

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

INSTITUTO DE BIOLOGIA



MÁRCIO ROMERO MARQUES CARVALHO

DISPUTAS FÍSICAS E TERRITORIALIDADE NA

BORBOLETA *Actinote pellenea* (HÜBNER, 1821)

(NYMPHALIDAE, ACRAEINAE)

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato (a)
Márcio Romero Marques Carvalho
Woodruff W. Benson
e aprovada pela Comissão Julgadora.

Dissertação apresentada ao Instituto de
Biologia para obtenção do Título de
Mestre em Ecologia.

Orientador(a): Prof. Dr. Woodruff Withman Benson

Campinas, 2011

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA – UNICAMP

C253d Carvalho, Márcio Romero Marques
Disputas físicas e territorialidade na borboleta *Actinote pellene* (Hübner, 1821) (Nymphalidae, Acraeinae) / Márcio Romero Marques Carvalho. – Campinas, SP: [s.n.], 2011.

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

1. Borboleta - Ecologia. 2. Seleção sexual em animais. 3. Territorialidade (Zoologia). 4. *Actinote pellene*. I. Benson, Woodruff Whitman, 1942-. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

Título em inglês: Physical contests and territoriality in butterfly *Actinote pellene* (Hübner, 1821) (Nymphalidae, Acraeinae).

Palavras-chave em inglês: Butterfly - Ecology; Sexual selection in animals; Territoriality (Zoology); *Actinote pellene*.

Área de concentração: Ecologia.

Titulação: Mestre em Ecologia.

Banca examinadora: Woodruff Whitman Benson, André Victor Lucci Freitas, Paulo Enrique Cardoso Peixoto.

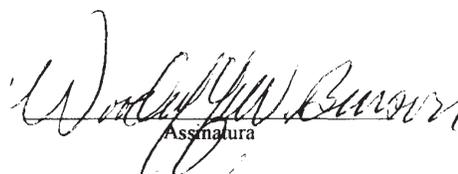
Data da defesa: 25/02/2011.

Programa de Pós-Graduação: Ecologia.

Campinas, 25 de fevereiro de 2011

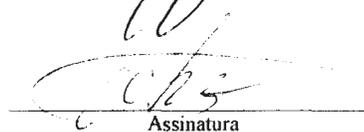
BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Woodruff Whitman Benson (Orientador)



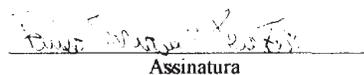
Assinatura

Prof. Dr. André Victor Lucci Freitas



Assinatura

Prof. Dr. Paulo Enrique Cardoso Peixoto



Assinatura

Prof. Dr. Glauco Machado

Assinatura

Prof. Dr. João Vasconcelos Neto

Assinatura

"As pessoas mais felizes não
têm as melhores coisas.
Elas sabem fazer o melhor das
oportunidades que aparecem
em seus caminhos.
A felicidade aparece para
aqueles que choram.
Para aqueles que se machucam.
Para aqueles que buscam
e tentam sempre."

(Clarice Lispector)

Agradecimentos

Agradeço aos meus pais, Manoel da Conceição Carvalho e Rosângela Marques Carvalho e irmãos Marcus Aurélio Marques Carvalho e Marcelo Vitor Marques Carvalho, por sempre me apoiarem e incentivarem a estudar cada vez mais.

Sou grato também aos meus tios José Gabriel Melo e Maria Tomázia, por terem me acolhido em sua casa no primeiro ano em Campinas.

Agradeço à minha tia-madrinha Maria da Graça Raposo Cartagenes por me apoiar e ter estado sempre de braços abertos para todos os imprevistos que aconteceram.

À minha namorada, Rosinete Lima Setúbal, sempre disposta a me ouvir, dar carinho, conselho e forças quando preciso.

Ao meu orientador Woodruff Whitman Benson, pelos ensinamentos, correções, educação, e por diversas vezes ter sido mais do que um orientador fazendo coisas que estavam além de sua obrigação.

Ao meu amigo e ex-orientador, André Victor Lucci Freitas, que desde a graduação me apóia, e por ser uma pessoa que posso contar.

Aos amigos do laboratório, Simone Garcia, Danilo Muniz, Paulo Enrique, Victor Toni, Thadeu Sobral pela troca de conhecimentos e experiências.

À minha amiga ludovicence Klenya Rosa, sempre disposta a me ajudar no que for preciso.

Ao Paulo Manzzani pela amizade, conversas e café (megapower) no meio da tarde.

À minha amiga Cynira Any por facilitar minha vida no campo.

À Célia, por estar sempre de bom humor e facilitar minha vida na secretaria.

Aos amigos Jana e Orestes, Daniel, Melissa, Gabi e Paulinho, Cláudia (Cau), Kamila e Emílio, Sebastian, Martin, Adriana, Matheus pelos momentos de lazer, conversas, jogos, brincadeiras, afinal de contas, a vida não é só estudar.

À FAPESP pela bolsa de mestrado concedida.

A Deus por ter me dado forças quando precisei e permitir que continue realizando meus sonhos.

Índice

Agradecimentos	5
Resumo	7
Abstract	8
Introdução	9
Material e Método	14
Áreas de Estudo	14
Observações Comportamentais	15
Experimento de Assimetria de Residência	19
Resultados	23
Comparações entre machos e fêmeas de Picinguaba e Santa Genebra.	23
Relação entre desgaste alar, comprimento alar, e peso de machos.....	28
Comportamento Territorial	34
Presença de fêmeas receptivas nos territórios de acasalamento	43
Dias sobre o território e reavistamentos	43
Experimento de Assimetria de Residência	48
Discussão	50
Referências	57

Resumo

Os machos de várias espécies de borboletas defendem territórios de acasalamentos contra rivais da mesma espécie por meio de intensas perseguições em espirais. Tais perseguições raramente apresentam contato físico, tornando incerto como residentes obtêm vantagem territorial. No sudeste do Brasil os machos da borboleta aposemática *Actinote pellenea* (Nymphalidae), entretanto, defendem territórios agarrando rivais em vôo e caindo no solo em combate, indicando neste caso uma função da força física. Eu observei machos marcados de *A. pellenea* nos territórios com o objetivo de descrever as disputas em relação à natureza dos comportamentos, horário de ocorrência, e seus resultados. Analisei se injúrias físicas ocorreram e quais características dos machos, tais como tamanho, massa corporal, e desgaste alar (idade) poderiam relacionar-se com vitória em disputas. Avaliei o sucesso reprodutivo de machos donos de territórios (residentes) e machos sem territórios (intrusos) com base no número de cópulas realizadas por cada grupo. Realizei um experimento para analisar se a condição residente confere aos machos vantagem em vencer disputas, para isto, organizei disputas entre machos residentes previamente presos contra substitutos (intrusos) que naturalmente estabeleceram-se sobre o território vago (durante no mínimo 15 minutos). Os machos de *A. pellenea* começaram a defender territórios por volta das 9 h e permaneceram até aproximadamente 15:30 h. A maioria das disputas foram perseguições sem espirais (n=435; 84,3%), porém em muitas houve contatos físicos em que os rivais agarraram-se e soltaram-se no ar (n=25; 4,8%), e em que o rivais caíram no chão e lutaram (n=56; 10,8%). Danos nas asas foram arranhões com as garras, perda de escamas e em um caso perda de pedaços das asas. Os machos residentes (n=6) obtiveram mais acasalamentos do que os machos intrusos (n=2). Residentes venceram todas as disputas naturais contra intrusos, e não houve diferença de tamanho, peso ou desgaste alar de vencedores e perdedores de disputas. No experimento, residentes originais venceram 7 das 8 disputas contra residentes substitutos (intrusos). O consistente sucesso de residentes estabelecidos em territórios, até mesmo contra substitutos que aparecem durante breves ausências, sugerem que outros fatores motivacionais ou traços físicos não representados em nossas medidas são provavelmente responsáveis pelo sucesso deles em manter territórios.

Abstract

The males of many butterfly species defend mating territories against conspecific rivals through intense spiraling chases. Such chases have practically no physical contact, making it unclear how residents obtain their territorial advantage. In southeastern of Brazil males of the aposematic butterfly *Actinote pellenea* (Nymphalidae), however, defend by seizing rivals in flight and dropping to the ground in combat, suggesting in this case a role for physical strength. I observed marked *A. pellenea* males at territory sites with the objective of describing contests regarding nature of contests, hours of occurrence, and their outcomes. I analyzed if physical injuries occurred and which traits such as size, body mass and wing wear (age) could relate to win contests. I evaluated the reproductive success of owner territories males (residents) and without territories males (intruders) based on number of the matings performed by each group. I realized an experiment to analyze if resident status gives to males advantage to win contests, for this, I arranged contests between resident males previously imprisoned against substitutes (intruders) that naturally settled over vacant territory (for at least 15 minutes). The males of *A. pellenea* began to defend territories around for 9 h and stayed until nearly 15:30 h. The most contests were non-spiral chases (n=435; 84,3%), however in several had physical contact that rivals seized and release in the air (n=25; 4,8%), and that rivals fell on the ground and fought (n=56; 10,8%). Wings injuries were claw punctures, scales loss and one case pieces wings loss. The residents males (n=6) had more matings than intruders males (n=2). Residents won all natural contests against intruders, but there was no difference in size, body mass and wing wear between winners and losers of contests. In experiment original residents won 7 of 8 contests against substitutes residents (intruders). The consistent success of established territory residents, even against substitutes appearing during brief absences, suggests that either motivational factors or physical traits not represented in our measurements are likely responsible for their success in holding territories.

Introdução

Comportamento territorial ocorre em inúmeras espécies de animais e vem sendo estudado extensivamente por quase um século (Howard, 1920; Nice, 1941; Burt, 1943; Wilson, 1975; Baker, 1983). A definição mais simples e mais utilizada para territórios, do ponto de vista comportamental, é a sugerida por Noble (1939) como “qualquer área defendida”. Porém esta definição não deixa claro de que modo a defesa territorial ocorre. Uma definição mais esclarecedora foi proposta por Wilson (1975:261p) como “área ocupada mais ou menos exclusivamente por um animal ou grupos de animais mediante repulsão por meio de agressão ou aviso”. Este conceito considera que o uso exclusivo de um território pode ocorrer tanto por agressões físicas quanto por outros tipos de comportamento como exibição de dominância, vocalização ou marcação com odores.

De acordo com os conhecimentos sobre economia da defesa (Brown, 1964; Wilson, 1975; Krebs & Davies, 1996), o comportamento territorial surge quando os custos energéticos associados ao comportamento são superados pelos benefícios adquiridos em termos de alimentação e/ou reprodução. Fatores como disponibilidade de recursos (alimentares e/ou reprodutivos) e densidade populacional (competidores) afetam a relação custo e benefício do comportamento territorial. Por exemplo, em uma população em que ocorre abundância de recursos e baixa densidade populacional não é esperado o surgimento da territorialidade, uma vez que os indivíduos adquirem maior benefício ao explorar livremente os recursos no ambiente. À medida que os recursos se tornam limitantes e a população cresce, o comportamento territorial torna-se favorável, pois isto possibilita o uso exclusivo dos recursos escassos. Porém em uma situação de poucos recursos e alta densidade, a territorialidade volta a ser desfavorecida devido ao alto custo energético investido nas disputas. Assim, a evolução do comportamento territorial tende a ser favorecida em situações intermediárias, quando a recompensa em recursos e reprodução supera as perdas (tempo, energia, injúria).

Segundo Wilson (1975), baseado em Mayr (1935), Nice (1941), Armstrong (1947) (citado por Wilson, 1975) e Hinde (1956), os territórios podem ser classificados em cinco tipos. Territórios tipo A, são grandes áreas utilizadas para cortejo, acasalamento, aninhamento e alimentação, ocorrem principalmente em espécies de peixes bentônicos, lagartos arbóreos, aves insetívoras e pequenos mamíferos. Territórios tipo B, são caracterizados por grandes áreas que servem para todas as atividades reprodutivas, mas não apresentam qualquer recurso alimentar.

Territórios tipo C, são pequenas áreas defendidas ao redor do ninho, comumente presente em aves coloniais, insetos sociais, como abelhas e vespas. Territórios tipo D, são áreas utilizadas apenas para pareamento e acasalamento, são bem estudados em aves, mas também incluem insetos como borboletas e libélulas (Fitzpatrick e Wellington 1983). Territórios tipo E são locais utilizados para descanso e abrigo, como poleiros de morcegos e aves.

Os machos de muitas espécies de insetos alados, inclusive borboletas, defendem territórios de acasalamento, tipo D, contra rivais através disputas aéreas (Baker, 1983; Fitzpatrick & Wellington, 1983; Thornhill & Alcock, 1983; Marden & Waage 1990; Rutowski, 1991, Kemp & Wicklund, 2001). Embora o comportamento territorial varie muito entre as espécies, a maioria apresentam perseguições acrobáticas, sem agressões físicas, que terminam somente quando um dos indivíduos deixa o território (Kemp & Wiklund, 2001). Em alguns insetos, em especial dípteros e borboletas, durante essas perseguições, os indivíduos se agarram e os rivais caem no solo (Eff, 1962; Catts, 1979; Meyer & Bock, 1980; Buschman & Patterson, 1981; Shiffer, 1983; Pinheiro, 1991). Nestes casos, danos físicos podem ocorrer e serem importantes custos para a resolução do conflito (Eff, 1962).

O comportamento territorial de espécies de borboletas tem sido estudado extensivamente (veja revisão Kemp & Wiklund, 2001). Nestes, as disputas ocorrem com pouco ou nenhum contato físico e donos de territórios normalmente ganham as disputas contra intrusos, a chamada “vantagem do residente” (Waage 1988; Alcock & Bailei, 1997; Kemp & Wicklund, 2001). Quatro hipóteses existem para explicar porque os residentes possuem uma maior vantagem na resolução dos conflitos. A primeira, a de assimetria “não correlacionada”, afirma que a vantagem do residente é produto de uma convenção baseada na assimetria de residência, e que os conflitos seguem a uma regra “residentes sempre vencem” (Davies, 1978; Maynard-Smith & Parker, 1976; Maynard-Smith, 1979). Neste caso características morfológicas ou fisiológicas não devem afetar a chance de vitória do indivíduo. De acordo com esta hipótese, disputas verdadeiras só ocorrem quando há uma “confusão” em que dois indivíduos percebem-se como residentes onde ambos têm 50% de chance de vencer a disputa (Maynard-Smith, 1979).

Uma segunda hipótese é que os residentes geralmente vencem as disputas porque possuem naturalmente uma maior capacidade intrínseca de ganhar disputas (Resource Holding Potential ou RHP), baseado em características morfológicas e fisiológicas, como tamanho grande, estoque de energia, massa muscular e ausência de parasitas, do que dos intrusos (hipótese do

competidor superior). Essa hipótese recebe considerável apoio experimental atualmente (Alcock, 1981; Leimar & Enquist, 1984; Wickman, 1985; Marden & Waage 1990; Rosenberg & Enquist, 1991; Deinert *et al*, 1994; Coelho & Holiday, 2001; Marden & Cobb 2004, Peixoto & Benson, 2008).

Outra hipótese é que fatores presentes no território, como alimento ou luminosidade, aumentam a capacidade do residente em defender o território. Assim, as disputas seriam resolvidas baseadas na assimetria de RHP entre residentes e intrusos, acrescentando o incremento em RHP obtido do território pelo residente. Segundo essa hipótese quanto mais tempo um indivíduo permanecer sobre um território, maiores serão suas chances de vencer as disputas (hipótese da assimetria correlacionada com recurso). Por exemplo, Stutt & Willmer, 1998 mostraram que borboletas que defendem pequenas manchas de sol no sub-bosque conseguem vencer disputas e manter seus territórios por serem mais aquecidas que as rivais sem manchas de sol.

A quarta, e última hipótese, considera que os residentes associam maior valor ao território do que os intrusos, e defendem o território com maior esforço em função do lucro esperado (Kemp & Wicklund, 2001, Takeuchi, 2006). Esta assimetria ocorreria porque o residente consegue avaliar melhor o valor do território (talvez com base na visitação de fêmeas) (Bergman, *et al* 2010), ou porque machos de idades avançadas se motivariam mais em vencer, pois com uma reduzida expectativa de vida tem menos a perder numa disputa (hipótese da assimetria de recompensa) (Enquist & Leimar, 1990).

Experimentos nos quais os donos são removidos de seus territórios e os rivais venham a ocupá-los em seguida e o dono é liberado novamente, são utilizados para testar as hipóteses acima e para avaliar se o dono original consegue reconquistar o território antigo ao ser novamente liberado (experimentos de assimetria de residência) (Waage 1988; Marden & Waage, 1990; Alcock & Bailey, 1997; Stutt & Willmer, 1998). Se o dono original reconquista o território indica existe uma vantagem baseada numa maior capacidade de disputa (RHP) dos donos. Em um estudo clássico de Davies (1978) com a borboleta *Pararge aegeria*, os donos substitutos ganharam do dono original, mas isto talvez tenha sido atribuído à alta (ótima) temperatura do corpo do dono substituto (pois os territórios se localizam em machas de sol dentro da floresta britânica) comparado com o dono antigo (Stutt & Willmer, 1998).

