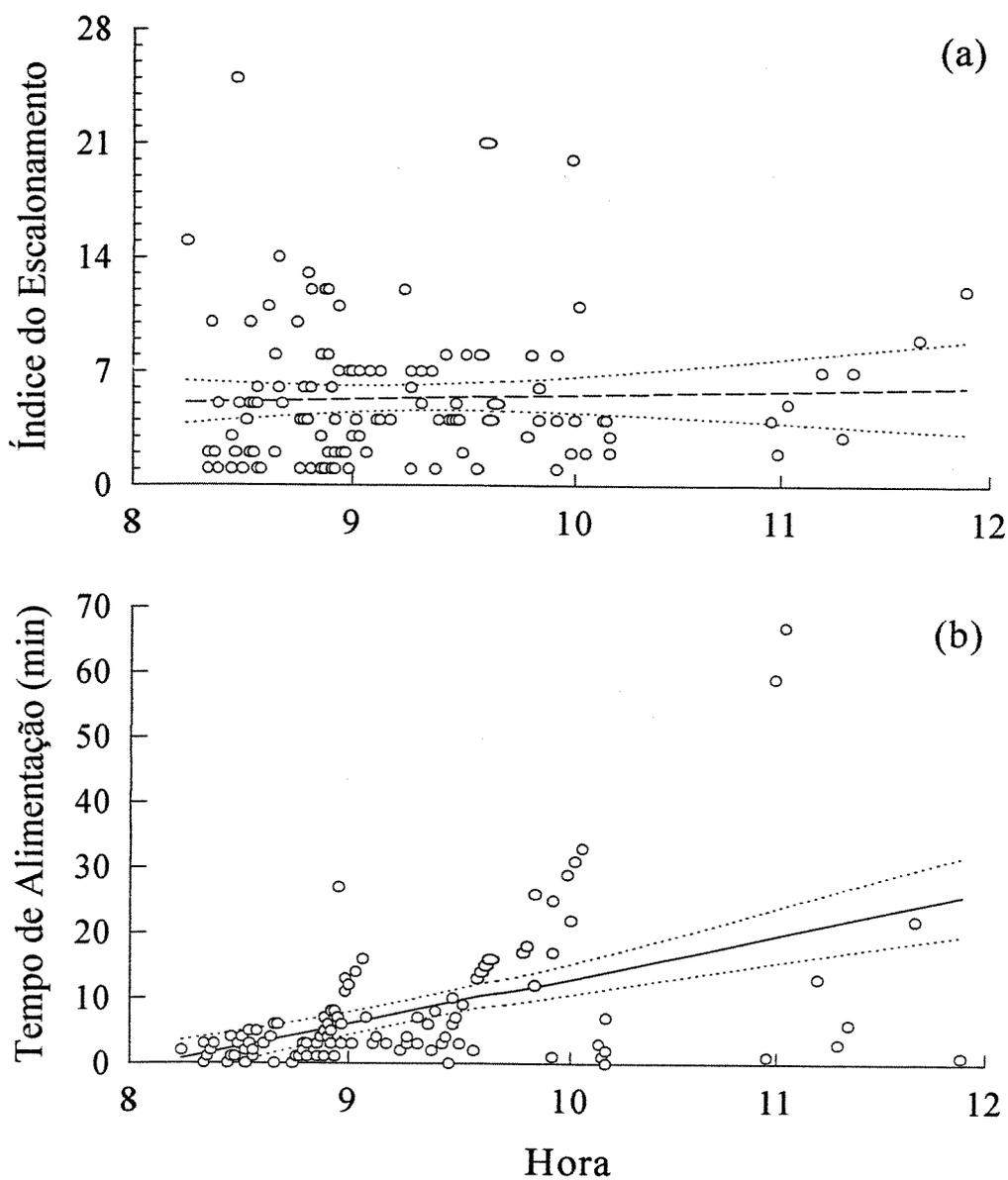
Combates entre indivíduos com pequenas diferenças de tamanho (até 10%), medido através do comprimento da asa anterior, atingiram em média índices de escalonamento maiores (Fig. 9). Embora tenham ocorrido combates muito prolongados, a maior parte



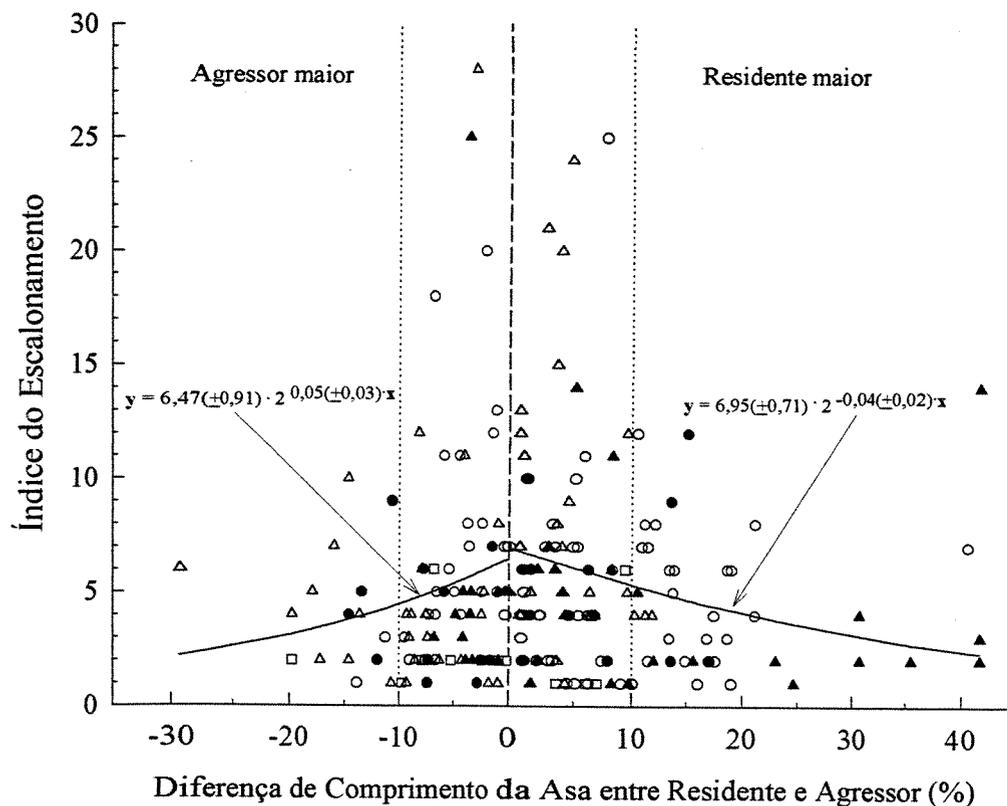
**Figura 6** - Frequências relativas do índice de escalonamento (= soma das fases do escalonamento atingidas em disputas consecutivas entre dois indivíduos) para interações prolongadas entre os mesmos indivíduos de Hamadryas brigando por recurso alimentar dentro do viveiro (n = 273).



**Figura 7** - Frequências relativas de combates em pousos de alimentação e descanso ocorridos entre 8:00 e 15:00 em 22 dias de observação contínua de indivíduos de Hamadryas no viveiro (n = 423).



**Figura 8 - a)** Índice de escalonamento dos combates em função do horário, para Hamadryas disputando recurso alimentar no viveiro ( $n = 119$ ). **b)** Tempo que os indivíduos permaneceram se alimentando até a hora em que estes deixaram o pouso de alimentação ( $n = 119$ ). A linha contínua mostra regressão linear significativa, a linha tracejada regressão linear não significativa e a linha pontilhada o intervalo de confiança de 95% das regressões.



**Figura 9** - Índice de escalonamento em relação à assimetria de tamanho entre residente e agressor, medida através da porcentagem de diferença de comprimento da asa anterior  $[((CAA_{maior}/CAA_{menor}) - 1) \times 100]$ , de indivíduos de Hamadryas disputando um recurso alimentar no viveiro ( $n = 211$ ). A linha contínua mostra a regressão exponencial negativa (ver texto) e as pontilhadas os intervalos de  $\pm 10\%$  de diferença de tamanho. Símbolos:  $\circ$  = combates entre dois machos ( $n = 78$ ),  $\bullet$  = combates entre duas fêmeas ( $n = 27$ ),  $\Delta$  = combates entre um macho residente e uma fêmea agressora ( $n = 53$ ),  $\blacktriangle$  = combates entre uma fêmea residente e um macho agressor ( $n = 41$ ) e  $\square$  = combates entre indivíduos de sexos não determinados ( $n = 12$ ).

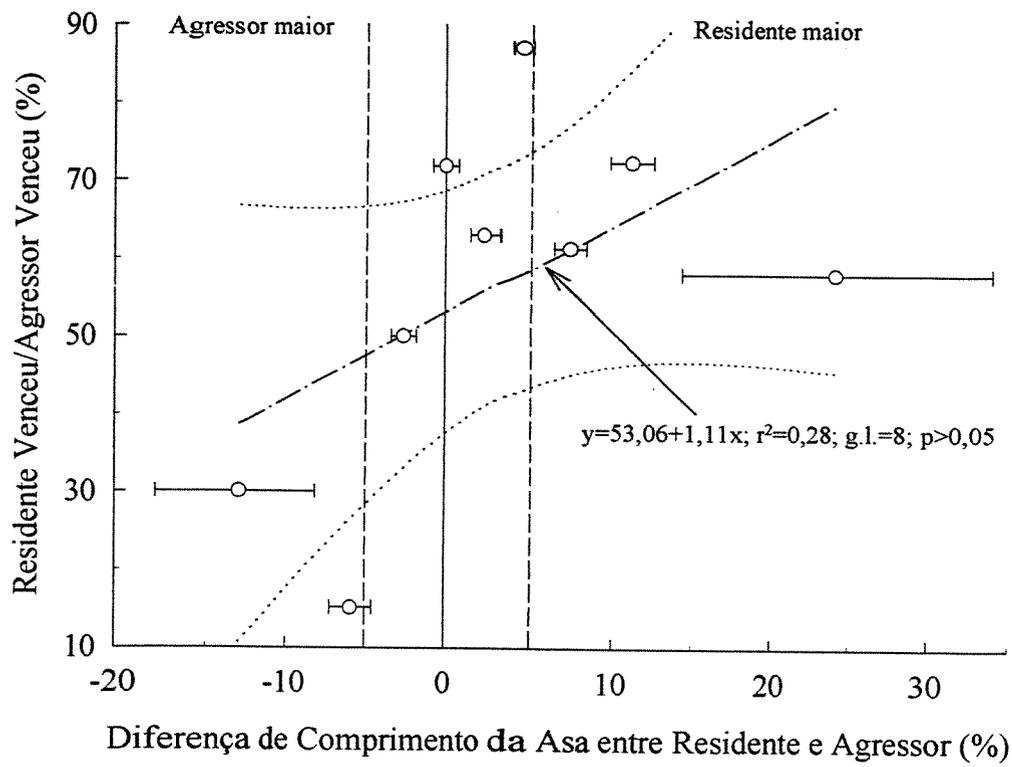
destes se definiu nas fases iniciais. Houve redução significativa no índice de escalonamento com o aumento da diferença de tamanho entre o residente e o agressor, quando o agressor era maior (Correlação de Spearman,  $n = 91$ ,  $r_s = 0,22$ ,  $t(n-2) = 2,08$ ,  $p = 0,040$ ) e quando o residente era maior (Correlação de Spearman,  $n = 120$ ,  $r_s = -0,22$ ,  $t(n-2) = -2,42$ ,  $p = 0,017$ ).

