OECOLOGIA BRASILIENSIS
Lopes, F. Sincerely. & De Marco, P. 2000. Comportamento territorial em insetos: aspectos conceituais e estudos de casos. pp. 193-222. **In** Martins, R. P., Lewinsohn, T. M. & Barbeitos, M. S. (eds). *Ecologia e comportamento de Insetos*. Série Oecologia Brasiliensis, vol. VIII. PPGE-UFRJ. Rio de Janeiro, Brasil.

COMPORTAMENTO TERRITORIAL EM INSETOS: ASPECTOS CONCEITUAIS E ESTUDOS DE CASOS

F. S. LOPES & P. DE MARCO JR.

Resumo

Nesta revisão, sobre comportamento territorial em insetos, procuraremos seguir um plano geral que não visa esgotar as várias facetas deste tema, mas estabelecer com clareza os aspectos teóricos mais relevantes para quem começa a se interessar por este assunto. Este plano geral inclui: a) uma revisão sobre o conceito de territorialidade, em grande parte embasada nas primeiras idéias desenvolvidas em estudos sobre vertebrados e sua aplicabilidade no caso dos insetos; b) os principais problemas relacionados ao uso destes conceitos, especialmente a confusão com outros termos relacionados à distribuição espacial dos indivíduos ou comportamentos associados à competição por recursos; c) considerações teóricas sobre a territorialidade e d) estudos de casos particulares em Odonata, como exemplos dos temas apresentados anteriormente.

Abstract

Our objective in this review, about insect territorial behavior, isn't to provide an exhaustive discussion on this issue, but to establish the major theoretical aspects on this theme, for anyone that initiate their studies on it. The paper includes: a) a review about the concept of territoriality, based on the former ideas developed from vertebrate studies and its applicability to insects; b) the major problems in the use these concepts, in special mistakes with other terms related to the spatial distribution of individuals or other behaviors, associated to competition for resources; c) theoretical considerations on territoriality and, d) case studies in Odonata, as examples on those issues.

Conceito de territorialidade

No passado o estudo da territorialidade foi dominado por biólogos interessados em vertebrados, ainda que cada faceta da territorialidade mostrada por vertebrados, incluindo a advertência e agressão, também possa ser encontrada entre insetos (Baker, 1983). Na antigüidade clássica, Aristóteles e Plínio já mencionaram, em seus escritos, a defesa e demarcação de áreas pelos machos de muitas espécies de aves (Wilson, 1975). Embora, desde o início da era moderna, o fenômeno tenha sido "redescoberto" esporadicamente, o estudo moderno da territorialidade só começou em 1868, com o alemão Johann B. T. Altum, que percebeu claramente as implicações populacionais da territorialidade e seu valor adaptativo individual (Wilson, 1975). Essas idéias só foram retomadas por Howard (1920, *apud* Wilson, 1975), em seu livro *Territory in Bird Life* e trabalhos subsequentes, que introduziu o uso do termo território entre os biólogos profissionais e amadores (Itô, 1980).

Howard, segundo Wilson (1975), fez três contribuições fundamentais ao estudo da territorialidade: 1) Submeteu o comportamento das aves a um estudo sistemático, revelando grande riqueza de variações; 2) Articulou as conexões estreitas que existem entre os padrões de exibição territoriais e aqueles relacionados com a corte ao parceiro sexual e 3) Generalizou e reforçou a idéia de que a territorialidade regula a densidade populacional de populações de pássaros. Outros estudos pioneiros que Wilson (1975) destacou foram Nice (1937, 1941, 1943), Carpenter (1934, 1940), Burt (1943), Bartholomew & Birdsell (1953) e Hinde (1956).

O conceito clássico de território, proposto por Noble (1939), é de uma área defendida. Essa definição é a mais usada (Maher & Lott, 1995) e tem a vantagem de ser útil e bastante flexível, já que não estabelece exatamente o que é defesa (Brown & Orians, 1970). Para a maioria dos autores (e.g., Itô, 1980; Wilson, 1975), defesa inclui tanto o ataque físico explícito ao intruso pelo ocupante do território, como ameaças e sinais de advertência. Entretanto, existem muitas outras definições e Maher & Lott (1995), ao reverem a literatura, encontraram 48 definições de territorialidade, das quais as mais comumente usadas aparecem em 50% das publicações. Para Maher & Lott (1995) boas definições de territorialidade, para serem úteis, devem atender a aspectos conceituais e operacionais: os aspectos conceituais definem o que é um território, enquanto os aspectos operacionais estabelecem aquilo que o pesquisador deve registrar e interpretar, para determinar se o comportamento do animal é, ou não, territorial, em função de seu conceito de território. Uma razão pela qual as definições conceituais de território diferem entre os pesquisadores é que diferentes especialistas têm interesses diversos no fenômeno.

As definições de território podem ser agrupadas em duas categorias bastante amplas. A primeira categoria engloba as definições "comportamentais", onde é dada ênfase à compreensão dos fenômenos comportamentais envolvidos nos sistemas de espaçamento entre indivíduos e, usualmente, descrevem interações diretas entre indivíduos e mecanismos de manutenção de territórios. As definições "ecológicas", por sua vez, estão relacionadas às conseqüências ecológicas do comportamento territorial, dando pouca ênfase às interações comportamentais entre indivíduos (Maher & Lott, 1995).