Em várias borboletas, os donos de territórios tendem a serem maiores que os intrusos que venham a substituir o residente original quando este é removido experimentalmente (veja revisão por Peixoto & Benson, 2008). Isto sugere que nestes casos, como em outros animais territoriais (Andersson, 1994), um maior tamanho corporal confere uma vantagem em disputas. Por outro lado, não está claro se a vantagem de tamanho é devido à maior capacidade de disputa física, ou se existe outro significado como, por exemplo, maior persistência associada a uma melhor condição fisiológica. Kemp (2000) associou idade e condição corporal ao sucesso territorial na borboleta *Hypolimnas bolina* na Austrália. Os machos de *H. bolina* variam fortemente em tamanho dependendo da estação do ano, e os indivíduos mais velhos dominam os territórios independentemente de seus tamanhos em relação à população de intrusos. Entretanto, não ficou claro se era uma vantagem direta da idade ou se borboletas envelhecidas acumularam-se em territórios enquanto jovens esperam por territórios serem desocupados.

Diferentes espécies de borboletas territoriais preferem determinados sítios e horários para estabelecer seus territórios de acasalamento. O horário e o local de defesa territorial parecem estar associados ao maior sucesso de acasalamento e, portanto, número de descendentes produzidos. Algumas defendem locais onde fêmeas são naturalmente mais freqüentes, como próximo às plantas hospedeiras (Lederhouse, 1982; Rutowski *et al*, 1988), locais contendo recursos dos adultos (manchas de flores ou clareiras usadas para termoregulação) (Fisher & Fiedler, 2001; Turlure & Van Dick, 2009) ou ao longo de rotas de dispersão (Baker, 1983). Entretanto, a situação mais comum é defender sítios sem recursos, como “pontos de encontro” (landmark territory sites), convencionais para os sexos. A lógica destes locais está na facilidade e rapidez de encontro, assim possibilitando mais tempo à fêmea para por um maior número de ovos. Os territórios mais notáveis e melhor documentados são topos de morros (o chamado “hilltopping”) (Shields, 1967; Alcock, 1983). Outras espécies escolhem os topos de árvores emergentes, pequenas clareiras dentro de florestas, ou ao longo de córregos. Após o acasalamento, as fêmeas deslocam-se para habitats onde ocorrem alimento e plantas de oviposição.

Pouco se sabe sobre o movimento de fêmeas receptivas (recém emergidas, antes de acasalar) para os locais onde os machos estabelecem seus territórios. Em *Coenonympha pamphila* na Suécia as fêmeas receptivas procuram arbustos onde se localizam territórios de machos, e os machos territoriais acasalam com maior freqüência que machos não territoriais (Wickman, 1985).

Em *Pararge aegeria*, machos donos de territórios, localizados em manchas de sol no solo da floresta, acasalam em média duas vezes mais do que machos sem territórios (Bergman *et al.*, 2007). Então, a vantagem em defender territórios parece estar associada ao maior número de descendentes deixados pelos machos territoriais devido a estes locais serem frequentemente visitados por fêmeas receptivas. Entretanto, para algumas espécies de borboletas, existe apenas a constatação que machos encontram fêmeas nos territórios (Peixoto & Benson, 2009).

As espécies de borboletas defendem territórios em diferentes horários do dia e por diferentes intervalos de tempo. Algumas, como as espécies do gênero *Caligo*, são ativas durante o crepúsculo, com os machos presentes em territórios por menos de uma hora diariamente (Freitas *et al.*, 1997). Outras defendem territórios várias horas seguidas (Alcock, 1988; Peixoto e Benson, 2008). Períodos intermediários, concentrados por volta do meio dia, são mais típicos. As preferências de horários podem estar associadas, pelo menos em parte, aos períodos de maior disponibilidade de fêmeas receptivas. Isto pode estar associado aos horários de emergência, ou no caso de espécies em que a fêmea precisa madurecer sexualmente antes de acasalar, a evolução de horários convencionais para atividade sexual. Em algumas espécies de borboletas, a fêmea receptiva mostra um comportamento específico de vôo conspícuo, chamado “solicitação de cortejo” (Rutowski *et al.*, 1981), que facilita sua detecção por machos. Fêmeas virgens de *Coenonympha pamphila*, além de procurar territórios de machos, ao chegar num território, desempenha um vôo lento que acelera seu encontro pelo macho (Wickman, 1985).

Kemp & Wiklund (2001) defendem a idéia de que, devido à ausência de armas, como chifres e mandíbulas fortes, borboletas sejam incapazes de causar danos em seus rivais. Neste caso as disputas seriam resolvidas com base na fisiologia, como esgotamento de reservas energéticas (hipótese fisiológica ou guerra de desgaste). Entretanto existem evidências, não tratadas por Kemp & Wicklund, 2001, de que muitas borboletas brigam fisicamente (Hendricks, 1974; Rutowski, 1992; Freitas *et al.* 1997) e são capazes de causar significativos danos físicos umas nas outras (Pinheiro, 1991, comunicação pessoal; Eff, 1962), mas não o fazem devido ao alto risco para ambos os rivais.

Na borboleta brasileira *Actinote pellenea* os machos defendem territórios em clareiras em bordas de vegetação secundária. As disputas entre os machos pela posse dos territórios variam desde simples perseguições até agarramentos com quedas ao solo. Após a queda os dois machos podem permanecer no chão por alguns segundos até minutos agredindo-se com as pernas e asas.

As várias subespécies de *Actinote pellenae* se distribuem desde a Venezuela até o norte da Argentina, e no Brasil a *A. p. pellenae* ocorre da Bahia ao Rio Grande do Sul (Francini e Penz, 2006; Paluch, 2006). Apresenta várias gerações no ano (não é uni ou bivoltina), o que a difere da maioria das espécies do gênero. As borboletas do gênero *Actinote* são consideradas impalatáveis a predadores, pois possuem coloração conspícua, vôo lento e desajeitado, corpo flexível e resistente a danos. As fêmeas colocam seus ovos agrupados sobre plantas da família Asteraceae e as larvas que eclodem são gregárias e com desenvolvimento simultâneo (Francini, 1989). Os machos adultos voltam em dias sucessivos para defender os mesmos territórios de acasalamento (W. W. Benson comunicação e observações pessoais). Durante a noite podem formar agrupamentos para dormir (Paluch, 2006).

O objetivo deste trabalho foi abordar as seguintes questões referentes às disputas entre os machos de *Actinote pellenae*: 1) Os machos estabelecem territórios em locais e horários onde e quando fêmeas receptivas são disponíveis? 2) Os machos que defendem territórios têm maior sucesso de acasalamento que machos que não defendem territórios? 3) Danos físicos ocorrem e são custos nas disputas físicas? 4) O comportamento de disputa é uniforme ou varia em intensidade de acordo com a fase da disputa e os papéis dos adversários (residente ou intruso)? 5) Tamanho corporal e outros traços estão associados ao sucesso territorial? 6) Existe uma relação entre “vantagem do residente”, superioridade em disputas e a “retenção do papel de residente” por residentes primários após breves ausências do território?

Material e Método

Áreas de Estudo

Desenvolvi o estudo em duas localidades. A primeira é a Reserva Municipal de Santa Genebra, localizado na cidade de Campinas, SP (22° 49' 45" S e 47° 06' 33" O, 600 m de altitude). A Reserva de Santa Genebra é um fragmento de 250 ha de vegetação de Mata Atlântica perturbada, cercada por residências e plantações de milho, soja e bananais. O clima da região é tropical de altitude (Cwa), com uma estação chuvosa (outubro a março) e uma estação seca (abril a setembro). A temperatura média anual é de 21,4 °C. A precipitação média anual é em torno de 1372 mm (Cepagri). A grande maioria das observações nesta localidade foi realizada numa

baixada úmida, com áreas de brejo, na porção sudoeste da reserva aproximadamente 300 m da guarita da entrada principal.

A segunda localidade é o Núcleo Picinguaba do Parque Estadual da Serra do Mar, no município de Ubatuba, SP. Este possui uma área de aproximadamente 47.500 ha de Mata Atlântica bem preservada. A região abrange praticamente todos os ecossistemas representativos da Mata Atlântica, desde manguezais e vegetação de planície litorânea (onde se desenvolveu o estudo) até campos de altitude nos topos da serra. O clima da localidade das observações (Ubatuba – Classificação Köppen) é Tropical Chuvoso (Af), sem estação seca. A temperatura média anual é de 22,6° C e a precipitação média anual de 2154 mm (Cepagri). Realizei as observações principalmente numa clareira com aproximadamente 15 m de largura e 30 de comprimento entre a “Casa da Farinha” e a margem do Rio da Fazenda, situada na base da serra aproximadamente 2 km ao norte da Praia da Fazenda.

Localizei os sítios contendo territórios regularmente disputados por *A. pellenea* caminhando pela borda das matas. Realizei a maioria das observações nos locais onde *Actinote pellenea* defendia territórios regularmente. *A. pellenea* quase sempre defende territórios próximos ao solo (ou de poleiros em ramos de árvores) em locais margeados por vegetação arbórea, frequentemente na proximidade de água.

Observações Comportamentais

Padrão de Comportamento Diário

Realizei as observações comportamentais desde a chegada do macho ao território até sua saída, ou a saída do ‘substituto’, se fosse o caso. Os machos residentes poderiam sair dos territórios por intervalos curtos, e por isso estabeleci um tempo mínimo de 30 min de espera para que fosse considerado como encerrado o tempo de defesa territorial do dia.

A primeira vez que avistei cada macho defendendo um território, capturei-o (com rede entomológica) e fiz uma marca individual em uma ou ambas as asas anteriores, usando tinta esmalte de aerodelismo não tóxica (testor’s enamel®), de tal forma que a borboleta pudesse ser diferenciada visualmente de outros *Actinote* sem precisar ser capturada outra vez. As marcas consistiram de manchas circulares de tintas branca ou amarela situadas na base, meio, ou ápice da

asa, de tal forma que existia em cada asa três posições distintas para uma mancha (Figura 1). Usando o máximo de uma mancha (posição) de cada asa, pude produzir 15 marcas ou combinações distintas com uma cor de tinta. Antes de marcar com tinta, medi o comprimento da asa anterior com auxílio de uma régua milimetrada (leitura feita com uma precisão de 0.5 mm, a partir do ponto de inserção da asa anterior no tórax até a extremidade distal da asa) (Hernández & Benson, 1998). Para obter desgaste alar (índice de idade) utilizei uma escala subjetiva com sete categorias (Tabela 1). Este método, embora impreciso, é amplamente empregado na descrição de estrutura etária em populações de lepidóptera.

Nas observações em Campinas (Sta. Genebra) e algumas em Picinguaba, medi o peso corporal de cada borboleta (precisão de 1 mg) usando uma balança semi-analítica portátil de campo (Acculab, Modelo PP20-60D). Para pesagem, coloquei a borboleta viva num pequeno envelope de papel e calculei seu peso como a diferença entre o peso total (borboleta + envelope) e o peso do envelope sem a borboleta.

Após medição e marcação, liberei cada borboleta sobre de uma folha próxima ao território e a deixei livre para voar naturalmente e se recuperar do procedimento. As borboletas marcadas não parecem sofrer efeitos da manipulação, e donos de territórios geralmente voltaram a defender o mesmo território num prazo de 10-30 minutos.

Durante o período de permanência de um macho no seu território, usando método do indivíduo focal, registrei, com o auxílio de um cronômetro e um mini-gravador de voz (Coby, modelo CXR 190), o tempo gasto em cada comportamento. Classifiquei os comportamentos da seguinte forma:

Pousado: indivíduo pousado sem exibir nenhum outro comportamento, que, dependendo da insolação, pode ser com asas abertas, estendidas horizontalmente do corpo, ou fechadas verticalmente em cima do corpo.

Patrulha: indivíduo voando de ida e volta sobre o território, com a “inspeção” de espécies insetos.

Disputa: machos perseguindo, se agarrando, ou desenvolvendo outras atividades características de disputa para a posse do território.

Cópula: comportamento e tempo gasto durante uma cópula.

Registrei também informações microclimáticas que pudessem ajudar interpretar as atividades territoriais das borboletas e caracterizar as condições ambientais sob as quais ocorrem

o comportamento territorial neste inseto. A cada hora registrei a temperatura do ar com um termômetro de mercúrio (precisão de 0,5 graus Celsius) suspenso numa altura de 1,5 m na sombra (vegetação ou cobertura). Esta temperatura aproximaria as condições térmicas do meio experimentadas por uma borboleta em vôo. Também medi a temperatura da superfície das folhas que serviam de poleiro usando termômetro infravermelho (Fluke, Modelo 66; precisão de 0,1 °C.). Isto seria indicativo do calor experimentado pela borboleta quando pousada. Adicionalmente, medi a luminosidade dentro do território com auxílio de um luxímetro (Extech modelo EasyView 30).



Figura 1. Macho territorial de *Actinote pellene* com locais das manchas. Asa esquerda marcada na posição 3 e asa direita na posição 2 (Foto: W. W. Benson).

Experimento de Assimetria de Residência

Para testar as hipóteses referentes à influência de efeito de residência sobre o sucesso em disputas, realizei um experimento em que removi o macho residente (residente primário) do território e soltei-o depois que o território foi ocupado por um macho substituto (residente secundário). Normalmente observei o macho primário no dia anterior no território. Utilizei cada macho primário apenas uma vez para garantir a independência estatística. A hipótese sendo testada era se havia algum efeito de residência no resultado da disputa.

Para cada observação, capturei um macho (o residente primário) e o mantive preso dentro de um pote plástico à sombra, até chegar outro indivíduo ao território e se estabelecer como residente secundário. Ao macho secundário permiti permanecer no território por 15 minutos, e expulsar outros machos que tentavam entrar no território, antes de liberar o residente primário no mesmo local. Após a liberação registrei o tempo necessário para o residente primário retornar e disputar o território, as características das disputas, e o ganhador (Figura 2). No final das disputas tentei capturar os participantes sem marcas. Realizei as observações em dias ensolarados, com temperatura em torno dos 25°C e com densidade de indivíduos relativamente mais alta do que em dias em que realizei observações do padrão de comportamento diário. Realizei também observações naturais de disputas entre machos substitutos e residentes primários retornando após ausências temporárias naturais.

Realizei 15 remoções de machos primários, dos quais obtive sucesso em oito. Nas outras sete um residente secundário não apareceu no prazo de 1h de espera ou o residente primário não voltou após sua liberação. Registrei as características de cinco disputas naturais envolvendo residentes primários retornando após ausências temporárias.

Para avaliar as características eventualmente relacionadas com o sucesso territorial dos machos utilizei o mesmo método de marcar os indivíduos, estimar a idade e de medir asas do item anterior. Também pesei as borboletas, utilizando uma balança semi-analítica de campo. Nas comparações das características morfológicas entre residentes e intrusos das disputas, não considerei os casos em que os residentes disputaram territórios várias vezes com o mesmo intruso. E quando o residente ganhou várias disputas contra intrusos diferentes usei a média dos comprimentos alares e pesos dos intrusos. Registrei o tempo gasto em cada disputa e descrevi o modo e intensidade da disputa envolvida, e a distância percorrida, além do horário em que a

disputa aconteceu. Realizei as análises estatísticas com auxílio do programa estatístico Statistica 7.0 e a referência de Zar, 1999.

Tabela 1. Escala com diferentes níveis de desgaste alar de *Actinote pellennea*

Categoria de desgaste alar	Cores	Perda de Escamas	Asa
Muito Novo (1)	Fortes	Nenhuma	Inteira e mole
Novo (2)	Fortes	Pouca	Inteira
Novo/Intermediário (3)	Pouco Desbotadas	Pouca	Inteira
Intermediário (4)	Desbotadas	Média	Inteira ou ausência pequenas partes
Intermediário/Velho (5)	Fracas	Média	Ausência de partes
Velho (6)	Fracas	Grande	Ausência de partes
Muito Velho (7)	Muito Fracas	Grande	Ausência de Grandes partes

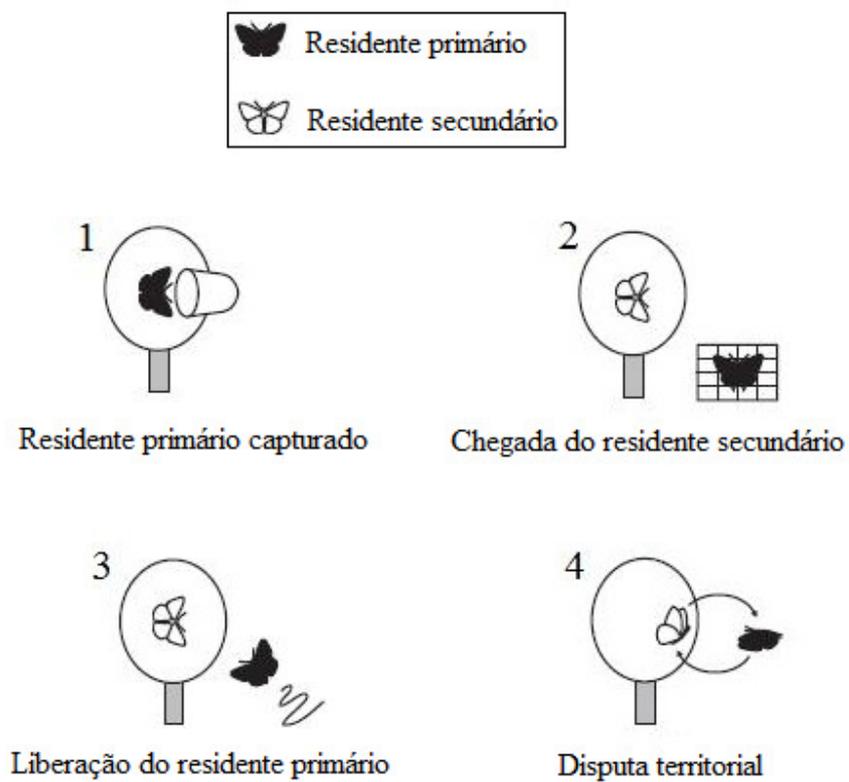


Figura 2. Esquema dos experimentos de assimetria de residência
 (Modificado de Takeuchi & Honda, 2009)

Resultados

Realizei um total de 515 horas em atividades de campo na procura e observação de *Actinote* no Núcleo de Picinguaba e na Mata Santa Genebra desde o início do projeto. Aproximadamente 360h (70%) deste tempo consistiram de observações diretas de machos de *Actinote pellenae* defendendo seus territórios. Durante este período, marquei 33 fêmeas e 112 machos defendendo territórios ou ativos na proximidade de territórios.