A direção da diferença de tamanho não influencia a intensidade dos combates: a distribuição de pontos é semelhante quando os residentes são maiores a quando os agressores são maiores. O ajuste da curva exponencial de base dois,  $y = a \cdot 2^{bx}$ , aos dados apresentou os seguintes resultados (Números entre parênteses indicam o erro padrão dos coeficientes):

$$\text{Agressor maior: } y = 6,468(\pm 0,911) \cdot 2^{0,053(\pm 0,0309) \cdot x}$$

$$\text{Residente maior: } y = 6,950(\pm 0,709) \cdot 2^{-0,038(\pm 0,0165) \cdot x}$$

o coeficiente  $b$  foi positivo quando o agressor era maior e negativo quando o residente era maior, porém as duas curvas obtidas foram muito semelhantes. Isto indica que não existe interação entre a direção da assimetria de tamanho e a intensidade de combates (Fig. 9) e uma briga pode resultar em vitória, derrota, tolerância ou abandono dos combatentes. Indivíduos maiores têm maior probabilidade de vencer o combate. Quando a diferença de tamanho foi maior que 5% em favor do agressor, o residente venceu apenas  $22,6 \pm 10,5$  % ( $n = 14$  de 63) dos combates; já quando a diferença entre o residente e o agressor foi menor do que 5%, o residente venceu  $68,0 \pm 15,6$  % ( $n = 82$  de 120) dos combates e quando a diferença de tamanho foi maior que 5% em favor do residente, este venceu  $63,9 \pm 7,5$  % ( $n = 58$  de 91) dos combates (Análise de variância;  $F = 9,43$ ; g. l. = 2, 6;  $p = 0,014$ ). O teste de Tukey "a posteriori" para amostras de tamanhos diferentes mostrou diferenças significativas entre as porcentagens de vitórias para quando o residente era maior em relação a quando o agressor era maior ( $p = 0,039$ ) e para quando a diferença de tamanho era menor do que 5% em relação a quando o agressor era maior ( $p = 0,026$ ) (Fig. 10). Residentes venceram 56,6% (154 de 274) dos combates onde houve um vencedor determinado. Aparentemente o fator que determina primeiramente a chance



**Figura 10** - Frequências relativas de brigas em que o residente venceu em relação às que o agressor venceu em função da diferença de comprimento da asa anterior entre Hamadryas disputando um recurso alimentar. As nove classes contém 36 observações cada ( $n = 324$ ), onde os pontos representam a média da diferença de CAA  $\pm 1$  desvio padrão. Linhas tracejadas mostram as retas de regressão não significativa (ver texto) e linhas pontilhadas mostram os intervalos de confiança de 95%.

de vitória é a diferença de tamanho, porém se esta diferença for pequena, a condição de residência fornece vantagem para o residente na decisão do vencedor do combate.

Uma vez que brigas terminadas nas fases 1 e 2 podem estar terminando antes que os interagentes possam se avaliar, agressores podem levar vantagem sobre os residentes por deslocá-los apenas com um "susto". Agressores ganharam proporcionalmente mais combates em brigas terminadas nas fases 1 e 2, ao passo que, quando havia escalonamento, residentes ganharam proporcionalmente mais combates. A diferença de tamanho em favor do residente diminuiu a vantagem dos agressores nos combates terminados nas fases 1 e 2 e aumentou sua vantagem nos combates escalonados (Teste  $\chi^2 = 33,15$ , g. l. = 10,  $p = 0,0003$ ) (Tabela 4).

A tolerância por parte do residente em admitir outro indivíduo ("agressor") se alimentando simultaneamente não é influenciada pela diferença de tamanho entre eles (Análise de Variância de um fator;  $F = 0,190$ ; g. l. = 2, 6;  $p = 0,832$ ). Combates terminados com a saída de ambos os indivíduos foram observados em pequenas proporções sem que houvesse um padrão nítido de vitórias quanto à diferença de tamanho entre residentes e agressores (Análise de Variância de um fator;  $F = 1,75$ ; g. l. = 2, 6;  $p = 0,252$ ).

Sexo influenciou significativamente a intensidade de alguns tipos de combates (Análise de variância;  $F = 2,81$ ; g. l. = 3, 179;  $p = 0,041$ ). As médias dos índices de escalonamento de combates ocorridos entre um macho residente e uma fêmea agressora ( $7,71 \pm 6,40$ ,  $n = 41$ ) e de combates entre dois machos ( $6,82 \pm 5,66$ ,  $n = 67$ ) foram maiores do que combates entre duas fêmeas ( $4,63 \pm 3,04$ ,  $n = 35$ ) (Teste a posteriori de LSD:  $M_{res}F_{agr} \times F_{res}F_{agr}$ :  $p = 0,012$ ;  $M_{res}M_{agr} \times F_{res}F_{agr}$ :  $p = 0,047$ ). Combates entre uma fêmea residente e um macho agressor ( $5,35 \pm 4,75$ ,  $n = 40$ ) não foram significativamente diferentes dos outros tipos de combates. Combates tiveram intensidade crescente na ordem:  $M_{res}F_{agr} > M_{res}M_{agr} > F_{res}M_{agr} > F_{res}F_{agr}$ . Portanto, combates foram mais intensos quando um macho era o residente ( $M_{res} = 7,16 \pm 5,94$ ;  $n = 108$ ;  $F_{res} = 5,01 \pm 4,03$ ,  $n = 75$ ; Análise de variância;  $F = 7,40$ ; g. l. = 1, 181;  $p = 0,007$ ).

**Tabela 4.** Porcentagem de vitórias (n entre parênteses) em relação à condição de residência e à porcentagem de diferença de tamanho, medida através da diferença entre o comprimento da asa anterior (CAA) do indivíduo maior e o CAA do menor.

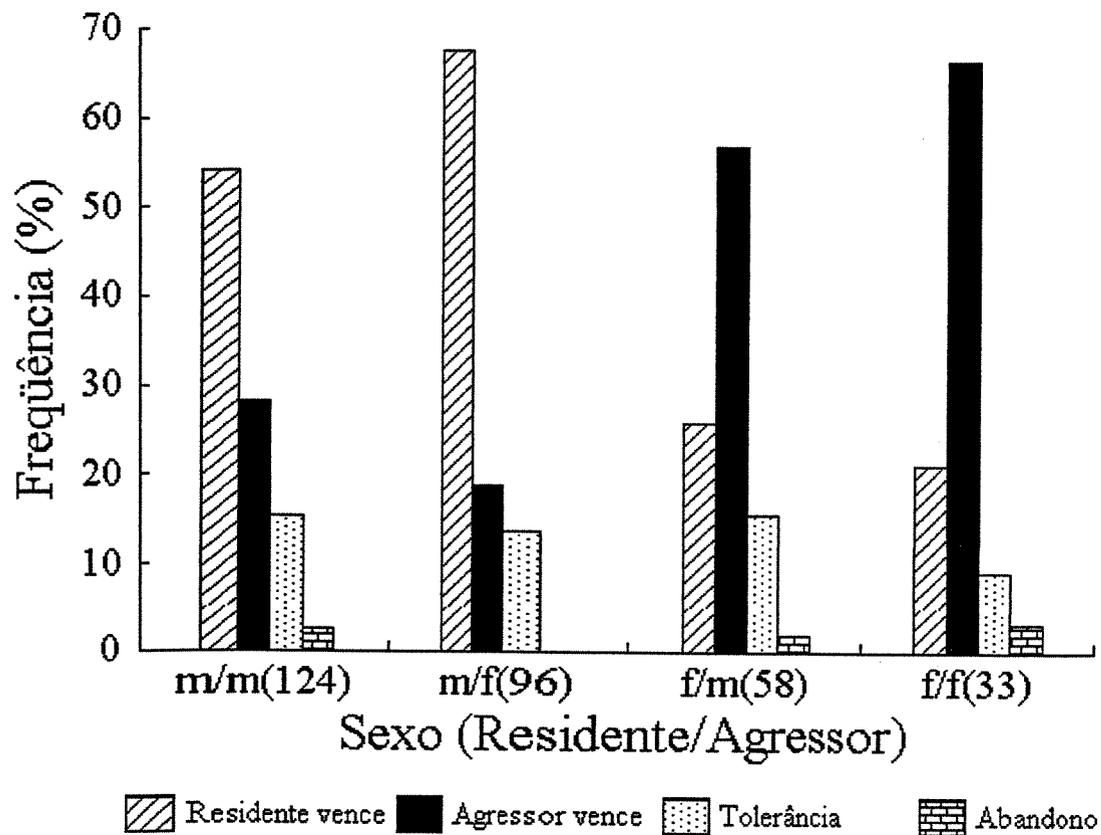
Índice do Escalonamento	Porcentagem de Vitórias do Residente vs. Diferença de Tamanho (%)		
	<-5%	-5%a+5%	>+5%
1-2	11 (2 de 18)	8 (1 de 12)	25 (4 de 16)
3-6	32 (6 de 19)	53 (17 de 32)	88 (21 de 24)
>=7	40 (2 de 5)	75 (21 de 28)	79 (11 de 16)

Mais de 50% dos combates entre dois machos foram vencidos pelos residentes, porém, estes eram em média maiores que os agressores ( $CAA_{res} = 36,9 \pm 2,0$  mm;  $CAA_{agr} = 35,8 \pm 2,3$  mm;  $n = 67$ ;  $t = 2,88$ ;  $p = 0,005$ ) (Fig. 11). Combates entre um macho e uma fêmea tendem a ser vencidos pelo macho, seja este o residente ou o agressor ( $\chi^2 = 29,8$ , g. l. = 3,  $p < 0,001$ ). Machos residentes eram, em média, menores que fêmeas agressoras ( $CAA_{macho\ res} = 36,8 \pm 2,2$  mm;  $CAA_{fêmea\ agr} = 37,9 \pm 2,1$  mm;  $n = 41$ ;  $t = 2,09$ ;  $p = 0,043$ ) e machos agressores menores que fêmeas residentes ( $CAA_{fêmea\ res} = 37,8 \pm 1,8$  mm;  $CAA_{macho\ agr} = 35,7 \pm 1,8$  mm;  $n = 41$ ;  $p < 0,001$ ). Em combates entre duas fêmeas, a agressora venceu em mais de 60% das interações. A diferença de tamanho entre fêmeas residentes e agressoras não foi significativa ( $CAA_{res} = 38,8 \pm 2,0$  mm;  $CAA_{agr} = 39,6 \pm 2,7$  mm;  $n = 35$ ;  $p = 0,175$ ).

A diferença no grau de desgaste das asas, uma medida de idade relativa, não influenciou o resultado dos combates. Não houve uma tendência para residentes mais velhos ou mais novos vencerem maior proporção dos combates ( $\chi^2_{tot} = 7,91$ ; g. l. = 6;  $p = 0,245$ .  $\chi^2_{res,agr} = 2,41$ ; g. l. = 2;  $p = 0,299$ ;  $n = 386$ ) (Tabela 5).

Nos combates intra-específicos, o residente e o agressor venceram aproximadamente a mesma proporção em Hamadryas feronia, H. iphthime e H. amphinome ( $\chi^2 = 1,96$ ; g.l. = 2;  $p = 0,376$ ). Combates entre um indivíduo de H. amphinome e outro qualquer (Tabela 2,  $n = 131$ ) foram vencidos em sua maioria por H. amphinome (72,5%), fosse este residente ou agressor ( $\chi^2 = 45,27$ ; g.l. = 7;  $p < 0,001$ ) (Fig. 12).