Tomando a definição mais comum de territorialidade (Baker, R. R., 1983; Maher & Lott, 1995) como a "defesa de um recurso", torna-se necessária, então, uma definição operacional. Algumas possibilidades comuns na literatura são: i) retirada de intrusos de uma área, após ataque pelo residente; ii) grau de sobreposição das áreas de vida; iii) espaçamento entre indivíduos maior que o esperado pelo acaso; iv) ocupação da área por um intruso após a retirada do indivíduo residente. A existência de defesa agressiva não é condição necessária para o conceito de territorialidade já que a própria presença do indivíduo e as exibições comportamentais (*displays*) que ele possa fazer, podem significar a defesa da área contra intrusos (Baker, R. R., 1983).

Muitas destas definições operacionais não são gerais. Por exemplo: o critério de espaçamento não serve para definir o território de *Hetaerina auripennis* (Odonata: Calopterigydae) em riachos na reserva da CVRD em Linhares, ES (De Marco, dados não publicados) já que o grau de espaçamento é afetado pela presença de vegetação, e o tamanho do território é muito desigual entre os indivíduos. Por outro lado, não há sobreposição das áreas de uso no horário das 10:00 às 14:00 hs, e a chegada de intrusos é repelida (ver exemplo sobre Calopterigydae abaixo). É possível, portanto, que a operacionalização do conceito geral de "defesa de um recurso" exija uma construção especial para determinada espécie. No entanto, é fundamental que o conceito geral seja preservado para podermos comparar libélulas, borboletas, felídeos e formicariídeos, por exemplo. Só desta forma é possível firmar bases teóricas gerais para o comportamento territorial.

A definição de territorialidade como "área defendida", de Noble (1939), é uma definição comportamental baseada em apenas um critério. Sua operacionalização inclui a observação do comportamento do animal nos limites da área (Young, 1956; Carranza *et al.*, 1990), exibição, fugas, perseguições e lutas (Evans, 1951; Jarman, 1979; Gibson & Bradbury, 1987); comportamento agressivo em geral (Leighton, 1986; Pietz, 1987) ou apenas a observação de "defesa" (Kodric-Brown & Brown, 1978). Uma outra definição comportamental, baseada em apenas um critério, é a de dominância associada a um sítio específico (Emlen, 1957; Murray, 1969; Leuthold, 1977). Sua operacionalização implica em que um indivíduo A domina B em sua própria área, mas é dominado por B

na área de B. A territorialidade também pode ser definida, conceitualmente, mais por seus efeitos do que pelas interações comportamentais (definição ecológica). Essa definição estabelece que um território é uma área ocupada com exclusividade, não importando como seu proprietário a mantém (Pitelka, 1959; Schoener, 1968; Krebs, 1971). A operacionalização desse conceito é o estabelecimento do grau de sobreposição das áreas de vida de indivíduos ou grupos.

Algumas definições são baseadas em dois ou três critérios que são necessários, mas não são suficientes isoladamente. Por exemplo, Gibson & Bradbury (1987) associaram uso exclusivo da área com defesa. Wittenberger (1981) associou a territorialidade aos seguintes critérios: 1) alguma ou toda a atividade do animal está restrita a uma área defendida, 2) sua presença na área é anunciada de alguma maneira e 3) o animal mantém a posse exclusiva de todas as partes da mesma. A definição adotada por um autor muitas vezes é influenciada pelo tipo de animal estudado. Em aves canoras que ocorrem em florestas, por exemplo, é relativamente fácil para o observador registrar o comportamento de advertência, já que o canto dos machos tem essa função. Por outro lado, a observação do comportamento agressivo é muito mais difícil. Entre os mamíferos de ambientes florestais, a delimitação de um território pode ser muito mais sutil, para o observador humano, já que frequentemente é realizada através de marcas odoríferas. Como esses animais são relativamente difíceis de observar, é problemático o registro de interações territoriais entre eles.

A advertência sonora é habitual em insetos como grilos, catidídeos e cigarras (Baker, R. R., 1983). A advertência através de marcas odoríferas também é comum em insetos. Entre formigas, por exemplo, as operárias de cada colônia de *Atta laevigata* secretam um feromônio específico em torno do montículo formado na entrada do formigueiro e nas trilhas utilizadas por elas (Salzemann & Jafe, 1990). Um outro exemplo são os machos territoriais da abelha antoforídea *Pachymelus limbatus*, endêmica de Madagascar, que marcam, com uma substância odorífera, ramos floríferos da planta que utilizam como fonte de néctar (Nilsson & Rabakonandrianina, 1988). A coloração conspícua de muitos machos de borboletas, particularmente lampejos de luz ultravioleta produzidos pelo batimento das asas. A coloração dos machos de Odonata pode servir para advertir outros machos da ocupação do território da mesma forma que ocorre entre as borboletas (Baker, R. R., 1983).

O exemplo baseado no comportamento de libélulas Calopterigidae, utilizado acima para esclarecer a operacionalização do conceito, encobre algumas formas mais sutis de como a territorialidade pode se manifestar. Durante muito tempo alguns entomólogos hesitaram em aceitar a existência de territorialidade em borboletas (Baker, R. R., 1983). A inexistência de um aparato interpretável em termos de comportamento agressivo e a dificuldade de observar a retirada de intrusos pode justificar este fato. Alguns insetos, tais como muitos Diptera e Le-

pidoptera, apresentam características pouco adequadas à agressão física. Esses insetos não possuem mandíbulas, garras, chifres ou ferrões que permitam ferir o adversário, como é comum entre os vertebrados. Conseqüentemente, quando uma borboleta macho adota uma estratégia do tipo "senta e espera" para encontrar fêmeas e voa até um intruso que invadiu sua área, raramente fica claro, sem experimentos, se seu comportamento é defensivo (Baker, 1972) ou, simplesmente, investigativo, visando determinar a identidade e o sexo do intruso (Scott, 1974; Suzuki, 1976). Assim, para R. R. Baker (1983), a maneira de demonstrar a existência de territorialidade em insetos, quando não se pode observar a ocorrência de agressão explícita, são os experimentos de remoção. Alguns exemplos podem ser encontrados em Baker (1972) e Davies (1978), que demonstraram inequivocamente a ocorrência de comportamento territorial em algumas espécies de borboletas.