Comparações entre machos e fêmeas de Picinguaba e Santa Genebra

As fêmeas apresentaram asas mais compridas e massas corporais maiores do que os machos tanto em Picinguaba (Fig. 3), como em Sta. Genebra (Figs. 4 e 5) (pesos não disponíveis para fêmeas de Picinguaba e para 5 fêmeas de Santa Genebra). O comprimento alar da fêmea é aproximadamente 25% maior do que dos machos enquanto sua massa corporal é quase três vezes maior.

Os machos de Picinguaba e Santa Genebra apresentaram peso semelhante, porém houve diferença marginalmente significativa entre o comprimento alar dos machos de Santa Genebra e os de Picinguaba (Tabela 2), com um tamanho de 1,1 mm maior em Santa Genebra. Não se sabe se a diferença é de origem genética ou consequência de fatores como temperatura ambiental ou qualidade da plantas hospedeiras disponíveis. Em ambos os casos (peso e comprimento alar) as diferenças foram na ordem de apenas 3%.

A maioria das borboletas capturadas de ambos os sexos foi classificada como novas (Fig. 6).

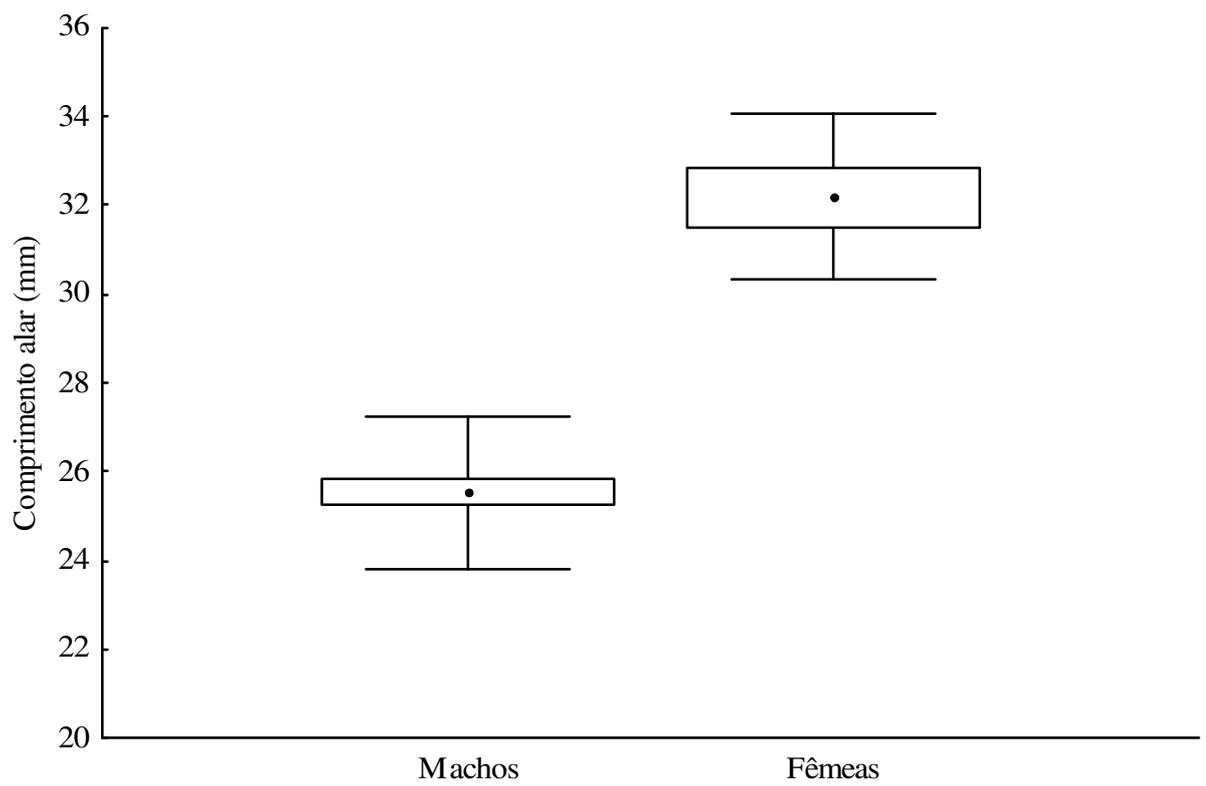


Figura 3. Comprimento alar de machos (n=32) e fêmeas (n=8) de *Actinote pellenea* de Picinguaba (Caixas representam um erro padrão da média e barras um desvio padrão da população)

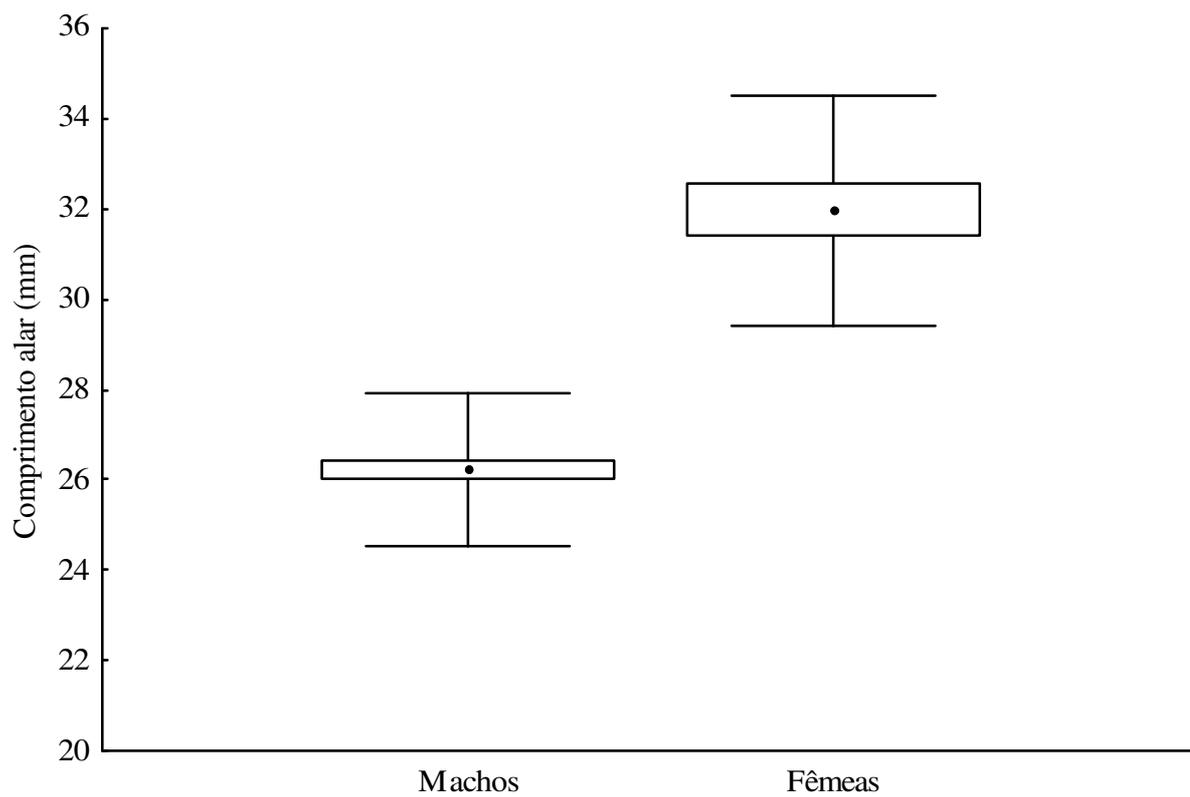


Figura 4. Comprimento alar de machos (n=80) e fêmeas (n=25) de *Actinote pellenea* na Reserva de Santa Genebra (para legendas veja a figura 3).

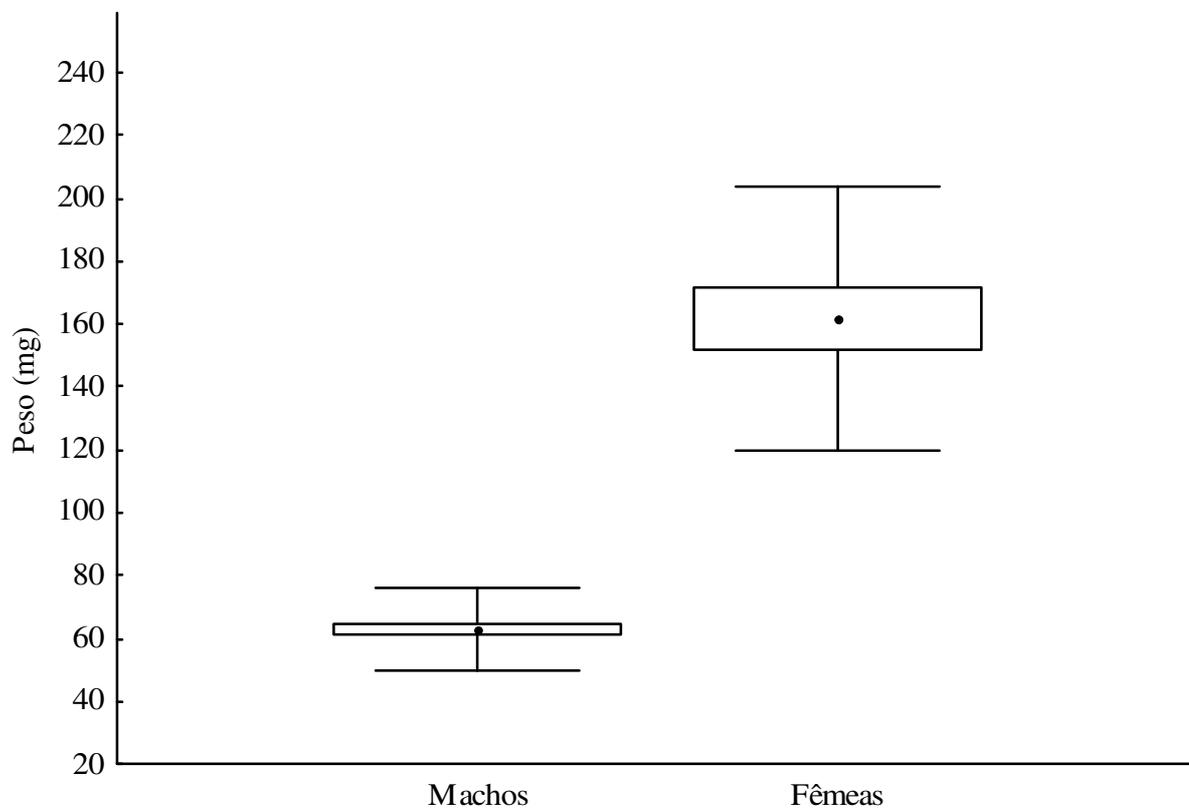


Figura 5. Peso corporal de machos (n=80) e fêmeas (n=20) de *Actinote pellenea* de Sta. Genebra.

Tabela 2. Teste-t para comparação do peso e comprimento alar entre machos de *Actinote pellenea* de Picinguaba e Sta. Genebra

	Picinguaba (Média) ±(Desvio padrão)	n	Sta. Genebra (Média) ±(Desvio padrão)	n	t	p
Comp. Alar	25,5 ±1.70mm	32	26,2 ±1,68mm	80	1,97	0,05
Peso	61,3 ±13.4mg	12	62,7 ±13,2mg	80	0,33	0,74

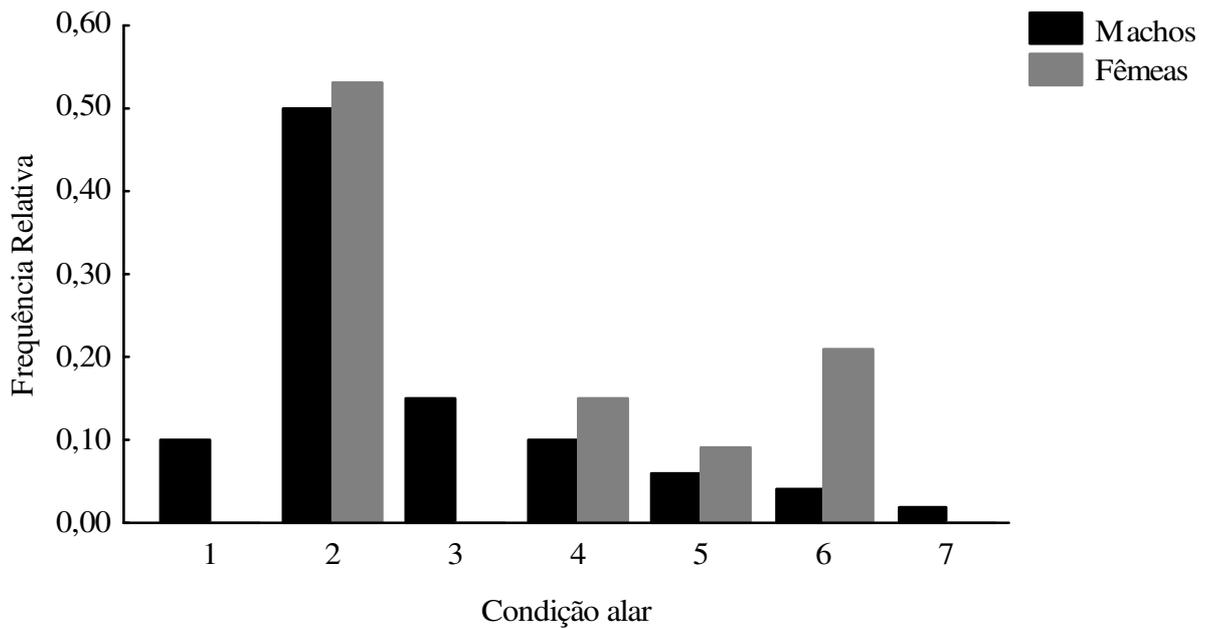


Figura 6. Frequência relativa de machos e fêmeas com diferentes condições alares em Picinguaba e Sta. Genebra. 1-Muito novo, 2-Novo, 3-Novo/Intermediário, 4-Intermediário, 5-Intermediário/Velho, 6-Velho, 7-Muito velho. Número de amostras de cada classe para machos é de 1-(n=11), 2-(n=56), 3-(n=17), 4-(n=11), 5-(n=9), 6-(n=5), 7-(n=3) e para fêmeas é de 1-(n=0), 2-(n=18), 3-(n=0), 4-(n=5), 5-(n=3), 6-(n=7), 7-(n=0).

Relação entre desgaste alar, comprimento alar, e peso de machos

O comprimento alar médio dos machos foi maior nos indivíduos marcados quando jovens e menor em indivíduos de idades avançadas (Fig. 7) (três indivíduos muito velhos não são mostrados no gráfico). A regressão linear entre comprimento alar e idade foi significativa (Fig. 8).

Os machos mais novos apresentaram pesos maiores do que os indivíduos mais velhos, mas isto pode ser devido ao maior tamanho dos mesmos (Fig. 9). Como esperado, regressão linear mostra que o peso de machos diminui com o avanço da idade (Fig. 10). Uma regressão linear entre o comprimento alar e o peso (Fig. 11) mostra que o peso dos machos aumenta com o comprimento alar. Portanto, os indivíduos novos são maiores e mais pesados.

Para avaliar a influência simultânea de tamanho e desgaste alar (idade) sobre o peso (variável resposta), realizei uma regressão múltipla cujos resultados aparecem na Tabela 3. Esta análise sugere uma relação dinâmica entre o tamanho e o peso de *Actinote pellenea* e seu padrão de envelhecimento e sobrevivência, eventualmente relevante às estratégias de acasalamento. A análise mostra que existe um forte efeito de tamanho (comprimento alar) sobre o peso de machos, independente do nível de desgaste, e também que existe, uma pequena redução em peso associada ao avanço em classe de desgaste alar (idade). A maior redução em peso ocorre logo na primeira classe de desgaste alar, entre as categorias “muito novo” e “novo” (Fig. 13), seguido por uma estabilização em peso nas classes de maior desgaste alar. Visto que o comprimento alar segue mesmo padrão, mas de modo menos acentuado, parece possível que perdas de peso são quase limitadas aos primeiros dias de vida dos adultos.