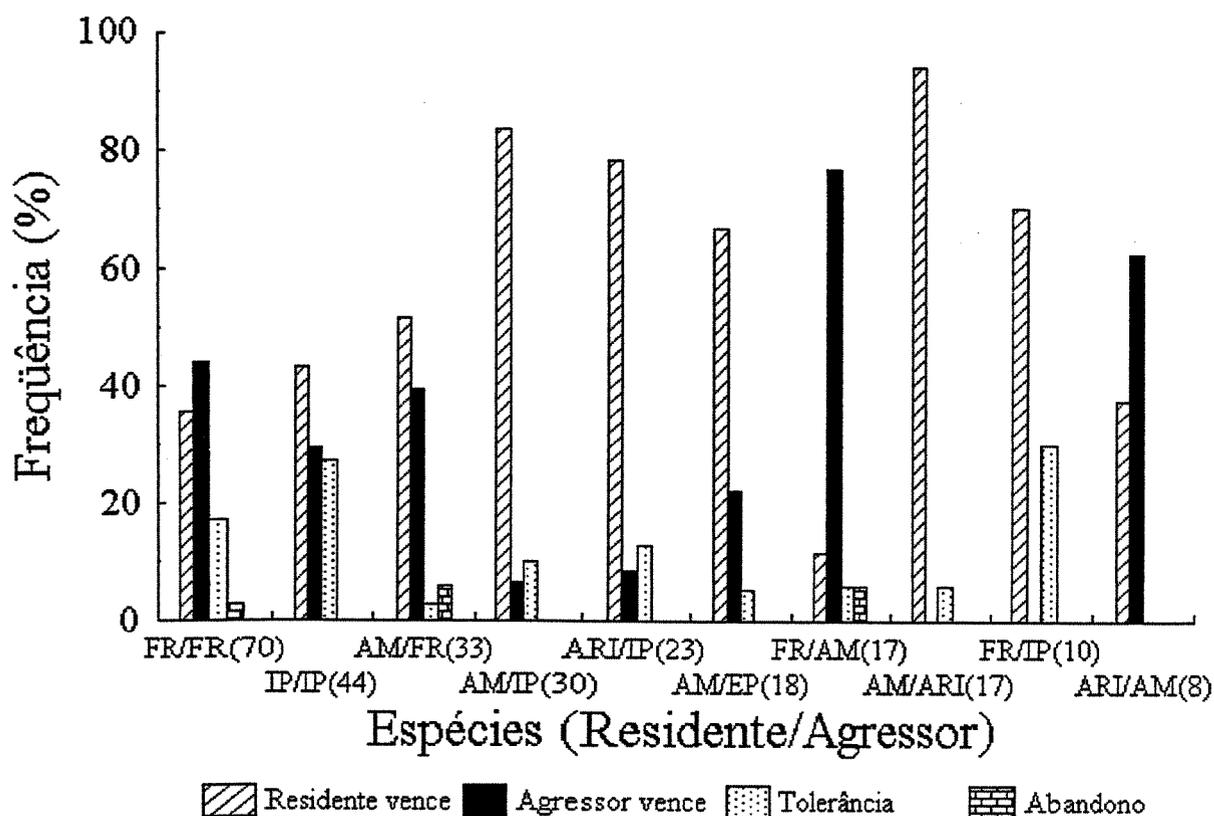
Visto que a diferença de tamanho entre os interagentes influenciou fortemente o resultado dos combates, é de se esperar que espécies de tamanho maior vençam mais. Tanto espécie quanto sexo determinam diferenças de tamanho entre as borboletas (Análise de variância de dois fatores -- Sexo:  $F = 71,00$ ; g. l. = 1;  $p < 0,001$ . Espécie:  $F = 41,85$ ; g. l. = 5;  $p < 0,001$ . Espécie x Sexo:  $F = 2,45$ ; g. l. = 5;  $p = 0,035$ ). Em geral, fêmeas de H. amphinome são maiores e machos de H. epinome, H. iphthime e H. laodamia são menores que outros indivíduos. A diferença entre o tamanho de machos e fêmeas de H. amphinome foi significativa (Fig. 3 e Tabela 1). O maior tamanho de H. amphinome explica em grande parte as observações de que combates de indivíduos desta espécie contra indivíduos



**Figura 11** - Frequências relativas do vencedor dos combates entre machos e fêmeas de *Hamadryas* disputando recurso alimentar no viveiro (n = 311). Números de observações por classe entre parênteses ao lado das legendas das classes.

**Tabela 5 -** Frequências relativas do vencedor dos combates entre dois indivíduos de Hamadryas disputando recurso alimentar no insetário em relação à diferença de idade (medida através do grau de desgaste das asas) entre residente e agressor (n = 386).

Diferença de Idade (n)	Frequências Relativas do Vencedor dos Combates (%)			
	Residente	Agressor	Tolerância	Abandono
Agressor + velho (55)	38,18	38,18	23,64	0,00
Residente ~ Agressor (235)	49,79	34,89	13,62	1,70
Residente + velho (96)	43,75	43,75	11,46	1,04

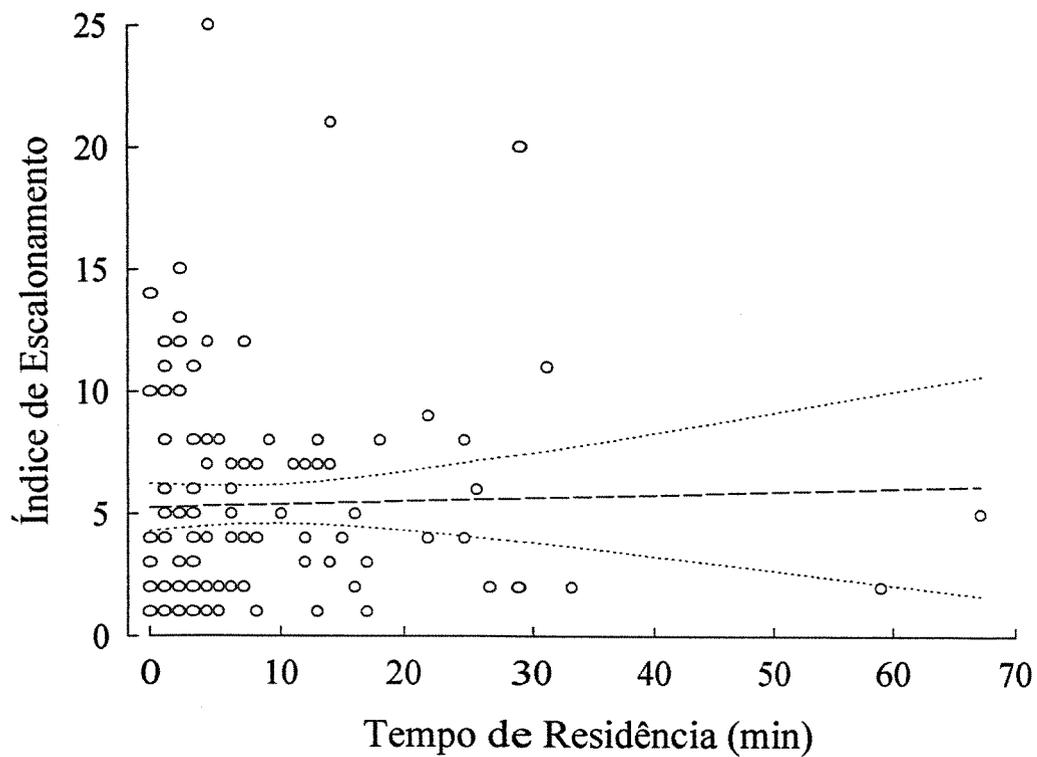


**Figura 12** - Frequências relativas dos resultados dos combates entre indivíduos de Hamadryas residentes e agressores em disputa por recurso alimentar no viveiro. AM = amphinome, ARI = arinome, EP = epinome, FR = feronia, IP = iphthime. Números de observações por classe entre parênteses ao lado das legendas das classes.

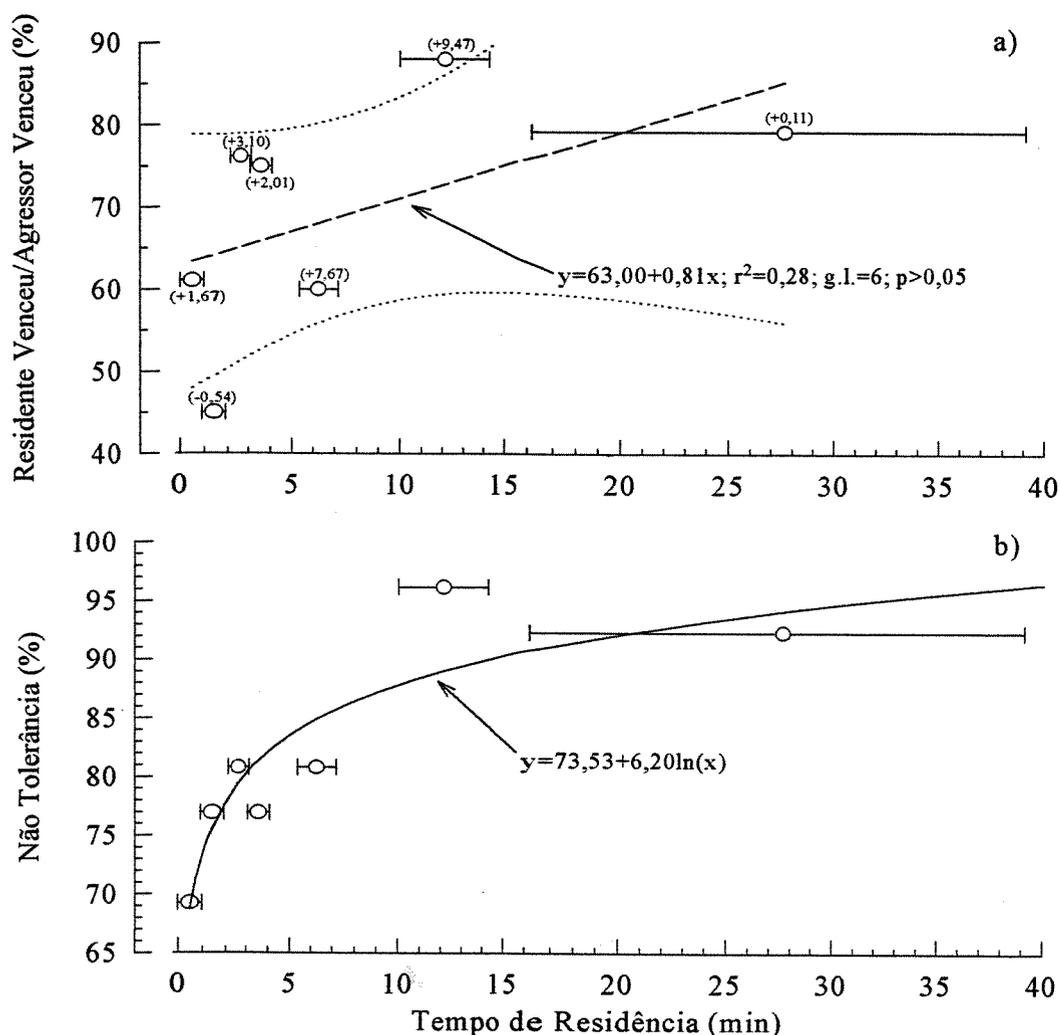
de outras geralmente são vencidos por H. amphinome, sejam estes residentes ou agressores. A diferença de tamanho entre dois indivíduos da mesma espécie raramente excede 10%, porém uma fêmea de H. amphinome pode ser mais de 40% maior que um anão de H. iphthime ou H. epinome (ver figura 1 e eixo x da figura 9 para comparações de tamanho e ocorrência destes combates).

Uma fonte de alimento pode ser menos valiosa (e menos defendida) para um indivíduo que já teve tempo para se alimentar, porém, quanto mais tempo o indivíduo permanece no local, mais ele se torna dono deste local, enfatizando o efeito da condição de residência sobre suas chances de vitória. Em 119 ocasiões envolvendo 57 indivíduos, foi possível determinar por quanto tempo o residente esteve se alimentando no momento em que o agressor iniciou o combate. Ocorreram combates de alta intensidade quando o residente se alimentava há menos de 10 min, porém não houve correlação entre o tempo de alimentação e a intensidade dos combates (Correlação de Spearman,  $n = 119$ ,  $r_s = 0,06$ ,  $t(n-2) = 0,65$ ,  $p = 0,515$ ) (Fig. 13). Estes combates tendem a ser vencidos pelos residentes em maiores proporções, porém, não há um aumento significativo na intensidade das brigas à medida em que estes permanecem se alimentando por mais tempo ( $y = 63,00 + 0,81x$ ; g. l. = 6;  $p > 0,05$ ). Note-se, no entanto, que os residentes geralmente eram maiores que os agressores (Fig. 14a; ver valores entre parênteses). A intolerância do residente em relação a um intruso aumenta à medida em que este passa mais tempo se alimentando (Correlação de Spearman,  $n = 7$ ,  $r_s = -0,87$ ,  $t(n-2) = 4,00$ ,  $p = 0,010$ ) e aparentemente aumenta muito a partir dos 7-10 minutos de residência, o que sugere uma relação não linear entre estes fatores (Fig. 14b).