Alguns autores, como Armstrong (1947, *apud* Itô, 1980) e Itô (1980), propuseram que o conceito de territorialidade se aplicaria exclusivamente a comportamentos intraespecíficos. Itô (1980) julgou que se as ações defensivas do território forem expandidas, de modo a incluir a defesa contra outras espécies, seria criado um problema para distinguir a defesa dos territórios dos comportamentos de captura de presas e comportamentos que visam confundir o predador (*predator mobbing behavior*). Entretanto, Hinde (1956, *apud* Itô, 1980) julgou esta restrição inapropriada porque há casos onde, em decorrência de mecanismos operando entre indivíduos de uma espécie, indivíduos de outras espécies podem ser excluídos do território.

Wilson (1975) considerou que a territorialidade é uma das formas de comportamento agressivo. O reconhecimento do comportamento agressivo entre animais é um fenômeno conhecido há muito tempo. A seleção de linhagens de cães de guarda e cães pastores aproveita esse comportamento inato em benefício das populações humanas. A palavra agressão, em português, tem significados, segundo o dicionário Aurélio, relacionados ao ato de causar danos, físicos ou subjetivos, a outrem, provocação ou hostilidade. Danos subjetivos podem significar, por exemplo, apropriação de direitos de outrem. A definição de agressão em inglês não difere muito da definição em português e Wilson (1975) considerou que os biólogos não podem ajustar melhor essa definição ao campo do comportamento animal, exceto pela consideração de que, a longo prazo, a perda sofrida por quem sofreu a agressão é uma perda real, no sentido de que essa perda reduz sua aptidão genética.

Um outro termo, proposto por Scott & Fredericson (1951), e que vem sendo adotado por muitos autores, na tentativa de serem mais precisos (Wilson, 1975), é a palavra "agonístico". Esse adjetivo, de origem grega, derivado de *agón* (luta), refere-se, segundo o dicionário Aurélio, à luta e, em particular, à luta pela vida, sendo a agonística, entre os gregos, a parte da ginástica relaciona-

da à luta entre atletas, e, portanto, a tudo o que se relaciona ao ataque e a defesa. Segundo Wilson (1975), embora não seja possível, em casos particulares, definir comportamento agonístico de forma mais precisa que comportamento agressivo, o termo agonístico é útil ao apontar para o parentesco próximo entre as respostas fisiológicas associadas à agressão e sua contrapartida, a submissão. Em outras palavras, a vantagem do uso da terminologia "comportamento agonístico", sobre "comportamento agressivo", é que, no primeiro caso, a submissão a uma agressão já está incluída.

Tipos de território

Alguns autores (Mayr, 1935; Nice, 1941; Wilson, 1975; Itô, 1980) propuseram sistemas de classificação de territórios. A classificação proposta por Mayr (1935) apresenta 4 tipos: 1) Tipo A: defesa de uma área na qual ocorrem o acasalamento, nidificação e obtenção de alimento para a prole; 2) Tipo B: defesa de uma área na qual ocorrem o acasalamento e a nidificação, mas não a obtenção de alimentos; 3) Tipo C: defesa apenas do sítio de acasalamento; 4) Tipo D: defesa restrita à vizinhança imediata do ninho. Nice (1941) acrescentou mais duas categorias à classificação proposta acima, que Itô (1980) rotulou como tipos E (territórios de inverno) e F (territórios de repouso, *roosting territories*, em inglês). Wilson (1975), por sua vez, propôs os seguintes tipos: 1) Tipo A: uma grande área defendida dentro da qual o animal se abriga, corteja parceiros sexuais, acasala, nidifica e onde ocorre a maior parte da coleta de recursos alimentares; 2) Tipo B: uma grande área defendida na qual ocorrem todas as atividades reprodutivas, mas que não é onde o animal encontra seu suprimento básico de alimento; 3) Tipo C: uma pequena área defendida em torno do ninho; 4) Tipo D: territórios de acasalamento e/ou pareamento; 5) Tipo E: posições em poleiros e abrigos. Itô (1980) acrescentou uma categoria F (uma área defendida onde o suprimento alimentar é garantido, seja ou não, para a reprodução) ao sistema proposto por Wilson.

Entre os vertebrados, os exemplos de territorialidade se dividem em dois grupos bastante amplos: i) aqueles que incluem a defesa, pelos machos de locais relacionados primariamente com a reprodução, particularmente locais onde ocorrem os encontros com fêmeas e ii) aqueles relacionados com a defesa por machos e fêmeas de toda a área de vida, ou parte dela, onde são encontrados os recursos necessários para sua manutenção e reprodução (Baker, R. R., 1983). Esses dois grandes grupos abrangem quase todas as categorias propostas acima. Entre os insetos, todavia, os únicos exemplos claros do segundo grupo são encontrados entre os insetos sociais, enquanto a vasta maioria dos casos estudados diz respeito a machos defendendo locais relacionados diretamente à reprodução (Baker, R. R., 1983).