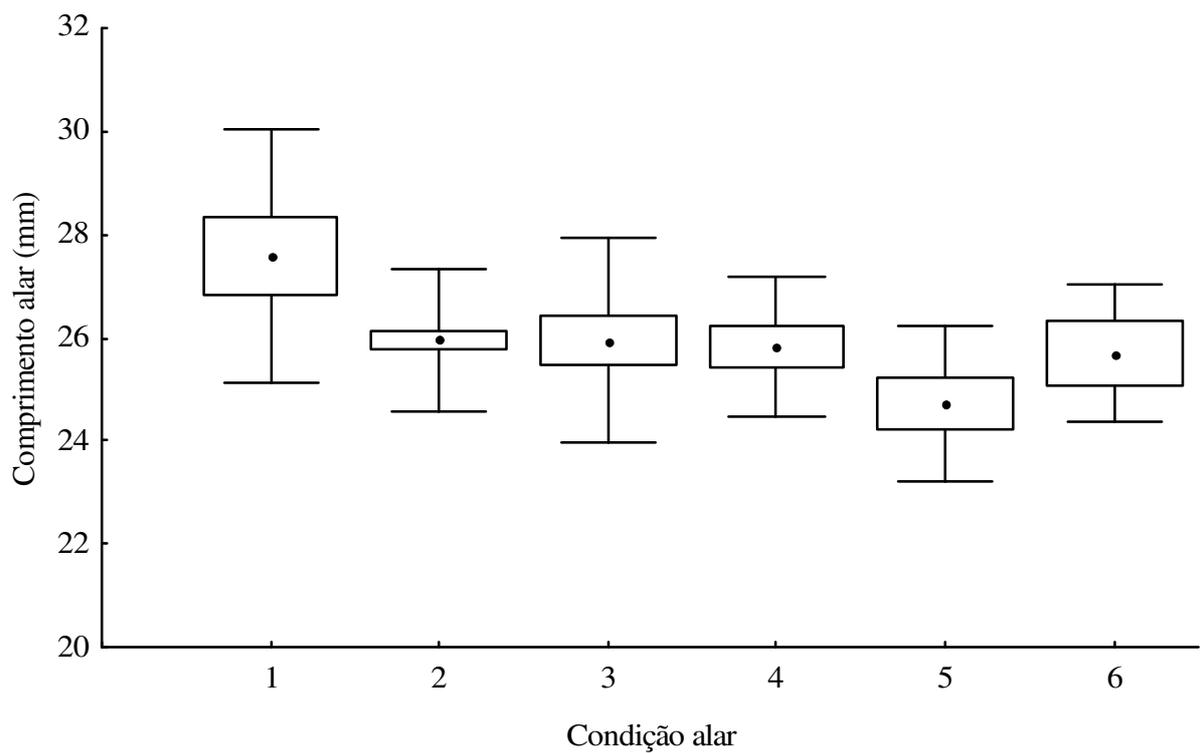


Figura 7. Comprimento alar e condição alar de machos de *Actinote pellenea* de Sta. Genebra e Picinguaba. 1-(n=11), 2-(n=56), 3-(n=17), 4-(n=11), 5-(n=9), 6-(n=5) (caixas representam o erro padrão e barras um desvio padrão da população).

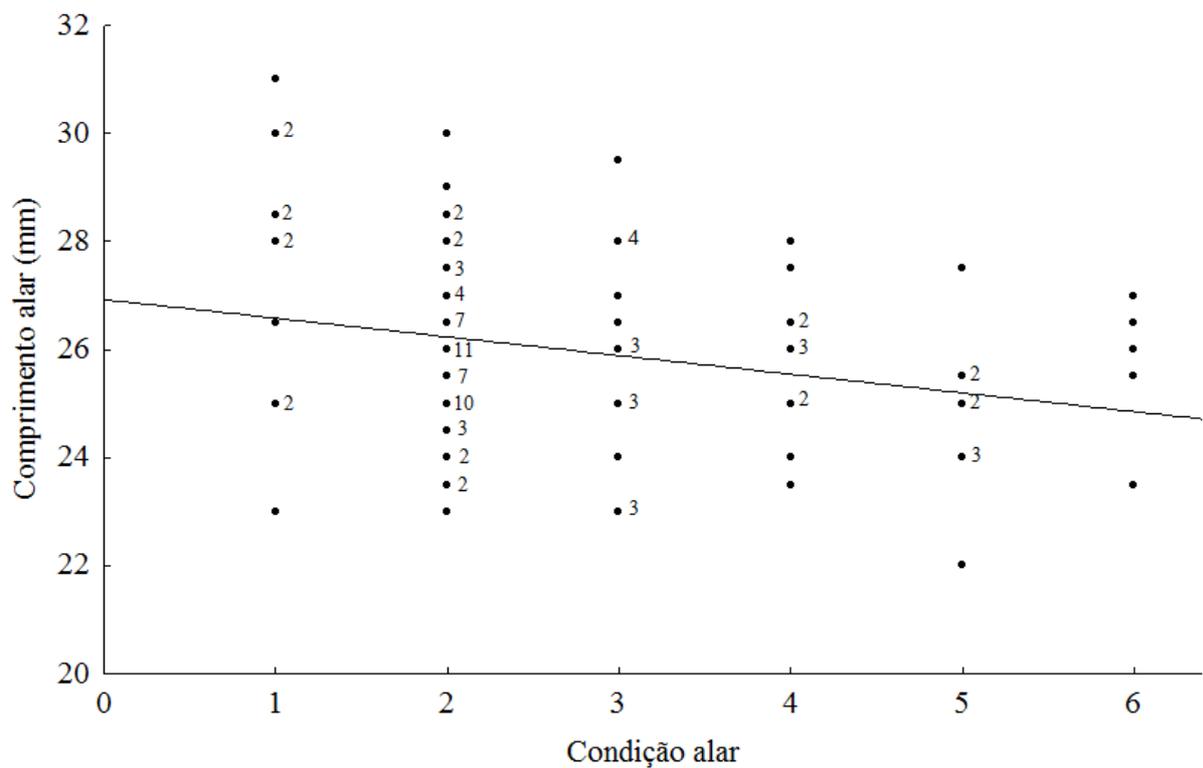


Figura 8. Relação entre o comprimento alar e condição alar de machos (n=109) de *Actinote pellenea* de Santa Genebra e Picinguaba ($p < 0,01$, $t = 73,1$, $gl = 1$, $y = 26,9 - 0,34x$, $r^2 = 0,06$) (números no gráfico representam vezes em que os valores repetem).

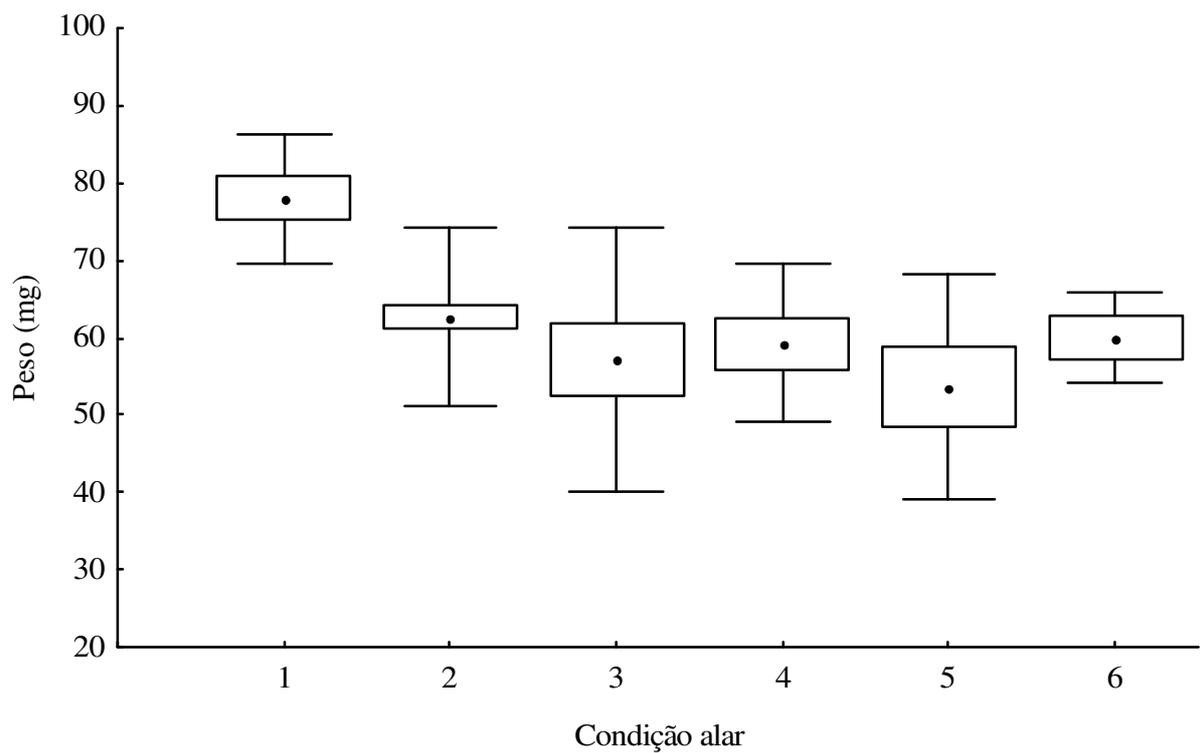


Figura 9. Peso e condição alar de machos de *Actinote pellenea* em Santa Genebra e Picinguaba. 1-(n=9), 2-(n=52), 3-(n=13), 4-(n=9), 5-(n=8), 6-(n=4) (caixas representam o erro padrão e barras um desvio padrão da população).

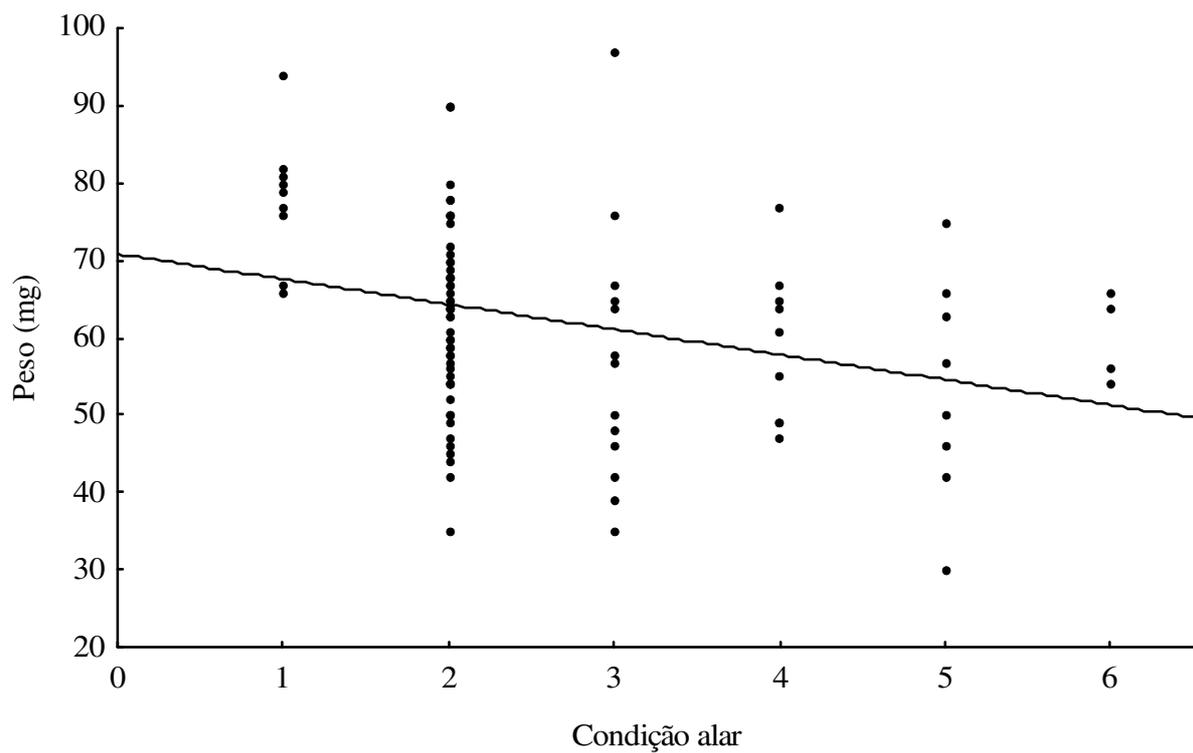


Figura 10. Relação entre o peso e a condição alar de machos (n=90) de *Actinote pellenea* de Sta. Genebra e Picinguaba (Regressão linear, teste de significância do coeficiente angular: $p < 0.01$, $t = 25.1$, $gl = 1$, $y = 70.3 - 3.05x$, $r^2 = 0.1173$).

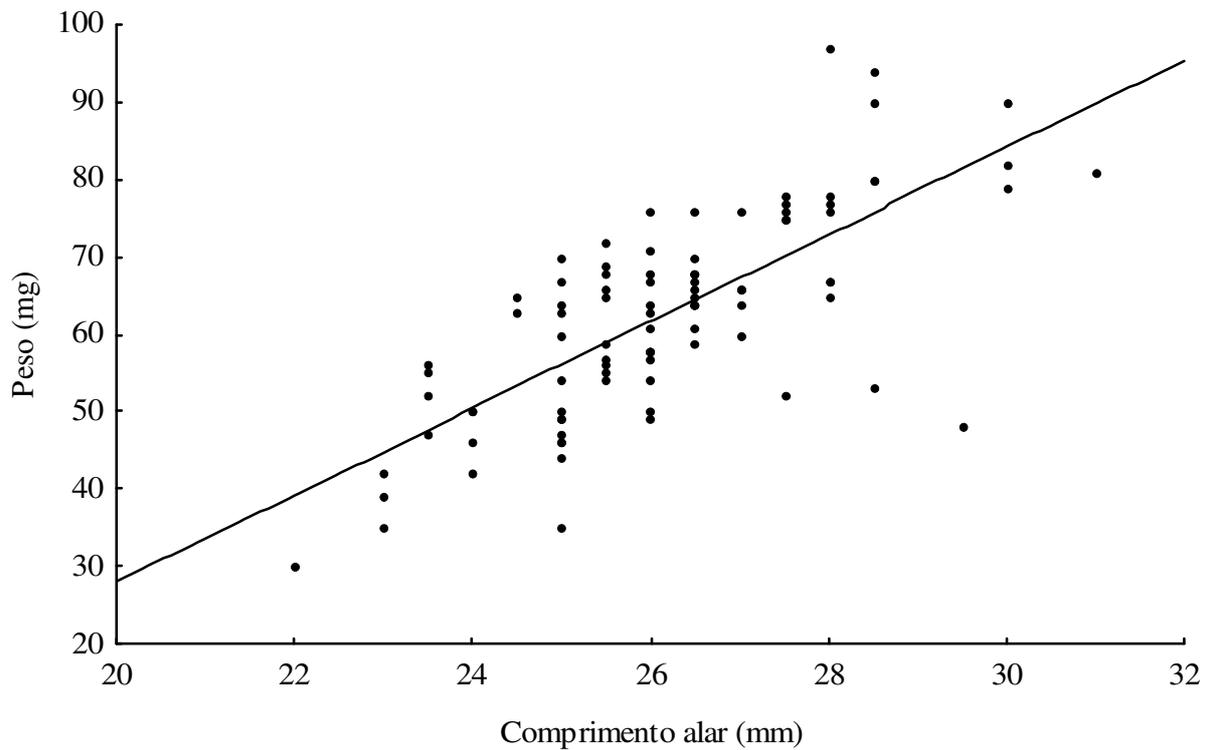


Figura 11. Relação entre o peso e comprimento alar de machos (n=80) de *Actinote pellenea* de Sta. Genebra e Picinguaba (Regressão linear, teste de significância do coeficiente angular: $p < 0.01$, $t = 33.8$, $gl = 1$, $y = 20.2 + 0.09x$, $r^2 = 0.5274$).

Tabela 3. Regressão múltipla entre peso vivo (mg) (variável resposta), tamanho (mm) e condição alar (escala de desgaste) de machos de *Actinote pellenea* de Sta. Genebra. A análise mostra que, após controlado pelo efeito de tamanho (comprimento alar), o peso dos machos tende a diminuir com o desgaste alar.

	b	t	gl	p
Comprimento alar (cm)	5.25	10.17	2	<0.01
Desgaste alar (escala de 1 a 7)	-1.74	2.71	2	<0.01

Comportamento Territorial

Os machos de *A. pellenea* chegaram ao território por volta das 8:00 h (horário padrão de Brasília) em Picinguaba e por volta das 9:00 h em Santa Genebra e permaneceram em atividade territorial até por volta das 15:30 h. As borboletas chegaram mais tarde ao território, ou não apresentaram comportamento territorial, quando o dia permaneceu frio (por volta de 15°C) e/ou nublado. Nos dias quentes (por volta de 25°C), no começo da manhã, os machos territoriais ficaram proporcionalmente mais tempo pousados sobre folhas, geralmente com as asas estendidas horizontalmente, aparentemente termoregulando (aquecimento), com o corpo e as asas expostas aos raios solares. Nos períodos mais quentes do dia ficaram proporcionalmente mais tempo em vôos de patrulha (Fig. 12 e 13), voando lentamente e planando na área defendida. Quando pousados em dias quentes, os machos dobraram as asas verticalmente, orientando-as paralelamente os raios solares e produzindo pouca sombra, aparentemente diminuindo o aquecimento do corpo. As temperaturas do ar e do substrato de pouso, e a luminosidade mais altas ocorrem entre 12:00 h e 13:00 h (Fig. 14 e 15).

Classifiquei as fases da defesa territorial (interação entre o residente do território e um macho intruso) em três níveis: perseguição (quando um indivíduo voava rapidamente atrás do outro em fuga), agarramento (quando um indivíduo agarrava o outro no ar, mas soltava antes de caírem no chão), e queda (os indivíduos caíam agarrados ao chão onde permaneciam durante algum tempo “arranhando-se” com as pernas). Em geral quando um intruso entra no território, o residente reage iniciando um ataque à sua aproximação numa distância na ordem de 2-5 m. O residente, pousado ou voando no território, voa rapidamente em linha reta até o intruso. Neste ponto os eventos ocorrem rapidamente, mas em alguns casos é evidente que o residente agarra o intruso diretamente, levando ambos a perder o sustento das asas, e estes caem juntos. Em outros casos, as duas borboletas fazem um ou mais giros uma em volta da outra. O giro se torna uma perseguição ou acaba com uma borboleta agarrando a outra, resultando em sua queda, como descrito antes. Em outros casos o intruso foge perseguido pelo residente. A chegada de intrusos e a taxa de disputas entre machos rivais ocorreram em maior frequência entre as 8:00 h e 10:00h (Fig. 16).