Pousos de descanso são locais nos troncos das árvores sem recursos alimentares onde borboletas permanecem paradas por longos períodos de tempo. As interações agonísticas nestes locais ocorrem quando nenhum dos indivíduos desvia. A maior parte das interações observadas em pousos de descanso atingiu fases de escalonamento inferiores a 4 (80,0%;  $n = 28$  de 35), e observei apenas um combate com disputas reiteradas. Já em pousos de alimentação, apenas 48,8% (84 de 172) das interações atingiram intensidade menor ou igual a 4. Não houve correlação entre a diferença de tamanho entre o indivíduo residente e

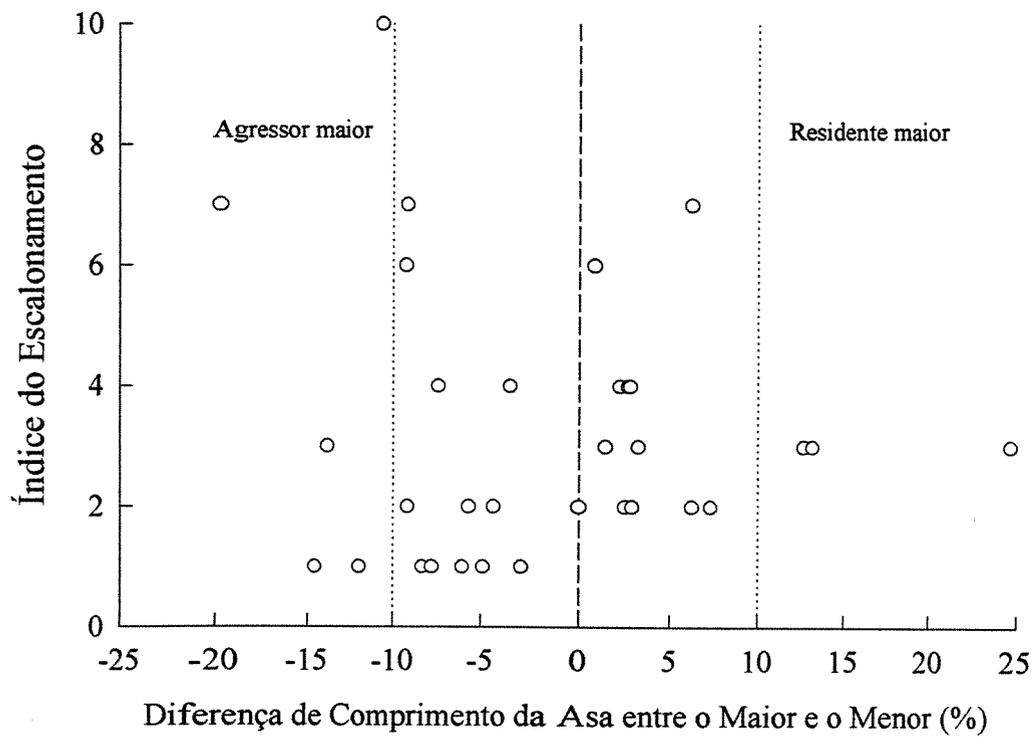


**Figura 13** - Escalonamento dos combates entre indivíduos de Hamadryas spp. em relação ao tempo que o residente permaneceu se alimentando sobre a isca até o momento do encontro. ---- = regressão linear não significativa e ..... = intervalo de confiança de 95%.



**Figura 14** - Frequências relativas de ocorrência dos resultados de combates entre dois indivíduos de *Hamadryas* disputando um recurso alimentar em relação ao tempo de residência. As sete classes possuem 26 observações cada ( $n = 182$ ), sendo que os pontos representam a média do tempo de alimentação  $\pm 1$  desvio padrão. **a)** Porcentagem de brigas em que o residente venceu sobre as que o agressor venceu. Valores entre parênteses indicam a porcentagem de diferença de tamanho entre residente e agressor. **b)** Porcentagem de brigas em que o residente não tolerou a presença do agressor. — = regressão logarítmica, ---- = regressão linear não significativa e ..... = intervalos de confiança de 95%.

o agressor e o grau de intensidade do combate (Correlação de Spearman, para agressor maior:  $n = 18$ ,  $r_s = -0,18$ ,  $t(n-2) = 0,74$ ,  $p = 0,471$ ; e para residente maior:  $n = 15$ ,  $r_s = -0,11$ ,  $t(n-2) = 0,39$ ,  $p = 0,702$ ) (Fig. 15).



**Figura 15** - Índice de escalonamento dos combates em pousos de descanso em relação à assimetria de tamanho, medida através do comprimento da asa anterior, entre indivíduos de Hamadryas residentes e agressores no viveiro (n = 35).

## DISCUSSÃO

O padrão de ação modal dos combates entre Hamadryas tem algumas peculiaridades. Nas fases de 1 a 4 os indivíduos realizam exibições sem contato físico fornecendo informações sobre sua capacidade e intenções de luta, o que é chamado de "guerra de atritos" (Maynard Smith 1974; Parker 1974). Os toques inesperados aplicados por agressores na fase 2 decidiram grande parte dos combates entre dois indivíduos de Hamadryas. O toque foi eficaz no deslocamento de residentes surpreendidos, porém, residentes maiores foram menos deslocados. Em combates escalonados, no entanto, a condição de residência forneceu apenas um parâmetro secundário na definição do vencedor. Indivíduos menores, mesmo na condição de residentes, perderam proporcionalmente mais combates contra agressores maiores. As fases 3 e 4 podem ser consideradas como exibições agressivas estereotipadas. Aparentemente os indivíduos avaliam a diferença de tamanho entre si quando se posicionam frente-a-frente durante a fase 3. As intenções de continuar o combate são demonstradas na fase 4 quando os indivíduos realizam exibições de ameaça, antes de decidirem continuar o combate com contato físico. As três fases seguintes (5-7) envolvem agressão com contato físico entre os indivíduos. Se esta interpretação for correta, neste ponto há uma compensação entre fatores correlacionados e não-correlacionados à capacidade de luta, como diferença de tamanho e valor do recurso, de modo que ambos os indivíduos decidem disputar sua posse, pois as assimetrias não são suficientes para decidir o vencedor sem combate direto. Quanto menores forem as assimetrias, maior será a indefinição de quem vencerá o combate.

Apenas H. iphthime, entre as seis espécies de Hamadryas estudadas tolerou outros indivíduos se alimentando simultaneamente. Isto possibilitou a indivíduos desta espécie se alimentarem por mais tempo sem entrar em combates estereotipados. Indivíduos desta espécie são em média menores que os de outras Hamadryas, diminuindo a chance de que esta vença os combates. Já que suas chances de vencer são reduzidas, é vantajoso para H. iphthime evitar combates contra outras Hamadryas. Porém, quanto mais indivíduos se

alimentarem, menor será a porção do todo que cada um vai receber, reduzindo o retorno energético que estes terão. H. amphinome, a espécie com maior sucesso na defesa de pousos de alimentação, também é a maior das Hamadryas estudadas e monopolizava o recurso enquanto se alimentava, reduzindo ainda mais a porção de alimento que indivíduos com menor sucesso de defesa receberiam.

Os custos de defesa do recurso e as diferenças físicas e nutricionais entre os indivíduos provavelmente determinam o tempo de permanência de um indivíduo no local de acordo com sua probabilidade de vitórias em combates subseqüentes. Entretanto, os custos de defesa de um recurso alimentar de alta qualidade e conseqüente atratividade tornam-se muito altos após este ser descoberto por vários indivíduos, tornando vantajoso o deslocamento de alguns indivíduos para locais onde haja menor competição.

Houve grande variação interespecífica na agressividade dos indivíduos com o aumento do número de competidores. As mudanças comportamentais observadas em indivíduos de H. iphthime e H. feronia foram direcionadas a evitar que os interagentes entrassem em combate, ao passo que H. amphinome e H. arinome continuaram apresentando comportamento despótico, sendo intolerantes a qualquer outro competidor. Estes comportamentos se relacionam tanto ao maior tamanho de H. amphinome e H. arinome quanto à semelhança de padrão de coloração.

Indivíduos de espécies diferentes possuem diferentes constantes de interferência 'm' (Modelo de Sutherland 1983), o que se reflete na sua capacidade de ganho de energia em competição. Quanto maior a densidade de indivíduos, maior a diferença de ganho de energia entre indivíduos com diferentes 'm'. O indivíduo com maior 'm' ganhará proporcionalmente mais combates, pois este é capaz de monopolizar o recurso por mais tempo, ganhando a energia necessária para sua manutenção. Os demais, ao contrário, são obrigados a dividir o restante do recurso em frações cada vez menores.

A saciação alimentar faz com que os indivíduos abandonem o pousos de alimentação. A defesa de locais de alimentação aparentemente não está relacionada ao acasalamento, pois 1) machos ficam apenas o necessário para se alimentar, comportamento igualmente demonstrado por fêmeas, 2) cortejos nunca foram vistos no local de alimentação, e 3)

cortejos tipicamente ocorrem nas horas centrais do dia. Ao contrário de Hamadryas, machos de abelhas grandes (Alcock et al. 1977, Alcock 1990) defendem locais de alimentação onde têm maior chance de encontrarem fêmeas receptivas.

A intensidade do combate diminui exponencialmente com a diferença de tamanho entre os oponentes. De acordo com o modelo de Maynard Smith & Parker (1976), brigas entre oponentes de tamanhos iguais tenderiam a intensidades infinitas, ou seja, combates reiterados até a morte de um dos interagentes. No entanto, nunca observei este fato entre Hamadryas, provavelmente porque há vários outros fatores influenciando a decisão do vencedor do combate, agindo de forma a minimizar a ocorrência de eventos que chegam ao extremo, como até a morte.

A condição de residência não influenciou diretamente a intensidade dos combates entre Hamadryas, apesar desta, juntamente com a diferença de tamanho, ter determinado fortemente quem seria o vencedor. Residentes maiores tiveram maior chance de vencer os combates. Rosemberg & Enquist (1991) tratam a condição de residência como uma variável estratégica na definição do vencedor do combate. Se a assimetria de tamanho não for suficiente para determinar o vencedor, este será quem estiver no território antes. Aparentemente este foi o mesmo critério utilizado por Hamadryas no presente estudo. Limnitis weidemeyerii (Rosemberg & Enquist 1991) e Jalmenus evagoras (Elgar & Pierce 1982) o vencedor é determinado tanto pela condição de residência quanto pela assimetria de tamanho. Em estudos com outras borboletas que defendem sítios de acasalamento observou-se que estas utilizam o critério de residência na definição do vencedor do combate, apesar do efeito de diferença de tamanho não ter sido medido. Davies (1978) observou que machos residentes de Pararge aegeria sempre vencem combates contra intrusos. Porém, um macho observado por Wickman & Wicklund (1983) retomou a posse do território reiteradamente após saídas, indicando que o vencedor não é determinado exclusivamente pela condição de residência. Papilio polyxenes também utiliza principalmente a condição de residência na definição dos combates por territórios de acasalamento em topos de morros (Lederhouse 1982).

Em combates intersexuais entre indivíduos de Hamadryas do mesmo tamanho, machos têm uma vantagem (assimetria sexual). Curiosamente, machos residentes defenderam o recurso mais agressivamente que fêmeas residentes. Machos residentes e agressores venceram proporcionalmente mais combates contra fêmeas, mesmo estes sendo geralmente menores.

Indivíduos maiores permaneceram por mais tempo na condição de residentes, assim como foi observado em combates entre machos de L. weidemeyerii (Rosemberg & Enquist 1991). Logo, o fato de residentes estarem vencendo mais combates contra intrusos pode estar vinculado ao fato destes geralmente serem maiores.

O tempo de alimentação por si só, não influenciou significativamente a chance de vitórias de um indivíduo. Porém, indivíduos tornaram-se mais intolerantes contra intrusos, quanto mais tempo permanecem na condição de residentes.

A tendência de diminuir visitas de alimentação ao longo do dia pode ser devida à saciação dos indivíduos, por estes já terem se alimentado pela manhã. No entanto, a não diminuição da intensidade dos combates ao longo do dia não era esperada, já que os indivíduos disputam recursos de menor qualidade.

A idade aparentemente não influencia a capacidade de defesa de recursos. Isto também é o oposto ao esperado se indivíduos mais velhos perdessem vigor físico. A influência por ganho de experiência de luta, porém, pode estar compensando a hipotética perda de vigor físico.

Na ausência de recursos alimentares, raramente há brigas escalonadas. Estas ocorrem por acaso e seu resultado é independente da diferença de tamanho entre os oponentes.