Um possível exemplo de território para todos os propósitos em insetos é o do percevejo aquático *Gerris cinereus*. Vepsalainen & Nummelin (1985) sugeriram que as fêmeas dessa espécie defendem um território alimentar, onde também ocorrem as cópulas. Os machos não são territoriais e permanecem associados a fêmeas que conseguiram um território. Um outro exemplo ocorre em *Ligurotettix coquilletti* (Orthoptera: Acrididae). Os machos dessa espécie de gafanhoto defendem plantas individuais (arbustos de *Larrea tridentata*) como locais de acasalamento (Wang & Greenfield, 1994). Entretanto, ninfas que se desenvolvem sobre essa planta crescem mais depressa e, portanto, chegam mais rapidamente à fase adulta. Os machos que se tornam adultos mais cedo, podem se estabelecer mais cedo e, com isso, ganham prioridade na defesa desses recursos de alta qualidade.

Para Baker, R. R. (1983), a forma mais simples de defesa de um recurso ocorre quando um macho defende seu esperma contra a competição com o esperma de outros machos. Quando a ovulação ocorre imediatamente depois da cópula, os machos de muitas espécies permanecem junto às fêmeas, guardando-as contra outros machos, até que a ovulação se complete, o que é chamado de "fase passiva" (Parker, 1970a; b, *apud* Baker, R. R., 1983). Em alguns insetos essa "fase passiva" é pré-copulatória, enquanto em outros é pós-copulatória.

Entre os vertebrados, uma distinção que vem sendo feita é aquela entre territórios com e sem recurso. Os territórios com recurso são aqueles onde não há nenhuma dúvida sobre a presença de recursos sendo defendidos. O segundo caso diz respeito a situações em que os machos defendem posições que não são associáveis a nenhum recurso, com a possível exceção da presença de fêmeas. Um desses tipos de comportamento é a agregação de machos de uma espécie em uma determinada área, denominada *lek*, onde eles permanecem se exibindo e guardando posições. Esses locais são visitados pelas fêmeas que, por sua vez, iriam a esses locais com o único propósito de copular. Por esse critério, os machos de muitos insetos também apresentam esse comportamento.

Entretanto o fenômeno ainda é muito mal compreendido e várias teorias têm sido propostas para explicá-lo (Baker, R. R., 1983). Há cinco teorias principais que procuram explicar o sistema de acasalamento através de *leks* (Baker, R. R., 1983): *a*) machos se exibindo em grupo são mais atraentes para fêmeas do que machos solitários; *b*) a pressão de predação favorece os *leks* porque aumenta a detecção de predadores; *c*) uma fêmea prefere escolher um macho pertencente a um grupo porque ela terá mais chances de escolher aquele que aumentará seu sucesso reprodutivo; *d*) *leks* se desenvolvem pelo agrupamento facultativo de territórios de machos em locais favoráveis e *e*) *leks* se desenvolvem porque as fêmeas recusam a cópula em outros lugares, de forma a evitar serem incomodadas, freqüentemente, por machos à procura de parceiras.

Embora entre os vertebrados haja um certo consenso de que as fêmeas visitam *leks* com o único propósito de copular, isso está menos explícito entre os insetos. Por exemplo, Sivinski (1989) estudou a formação de *leks* na mosca de frutas do caribe (*Anastrepha suspensa*) e verificou que um terço das fêmeas, capturadas no interior dos mesmos, apresentava esperma em sua espermateca, mas não ficou claro se o motivo de sua presença no local era exclusivamente sexual. Entre as borboletas, os machos de *Inachis io*, por exemplo, formam agregações nas margens de campos, nas manchas de sol, junto a fileiras de árvores, onde permanecem separados uns dos outros por poucos metros (Baker, 1972). Nesse caso, nesses locais, não existe nenhum recurso óbvio para as fêmeas, mas eles parecem ser selecionados pelos machos porque o vôo das fêmeas migratórias tende a ser direcionado por fileiras de árvores existentes no local.

Um outro aspecto interessante dos territórios desse tipo foi observado por Knapton (1985), que estudou o comportamento da borboleta do ártico *Oeneis chryxus* (Satyridae). Ele observou que os machos defendem posições, contra outros da mesma espécie, em clareiras florestais, onde não foi observada a presença de qualquer recursos para fêmeas ou larvas. Experimentos de remoção revelaram que não há um excedente de machos sem território. A remoção provocou apenas o aumento do território defendido pelos vizinhos. Esse exemplo sugere que uma diferença entre esse tipo de território e territórios com recursos é que no segundo caso, geralmente, existe um excedente de indivíduos não territoriais. O estudo de leks em insetos têm, inclusive, aplicação prática, visando determinar o efeito desse comportamento sobre o sucesso de técnicas de controle biológico de pragas através do uso de machos estéreis (e.g., Hong & Plant, 1992; Shelly *et al.*, 1994).

Um outro tipo de território sem recurso, diferente do anterior, foi estudado, por Alcock (1987a) em três espécies de borboletas da Costa Rica (*Calaenorrhimus approximatus*, *Astraptes galeus cassius* e *Mesosemia asa asa*). Machos dessas três espécies defendem uma área em torno de certos pontos onde permanecem pousados. Na presença de intrusos levantam vôo e realizam uma série de manobras defensivas. Os mesmos indivíduos voltavam vários dias seguidos às mesmas posições. Entretanto, os acasalamentos nesses locais foram muito raros. No México, Cordero & Soberón (1990) também observaram o mesmo tipo de comportamento entre os machos da borboleta *Xamia xami* (Lycaenidae). Os machos dessa espécie ficam pousados em determinados pontos e defendem uma área em torno com limites topográficos definidos. Não foram observadas concentrações de fêmeas receptivas ou recursos para oviposição ou para os adultos. Os autores consideraram, entretanto, que há evidências de que esses territórios funcionam como postos de acasalamento. Esse tipo de território, no qual um espaço definido é defendido em torno de um ponto de referência, vem sendo denominado em inglês como *landmark territory*.