Observei um total de 516 interações territoriais entre machos residentes e intrusos: 435 perseguições, 25 agarramentos e 56 quedas até o solo. Em 30 eventos foi possível obter medidas de tamanho, peso, condição alar dos residentes e intrusos, destes 15 foram de indivíduos não

repetidos nas demais observações, e considerados como amostras independentes para análises. Todas as 516 interações foram ganhas pelo residente (que voltou a defender seu território), e o intruso, depois de perseguido, retirou-se do território e sumiu na vegetação. As interações consistindo apenas de perseguições duraram 8.05 ± 4.30 s (média e desvio padrão, $n=435$) e se estenderam por uma distância média de 8.13 ± 5.14 m ($n=435$) do ponto de início da interação antes do residente desistir da perseguição.

Os machos territoriais de *A. pellenea* perseguiram outras espécies de borboletas que passaram nos territórios (p. ex. *Phoebis*, *Anartia*, *Heraclides*), e também vespas, abelhas e até aves. Mas nestes casos de perseguição heteroespecífica, os donos de territórios desistiram imediatamente, e quase sempre voltaram imediatamente a patrulhar. Durante algumas perseguições de machos rivais, o indivíduo residente deu toques com as asas sobre o dorso do intruso em fuga. Na fuga, o intruso frequentemente fez um vôo ondulatório para cima e para baixo, que aparentemente dificultava o ataque e agarramento do residente. Em outros casos o intruso voou seguindo a borda da clareira onde fica o território, e assim passou mais tempo sendo perseguido antes de deixar o local.

Em seis casos houve agarramento após uma perseguição inicial, em outros dezenove casos o agarramento ocorreu de imediato sem que fosse precedido por perseguição. Os agarramentos duraram apenas 2 a 3 s, e os indivíduos não chegaram a tocar o solo. Algumas vezes, pouco antes do agarramento, os indivíduos realizaram vôos circulares fechados com as pernas voltadas na direção do oponente, possivelmente buscando a melhor posição para segurar o adversário. Registrei 56 lutas em que as duplas caíram no solo, onde continuaram a lutar. Estes combates duraram em média 12.2 ± 16.2 s ($n=46$), em oito destas brigas houve cronometragens de 30 a 60 s e outras duas por mais de 60 segundos.

Nos combates na relva um dos indivíduos, provavelmente o residente pareceu raspar suas pernas (garras tarsais) nas asas do oponente. Isto parece contribuir para a perda de pedaços de asas após dias consecutivos de defesa territorial (W. Benson tem confirmado, usando fotografias de machos marcados, que é o residente que normalmente agarra e raspa o intruso nestes combates). Às vezes, o mesmo intruso invade repetidamente um território, talvez provocando uma maior agressividade do macho residente. Os fatores que afetam a duração e intensidade destas lutas físicas parecem importantes para entender a sociobiologia da territorialidade de *A. pellenea*.

Um fator geralmente considerado de alta importância na resolução de disputas físicas é o tamanho corporal, normalmente com o indivíduo de maior tamanho levando vantagem. Entretanto, os dados de *A. pellenae* não apresentaram qualquer diferença no comprimento alar, peso corporal (Tabela 4) ou idade (Wilcoxon, $t=17.5$, $p=0,94$) entre os vencedores e perdedores das disputas. Os residentes sempre ganharam as disputas, porém não se mostram morfometricamente diferentes dos intrusos expulsos.

A disputa territorial entre machos da mesma espécie, em locais que faltam recursos usados pelos machos, caracteriza territórios de acasalamento. A evolução do comportamento territorial pressupõe que os machos territoriais conseguem em média acasalar mais que machos que não conseguem territórios ou os que faltam o comportamento territorial. Para isto ocorrer, os machos devem situar seus territórios em locais freqüentados ou ativamente procurados por fêmeas receptivas.

Durante o estudo observei 15 fêmeas virgens, das quais 8 observei acasalar na área de estudo, e 18 fêmeas acasaladas voando sobre ou nas proximidades dos territórios em Santa Genebra e Picinguaba. Fêmeas são reconhecidas como já acasaladas pela presença do tampão genital e o maior desgaste alar. Duas destas fêmeas acasaladas pousaram sobre a vegetação e foram cortejadas sem sucesso por machos residentes. Oito fêmeas não acasaladas avistadas, em vôo ou pousadas na vegetação dentro ou próximo ao território, foram logo encontradas por um ou mais machos e rapidamente acasalaram. O cortejo é tipicamente breve: o macho pousa ao lado ou agarra a fêmea no ar e logo acasala, sem cortejo específico evidente. As outras 7 fêmeas virgens passaram pelo território sem serem encontradas pelo macho presente ou não havia um macho local.

Em uma ocasião, no território principal em Picinguaba, uma fêmea aparentemente recém emergida chegou voando ao território, onde ficou pousada em folhas e voando em volta de um arbusto ornamental de 3 m de altura plantado no centro da clareira defendida como território. No momento da chegada desta fêmea, o macho residente estava ausente temporariamente e não houve outro macho na área. Não sabendo, com certeza, o sexo do novo indivíduo, capturei com rede entomológica, o que revelou se tratar de uma fêmea recém emergida não acasalada, pois estava sem tampão genital (sphragis) visível. Esta borboleta, após liberada no local de captura, voou mais uma vez para o centro da clareira e fez mais 3 voltas em torno do arbusto sem pousar antes de ir embora.

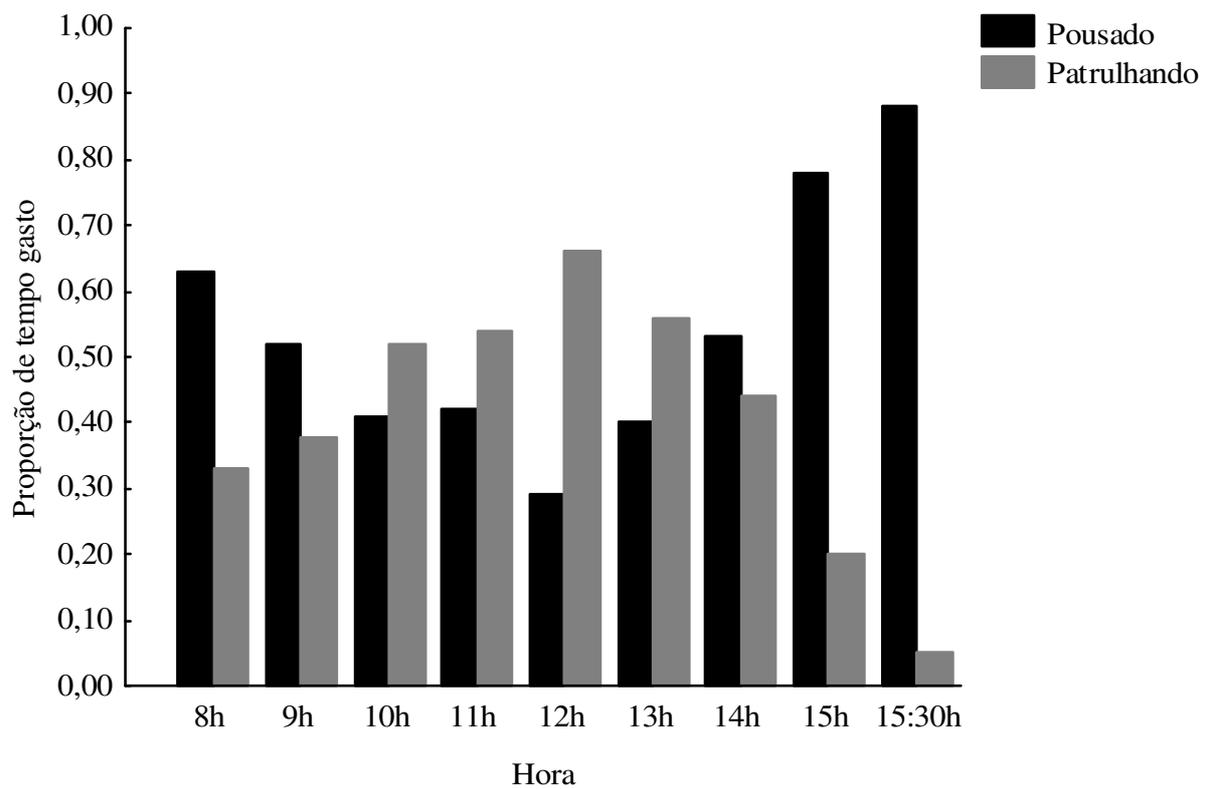


Figura 12. Proporção de tempo gasto em pouso e vôo em função de horário por machos territoriais de *Actinote pellenea* em Picinguaba.

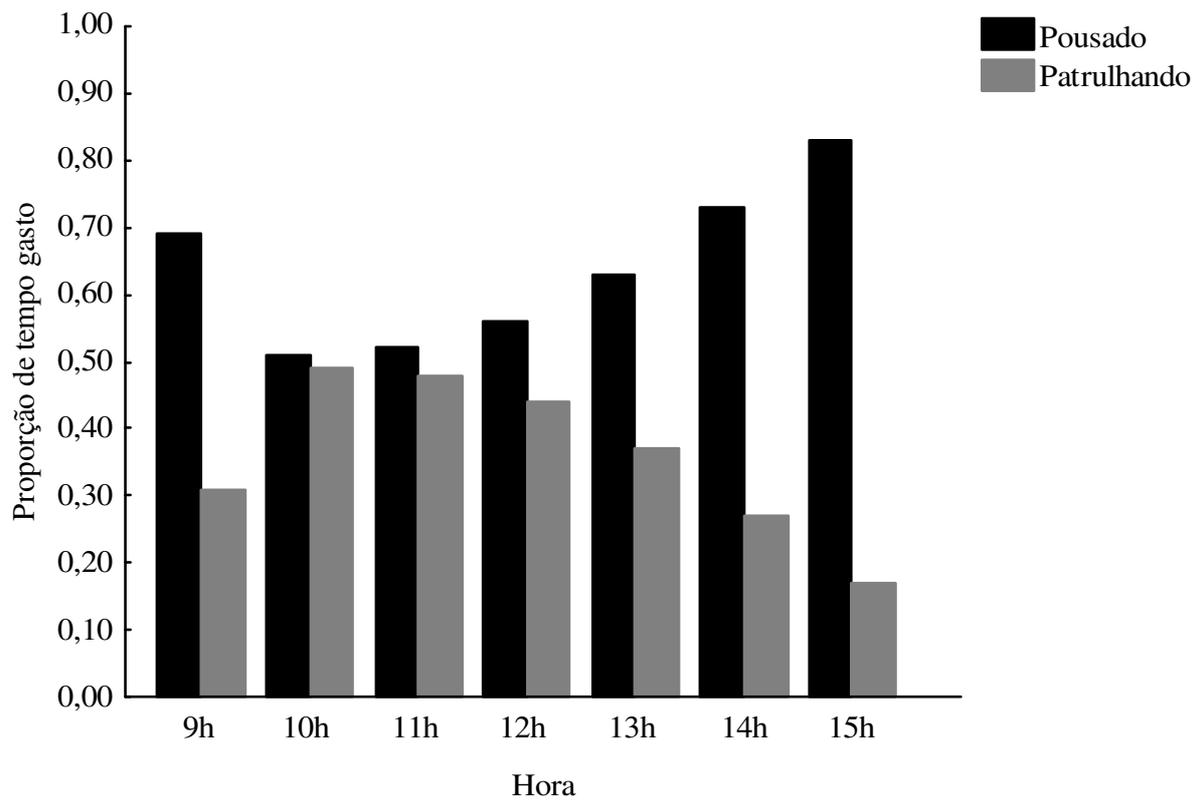


Figura 13. Proporção de tempo gasto em pouso e vôo em função de horário por machos territoriais de *Actinote pellenea* em Sta. Genebra.

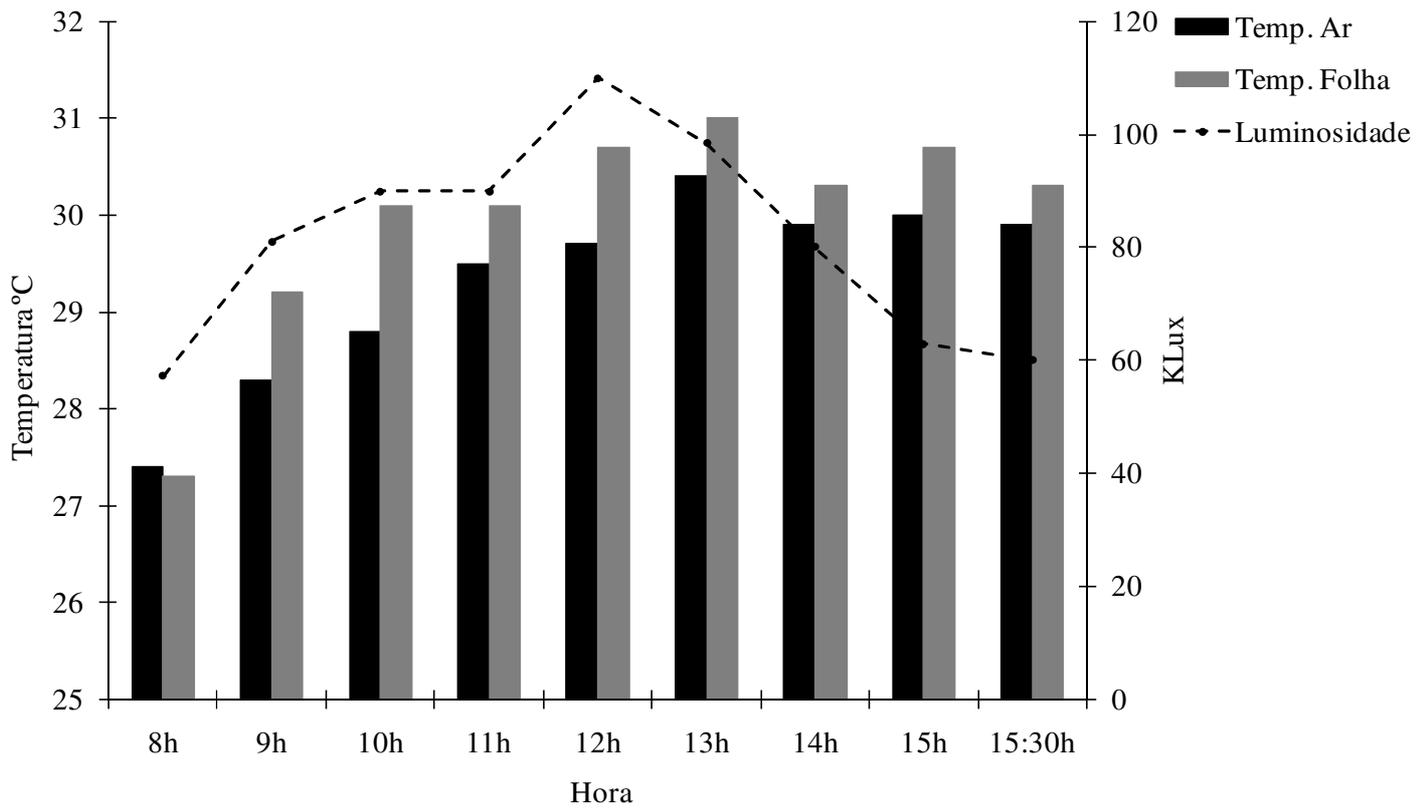


Figura 14. Média de luminosidade, temperatura do ar e de folha exposta ao sol ao longo de dia em Pinguaba. Dias com atividade territorial de *Actinote pellenea*. (dados de fevereiro e março de 2009).