Há uma relação complexa entre os fatores correlacionados à capacidade de um indivíduo defender um recurso e fatores não-correlacionados, tais como o valor do recurso e o grau de saciação (fome) dos competidores, pois não só a habilidade, mas também a motivação para competir, pode variar entre indivíduos (Milinski & Parker 1991). Este último é provavelmente o fator de mais difícil avaliação, pois envolve a medição de parâmetros fisiológicos que indiquem o estado nutricional dos indivíduos. O grau de

saciação ou nutrição de um indivíduo provavelmente influencia sua intenção de luta. Quanto mais faminto, mais agressivo este se tornará.

Exceto pela hipótese de menor competitividade dos indivíduos mais velhos, as demais hipóteses de defesa de um recurso alimentar sem a finalidade de acasalamento tiveram todas suas previsões corroboradas. (i) A ocorrência de combates entre machos e fêmeas conspecíficas ou não indica que não há relação entre defesa alimentar e acasalamento. (ii) Combates envolvendo indivíduos com grande assimetria de tamanho atingem apenas as fases inferiores no escalonamento de combates estereotipados. (iii) Combates intra- e intersexuais ocorrem com frequências semelhantes, sendo que machos expulsam fêmeas e vice-versa. (iv) A competitividade diminui ao longo do dia tanto em número quanto em intensidade de combates, seja por efeito da diminuição da qualidade do recurso ou pelo efeito de saciação dos indivíduos. (v) Indivíduos mais velhos, ao contrário do esperado, não apresentam diminuição da competitividade em relação aos mais jovens, provavelmente devido à compensação da diminuição da capacidade de luta pelo aumento da experiência adquirida ao longo da vida. Portanto defesa do recurso alimentar e acasalamento são eventos funcionalmente independentes na ecologia comportamental de Hamadryas.

**CAP. 2 - ESTRIDULAÇÃO E PERSEGUIÇÕES AÉREAS NO  
RECONHECIMENTO SEXUAL ENTRE BORBOLETAS DO GÊNERO  
NEOTROPICAL HAMADRYAS (NYMPHALIDAE)**

**RESUMO**

Borboletas podem se reconhecer sexualmente através de comportamentos estereotipados ou através de características físicas. Testei manualmente a capacidade de estridulação de machos e fêmeas de oito espécies do gênero Hamadryas e fiz observações de interações aéreas entre indivíduos de seis destas espécies mantidas em um insetário de 4 x 6 m de base e 4 m de altura. Apenas machos do grupo de espécies feronia estridularam. Fêmeas de todas as espécies e machos do grupo laodamia e de H. februa não estridularam. Interações aéreas ocorreram no período do meio-dia, geralmente iniciadas por machos que faziam vôos exploratórios. Perseguições aéreas foram realizadas sempre por machos. Em perseguições entre machos havia muita estridulação, enquanto quando um macho perseguia uma fêmea, este só estridulava no início e passava a realizar um comportamento de corte posteriormente. Hamadryas feronia realizou mais de 90% das perseguições observadas, sendo que um dos machos foi responsável por 55% do total. Os indivíduos mais perseguidos eram fêmeas e machos de H. feronia, vários deles sendo perseguidos muitas vezes. Não houve relação entre o número de vezes que um indivíduo obteve sucesso na defesa de pousos de alimentação e o número de perseguições aéreas que este realizou. A estridulação provavelmente está envolvida no encontro de parceiras e no estabelecimento de hierarquias de dominância entre machos de Hamadryas.

## ABSTRACT

Butterflies can perform sexual recognition with stereotyped behaviors or from physical characteristics. I hand tested the stridulating capability of males and females of eight species of the genus Hamadryas and made observations of aerial interactions of six of these which were kept in an outdoor insectarium of 4 x 6 m of base and 4 m in height. Only males of the group of species feronia stridulated. Females of all species and males of the laodamia species group and of H. februa did not stridulate. Aerial interactions occurred during mid-day, generally initiated by males that were making exploratory flights. Aerial chases were always done by males. Chases between two males had plenty stridulation, while when a male chased a female, he stridulated only in the beginning of the interaction and then switched to a courtship behavior. Hamadryas feronia was responsible for more than 90% of all interactions, with a single male carrying 55% of all chases. The most chased individuals were females and males of H. feronia, many being chased many times. There was no relation between the number of times one individual had success in defending a feeding perch and the number of aerial chases he made. Stridulation is probably involved in finding mates and also in the establishment of a dominance hierarchy between male Hamadryas.

## INTRODUÇÃO

Lepidópteros se comunicam através de interações envolvendo exibições estereotipadas nas quais os sinais podem ser acústicos (Swihart 1967, Lees 1992), visuais (Silberglie 1984, Bernard & Remington 1991), químicos (Boppré 1984), ou tato (Wickman & Wicklund 1983). Borboletas Hamadryas emitem um estridular característico durante perseguições aéreas (Bates 1865, Darwin 1871b, Swihart 1967, Otero 1990). Segundo Seitz (1913) quase todos os membros dos gêneros Ageronia e Peridromia (gênero Hamadryas sensu Jenkins 1983) produzem som. Porém, algumas espécies de Hamadryas típicas de florestas tropicais densas (*e.g.* H. chloe, H. alicia, H. rosandra e H. velutina) jamais foram ouvidas estridulando (Jenkins 1983). No seu estudo sobre estridulações de Hamadryas na Venezuela, Otero (1986) relata que machos de H. feronia estridulam intensamente quando em perseguições aéreas a outros machos ou fêmeas congêneres, enquanto H. februa não estridula mas faz vôos em espiral. Otero (1986) propõe que vôos em espiral são uma importante maneira comportamental de reconhecimento sexual entre H. februa e que em espécies cuja estridulação é comum, o som produzido desempenharia tal papel.

O mecanismo de produção de som por Hamadryas ainda é objeto de especulação com relação à localização e ao funcionamento do órgão estridulatório. Pelo menos sete locais do tórax, asas anteriores e abdômen já foram propostos como órgãos estridulatórios (Swihart 1967). O som aparentemente é produzido por percussão no final do movimento ascendente das asas, quando estas se chocam (Otero 1990). As evidências mais conclusivas indicam que as estruturas responsáveis pela produção do som podem ser os inchamentos das nervuras do ápice da célula discal das asas anteriores, observados apenas em machos de espécies que estridulam. Machos e fêmeas de H. februa da Venezuela (não estridulantes) não apresentam inchamento do ápice da célula discal (Otero 1990). Os inchamentos das nervuras subcostais (nervura paralela à margem anterior da célula discal) também são referidos como possíveis locais de produção de som. No entanto, estes estão

presentes tanto em machos quanto em fêmeas de várias espécies de Hamadryas que produzem som ou não (Monge-Nájera & Hernández 1991).

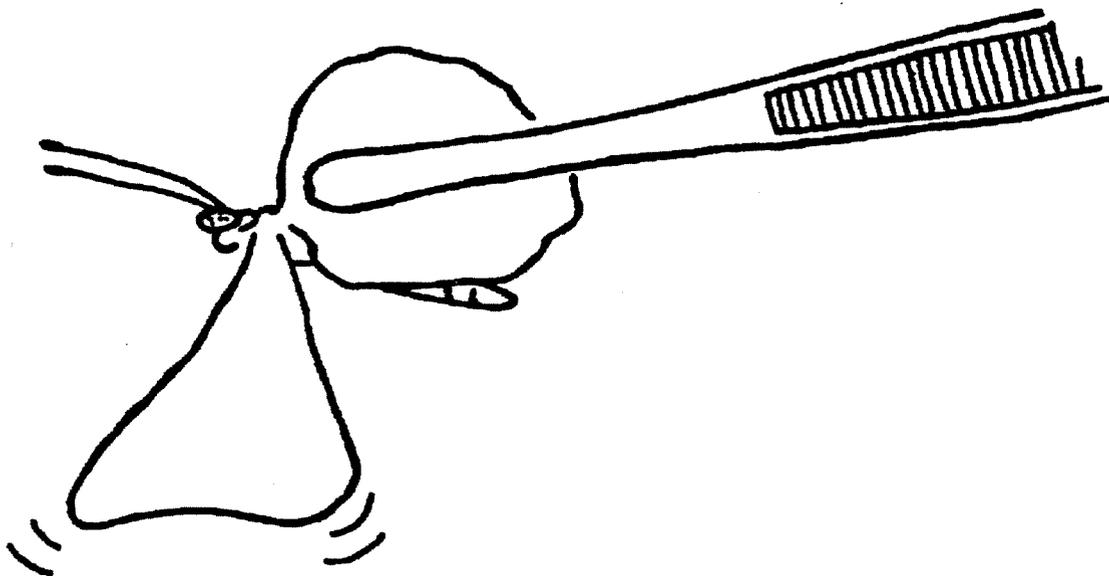
Neste estudo testou a capacidade de estridulação de oito espécies do gênero Hamadryas, analisando as hipóteses relacionadas à função das estridulações e das perseguições em vôo no reconhecimento sexual entre borboletas deste gênero. Também abordou a influência do sexo dos interagentes nas perseguições aéreas e entre quais indivíduos estas ocorrem com maior frequência.

Testou, portanto, as seguintes hipóteses:

- 1) Apenas machos são capazes de estridular;
- 2) Interações em vôo com estridulações são utilizadas no reconhecimento sexual entre Hamadryas;
- 3) Interações em vôo estão relacionadas ao estabelecimento de uma hierarquia de dominância entre os machos presentes naquele local.

## MATERIAL E MÉTODOS

O estudo foi realizado na Reserva Florestal de Linhares (RFL), ES (19°04' S; 40°08' W), na Mata de Santa Genebra, Campinas, SP (47°04' S; 22°50' W), Jardim Botânico de Brasília e Fazenda Água Limpa (15°57' S, 47°56' W), Brasília, DF, e na Estrada do Oleoduto, Balboa, Panamá (09°10' N; 79°51' W). Fiz observações de interações em vôo no campo e em um insetário de 4 x 6 m de base e 4 m de altura posicionado em um local comumente utilizado por Hamadryas na RFL. Para cada interação anotei a espécie e o sexo do perseguidor e do perseguido e se houve estridulação de apenas um ou de ambos os indivíduos. As borboletas no insetário foram marcadas individualmente para permitir seu reconhecimento visualmente. Para cada borboleta capturada, medi o comprimento da base ao ápice da asa anterior (CAA) com um paquímetro de aço (0,05 mm de precisão). Utilizei a revisão do gênero Hamadryas de Jenkins (1983) para identificar as borboletas. Anotei o sexo, através da genitália externa, e a condição relativa de desgaste das asas, a qual fornece uma estimativa da "idade relativa" do indivíduo em grau crescente de 1 a 5 (adaptado de Watt et al. 1977). Anotei o local e o dia da captura e marquei os indivíduos com um número escrito a caneta de escrita permanente ou a caneta nanquim preta com capilar de 0,5 mm (segundo o método de Benson 1972) nas asas das borboletas de cores claras e com tinta nanquim branca (Rotring) nas asas das borboletas de fundo preto. Coloquei marcas coloridas na asa anterior esquerda e anterior direita que identificavam respectivamente o sexo e a espécie. No momento que capturei cada borboleta, fiz o teste de estridulação de Otero (1990). Este teste consistiu em segurar as asas posteriores da borboleta com uma pinça, passando as asas anteriores da sua posição normal, sobre as asas posteriores, para a posição invertida, sob as asas posteriores (Fig. 1). Borboletas estridulavam enquanto batiam as asas anteriores. Utilizei fichas de coleta de dados e um cronômetro digital para quantificar os comportamentos das borboletas durante as interações em vôo.



**Figura 1** - Manipulação de borboletas Hamadryas permitindo o movimento das asas anteriores: "Teste de estridulação de Otero". Redesenhado de Otero (1990).

## RESULTADOS

Os testes de estridulação realizados com borboletas recém capturadas mostraram que apenas machos das cinco espécies do grupo feronia estudadas (sub-gênero Hamadryas) são capazes de estridular, enquanto fêmeas e ambos os sexos dos grupos laodamia e februa não estridularam nos testes manuais (Tabela 1). Nenhuma fêmea foi observada estridulando em vôo no insetário. Indivíduos do grupo laodamia (sub-gênero Peridromia) também não estridulam em nenhuma situação. Os machos de H. feronia, H. epinome e H. iphthime foram os que mais estridularam em interações em vôo, pousados sobre o alimento ou caminhando pelo tronco.