Finalmente um terceiro tipo de território sem recurso observado em insetos, principalmente entre borboletas, é o uso pelos machos de elevações no terreno como pontos adequados para o estabelecimento de territórios (*hilltopping behavior*). Os machos de *Chlosyne californica* (Lepidoptera: Nymphalidae), durante a estação de acasalamento, ocupam e defendem, contra outros machos, áreas elevadas, em relação ao terreno circundante, com cerca de 5 a 10 metros quadrados no deserto de Sonora, EUA. As fêmeas voam até essas áreas onde são perseguidas por eles e, eventualmente acasalam com o residente (Alcock, 1985).

Confusão com conceitos relacionados

O conceito de territorialidade é freqüentemente confundido com outros conceitos relacionados com a distribuição espacial dos indivíduos no ambiente. Como a maior parte destes conceitos é de uso muito comum consideramos interessante aborda-los aqui, visando evitar seu uso inadequado. Esses conceitos estão relacionados à maneira como o organismo usa o espaço ou à maneira como eles se relacionam entre si, quando estabelecem disputas por recursos. Quando é feita uma comparação entre espécies, de todo esse conjunto de comportamentos, que influem na distribuição espacial dos organismos, verifica-se que eles podem ser vistos como um gradiente. Cada espécie ocupa uma determinada faixa, mais larga ou mais estreita, nesse gradiente. Algumas espécies são mais flexíveis e podem mudar sua posição nesse gradiente, à medida que o ambiente muda, enquanto outras são menos flexíveis (Wilson, 1975).

Área de vida

Área de vida ou domínio vital (*home range*) é definida classicamente como a área em que um animal normalmente vive, excluindo-se migrações, emigrações ou movimentos erráticos incomuns e não é, necessariamente, usada com exclusividade, ou seja, não é obrigatoriamente defendida (Brown & Orians, 1970). Um território pode abranger toda a área de vida do animal, ou apenas uma parte dela (Wilson, 1975). Itô (1980), entretanto, chamou a atenção para o fato de que entre os especialistas em mamíferos a palavra território era freqüentemente usada com a acepção que hoje atribuímos ao termo área de vida. Somente após Burt (1940; 1943), ele próprio um especialista em roedores, é que a literatura sobre mamíferos passou a fazer a distinção entre os dois conceitos.

Área nuclear

A área nuclear (*core area*, em inglês) é a porção da área de vida que é mais frequentemente usada pelo animal (Kaufmann, 1962, *apud* Wilson, 1975). Para algumas espécies, como quatís e babuínos, ela pode ser facilmente determinada, já que esses animais permanecem mais tempo na porção da área de vida situada no entorno de seus dormitórios, que geralmente ocupa uma posição mais ou menos central (Wilson, 1975). Em outros casos essa delimitação é mais difícil tal como em *Heliconius erato phyllis* (Lepidoptera, Nymphalidae). Essas borboletas, embora formem dormitórios para passar a noite têm áreas de vida que não incluem, necessariamente, o dormitório (Lopes, 1984).

Distância individual

Distância individual (Conder, 1949), distância social (Wilson, 1975) ou espaço individual (Brown & Orians, 1970) é a distância mínima que um animal mantém de seus coespecíficos. Essa distância é característica para cada espécie (Wilson, 1975). Conder (1949) foi o primeiro a perceber claramente que, em algumas espécies, os indivíduos permanecem regularmente em contato físico, sem finalidade sexual ou agressiva, enquanto em outras nenhum contato físico desse tipo ocorre normalmente. Nesse último caso, a ultrapassagem de uma distância mínima provoca uma resposta agressiva por parte dos indivíduos. Essa distância mínima varia de zero, em espécies que vivem em agregações, a um metro, ou mais, entre pássaros grandes e mamíferos (Wilson, 1975).

Hierarquia de dominância

Hierarquia de dominância é o estabelecimento da precedência, de um indivíduo sobre outro, em relação ao acesso aos recursos necessários à sua sobrevivência e reprodução. Isso inclui porções de alimento, parceiros sexuais, local para dormir ou para realizar exibições ou qualquer outro requisito que adicione aptidão genética ao indivíduo dominante (Wilson 1975). Em geral, o conjunto de indivíduos que coabitam uma área e estabelecem relações de dominância entre si, se organizam em uma hierarquia de dominância. Essas hierarquias, geralmente, tendem a ser lineares, mas algumas vezes podem ser mais complicadas. Wilson (1975) sugeriu que nesse caso a hierarquia tende a ser menos estável.

Ecologia do comportamento territorial

O comportamento agressivo resulta de um conjunto de respostas complexas dos sistemas nervoso e endócrino do animal, programado para entrar em ação nos momentos de tensão e é comum entre organismos dotados de mobilidade. Entretanto, mesmo entre os hidróides, que são normalmente sésseis e que não possuem sistema nervoso central, foram encontradas evidências de comportamento agressivo (Buss *et al.*, 1985). É importante lembrar, como foi dito acima, que a submissão e a fuga estão intimamente relacionadas fisiologicamente à agressão. A maior parte da agressão entre membros da mesma espécie pode ser vista como um conjunto de comportamentos que servem como técnicas competitivas (Wilson, 1975).