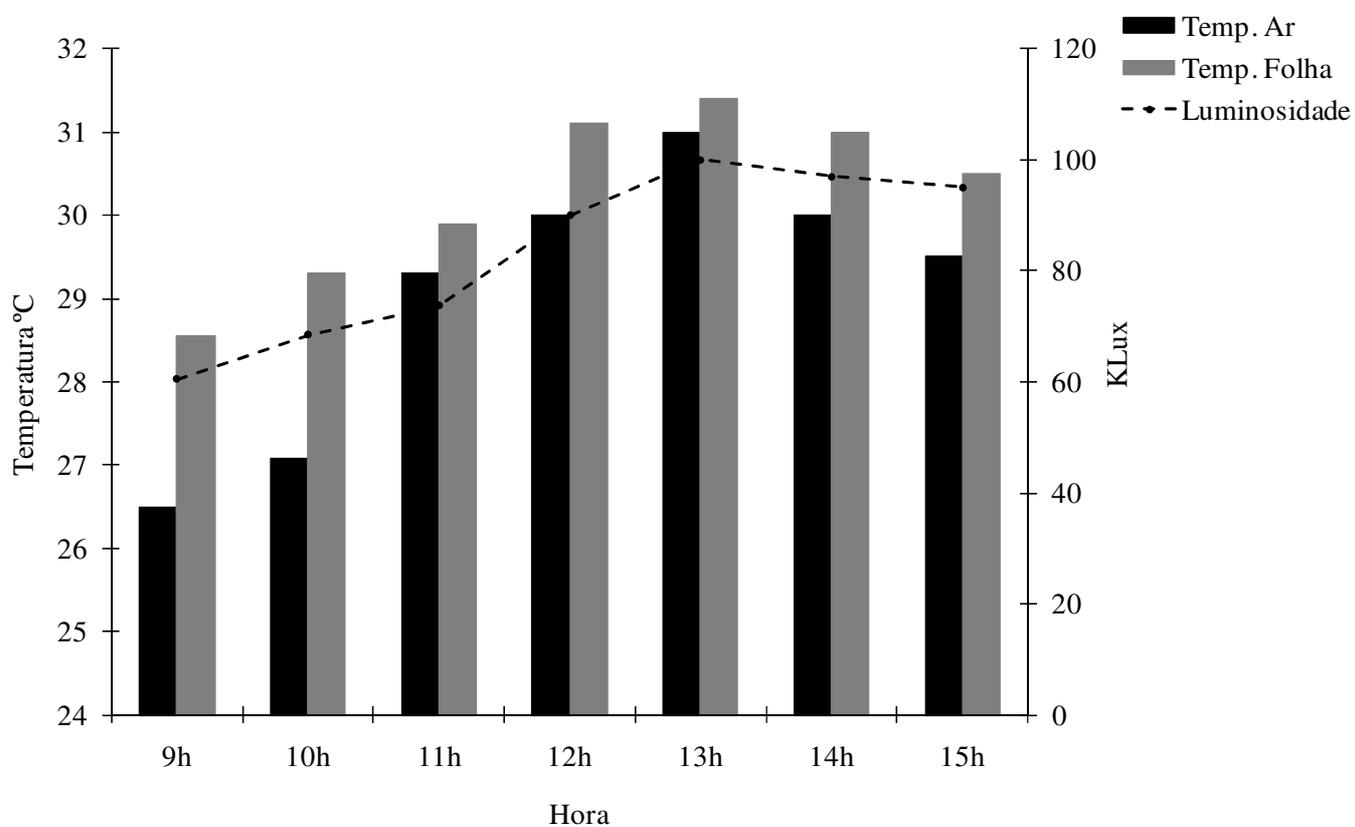


Figura 15. Média de luminosidade, temperatura do ar e de folha exposta ao sol ao longo do dia em Sta. Genebra. Dias com atividade territorial de *Actinote pellenea* (dados de janeiro a julho de 2010).

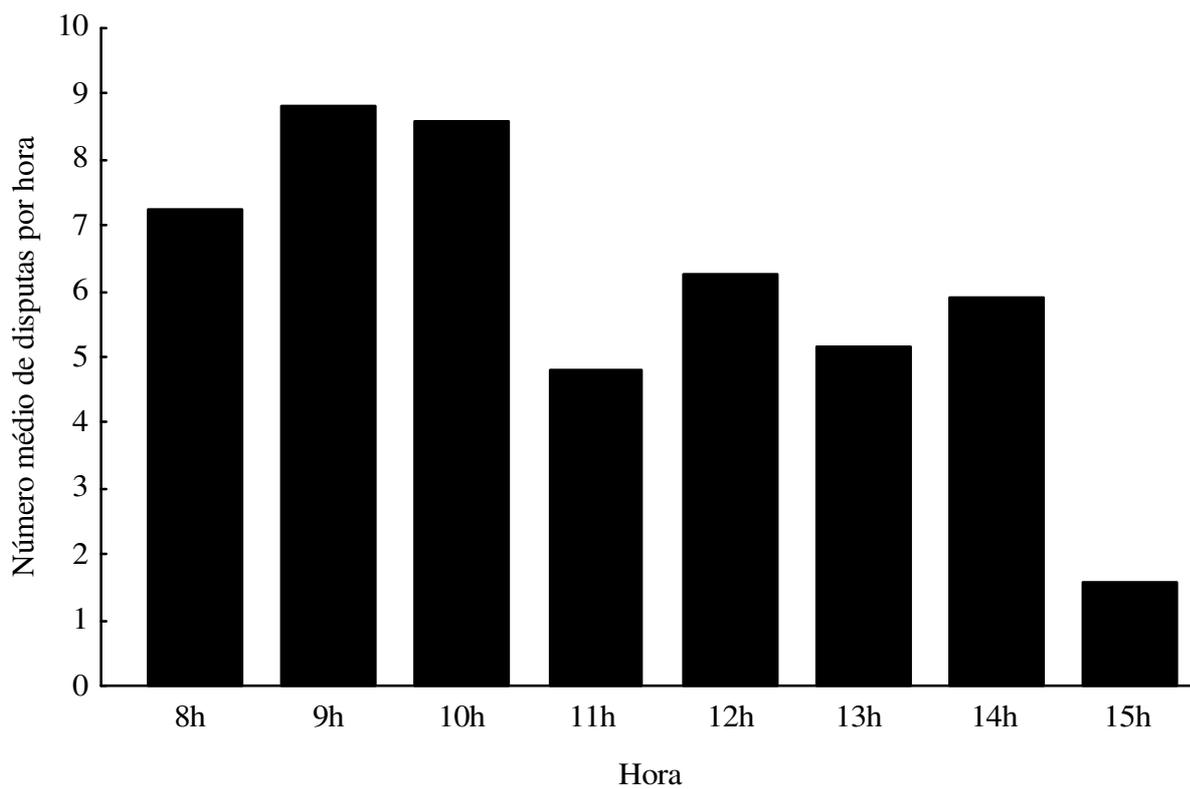


Figura 16. Frequência absoluta de disputas territoriais de *Actinote pellenea* em diferentes horários, em Pinguaba. Observações de fevereiro de 2009.

Tabela 4. Comparação do comprimento alar e peso entre machos vencedores e perdedores de *Actinote pellenea* em disputa com indivíduos de peso e comprimento alar conhecidos (média e desvio padrão). Teste-t para amostras pareadas.

	Vencedores	Perdedores	n	t	p
Comp. Alar	25,5±0,93 mm	25,1±1,46 mm	15	1,02	0,32
Peso	59,07±7,5 mg	57,8±12,4 mg	13	0,29	0,76

Presença de fêmeas receptivas nos territórios de acasalamento

Observei oito acasalamentos nas proximidades de territórios, todos envolvendo fêmeas aparentemente recém emergidas, sendo seis com os donos dos territórios e dois com machos nas proximidades que não defendiam. Realizei duas das observações em Picinguaba e seis em Santa Genebra. Antes da cópula os machos agarraram as fêmeas no ar, semelhante a uma disputa, ou pousavam de lado da fêmea já pousada, acasalando imediatamente. Durante a cópula algumas fêmeas voaram, carregando os machos para locais mais ou menos distantes, outras permaneceram pousadas. Normalmente os locais de pouso são pouco visíveis dentro da vegetação.

Uma cópula de um macho residente quase foi interrompida devido à interferência de 3 outros machos nas periferias que encontraram este casal em cópula. Por isto, deslocando-se para fora do território ou uso de locais “escondidos” parecem servir para reduzir o assédio de machos rivais. As durações de duas cópulas com machos donos do território foram de 55 e 74 min e com os dois machos que não eram donos, 39 e 72 min. As cópulas (n=8) e a visitação de fêmeas sem tampão genital (n=15) ocorreram por volta das 11:51±1:04h (média e desvio padrão) (Figura 17). A maior disponibilidade de fêmeas receptivas na parte central do dia corresponde à alta taxa de disputas antes do meio dia. Nos três casos em que o território pôde ser acompanhado após a cópula de um residente marcado, este voltou a defender seu território no mesmo dia e em dias subsequentes.

Dias sobre o território e reavistamentos

Os machos residentes de *A. pellenea* permaneceram em média 2.6±1.8 dias (média e desvio padrão) na defesa do mesmo território de acasalamento (exceto um indivíduo que permaneceu por 15 dias em defesa, por se tratar de um outlier) (Figura 18). Sendo *A. pellenea* uma espécie que permanece muitas horas por dia na defesa de territórios, a curta permanência pode indicar um alto custo energético impedindo uma defesa por muitos dias consecutivos. Esta interpretação é consistente com o fato de que novos residentes são de diversas idades e que residentes que deixam territórios geralmente não são mais vistos nas áreas de estudo.

Reavistei os indivíduos marcados, residentes e não residentes, em média 3.6±2.6 (média e desvio padrão) dias após a data de marcação (exceto dois indivíduos revistos 15 e 17 dias da data de marcação, por se tratarem de outliers) (Figura 19). Neste curto intervalo de tempo, não observei casos de aumento em desgaste alar que pudesse explicar a frequência de borboletas com

altos índices de desgaste alar na população (como mostrado anteriormente na figura 7). Há também um pequeno número de machos que avistei 5 a 9 dias após a marcação, e dois com 15 e 17 dias. Estes últimos, embora não avaliados criteriosamente, apresentaram sinais de desgaste relativo ao estado alar inicial, quando marcados. Este padrão sugere que machos adultos de *Actinote pellenea*, tipicamente, sobrevivem por períodos de duas semanas ou mais, e que a curta estadia de machos verificada em determinados territórios se deve a um constante deslocamento, talvez entre territórios diferentes, ou entre territorialidade e outros comportamentos. É relevante que machos não territoriais podem permanecer num sítio por vários dias e que, ao trocar residentes, novos residentes possuem níveis de desgaste alar representativos da sua abundância na população em geral.

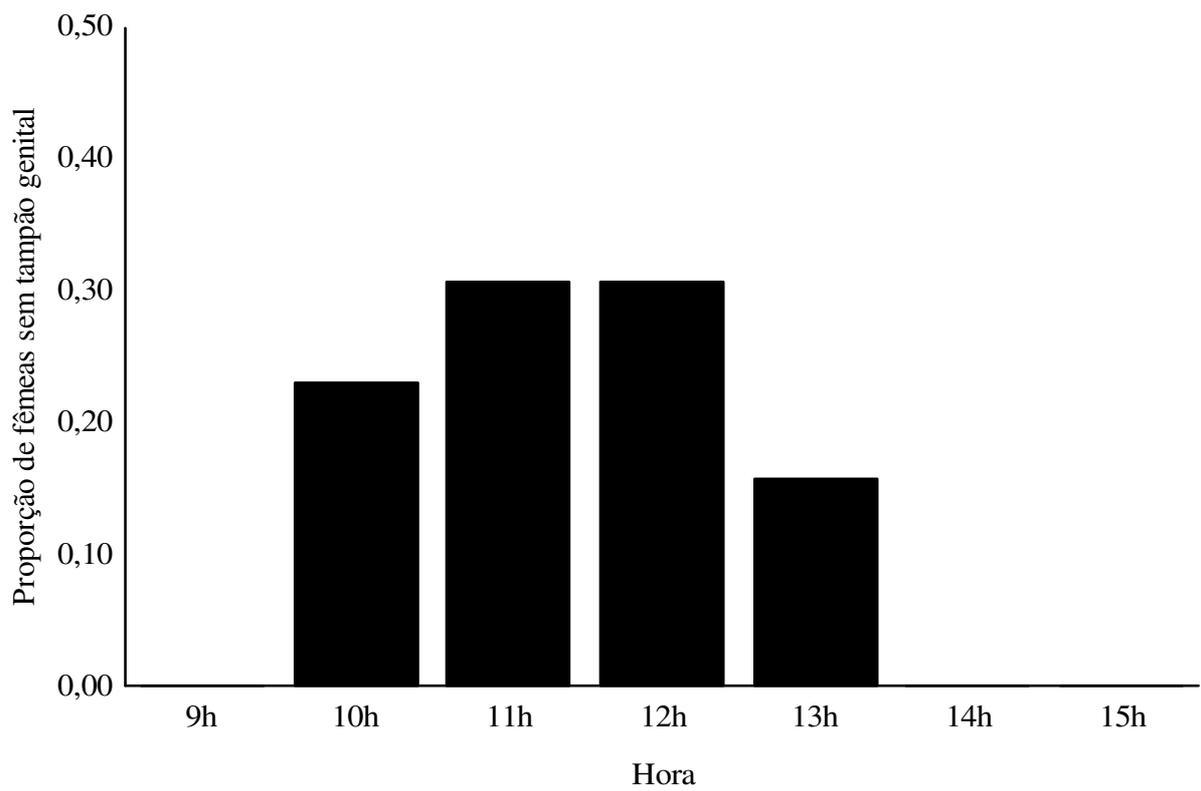


Figura 17. Proporção de fêmeas sem tampão genital encontradas nos territórios de Santa Genebra e Picinguaba em função do horário.

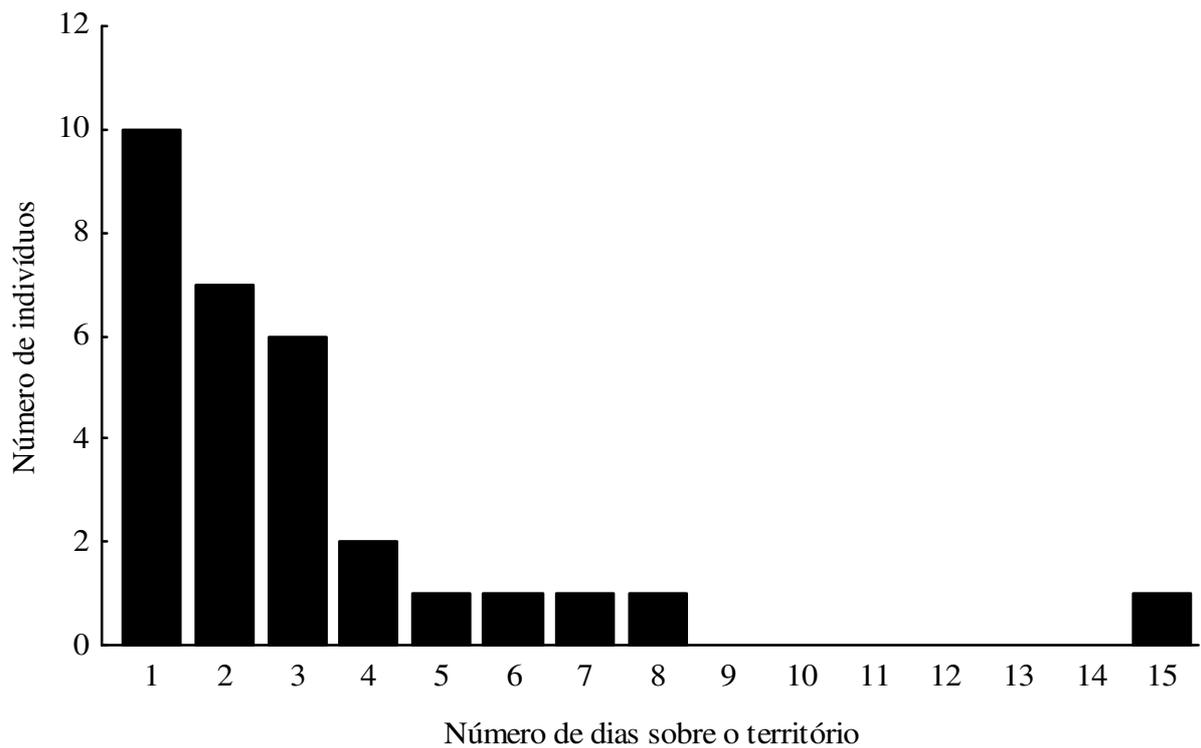


Figura 18. Período de residência que machos de *Actinote pellenea* mantiveram territórios em Sta Genebra (N=30). Dias consecutivos entre a marcação (primeiro dia de residência) e o último dia em que o macho defendia o local.

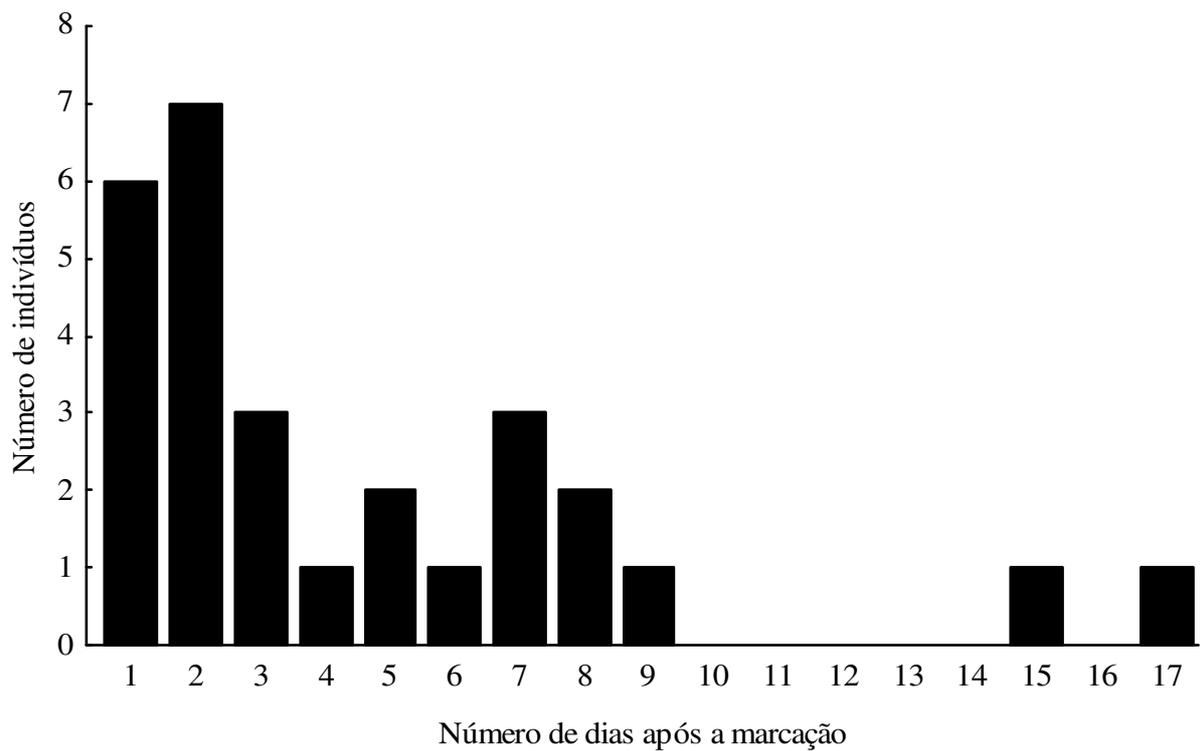


Figura 19. Número de dias que os machos de *Actinote pellene* foram revistos após o dia de marcação em Sta. Genebra (N=28). Borboletas que não permaneceram pelo menos dois dias na área não são computadas no gráfico.