Populações separadas geograficamente variam na sua capacidade de estridulação, como é o caso de H. februa (Tabela 2). Esta variação também pode ser devida a erros de identificação de indivíduos estridulando em vôo.

Observei um total de 107 interações em vôo cujos pontos de partida dos indivíduos foram determinados. Grande parte das interações em vôo ( $n = 45$ ) se iniciou com um dos indivíduos pousado saindo voluntariamente em perseguição a outro indivíduo que passava voando ou sendo estimulado a voar por um indivíduo que vinha voando. Perseguições aéreas foram realizadas em períodos de sol intenso, principalmente das 11:30 às 13:30, em dias quentes com ou sem vento. Indivíduos de Hamadryas realizaram comumente vôos exploratórios circulando as árvores entre 1,5 e 2,5 m de altura e estimulando outros indivíduos a interagir. Observei indivíduos saírem voando do local onde estavam pousados, circularem as duas árvores do insetário e, quando encontravam outro indivíduo, realizavam um movimento pendular, voando 10 cm abaixo do indivíduo pousado, estridulando continuamente por 5 a 10 s. Frequentemente o indivíduo que estava pousado saía voando e perseguia o outro com um ou ambos estridulando. As manobras realizadas pelos machos durante uma perseguição incluíram vôos em espiral para baixo, subidas e mergulhos rápidos, curvas em ziguezague, e pouso rápido com retomada de vôo subsequente em menos de 1 s. As borboletas também se agarraram lateralmente com as pernas.

**Tabela 1** - Testes manuais de estridulação com machos (m) e fêmeas (f) das espécies de Hamadryas.

	Espécie de <u>Hamadryas</u>															
	Grupo <u>februa</u>			Grupo <u>laodamia</u>					Grupo <u>feronia</u>							
	<u>februa</u> <sup>(3)</sup>	<u>laodamia</u> <sup>(2)</sup>	<u>arete</u> <sup>(2)</sup>	<u>feronia</u> <sup>(2,4,5)</sup>	<u>iphthime</u> <sup>(2,4)</sup>	<u>epinome</u> <sup>(2,3)</sup>	<u>amphinome</u> <sup>(2)</sup>	<u>arinome</u> <sup>(2)</sup>	m	f	m	f	m	f	m	f
Nº de indivíduos que estridulou <sup>(1)</sup>	0	0	0	0	0	0	11	0	39	0	15	0	7	0	5	0
Nº de indivíduos que não estridulou	4	1	8	4	1	1	7	12	2	20	1	14	3	15	0	5
Porcentagem de indivíduos que estridulou	0	0	0	0	0	0	61	0	95	0	94	0	70	0	100	0

(1) Números indicam quantos indivíduos produziram cada resposta, sendo que nenhum indivíduo foi testado mais de uma vez.

(2) Indivíduos coletados na Reserva Florestal de Linhares, ES.

(3) Indivíduos coletados em Campinas, SP.

(4) Indivíduos coletados em Balboa, Panamá.

(5) Indivíduos coletados em Brasília, DF.

**Tabela 2.** Observações e testes de estridulação com Hamadryas em vários locais da região Neotropical.

Grupo/Espécie	Local	Método (Obs./Teste*)	Estridulação	Machos/ Fêmeas	Referência
<u>Grupo februa</u>					
<u>H. amphichloe</u>	República Dominicana	O	Sim	?	Jenkins (1983)
<u>H. chloe</u>	? (Florestas densas)	O	Não	?	Jenkins (1983)
<u>H. februa</u>	México	O	Sim	?	Ross (1963)
<u>H. februa</u>	Venezuela	O/T	Não	m/f	Otero (1990)
<u>H. guatemalena</u>	México	O	Sim	?	Ross (1963)
<u>Grupo feronia</u>					
<u>H. feronia</u>	Venezuela	O/T	Sim	m	Otero (1990)
<u>H. feronia</u>	Venezuela	O/T	Não	f	Otero (1990)

\* T = Teste de estridulação de Otero

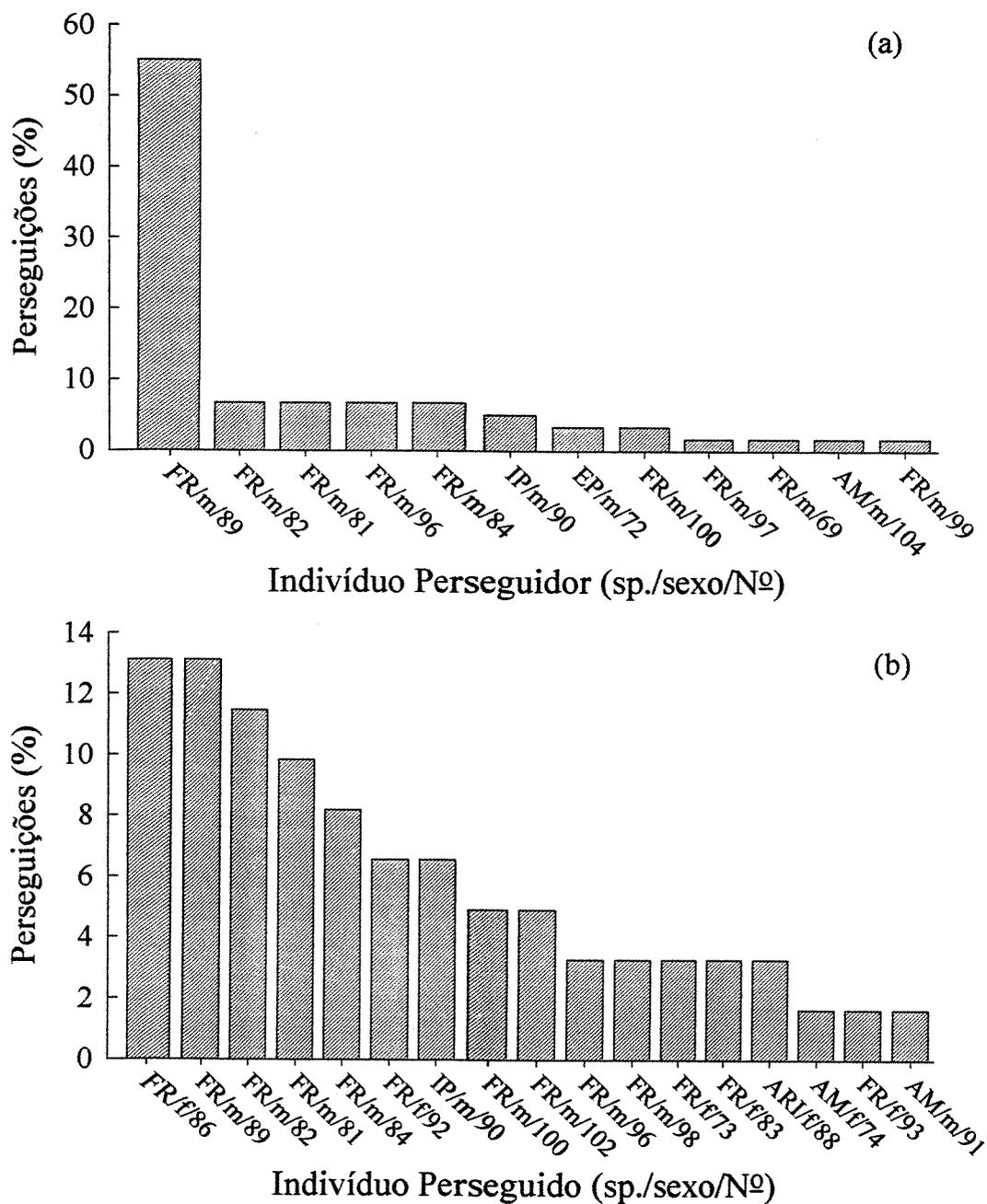
No insetário, várias vezes observei indivíduos de H. feronia pousados no tronco por volta do meio-dia realizando comportamento de cômte. Neste comportamento, um macho posicionado de 5 a 10 cm atrás de uma fêmea permanecia 1 a 5 minutos abrindo e fechando asas e se aproximando aos poucos desta. A fêmea respondia à aproximação do macho abrindo e fechando as asas de forma lenta, porém contínua. Quando o macho chegava muito perto (menos de 1 cm), a fêmea caminhava 15 a 20 cm para frente. Esta seqüência podia se repetir de 5 a 20 vezes. Se o macho a tocava com as asas ou pernas, a fêmea voava para outra árvore. O macho podia perseguir a fêmea ou, após algumas tentativas, desistir e voar em volta das árvores do insetário até interagir com outro indivíduo. Uma vez observei um casal de H. epinome em um bosque reflorestado de Senna multijuga e Joannesia princeps realizando basicamente o mesmo comportamento observado em H. feronia no insetário, porém voando livremente em um espaço de cerca de 20 x 20 m indo até a copa das árvores (~6 m) e descendo a 1 m.

Observei 27 interações (25%) onde um dos indivíduos caminhava pelo tronco aparentemente à procura de outros indivíduos (não de alimento) com ambos indivíduos pousados ao iniciarem perseguições aéreas. Das interações em vôo 33% (n = 35) iniciaram com um macho que estava pousado mergulhando em vôo rápido perseguindo o explorador estridulando intensamente, 18% (n = 19) destas iniciaram com um indivíduo voando estimulando um indivíduo pousado a voar após realizar movimentos pendulares em frente a este e perseguindo-o posteriormente. Observei, nos períodos de maior frequência de vôos exploratórios, 26 perseguições (24%) iniciadas quando ambos os indivíduos se encontraram voando.

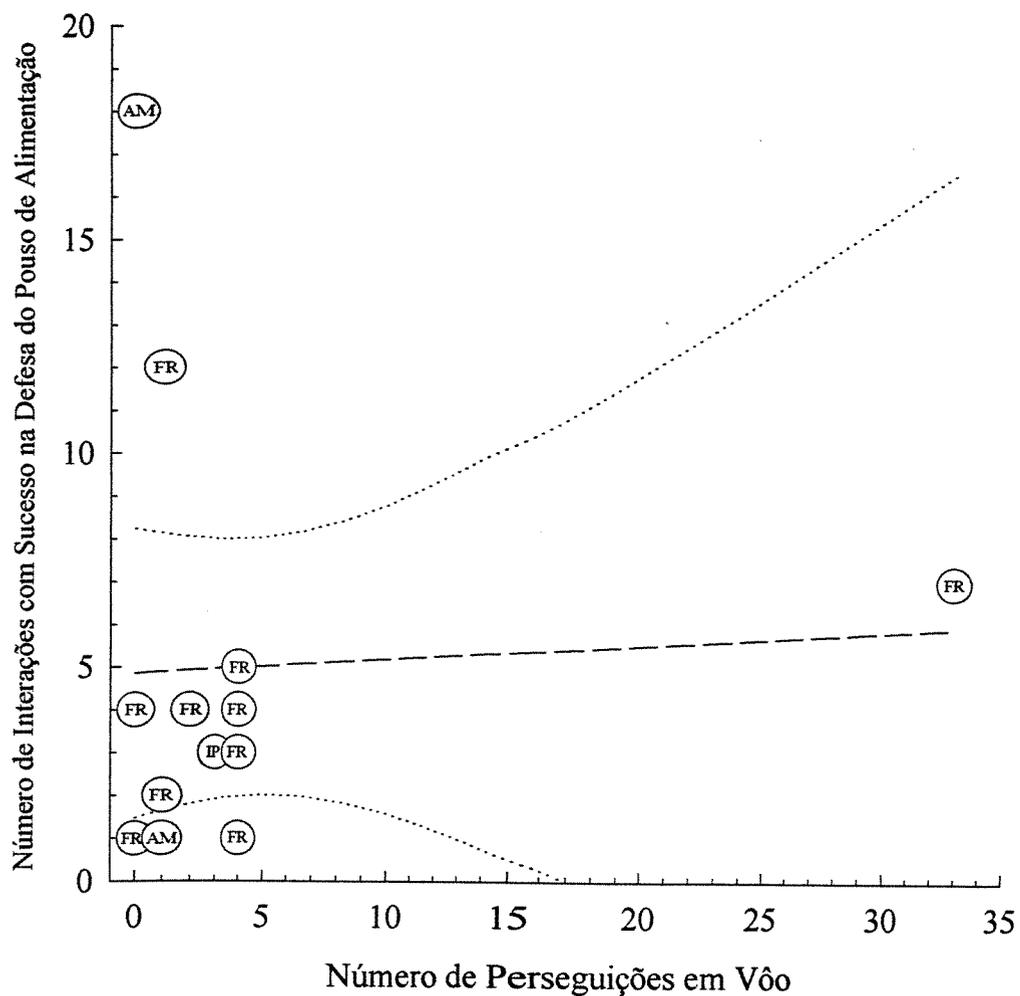
Das 132 interações em vôo nas quais determinei o sexo de ambos interagentes, 74% (n = 98) foram entre dois machos, 26% (n = 34) com um macho perseguindo uma fêmea e nenhuma cujo perseguidor era uma fêmea. Hamadryas feronia participou de 131 interações (99,2%), geralmente perseguindo outro conspecifico (90,1%, n = 120). Apenas 12 interações em vôo (9,1%) envolveram outras espécies, 7 destas foram entre H. feronia e H. iphthime. Interações entre dois machos de H. feronia foram realizadas com vôos rápidos e com estridulação intensa, provavelmente por ambos interagentes. Estas