Competição pode ser definida como a disputa entre dois ou mais indivíduos, ou grupo de indivíduos, por um recurso limitante. A competicão pode ser intraespecífica, quando os competidores pertencem à mesma espécie, ou interespecífica, quando pertencem a espécies diferentes, do mesmo nível trófico. A competicão, seja intra ou interespecífica, pode ser classificada em competição por exploração (indireta) e competição por interferência (competição direta). Entre animais, quando a competição por recursos (alimento, abrigo ou parceiros sexuais) é direta ou por interferência, o comportamento agressivo desempenha um papel importante, já que nesse caso o vencedor da competição não é aquele que é mais eficiente na localização ou aproveitamento do recurso, mas sim aquele que é capaz de subjugar o outro.

A ecologia do comportamento, visando explicar os padrões de agressão e submissão entre animais, vem propondo alguns modelos teóricos para a solução de conflitos agressivos. Embora, como foi dito acima, o comportamento agressivo seja a regra entre animais, o combate físico é relativamente raro. Alguns autores (e.g., Lorenz, 1966; Huxley, 1966, *apud* Wilson, 1975) sugeriram que a solução pelo combate físico, pelo potencial de dano decorrente desse combate, é prejudicial para a espécie, aumentando seus riscos de extinção. Esse argumento, entretanto, se baseia na possibilidade de seleção de grupo e não explica como a seleção natural atua no nível do comportamento indivídual.

Considerar que a superioridade agressiva produz um aumento da aptidão do indivíduo mais agressivo leva a um paradoxo. Se a seleção favorece os indivíduos mais agressivos então, ao longo das gerações, haveria uma escalada da agressividade. Maynard Smith (1976) propôs uma solução, baseada na teoria dos jogos, para esse aparente paradoxo, através do conceito de "estratégias evolutivamente estáveis" (ESS). Ele imaginou uma população em que os indivíduos possam ser classificados como "falcões" (indivíduos que nunca fogem ou se submetem e, portanto, só podem chegar à solução do conflito infligindo danos

físicos ao adversário) e "pombos" (que nunca chegam ao combate físico, apenas realizam exibições comportamentais).

Ele mostrou, através de uma matriz de ganhos e perdas, que uma população constituída exclusivamente de indivíduos do tipo "falcão" ou do tipo "pombo" pode ser "invadida" por indivíduos que adotam a estratégia oposta, ou seja, se a população é inteiramente constituída por "falcões", ser "pombo" é vantajoso e vice-versa (Tabela 1). Suponha que, quando dois indivíduos se encontram em uma disputa, o vencedor tenha um ganho de 50 pontos e o perdedor não ganhe nem perca nada, se fugir ou se submeter. Entretanto, se este último sofrer danos físicos perderá 100 pontos. Dois indivíduos que apenas se ameaçam através exibições comportamentais, mas não causam danos físicos ao oponente, perdem 10 pontos, independente de vencerem ou não a disputa. Essa perda ocorre porque disputas desse tipo implicam em perda de tempo e desgaste psicológico. Esses pontos simbolizam, o que no jogo real, serão os ganhos e perdas de aptidão.

Quando dois "falcões" entram em conflito, nenhum dos dois cede até que seja posto fora de combate pelo oponente. Isso significa que o vencedor tem um ganho de 50 pontos e o derrotado sofre uma perda de 100 pontos. Portanto, em média, os "falcões" têm 50% de chance de ganharem 50 pontos e 50% de chances de perderem 100 pontos. Dessa forma, o ganho médio obtido por "falcões" será igual a -25 (veja Tabela 1). Um indivíduo tipo "pombo", ao ingressar nessa população, sempre fugirá dos conflitos com "falcões" e seu ganho será igual a 0 e, portanto, maior do que o ganho médio dos "falcões". O resultado disso é que os "pombos" se tornarão cada vez mais comuns.

Tabela 1. Exemplo de jogo entre "falcões" e "pombos", modelando a estratégia evolutivamente estável que leva as populações a serem mistas em relação a suas estratégias em caso de conflito. Extraído de Maynard Smith (1976).

	OPONENTE	
	"FALCÃO"	"POMBO"
"FALCÃO"	0,5(50) + 0,5(-100) = -25	+50
"POMBO"	0	0,5(50-10) + 0,5(-10) = +15

Obs.: Vencedor: + 50 pontos
Perdedor: 0
Dano físico: -100 pontos
Exibições (*displays*): -10 pontos

Obviamente, quando a população é constituída inicialmente apenas por indivíduos que adotam a estratégia "pombo", um "falcão" será mais bem sucedido, porque vencerá todos os conflitos, ganhando +50 em cada um deles, enquanto os "pombos", disputando entre si, terão 50% de chances de vencerem e, nesse caso, o vencedor ganha 40 pontos (Dois "pombos" quando entram em conflito não provocam danos físicos no oponente, mas apenas se exibem um para o outro, e sua vitória decorre do estresse provocado no oponente. Portanto, em qualquer combate de "pombos", o vencedor ganha 50 pontos pela vitória, mas perde 10 pontos pelo tempo perdido e o desgaste decorrente da disputa) e 50 % de chances de serem derrotados, perdendo 10 pontos. Conforme, pode ser visto na Tabela 1, o ganho médio de "pombos" disputando entre si será igual a 15. Assim, nenhuma dessas estratégias isoladamente constitui uma estratégia evolutivamente estável, ou seja, populações constituídas de uma única estratégia pura podem ser invadidas por uma outra estratégia.