Experimento de Assimetria de Residência

No experimento assimetria de residência, o residente primário ao ser solto, retornou ao território e venceu o macho substituto em sete das oito repetições, e em um caso foi expulso pelo novo dono. Nas cinco observações naturais, o residente primário, ao retornar ao seu território após uma ausência temporária, venceu o substituto em todos os casos. Em 12 das 13 repetições o residente primário ganhou o residente secundário, esta diferença é significativamente em favor do residente primário, considerando uma expectativa de 50:50, na ausência de assimetria (teste binomial, bilateral, $p=0.0034$). Portanto, o residente primário, quando removido ou ausente do território, ainda retém sua vantagem, em disputas territoriais, relativa ao intruso.

Este resultado indica que existe um efeito de residente retido pelo residente primário quando este fica fora do território. Adversários parecem “lembrar” seus respectivos papéis por um tempo após as trocas, pois a retomada do território pelo residente primário ocorre com uma relativa facilidade. É apenas o residente primário que consegue desalojar o residente secundário, que por sua vez defende bem contra intrusos comuns. Isto sugere que deve existir alguma forma de comunicação deste fato durante uma disputa, ou que características morfo-fisiológicas não analisadas neste estudo, que favoreçam o sucesso em disputas, possam estar mais bem desenvolvidas nos residentes primários. As observações de reconquistas, entretanto, não revelaram qualquer componente diferente que disputas normais entre intrusos e residentes naturais.

Na maioria das repetições, após ser solto, o residente primário voou para um local distante do território e somente voltou após alguns minutos para disputar. O tempo de ausência, entre 6 e 40 min, não parece influenciar o resultado da disputa. Nos casos naturais, o período de ausência do residente primário no território variou de 9 a 72 min. e a presença dos residentes secundários antes do retorno do primário de 8 a 60 minutos.

Nas 13 disputas consideradas aqui, houve nove perseguições com duração de $9,2\pm 1,3$ s (média e desvio padrão) e quatro quedas com duração de $15,2\pm 6,2$ s. As disputas normais, sem a substituição do dono primário, têm durações médias de perseguições de $8,05\pm 4,30$ s e de quedas $12,2\pm 16,2$ s. Assim, embora as interações sejam em média um pouco mais longas que disputas típicas, as duas têm durações semelhantes. A frequência de agarramentos e quedas em disputas normais corresponde a 15% (81 de 516) e são menores que registrada no experimento 30% (4 de 13), porém novamente não são significativas. Não existe evidência que disputas envolvendo

ambigüidades sobre residência após uma ausência temporária do residente primário, resultem em disputas mais intensas ou mais longas.

Discussão

Diferente da grande maioria das espécies de borboletas anteriormente estudadas (Kemp & Wiklund, 2001; Peixoto & Benson, 2008) *A. pellenea* usa disputas físicas na resolução de interações territoriais. Estas ocorrem em alta frequência (15.7%), e apresentam “lutas livres”, em que as borboletas caem no solo, uma agarrando a outra, para defender seus territórios. Apesar da intensidade das disputas, não foram registrados casos de danos sérios, como asas quebradas ou perda de membros, talvez devido ao corpo robusto deste inseto (DeVries, 2002). Apenas em um caso, em que o residente permaneceu defendendo território por 15 dias consecutivos, foi possível observar um desgaste alar gradual, com perda de pedaços das asas à medida que os dias avançaram, provavelmente devido às disputas físicas.

Disputas intensas e com perda de pedaços de asas têm sido registradas eventualmente em disputas aéreas entre machos de *Papilio indra minori* (Eff, 1962). Pinheiro (1991) (comunicação pessoal) também relata que as disputas físicas em *Eurytides orthosilaus* podem resultar em danos nas asas. Tyler *et al* (1994) relatam comportamentos de defesa territorial com embates físicos em espécies de papilioníneos: *Protesilaus*, *Heraclides thoas*, *H. androgeus*, *H. anchisiades*. Outras borboletas como *Pararge aegeria* (Davies, 1978), *Inachis io* (Baker, 1972), *Polygonia interrogationis* (Hendricks, 1974), *Atlides halesus* (Alcock, 1983), *Cholsyne californica* (Alcock, 1985), *Limenitis weidemeyerii* (Rosenberg & Enquist, 1991), *Hypolimnas bolina* (Rutoswki, 1992), *Caligo idomenaeus* (Freitas *et al*, 1997), *Heliconius sara* (Hernández & Benson, 1998), *Cressida cressida* (Orr, 1999), *Charis cadytis* (Chaves *et al*, 2006) colidem as asas durante suas disputas, porém sem registro de danos.

Algumas borboletas citadas acima como, *Actinote pellenea*, *Cressida cressida*, e possivelmente *Archonias tereas*, são impalatáveis. As outras espécies são de porte maior. Espécies palatáveis de menor porte tendem a defender seus territórios com perseguições com pouco contato físico (Kemp & Wicklund, 2001). A maior intensidade das disputas registradas em espécies impalatáveis e robustas pode estar no fato do corpo resistente permitir que elas travem disputas com menor risco de danos físicos, como perda de pedaços das asas ou membros, em comparação com as espécies palatáveis e de menor porte.

O comportamento territorial de *A. pellenea* apresenta outras características que a difere da maioria das espécies de borboletas territoriais. Primeiro, os machos voam lentamente e repetidamente sobre seus territórios. Para espécies que possuem proteção química, como *A.*

pellenea, uma maior exposição pode representar baixo risco adicional de predação, podendo até facilitar o seu reconhecimento e evitação por predadores e favorecer um patrulhamento mais eficiente do território. Patrulhas lentas também ocorrem nas borboletas territoriais também aposemáticas *Heliconius* e *Eueides* (Benson *et al.* 1989). Segundo, *A. pellenea* não apresenta vôos em espiral e nem perseguições acrobáticas. Talvez devido às restrições aerodinâmicas impostas pelo corpo mais resistente a danos. Estes comportamentos têm sido considerados fundamentais na resolução de conflitos em borboletas, junto com as informações sobre capacidades físicas dos adversários supostamente geradas. Isto pode indicar que as disputas em *A. pellenea* não sejam resolvidas por assimetrias em energia disponível para as disputas. Os vôos circulares de curta duração (geralmente < 1 segundo) parecem ocorrer somente como parte do comportamento de agarramento.

Em minhas observações de *A. pellenea*, os residentes sempre venceram as disputas naturais (n=516) e a maioria das disputas entre residentes primários e substitutos nos experimentos (n=12). As características relacionadas ao sucesso em disputas territoriais em borboletas são diversas. Em algumas espécies o tamanho corporal tem sido o fator determinante para o sucesso do indivíduo (Rosenberg & Enquist, 1991; Deinert *et al.* 1994; Hernandez & Benson, 1998, Martínez-Lendeck *et al.*, 2007) em outras pode ser a idade (Kemp, 2000; Kemp, 2003, Kemp *et al.*, 2006), o peso (Peixoto & Benson 2008), a otimização da temperatura corporal (Stutt & Willmer, 1998), tempo de residência (Takeuchi & Honda, 2009), ou o papel de residente (Davies, 1978, Stutt & Willmer, 1998). Em *Actinote pellenea* não encontrei qualquer indício de efeitos de tamanho corporal (comprimento alar), massa corporal ou idade (condição física) sobre o sucesso em disputas ou a probabilidade de virar dono de um território.

A partir dos resultados obtidos com o experimento de assimetria de residência, acerca da vantagem do residente em disputas, é possível somente, descartar em parte a hipótese da vantagem do residente, chamada de assimetria não-relacionada, devido aos resultados serem contrários às predições desta hipótese, pois esta é baseada na idéia que existe uma convenção entre residentes e intrusos, em que o residente sempre ganha. Se o intruso responde à convenção, não seriam necessárias disputa mais intensas, apenas um sinal. O fato de que o intruso é atacado usando um comportamento custoso e arriscado também põe em dúvida a idéia de uma simples convenção. O alto sucesso de residentes nos conflitos se deve, pelo menos em parte, a outros fatores.

A segunda hipótese, do competidor superior, considero que está parcialmente apoiada pelos resultados, uma vez que os residentes primários conseguiram reconquistar seus territórios. Não foram encontradas diferenças em características morfológicas (tamanho corporal, peso, condição alar), que pudessem ser responsáveis pelo sucesso do residente primário em disputas contra o intrusos ou substitutos no experimento de remoção. Isto não exclui, entretanto, a possibilidade de que hajam características não analisadas que resultem em uma vantagem física nos ganhadores de territórios (massa muscular do tórax, reservas energéticas e parasitismo).

A terceira hipótese sobre a existência de algum recurso ou fator associado ao território que fortalece o residente não foi evidente em nossas observações. O território não contém recursos alimentares usados pelo residente e o fator temperatura (o residente ter uma temperatura corporal mais próxima do ótimo para uma disputa) não parece relevante para uma borboleta “não-acrobática” num ambiente tropical e que vive em áreas abertas. Por outro lado, sendo o residente já familiarizado com o território e frequentemente num poleiro, numa posição de vigia, alerta quanto à aproximação de um intruso, pode ser que o residente obtém uma vantagem tática nas abordagens de intrusos. Isto pode produzir uma assimetria na vantagem do residente em provocar mais danos ao agarrar o intruso, sendo este, pego de surpresa. Isto pode ser testado observando as perseguições “de surpresa” e outras quando o intruso detecta primeiro o residente, sendo que os primeiros devem ser mais breves.

A quarta hipótese se baseia na idéia que o residente, pode possuir informação, sobre o valor do território que o intruso não tem. Isto tornaria o território mais valioso para o residente e, portanto, se esforçaria mais para sua defesa que um intruso. Embora os resultados obtidos não refutem esta hipótese, faltam evidências positivas em seu apoio. Não se sabe, por exemplo, se territórios com determinadas qualidades que aumentam a aptidão de um residente são avaliados pelos residentes e se estes associam com um esforço maior em defesa. Ainda existe a possibilidade que um residente, por falta de informação das situações fora do território, pode também sofrer uma maior perda de aptidão se fosse abandonar o território. Esta última possibilidade não parece muito provável considerando o número reduzido de dias de residência na maior parte dos donos de território. Em resumo, os resultados apóiam em parte a segunda hipótese e são inconsistentes com a primeira e terceira hipóteses, enquanto a quarta depende de dados de difícil obtenção, que não foram coletados no presente estudo. Parece provável que

fatores ainda não levados em conta nos estudos de territorialidade são importantes neste e outros casos bem estudados.

A residência prévia têm se mostrado importante na resolução de conflitos de insetos territoriais. Geralmente os residentes primários vencem as disputas contra residentes secundários, como ocorre nas borboletas *Pararge aegeria* (Kemp & Wiklund, 2004) e *Chrysozephyrus smaragdinus* (Takeuchi, 2006), e na vespa *Hemipepsis ustulata* (Alcock & Bailey, 1997). Na libélula *Calopteryx maculata*, a troca de papéis ocorre naturalmente devido à ausência temporária do residente original e chegada de outro macho. Também, neste caso, o residente primário volta a conquistar seu território (Marden & Waage, 1990). Estes estudos apóiam a hipótese do competidor superior. Apenas no estudo de Davies (1978), posteriormente associado a uma vantagem térmica do residente, que os residentes secundários vencem os residentes primários.

Os machos de *A. pellenea* defendem seus territórios por volta de 7 h por dia. Freitas *et al.* (1997) documentaram que algumas borboletas tropicais passam pouco tempo na defesa de território possivelmente devido ao ambiente tropical ser temporalmente bem estruturado. O período de defesa territorial de *A. pellenea* é grande, considerando que outras espécies que defendem por menos de 5 h por dia. Benson *et al.* (1989) observaram que *Heliconius sara*, *H. leucadia* e *Eueides tales* defendem territórios durante 1–3 h por dia, enquanto machos de *Caligo iliomenaeus* defendem apenas 15 min diariamente durante o amanhecer (Freitas *et al.*, 1997). O período de defesa territorial de *A. pellenea* mais assemelha-se ao de borboletas temperadas que passam de três a seis horas, ou mais, defendendo territórios (Alcock, 1983; Lederhouse, R. 1982; Rosenberg & Enquist 1991). O grande período de defesa territorial observado em *A. pellenea* pode estar relacionado com um amplo período de atividade de fêmeas receptivas aliado a sua capacidade de suportar temperaturas altas ao meio dia. Também por ser impalatável (Brown & Francini, 1990; Trigo, 2000) não corre grandes riscos de sofrer predação.

Algumas espécies de borboletas classificadas como territoriais trocam de território, aparentemente, várias vezes ao dia. Outras voltam em dias sucessivos e o número de dias consecutivos de residência varia muito entre espécies. Há borboletas que permanecem desde poucos dias na defesa de seus territórios, como *Xamia xami* (Lycaenidae) que permanece por 2.4 ± 3.7 dias (média e desvio padrão) (Cordero & Soberón, 1990), outras permanecem por vários dias, como *Chrysozephyrus smaragdinus* (Lycaenidae) que fica 9 ± 1.4 dias (média e desvio padrão) (Takeuchi & Imafuku, 2005). Machos de algumas borboletas ficam como residentes por

semanas, e até meses, como *Heliconius leucadia* (Nymphalidae) (Benson *et al.* 1989) e *Heliconius sara* (Nymphalidae) (Hernandez & Benson, 1998). Em *Actinote pellenea* a permanência no território é curta (2.6 ± 1.8 , média e desvio padrão), porém determinados indivíduos podem retornar por pelo menos uma semana. Isto indica que a longevidade está dentro do encontrado por Francini (1989) que estimou uma sobrevivência bruta (baseada em captura-marcação-liberação-e-recaptura) de 3,2 dias e sobrevivência real (baseada no desgaste alar) de 7,2 dias. O número de dias de residência pode estar inversamente relacionado com a quantidade de horas diárias dedicada ao comportamento territorial. Nas espécies em que os residentes permanecem poucos dias, *A. pellenea* e *Chrysozephyrus smaragdinus*, os indivíduos passam por volta de 7 a 8 horas por dia na defesa de seus territórios. Em espécies que os residentes passam muitos dias, *Heliconius leucadia* e *Heliconius sara*, os machos passam de 1 a 2 horas exibindo comportamento territorial. Essa relação inversa entre dias sobre o território e horas pode estar também relacionada com os custos energéticos associados ao comportamento territorial.

A disputa territorial entre machos da mesma espécie, em locais que faltam recursos usados pelos machos, caracteriza territórios de acasalamento. A evolução do comportamento territorial pressupõe que os machos territoriais conseguem em média acasalar mais que machos que não conseguem territórios ou os que faltam o comportamento territorial. Para isto ocorrer, os machos devem situar seus territórios em locais freqüentados ou ativamente procurados por fêmeas receptivas (Emlen & Oring, 1977). A localização de territórios de *A. pellenea*, em áreas próximas à água, não parece essencialmente conspícua, e pode indicar meios de orientação destas borboletas ainda desconhecidos. Em *A. pellenea*, fêmeas receptivas passaram regularmente por territórios, onde frequentemente acasalaram com os donos ou machos não territoriais próximos e também apresentam solicitação de cortejo. O comportamento de solicitação de cortejo sugere que as fêmeas reconhecem sítios territoriais. A tendência de encontrar fêmeas não acasaladas nos territórios é ainda mais evidente ao considerar que fêmeas devem acasalar logo no primeiro ou segundo dia de vida, e a grande maioria das fêmeas presentes, talvez 90 ou 95% do total, são acasaladas. Fêmeas que procuram territórios dos machos teriam duas vantagens. Primeiro, o acasalamento ocorreria mais cedo na vida, dando mais tempo para por ovos; segundo, teria mais certeza que o parceiro, sendo capaz de disputar um território, é saudável e de boa qualidade genética. A procura de territórios por fêmeas pode ser bem desenvolvida em borboletas como *A. pellenea* em que as larvas desenvolvem-se em grandes grupos familiares, e que muitas fêmeas

emergem no mesmo lugar num curto espaço de tempo. Se mais fêmeas emergem que machos adultos disponíveis para acasalamento, a capacidade de localizar territórios pode ser importante para fêmeas que não conseguem acasalar logo após sair da pupa. Em *A. pellenea* é necessário uma melhor documentação para os comportamentos de procura de território e solicitação de cortejo, levando em consideração padrão e altura de vôo, características peculiares do vôo, uso eventual de feromônios e tempo de permanência no território sem macho. Wickman (1985) reporta que fêmeas virgens de *Coenonympha* orientam-se para territórios e também mostram solicitação de cortejo.