interações terminaram com os indivíduos se separando após o indivíduo perseguido pousar. Interações entre um macho e uma fêmea foram realizadas com algumas estridulações iniciais pelo macho perseguidor após um curto período de vôo rápido, após o que o macho perseguiu a fêmea em vôo lento até esta pousar. Frequentemente o macho pousava atrás de uma fêmea da mesma espécie e realizava o comportamento de corte no pouso descrito anteriormente. Indivíduos que sempre foram perseguidos assumiram um comportamento de "submissão", desistindo rapidamente de novas perseguições ou voando com menor frequência nos períodos de explorações em vôo. A maior parte das perseguições foi realizada por apenas alguns indivíduos (Fig. 2a). Enquanto o macho nº 89 realizou 55% das perseguições (33 das 60 com indivíduos determinados), os outros machos com maior número de perseguições realizaram apenas quatro perseguições cada um. Três dos dez indivíduos mais perseguidos eram fêmeas, porém a distribuição de frequências de perseguidos não apresentou a tendência de poucos indivíduos serem muito perseguidos e outros não como ocorreu com os perseguidores (Fig. 2b).

Interações em vôo entre mais de dois indivíduos eram muito intensas e difíceis de serem registradas. A maior parte delas ocorreu entre três ou quatro machos que se encontraram voando nos períodos de maior frequência de vôos exploratórios. Algumas delas ocorreram com dois ou três machos perseguindo uma fêmea. Não há relação entre o sucesso de um indivíduo em defender um pouso de alimentação (ver cap. 1 deste trabalho) e o número de vezes que este realizou perseguições aéreas a outros indivíduos (Correlação de Spearman,  $N = 14$ ,  $r_s = 0,25$ ,  $t(n-2) = 0,90$ ,  $p = 0,388$ ) (Fig. 3).



**Figura 2** - Frequências relativas de perseguições aéreas com indivíduos identificados. **a)** Perseguições efetuadas por um indivíduo perseguidor (n = 60). **b)** Perseguições sofridas por um indivíduo perseguido (n = 61). Indivíduos são representados por: AM = Hamadryas amphinome, ARI = H. arinome, EP = H. epinome, FR = H. feronia, IP = H. iphthime, m = machos, f = fêmeas e número de marcação do indivíduo.



**Figura 3** - Relação entre o número de vezes em que indivíduos obtiveram sucesso em defender o pouso de alimentação e o número de perseguições em vôo efetuadas pelos mesmos. AM = amphinome, FR = feronia, IP = iphthime.

## DISCUSSÃO

A capacidade de estridulação é restrita aos machos do grupo feronia. Estas espécies são monomórficas, o que sugere que a produção de som deve estar relacionada à descoberta de fêmeas para acasalamento. A ausência de estridulação e a presença de dimorfismo sexual de coloração nas espécies do grupo laodamia sugerem que o reconhecimento sexual entre indivíduos destas espécies possa ter um componente visual, pois borboletas que possuem dimorfismo sexual de coloração podem reconhecer o sexo oposto visualmente (Silberglied 1984). No entanto, espécies do grupo laodamia, como H. arete e H. laodamia produzem odores e excretam um líquido amarelo com a extrusão de glândulas próximas ao aparelho genital. Este odor pode ter funções de impalatabilidade ou de reconhecimento sexual se forem produzidos feromônios sexualmente diferenciados.

As espécies citadas por Jenkins (1983) e Otero (1986) que nunca foram ouvidas estridulando pertencem todas aos grupos laodamia e februa. Espécies do grupo februa já foram relatadas como capazes (H. amphichloe, Jenkins 1983) ou incapazes (H. chloe, Jenkins 1983 e H. februa, Otero 1986) de estridular. Isto sugere que podem ocorrer diferentes mecanismos de reconhecimento sexual entre espécies do mesmo grupo. Provavelmente o dogma que se formou em relação à estridulação sendo uma característica de todo o gênero Hamadryas foi devido a erros de identificação na observação de indivíduos em vôo ou mesmo pousados, por consequência da similaridade de coloração entre estas. Até recentemente este gênero tinha sua taxonomia muito confusa, incluindo cerca de 100 espécies. Jenkins (1983) sinonimizou mais de dois terços destas, deixando apenas 20 espécies no gênero Hamadryas. Provavelmente vários dos relatos anteriores à revisão de Jenkins (1983) do gênero Hamadryas possuem erros de identificação das espécies.

A população de H. februa testada neste estudo não estridulou, igualmente à população estudada por Otero (1988, 1990) e diferente da população estudada por Monge-Nájera & Hernández (1991).

Perseguições aéreas aparentemente possuem duas funções intimamente relacionadas: a descoberta de fêmeas receptivas e o estabelecimento de hierarquias de dominância para prioridade de acasalamento. Hierarquias de dominância são resultantes da seleção natural sobre as diferenças intra-específicas de capacidade de voo, promovendo o espaçamento em populações naturais e aumentando as chances de acasalamento de indivíduos melhor posicionados (ver Rutowski et al. 1989). A ordem de prioridade é geralmente estabelecida através de encontros agonísticos prévios (Archer 1988, p. 114). Possivelmente as fêmeas de Hamadryas mais perseguidas estavam receptivas, enquanto as outras evitavam voar durante o período de interações em voo.

O reconhecimento sexual parece ocorrer logo no início de uma interação, o que induz o perseguidor a decidir entre combate em voo, comportamento de cômte ou desistência. Combates aéreos entre dois machos são bastante intensos e provocam a fuga de um dos indivíduos, enquanto o outro permanece voando no local. Quando um macho persegue uma fêmea, ele a reconhece e passa a realizar o comportamento de cômte quase imediatamente. O comportamento de reconhecimento epigâmico serve para determinar se o interagente é uma fêmea receptiva ou não (Parker 1968).

Jenkins (1983) registra duas cópulas para Hamadryas uma às 11:30 para H. amphinome e outra às 14:00 para H. velutina. As observações de interações em voo e cômte neste estudo ocorreram no por volta do meio dia, quando a maior parte dos indivíduos já se alimentou. Porém, machos que têm maior sucesso na defesa de recurso alimentar não são os mesmos que o tem nas disputas aéreas.

O estabelecimento de hierarquias de dominância provavelmente ocorre através do reconhecimento da agressividade dos outros indivíduos presentes na área e não através de reconhecimento visual, pois as espécies de padrão críptico do grupo feronia são extremamente semelhantes. Após uma série de perseguições os indivíduos presentes no local podem estar reconhecendo comportamentalmente que há outros mais agressivos e assumindo comportamento de submissão, desistindo rapidamente das perseguições ou voando com menor frequência nos períodos de explorações em voo.

## CONCLUSÃO GERAL

Hamadryas frequentemente entram em combate ao utilizar seiva, provavelmente por esta ter oferta agregada no tempo e no espaço. A oferta deste alimento é efêmera e causa um adensamento momentâneo de borboletas nestes locais. Desta maneira indivíduos de Hamadryas tendem a se agregar e competir pelo alimento nestes locais. Poucos indivíduos, porém, permanecem por mais de um dia nos locais de oferta de alimento. Isto indica que provavelmente o tempo de permanência de indivíduos diferentes no mesmo local siga uma "distribuição livre ideal" (Fretwell 1972). É provável que a distribuição irregular no tempo e no espaço dos recursos alimentares utilizados por Hamadryas e outras borboletas frugívoras (ver Owen 1971) limite a possibilidade de evolução do comportamento de defesa espacial de territórios de alimentação e sua possível função como ponto de encontro de parceiros sexuais.

A defesa de recursos alimentares efêmeros por curtos períodos de tempo aparentemente é uma maneira eficiente de garantir um bom suprimento de energia para indivíduos bem sucedidos nos combates. Porém, indivíduos pequenos não são totalmente privados de se alimentarem, porque os dominantes não permanecem defendendo o recurso após se alimentarem. No entanto, indivíduos que perdem as disputas e permanecem no local passam a se alimentar de um recurso que já foi utilizado por outros indivíduos e que provavelmente perdeu qualidade, podendo não suprir totalmente suas necessidades fisiológicas. As borboletas, no entanto, estão livres para se locomover no ambiente e como pode haver alimentos disponíveis em outros locais, indivíduos mal sucedidos na defesa de recursos têm a opção de procurar fontes menos disputadas.

## BIBLIOGRAFIA CITADA

- Alcock, J. 1983. Territoriality by hilltopping males of the great purple hairstreak, Atlides halesus (Lepidoptera: Lycaenidae): convergent evolution with a pompilid wasp. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **13**: 57-62.
- Alcock, J. 1985. Hilltopping in the nymphalid butterfly Chlosyne californica (Lepidoptera). *American Midland Naturalist* **113**: 69-75.
- Alcock, J. 1987. Leks and hilltopping in insects. *Journal of Natural History* **21**: 319-328.
- Alcock, J. 1989. **Animal behavior: an evolutionary approach** 4th ed. Sinauer, Sunderland.
- Alcock, J. 1990. Body size and territorial behavior in the bee Protoxaea gloriosa (Fox) (Hymenoptera: Oxaeidae). *Pan-Pacific Entomologist* **66**: 157-161.
- Alcock, J., C. E. Jones & S. L. Buchmann 1977. Male mating strategies in the bee Centris pallida Fox (Anthophoridae: Hymenoptera). *The American Naturalist* **111**: 145-155.
- Alcock, J. & K. M. O'Neill 1986. Density-dependent mating tactics in the gray hairstreak, Strymon melinus (Lepidoptera: Lycaenidae). *Journal of Zoology* **209**: 105-113.
- Altman, J. 1974. Observational study of behaviour: sampling methods. *Behaviour* **49**: 227-267.
- Archer, J. 1988. **The Behavioural Biology of Aggression**. Cambridge University Press, Cambridge.
- Austad, S. N. 1983. A game theoretical interpretation of male combat in the bowl and doily spider, Frontinella pyramitela. *Animal Behaviour* **31**: 59-73.
- Bacon, P. J., F. Ball & P. Blackwell 1991. Analysis of a model of group territoriality based on the resource dispersion hypothesis. *Journal of Theoretical Biology* **148**: 433-444.
- Baker, R. R. 1972. Territorial behaviour of the nymphalidae butterflies, Aglais urticae (L.) and Inachis io (L.). *Journal of Animal Ecology* **41**: 453-469.
- Barnard, C. J. & C. A. J. Brown 1984. A payoff asymmetry in resident-resident disputes between shrews. *Animal Behaviour* **32**: 302-304.