Todavia, à medida em que uma dessas estratégias se torna mais comum seus ganhos em relação à outra estratégia se tornam menores, já que cada vez aumenta mais a chance de enfrentarem indivíduos usando a mesma estratégia. Surge então uma questão - qual é a combinação estável de estratégias, que não é passível de ser invadida por qualquer outra estratégia? A resposta vai depender dos valores dos ganhos e perdas dos jogadores. No exemplo da Tabela 1, podemos calcular a freqüência de "pombos" e "falcões" que será estável na população. Seja f a freqüência de "falcões" na população. A freqüência de "pombos" obviamente será p = (1-f). No equilíbrio, ou seja, quando a população atinge a ESS, teremos: F (ganho total da estratégia "falcão")= -25f + 50(1-f) e P(ganho total da estratégia pombo)=0f + 15(1-f). Resolvendo esse sistema de equações para a condição em que os ganhos das duas estratégias se igualam teremos que -25f +50(1-f) = 15(1-f), donde f = 7/12 e p = 5/12. É claro que se os ganhos e perdas atribuídos forem diferentes do exemplo acima, os resultados serão diferentes.

Essa ESS pode ser atingida tanto por uma população na qual os indivíduos pertencem, rigidamente, a uma dessas estratégias, como por indivíduos flexíveis em relação ao seu comportamento, que usarão uma ou outra com uma freqüência estabelecida da mesma forma que no caso anterior. Maynard Smith (1976) propôs, ainda, um jogo um pouco mais complicado, introduzindo uma terceira estratégia, que ele denominou "burguês" e que, nesse caso, é a ESS. Um "burguês" adota a estratégia "falcão" quando ele é o "proprietário" do recurso e a estratégia "pombo" quando ele é o "intruso". É constatado que nas disputas entre residentes e intrusos o residente geralmente vence. Do ponto de vista da teoria dos jogos a explicação dada é que a posse do território é utilizada como uma medida da "capacidade de luta" ou da agressividade do indivíduo (Maynard Smith, 1982).

A posse do território gera uma assimetria que resolve o combate a favor do residente. Esta assimetria é resultado da relação entre as vantagens de vencer a disputa contra as desvantagens de perdê-la (Maynard-Smith & Parker, 1976). Se o residente já venceu outras disputas, ele deve ter características que aumentam a probabilidade de vencer uma nova disputa contra um intruso. Do ponto de vista do intruso, é vantajoso desistir da disputa após o "reconhecimento" de que o residente reúne estas características evitando os prejuízos da derrota. Um outro aspecto a ser considerado é que o residente possui mais informações sobre o valor do recurso. Para o intruso perder tempo ou correr riscos, desalojando um residente, pode não ser a melhor estratégia, já que este pode encontrar territórios desocupados.

A aprendizagem é um dos fatores que vêm sendo freqüentemente apontados como importantes na definição do vencedor de uma disputa agressiva, em especial, o resultado de situações de conflito anteriores. Estudos realizados em um grande número de taxa, incluindo insetos (Alexander, 1961; Gorb, 1994), moluscos (Zack, 1975), peixes (e.g., Frey & Miller, 1972; Francis, 1983; Beaugrand & Zayan, 1985), pássaros (Drummond & Osorno, 1992) e roedores (van de Poll *et al.*, 1982), indicam que o resultado de situações agressivas anteriores podem influenciar o comportamento do indivíduo em interacões posteriores.

Chase *et al.* (1994) chamaram a atenção para o fato de que, embora o chamado "efeito do perdedor", ou seja, a tendência do indivíduo que perdeu um confronto anterior, também, ser derrotado em novos confrontos, esteja bem estabelecida, o "efeito do vencedor", ou seja, a tendência para o indivíduo vencedor de confrontos anteriores também vencer novos confrontos, ainda não está claramente estabelecida. Esses autores atribuíram os resultados controversos obtidos até aqui, a diferenças metodológicas entre os estudos incluindo diferenças nos intervalos entre confrontos. Visando determinar a importância desses intervalos entre confrontos no resultado dos mesmos, Chase *et al.* (1994) realizaram uma série de experimentos com o peixe *Lepomis gibbosus*, usando vencedores selecionados ao acaso e três diferentes intervalos entre confrontos. Os resultados mostraram que nessa espécie de peixe existe, de fato, um "efeito do vencedor", mas seu efeito dura apenas entre 15 e 60 minutos.

Em *Drosophila melanogaster* machos que anteriormente já haviam estabelecido territórios, tinham maior probabilidade de reestabelecê-lo após uma perturbação na área (Hoffman, 1990). O mesmo autor observou também que machos mais velhos eram mais agressivos e não só eram mais capazes de manter seus territórios, como apresentaram maior tendência a desafiar indivíduos residentes quando estes tentavam obter um território. Estes dados sugerem que, pelo menos em *Drosophila melanogaster*, a experiência em combates anteriores pode desempenhar um papel importante na definição do vencedor. O tamanho do corpo também pode ser um fator importante na definição do vencedor de

uma disputa territorial entre insetos. Alcock (1995) estudou as interações agonísticas entre machos da abelha *Hylaeus alcyoneus* (Hymenoptera: Colletidae) e verificou que o maior tamanho do corpo determinava em grande parte o vencedor da disputa.

Um outro aspecto importante da ecologia do comportamento territorial que deve ser considerado é aquele relacionado à regulação populacional. Lack (1954;1966), conquanto considerasse que o comportamento territorial produzia o espaçamento entre indivíduos ou grupos, julgava que ele não era o fator principal na regulação populacional. Suas conclusões estavam apoiadas em seus estudos sobre *Parus major*, os quais mostraram que raramente, apenas em anos nos quais essa ave atingia abundâncias excepcionais, a territorialidade estabelecia um limite para o crescimento populacional (Lack, 1966). Para esse autor o fator limitante mais importante seria a disponibilidade de alimento. Por outro lado, Watson (1977), com base em estudos sobre populações de *Lagopus lagopus*, considerou que a territorialidade é o principal fator limitante para as populações dessa ave.