Bergman *et al.* (2007) demonstraram que na borboleta *Pararge aegeria* os machos donos de território acasalam duas vezes mais do que os machos sem território. Em espécies como *Actinote pellenea*, onde o tampão genital normalmente impede que fêmeas acasalem mais de uma vez, a razão sexual de 1:1, faz que machos da espécie acasalem aproximadamente em média uma vez ao longo da vida. Se o sucesso médio de acasalamento é de 1 para machos deve ser possível obter uma estimativa aproximada do número médio de cópulas de machos territoriais durante sua vida. Se os machos de *A. pellenea* sobrevivem por 15 dias (uma estimativa conservadora baseada no acúmulo de desgaste alar) e se defendem territórios por volta de sete horas por dia, seria esperado observar um acasalamento durante aproximadamente (15x7) 105 horas de observação em machos territoriais, se estes encontraram fêmeas ao acaso. Nossas observações são consistentes com a idéia de que as taxas de acasalamento de machos em territórios (ou áreas vizinhas) são mais altas que sempre ao acaso, uma vez que em 360h de observação, quinze fêmeas virgens visitaram os territórios, e destas, oito copularam, seis com donos de território.

Nos casos em que fêmeas virgens visitaram o território e não copularam (n=7), o macho dono do território estava ausente ou não percebeu a aproximação da fêmea. Fêmeas acasaladas também visitaram os territórios (n=18) e foram aparentemente receptivas, pois permitiram as investidas dos machos residentes, sem um aparente esforço para fugir ou repelir o macho, apesar do cortejo, não ocorreu a cópula, talvez devido ao tampão genital. Rutowski (1980) demonstrou que fêmeas de *Pieris protodice* com menos espermatóforos e de menor qualidade “solicitam” mais cortejos de machos do que fêmeas virgens ou fêmeas com espermatóforos grandes, e Rutowski *et al.* (1981) encontraram resultados similares em fêmeas de *Colias eutitheme* e *C. philodice*. Fêmeas com espermatóforos vazios podem ter sua produção de ovos limitada pela falta de esperma e nutrientes que elas recebem durante a cópula (Rutowski, 1980).

Algumas questões acerca do comportamento territorial de *A. pellenea* permanecem a serem esclarecidas, como por exemplo, 1) quais características morfológicas e/ou fisiológicas são responsáveis pelo sucesso em disputas? Traços que não foram vistos neste trabalho como, quantidade de gordura, massa muscular do tórax, parasitismo, podem ser comparados entre vencedores e perdedores. 2) Os machos territoriais conseguem avaliar o valor do território e com bases nessas informações realizar uma defesa com maior eficiência? Isto é possível avaliar comparando o tempo de permanência de machos sobre territórios onde fêmeas virgens são soltas e em territórios onde isso não ocorre, espero que os primeiros permaneçam por mais tempo devido ao maior lucro esperado em termos de reprodução. 3) Danos alares podem se acumular ao longo de vários dias de disputas? Vimos neste trabalho que danos alares visíveis não são gerados imediatamente após uma disputa, porém um indivíduo após 15 dias de defesa territorial apresentou grandes falhas nas asas. É possível que pequenos danos se acumulem após cada disputa resultando em grandes falhas após vários dias, uma análise pode ser feita comparando o grau de desgaste alar de machos territoriais soltos em campo com o de machos criados em insetário privados de disputas territoriais. 4) A chamada “vantagem do residente” se deve a um melhor posicionamento dos residentes ao abordar intrusos? Neste trabalho vimos que os residentes venceram todas as disputas contra intrusos, estes, ao se aproximarem do território, na maioria das vezes são surpreendidos pelo residente que surge de dentro da vegetação e inicia uma perseguição ou agarramento. Isto pode ser analisado fazendo experimentos de disputas em que os intrusos são surpreendidos pelos residentes e em que os intrusos percebem a localização dos residentes antes de iniciarem uma disputa. 5) Residentes secundários têm mais chances de vencer disputas, ou estas são mais intensas, após longas ausências do residente primário? Nos experimentos de assimetria de residência os rivais parecem lembrar de seus papéis, de residente e intruso, durante as disputas. É possível testar a hipótese de assimetria não-relacionada ao retirar residentes de seus territórios por 24h, mantidos em temperaturas por volta de 15°C, e verificar se ainda conseguem reconquistar seus territórios. Espero que as disputas sejam mais agressivas quanto mais tempo o residente secundário permanecer sobre o território.

Referências

- Alcock, J. 1981. Lek territoriality in the tarantula hawk wasp *Hemipepsis ustulata* (Hymenoptera: Pompilidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 8: 309-317.
- Alcock, J. 1983. Territoriality by hilltopping males of the great purple hairstreak *Atlides halesus* (Lepidoptera: Lycaenidae): Convergent evolution with a pompilid wasp. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 13: 57-62.
- Alcock, J. 1985. Hilltopping in the nymphalidae butterfly *Chlosine californica* (Lepidoptera). *The American Midland Naturalist*, 113: 69-75.
- Alcock, J.; Bailey, W. J. 1997. Success in the territorial defense by male tarantula hawk wasps *Hemipepsis ustulata*: the role of the residency. *Ecological Entomology*, 22: 377-383
- Andersson, M. 1994. *Sexual Selection*. Princeton: Princeton University Press.
- Baker, R.R. 1972. Territorial behaviour of the nymphalid butterflies, *Aglais urticae* (L.) and *Inachis io* (L.). *Journal of the Animal Ecology*. 41: 453-469.
- Baker, R.R. 1983. Insect territoriality. *Annual Review of Entomology*, 18: 65-89.
- Benson, W. W.; Haddad, C. F. B.; Zikan, M. 1989. Territorial behaviour and dominance in some heliconiid butterflies (Nymphalidae). *Journal of Lepidopterist's Society*, 43: 33-49.
- Bergman, M.; Gottard, K.; Berger, D.; Olofsson, M.; Kemp, D. J.; Wiklund, C. 2007. Mating success of resident versus non-resident males in a territorial butterfly. *Proceedings of the Royal Society B*, 274: 1659–1665.
- Bergman, M.; Olofsson M.; Wiklund, C. 2010. Contest outcome in the territorial butterfly: the role of motivation. *Proceedings Royal Society B*, 227: 3027-3033

- Buschman, L. L.; Patterson R. S. 1981. Assembly, mating, and thermoregulating behavior of stable flies under field conditions. *Environmental Entomology*, 10: 16-21.
- Brown, J. L. 1964. The evolution of diversity in avian territorial systems. *Wilson Bull.* 76: 160-169
- Brown, K.S.; Francini, R. B. 1990. Evolutionary strategies of chemical defense in aposematic butterflies: cyanogenesis in asteraceae-feeding american acraeinae. *Chemoecology*, 1: 52-56.
- Burt, W. H. 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of mammalogy*. 24:345-352
- Catts, E. P. 1979. Hilltopping aggregation and mating behavior by *Gasterophilus intestinalis* (Diptera: Gasterophilidae). *Journal of Medical Entomology*, 16: 461-464.
- Chaves, G. W.; Patto, C. E. G.; Benson W. W. 2006. Complex non-aerial contests in lekking butterfly *Charis cadytis* (Riodinidae). *Journal of the Insect Behavior*, 19: 179-196.
- Coelho, J. R.; Holliday, C. W. 2001. Effects of size and flight performance on intermale mate competition in the cicada killer, *Sphecius speciosus* Drury (Hymenoptera: Sphecidae). *Journal of Insect Behavior*, 14: 345-351.
- Cordero C. R.; Soberón J. 1990. Non-resource based territoriality in males of the butterfly *Xamia xami* (Lepidoptera: Lycaenidae). *Journal of the Insect Behaviour*, 3: 719-732.
- Davies, N. B. 1978. Territorial defense in the speckled wood butterfly, *Pararge aegeria*: the resident always wins. *Animal Behaviour*, 26: 138-147.
- Deinert, E. L.; Longino, J. T.; Gilbert, L. E. 1994. Mate competition in butterflies. *Nature*, 370: 23-24.

DeVries, P. J. 2002. Differential wing toughness in distasteful and palatable butterflies: direct evidence supports unpalatable theory. *Biotropica*. 34: 176-181.

Eff, D. 1962. A little about the little-known *Papilio indra minori*. *Journal of the Lepidopterists` Society*, 16: 137-142.

Emlen, S. T.; Oring, L. W. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science*, 197: 215-223

Enquist, M.; Leimar, O. 1990. Evolution of fighting behavior: the effect of variation in resource value. *Journal of Theoretical Biology*, 127:187-205.

Fisher, K. & Fiedler, K. 2001. Resource-based territoriality in the butterfly *Lycaena hypothoe* and environmentally induced behavioural shifts. *Animal Behaviour*, 61: 723-732.

Fitzpatrick, S. M.; Wellington W. G. 1983. Insect territoriality. *Canadian Journal of Zoology*, 61: 471-486.

Francini, R. B. 1989. Biologia e ecologia de borboletas *Actinote* (Lepidoptera, Nymphalidae, Acraeini) na transição subtropical do sudeste do Brasil. Dissertação de mestrado. Universidade Estadual de Campinas.

Francini, R. B.; Penz, C. M. 2006. An illustrated key to male *Actinote* from Southeastern Brazil (Lepidoptera, Nymphalidae). *Biota Neotropica*, vol.6, no.1

Freitas, A. V. L.; Benson W. W.; Marini-Filho O. J.; Carvalho R. M.. 1997. Territoriality by the dawn's early light: The Neotropical owl butterfly *Caligo idomenaeus* (Nymphalidae: Brassolini). *Journal of Research on the Lepidoptera*, 34:14-20.

Hernández, M. I. M. & Benson, W. W. 1998. Small-male advantage in the territorial tropical butterfly *Heliconius sara* (Nymphalidae): a paradoxical strategy? *Animal Behaviour*, 56: 533–540.

Hendricks, D. P. 1974. “Attacks” by *Polygonia interrogationis* (Nymphalidae) on chimney swifts and insects. *Journal of the Lepidopterists’ Society*, 28: 236.

Hinde, R. A. 1956. The biological significance of the territories of birds. *Ibs* 98: 340-369.

Howard, H. E., 1920. *Territoriality in the Bird Life*. London. John Murray

Kemp, D. J. 2000. Contest behavior in territorial male butterflies: does size matter? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 11: 591-596.

Kemp, D. J. 2003. Twilight fight in evening brown butterfly, *Melanitis leda* (L.) (Nymphalidae): age and residency effects. *Behavioural Ecology and Sociobiology*. 54: 7-13.

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

Kemp, D. J.; Wicklund, C. 2004. Residency effects in animal contests. *Proceedings of Royal Society London*, 271, 1707-1711.

Kemp, D. J.; Wicklund, C.; Van-Dyck, H. 2006. Contest behaviour in the speckled wood butterfly (*Pararge aegeria*): seasonal phenotypic plasticity and the functional significance of fight performance. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 56: 403-411

Krebs, J. R.; Davies, N. B. 1996. *Introdução à Ecologia Comportamental*. Atheneu Editora. São Paulo.

Lederhouse, R. C. 1982. Territorial defense and lek behavior of the black swallowtail butterfly, *Papilio polyxenes*. Behavioral Ecology and Sociobiology, 10: 109-118.

Leimar, O. & Enquist, M. 1984. Effects of asymmetries in owner-intruder conflicts. Journal of Theoretical Biology, 111: 475-491.

Marden, J. H.; Cobb, J. R. 2004. Territorial and mating success of dragonflies that vary in muscle power output and presence of gregarine gut parasites. Animal Behaviour, 68: 857-865

Marden, J. H.; Waage, J. K. 1990. Escaped damselfly territorial contests are energetic wars of attrition. Animal behavior, 39: 954-959.

Martínez-Lendech, N.; Córdoba-Aguilar, A.; Serrano-Meneses, M. A. 2007. Body size and fat reserves as possible predictors of male territorial status and contest outcome in the butterfly *Eumaexus toxea* Godart (Lepidoptera: Lycaenidae). Journal of Ethology, 25: 195-199.

Maynard-Smith, J. 1979. Game theory and the Evolution of behavior. Proceedings of the Royal Society of London B, 205: 475-488.

Mayr, E. 1935. Bernard Altum and the territory theory. Proceeding of the Linnean Society (New York) 45/46: 24-38

Meyer, R. P.; Bock, M. E. 1980. Aggregation and territoriality of *Cuterebra lepivora* (Diptera: Cuterebridae). Journal of Medical Entomology, 17: 489-493.

Nice, M. M. 1941. The role of territory in the bird life. American Mindland Naturalist. 26:441-487.

Noble, G. K. 1939. The role of dominance in the social life of birds. Auk. 56:263-273

Orr, A.G. 1999. The Big Greasy, *Cressida cressida* (Papilionidae). In Kitching, R.L., Scheermeyer, E., Jones, R.E., and Pierce, N.E. Biology of Australian Butterflies. CSIRO Publishing: Melbourne.

Paluch, M. 2006. Revisão das espécies de *Actinote* (Hubner, 1819) (Lepidoptera, Nymphalidae, Heliconiinae Acraeini). Tese de doutorado. Universidade Federal do Paraná. Curitiba.

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

Peixoto, P. E. C.; Benson, W. W. 2009. Seasonal effects of density on territory occupation by males of the satyrine butterfly *Paryphthimoides phronius* (Butler, 1867). *Journal of Ethology*, 27: 489-496

Pinheiro, C. E. G. 1991. Territorial hilltopping behavior of three swallowtail butterflies (Lepidoptera, Papilionidae) in western Brazil. *Journal of Research on the Lepidoptera*, 29: 134-142.

Rosenberg, R. H.; Enquist, M. 1991. Contest behaviour in Weidemeyer`s admiral butterfly *Limnitis weidemeyeri* (Nymphalidae): the effect of size and residency. *Animal Behaviour*, 42:805-811.

Rutowski, R. L. 1980. Courtship solicitation by females of the checkered white butterfly, *Pieris protodice*. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 7: 113-117.

Rutowski, R. L.; Long, C. E.; Marshall, L. D.; Vetter, R. S. 1981. Courtship solicitation by *Colias* females (Lepidoptera: Pieridae). *American Midland Naturalist*, 105: 334-340.

Rutowski, R. L. 1991. The evolution of mate location in butterflies. *American Naturalist*, 138: 1121-1139.

Rutowski, R. L. 1992. Male mate-locating behavior in the common eggfly, *Hypolimnas bolina* (Nymphalidae). *Journal of the Lepidopterists' Society*, 46: 24-38.

Rutowski, R. L.; Long, C. E.; Marshall, L. D.; Vetter, R. S. 1981. Courtship solicitation by *Colias* Females (Lepidoptera: Pieridae). *American Midland Naturalist* 105: 334-340.

Rutowski, R. L.; Gilchrist, G. W.; Terkanian, B. 1988. Male mate-locating behavior in *Euphydryas chaledona* (Lepidoptera: Nymphalidae) related to pupation site preferences. *Journal of Insect Behavior* 1:227:289.

Thornhill, R.; Alcock, J. 1983. The evolution of insect mating systems. Harvard University Press. Cambridge, MA.

Trigo, J. R. 2000. The chemistry of antipredator defense by secondary compounds in neotropical lepidoptera. *Journal of the Brazilian Chemical Society*, 11: 551-561.

Turtule, C.; Van-Dyck, H. 2009. On the consequences of aggressive male mate-locating behaviour and microclimate for female host plant use in the butterfly *Lycaena hippothoe*. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 63: 1581-1591.

Tyler, H. A.; Brown, K. S.; Wilson, K. H. 1994. Swallowtail butterflies of the Americas. A study in biological dynamics, ecological diversity, biosystematics, and conservation.

Shields, O. 1967. Hilltopping. An ecological study of summit congregation behavior of butterflies on a southern California hill. *Journal of Research on the Lepidoptera*, 6: 69-178.

Shiffer, C. N. 1983. Aggregation behavior of adult *Cuterebra fontinella* (Diptera: Cuterebridae) in Pennsylvania, USA. *Journal of Medical Entomology*, 20: 365-370.

Stutt, A. D.; Willmer, P. 1998. Territorial defense in speckled wood butterflies: do the hottest males always win? *Animal Behaviour*, 55: 1341-1347.

Takeuchi, T.; Honda, K. 2009. Early comes become owners: effect of residency experience on territorial contests dynamics in a lycaenid butterfly. *Ethology*, 115: 767-773

Takeuchi, T. 2006. Matter of size or matter residency experience? Territorial contest in a green hairstreak, *Chrysozephyrus smaragdinus* (Lepidoptera: Lycaenidae). *Ethology*, 112: 293-299.

Takeuchi, T. & Imafuku, M. 2005: Territorial behavior of the green hairstreak *Chrysozephyrus smaragdinus* (Lepidoptera: Lycaenidae): site tenacity and wars of attrition. *Zoological Science* 22, 989—994.

Thornhill, R. & Alcock, J. 1983. *The evolution of the insects mating systems*. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.

Turlure, C.; Van Dyck, H. 2009. On the consequence of aggressive male mate-mating behaviour and micro-climate for female host plant use in the butterfly *Lycaena hippothoe*. *Behavioural Ecology and Sociobiology*. 63: 1581-1591.

Waage, J. K. 1988. Confusion over residency and the escalation of damselfly territorial disputes. *Animal Behaviour*, 36: 586-595.

Wickman, P.-O. 1985. Territorial defence and mating success in males of the small heath butterfly, *Coenonympha pamphilus* L. (Lepidoptera: Satyridae). *Animal Behaviour*, 33: 1162-1168.

Wilson, E. O. 1975. Sociobiology: The new synthesis. Cambridge, MA. Harvard University Press.

Zar, J. H. 1999. Biostatistical analysis. Prentice-Hall, Inc. Upper Saddle River, New Jersey.