- Bates, H. W. 1865. Contributions to an insect fauna of the Amazon Valley. Lepidoptera-Nymphalinae. *Journal of Entomology* **2**: 311-315.
- Benson, W. W. 1972. Natural selection for Mullerian mimicry in Heliconius erato in Costa Rica. *Science* **176**: 936-939.
- Benson, W. W., C. Haddad & M. Zikán 1989. Territorial behavior and dominance in some heliconiine butterflies (Nymphalidae). *Journal of the Lepidopterists' Society* **43**: 33-49.
- Bernard, G. D. & C. L. Remington 1991. Color vision in Lycaena butterflies: spectral tuning of receptor arrays in relation to behavioral ecology. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* **88**: 2783-2787.
- Bitzer, R. L. & K. C. Shaw 1980. Territorial behavior of the red admiral, Vanessa atalanta (L.) (Lepidoptera: Nymphalidae). *Journal of Research on the Lepidoptera* **18**: 36-49.
- Bitzer, R. L. & K. C. Shaw 1983. Territorial behavior in Nymphalis antiopa and Polygonia comma (Nymphalidae). *Journal of the Lepidopterists' Society* **37**: 1-13.
- Boppré, M. 1984. Chemically mediated interactions between butterflies. In Vane-Wright, R. I. & P. R. Ackery (eds.), **The biology of butterflies**, Symposium of the Royal Entomological Society of London, n° 11. pp. 259-275. Academic Press, London.
- Bronstein, P. M. 1984. Agonistic and reproductive interactions in Betta splendens. *Journal of Comparative Psychology* **98**: 421-431.
- Brown, J. L. 1964. The evolution of diversity in avian territorial systems. *Wilson Bulletin* **6**: 160-169.
- Brown, J. L. & G. H. Orians 1970. Spacing patterns in mobile animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* **1**: 239-262.
- Brown, W. D. & J. Alcock 1990. Hilltopping by the red admiral butterfly: mate searching alongside congeners. *Journal of Research on the Lepidoptera* **29**: 1-10
- Carpenter, F. L., D. C. Paton & M. A. Hixon 1983. Weight gain and adjustment of feeding territory size in migrant hummingbirds. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* **80**: 7259-7263

- Caryl, P. G. 1981. Escalated fighting and the war of nerves: games theory and animal combat. *In* Bateson, P. P. G. & P. Klopfer (eds.), **Perspectives in Ethology** 4th ed., pp. 199-224. Plenum, New York.
- Clutton-Brock, T. H., Guinness, F. E. & Albon, S. D. 1982. **Red deer: Behaviour and ecology of two sexes**. Edinburgh University Press, Edinburgh.
- Colinvaux, P. 1993. **Ecology 2**. John Wiley, New York.
- Darwin, C. 1871a. **Viagem de um naturalista ao redor do mundo**. Abril Cultural.
- Darwin, C. 1871b. **The descent of man and selection in relation to sex**, Vol. 1. John Murray, London.
- Davies, N. B. 1978. Territorial defense in the speckled wood butterfly (*Pararge aegeria*): the resident always wins. *Animal Behaviour* **26**: 138-147.
- DeVries, P. J. 1978(80). Apparent lek behavior in Costa Rican *Perrhybris pyrtha* (Lep.: Pieridae) from the Osa Peninsula. *Journal of Research on the Lepidoptera* **17**: 142-144
- DeVries, P. J. 1987. **The Butterflies of Costa Rica and their Natural History**. Princeton University Press, Princeton.
- DeVries, P. J. 1988. Stratification of fruit-feeding nymphalid butterflies in a Costa Rican rainforest. *Journal of Research on the Lepidoptera* **26**: 98-108.
- DeVries, P. J. 1994. Patterns in butterfly diversity and promising topics in natural history and ecology. *In* McDade, L. A., K. S. Bawa, H. A. Hespenheide & G. S. Hartshorn (eds.), **La Selva: Ecology and Natural History of a Neotropical Rain Forest**, pp. 187-194. The University of Chicago Press, Chicago.
- Douwes, P. 1975. Territorial behaviour in *Heodes virgaurae* (Lep., Lycaenidae) with particular reference to visual stimuli. *Norwegian Journal of Entomology* **22**: 143-154.
- Elgar, M. A. & N. E. Pierce 1988. Mating success and fecundity in an ant-tended lycaenid butterfly. *In* Clutton-Brock, T. H. (ed.), **Reproductive Success**, pp. 59-75. The University of Chicago Press, Chicago.

- Fretwell, S. D. 1972. **Populations in a Seasonal Environment**. Princeton University Press, Princeton.
- Gill, F. B. & L. L. Wolf 1983. Economics of feeding territoriality in the golden-winged sunbird. *Ecology* **56**: 333-345.
- Hastings, J. M. 1990. The influence of size, age, and residency status on territory defense in male western cicada killer wasps (*Sphecius grandis*, Hymenoptera: Sphecidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* **62**: 363-373.
- Holdridge, L. R. 1967. **Life-zone Ecology**. Tropical Science Center, San José.
- Jenkins, D. W. 1983. Neotropical Nymphalidae I. Revision of *Hamadryas*. *Bulletin of the Allyn Museum*, n° 81. 146 pp.
- Kendeigh, 1961. **Animal Ecology**. Prentice Hall, Englewood Cliffs.
- Knapton, R. W. 1985. Lek structure and territoriality in the Chryxus Arctic butterfly, *Oeneis chryxus* (Satyridae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **17**: 389-395.
- Lederhouse, R. C. 1982. Territorial defense and lek behavior of the black swallowtail butterfly *Papilio polyxenes*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **10**: 109-118.
- Lees, D. C. 1992. Foreleg stridulation in male *Urania* moths (Lepidoptera: Uraniidae). *Zoological Journal of the Linnean Society* **106**: 163-170.
- Lima, D. A. 1966. **Vegetação**. In *Atlas do Brasil II-11*. Conselho Nacional de Geografia-IBGE.
- Loyns, R. H., R. G. Runnalls, G. Y. Forward & J. Tyers 1983. Territorial bell miners and other birds affecting populations of insect prey. *Science* **221**: 1411-1413.
- Maynard Smith, J. 1974. The theory of games and the evolution of animal conflicts. *Journal of Theoretical Biology* **47**: 209-221.
- Maynard Smith, J. 1982. **Evolution and the theory of games**. Cambridge University Press, Cambridge.
- Maynard Smith, J. & G. A. Parker 1976. The logic of asymmetric contests. *Animal Behaviour* **24**: 159-175.

- Milinski, M. & G. A. Parker 1991. Competition for resources. In Krebs, J. R. & N. B. Davies (eds.), **Behavioural ecology: an evolutionary approach**, 3rd ed. pp. 137-168. Blackwell Scientific Publications, London.
- Monge-Nájera, J. & F. Hernández 1991. A morphological search for the sound mechanism of Hamadryas butterflies (Lepidoptera: Nymphalidae). *Journal of Research on the Lepidoptera* **30**: 196-208.
- Moore, F. R. 1978. Interspecific aggression: toward whom should a mocking bird be aggressive. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **3**: 173-176.
- Morton, A. C. 1984. The effects of marking and handling on recapture frequencies of butterflies. In Vane-Wright, R. I. & P. R. Ackery (eds.), **The biology of butterflies**, Symposium of the Royal Entomological Society of London, n° 11. pp. 55-58. Academic Press, London.
- Murawski, D. A. 1987. Floral resource variation, pollinator response, and potential pollen flow in Psiguria warscewiczii. *Ecology* **68**: 1273-1282.
- Otero, L. D. 1986. **Contribución a la Historia Natural del Genero Hamadryas (Lepidoptera: Nymphalidae)**. Tese de Doutoramento em Ciências. Universidade Central de Venezuela.
- Otero, L. D. 1990. The stridulatory organ in Hamadryas (Nymphalidae): preliminary observations. *Journal of the Lepidopterists' Society*: **44**: 285-288.
- Owen, D. F. 1971. **Tropical Butterflies: The Ecology and Behaviour of Butterflies in the Tropics with Special Reference to African Species**. Clarendon Press, Londres.
- Parker, G. A. 1968. The sexual behaviour of the blowfly, Protophormia terrae-novae R.-D. *Behaviour* **32**: 291-308.
- Parker, G. A. 1970. The reproductive behaviour and the nature of sexual selection in Scatophaga stercoraria L. (Diptera: Scatophagidae). II. The fertilization rate and the spatial and temporal relationships of each sex around the site of mating and oviposition. *Journal of Animal Ecology* **39**: 205-228.
- Parker, G. A. 1974. Assessment strategy and the evolution of fighting behavior. *Journal of Theoretical Biology* **47**: 223-243.

- Pinheiro, C. E. G. 1990. Territorial hilltopping behavior of three swallowtail butterflies (Lepidoptera, Papilionidae) in western Brazil. *Journal of Research on the Lepidoptera* **29**: 134-142.
- Poulton, E. B. 1904. A possible explanation for insect swarms on mountain-tops. *Entomological Society of London Transactions* **1904**: XXIII-XXVI.
- Riechert, S. E. 1978. Games spiders play: Behavioral variability in territorial disputes. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **4**: 1-28.
- Robinson, S. K. 1986. Fighting and assessment in the yellow-rumped cacique (Cacicus cela). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **18**: 39-44.
- Rodrigues, J. J. S., K. S. Brown, Jr. & A. Ruzszyk 1993. Resources and conservation of Neotropical butterflies in urban forest fragments. *Biological Conservation* **64**: 3-9.
- Rosemberg, R. H. 1989. Behavior of the territorial species Limenitis weidemeyrii (Nymphalidae) within temporary feeding areas. *Journal of the Lepidopterists' Society* **43**: 102-107.
- Rosemberg, R. H. & M. Enquist 1991. Contest behaviour in Weidemeyer's admiral butterfly Limenitis weidemeyrii (Nymphalidae): the effect of size and residency. *Animal Behaviour* **42**: 805-811.
- Ross, G. 1963. Evidence for lack of territoriality in two species of Hamadryas (Nymphalidae). *Journal of Research on the Lepidoptera* **2**: 241-246.
- Ruzszyk, A. 1987. Distribution and abundance of butterflies in the urbanization zones of Porto Alegre, Brazil. *Journal of Research on the Lepidoptera* **25**: 157-178.
- Rutowski, R. L., J. Alcock & M. Carey 1989. Hilltopping in the Pipevine Swallowtail butterfly (Battus philenor). *Ethology* **82**: 244-254.
- Rutowski, R. L. & G. W. Gilchrist 1988. Male mate-locating behavior in the Desert Hackberry butterfly, Asterocampa leilia (Nymphalidae). *Journal of Research on the Lepidoptera* **26**: 1-12.
- Scott, J. A. 1974. Mate-locating behavior of butterflies. *American Midland Naturalist* **91**: 103-117.

- Schoener, T. W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* **185**: 27-39.
- Seitz, A. 1913. **The macrolepidoptera of the world**. Alfred Kernen, Stuttgart.
- Silberglied, R. E. 1984. Visual communication in sexual selection among butterflies. In Vane-Wright, R. I. & P. R. Ackery (eds.), **The biology of butterflies**, Symposium of the Royal Entomological Society of London, n° 11. pp. 207-223. Academic Press, London.
- Shields, O. 1967. Hilltopping. *Journal of Research on the Lepidoptera* **6**: 69-178.
- Sutherland, W. J. 1983. Aggregation and the 'ideal free' distribution. *Journal of Animal Ecology* **52**: 821-828.
- Swihart, S. L. 1967. Hearing in butterflies (Nymphalidae: Heliconius, Ageronia). *Journal of Insect Physiology*: **13**: 469-476.
- Turner, J. D. 1990. Vertical stratification of hilltopping behavior in swallowtail butterflies (Papilionidae). *Journal of the Lepidopterists' Society* **44**: 174-179.
- Waage, J. K. 1988. Confusion over residency and the escalation of damselfly territorial disputes. *Animal Behaviour* **36**: 586-595.
- Watt, B. W., F. S. Chew, L. R. G. Snyder, A. G. Watt & D. E. Rothschild 1977. Population structure of pierid butterflies. 1-Numbers and movements of some montane Colias species. *Oecologia* **27**: 1-22.
- Wickman, P.-O. 1985. Territorial defense and mating success in males of the small heath butterfly, Coenonympha pamphilus L. (Lepidoptera: Satyridae). *Animal Behaviour* **33**: 1162-1168.
- Wickman, P.-O. & C. Wicklund 1983. Territorial defense and its seasonal decline in the speckled wood butterfly (Pararge aegeria). *Animal Behaviour* **31**: 1206-1216.
- Wilson, G. & N. Hort 1926. Insect visitors to sap-exudations of trees. *Transactions of the Entomological Society of London* **74**: 243-254.
- Young, A. M. 1974. On the biology of Hamadryas februa (Lepidoptera: Nymphalidae) in Guanacaste, Costa Rica. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie* **76**: 380-393.