Mais recentemente, Sinclair (1989), revisando essa controvérsia, chamou a atenção para o fato de que um fator limitante não é, necessariamente, um fator regulador da densidade populacional (fator regulador é um fator que tende a manter a população próxima da densidade de equilíbrio). Para ele o comportamento territorial só será um fator regulador se todos indivíduos desprovidos de território morrem sem reproduzir. Por outro lado, se experimentos envolvendo o aumento da oferta de alimento produzem uma diminuição do tamanho dos territórios, então é a competição por alimento, e não o comportamento territorial, o fator regulador principal. Em resumo, tanto o alimento, como a territorialidade são fatores limitantes do crescimento populacional, mas não são necessariamente fatores reguladores da densidade populacional (Sinclair, 1989).

Com relação aos insetos, a territrialidade não vem sendo estudada do ponto de vista da regulação populacional. Sinclair (1989), revendo a literatura verificou que entre 51 estudos sobre regulação populacional em insetos, nenhum referia-se ao efeito da disputa por espaço. Além disso, os estudos feitos sobre os efeitos da territorialidade sobre a densidade populacional foram realizados em espécies cujos territórios são áreas defendidas com recursos e, como foi dito acima, raramente esse tipo de território é observado entre os insetos. Essa talvez seja a explicação para a falta de estudos envolvendo padrões de espaçamento e regulação populacional observada por Sinclair (1989).

Evolução da territorialidade

Itô (1980), usando a definição de Noble (1939), associou a territorialidade aos vertebrados e artrópodes e a apenas duas espécies de Gastropoda.

Para esse autor a territorialidade só se desenvolveu em alguns poucos grupos de insetos, a saber: Orthoptera, Odonata, Isoptera, Diptera (alguns Tabanidae), Hymenoptera (alguns Aculeata). Ainda segundo Itô (1980), Hemiptera (gênero *Gerris*) e borboletas apresentam formas primitivas de território. Para ele, um animal deve possuir certas habilidades comportamentais para poder estabelecer um território e a emergência do comportamento territorial implicaria em certo grau de desenvolvimento da individualidade nos animais. Porém, Buss *et al.* (1985) encontraram evidências de disputas por espaço entre colônias de cnidários.

Itô (1980) considerou que as raízes da história evolutiva da territorialidade podem ser encontradas em animais com uma capacidade de dispersão restrita, associada a altas densidades. Entretanto, uma pergunta pode ser feita: Por quê alguns animais devem defender territórios? MacArthur (1972) mostrou que a competição direta pura (por interferência) por recursos é menos eficiente, energeticamente, que a competição indireta pura, através da redução de sua disponibilidade para os competidores. Mas a territorialidade é uma forma muito especial de competição por interferência, na qual o indivíduo necessita vencer as disputas apenas algumas poucas vezes, reduzindo assim o tempo e a energia gasta com a defesa do território (veja Ecologia do Comportamento Territorial acima).

Uma segunda pergunta pode ser feita agora. Se a territorialidade é energeticamente mais barata que a competição direta e que a competição indireta puras, por quê os animais não são todos territoriais? Brown (1964) supôs que a resposta estava na defensibilidade da área. A teoria prevê que o animal deve defender uma área onde os gastos com defesa sejam inferiores aos ganhos com a utilização exclusiva da mesma. Sendo assim, a seleção natural deve favorecer a evolução de territórios nos quais a exclusão de competidores é total, apenas quando residentes podem controlar com facilidade todo o espaço a ser defendido. Caso contrário, teremos um gradiente de graus de sobreposição dos territórios que, em seu grau mais extremo, implica em nenhuma defesa de área. Nesse caso, as áreas de vida podem se sobrepor e os indivíduos podem, eventualmente, estabelecer uma hierarquia de dominância. Quando uma unidade de recurso é encontrada simultaneamente por dois ou mais desses indivíduos, a definição da disputa será mediada por essa hierarquia. Vários autores definem territórios como "dominância associada a um sitio específico", como foi visto acima quando abordamos as definições de territorialidade.

Tamanho ótimo de territórios

O território defendido por um inseto varia entre uma única fêmea defendida por um macho, ou uma postura de ovos defendida por uma fêmea de um

himenóptero parasitóide, até áreas de vida ou topos de elevações no terreno, defendidos por borboletas grandes (Baker, R. R., 1983) a áreas de vida de insetos sociais, que podem ser bastante grandes. Como foi visto na seção precedente, Brown (1964) procurou relacionar o tamanho do território com uma área econômicamente defensável, enfatizando um modelo geral em que os custos e benefícios são determinados pelo balanço entre o ganho decorrente da defesa e as perdas com a própria defesa. Estudos realizados em aves (referências em Baker, R. R., 1983) mostraram que os *sunbirds*, um pássaro nectarívoro africano, defendem um território de tamanho suficiente para garantir uma determinada quantidade de néctar e não um tamanho determinado de território. E, mais importante, os custos energéticos da defesa territorial são facilmente compensados pela energia poupada pela redução do tempo de forrageamento dentro do território. Entre os buceros (*honeycreepers*), um outro pássaro africano, a territorialidade é abandonada se o recurso for muito abundante ou muito escasso.

Em territórios de alimentação, ou seja, aqueles em que o propósito do animal é reservar uma área exclusiva onde obtém seu alimento, o tamanho do território deve ser tal que atenda às necessidades energéticas dos residentes. Há uma relação entre o peso do corpo de um organismo e sua taxa de metabolismo basal, a qual, entre mamíferos, é dada pela função exponencial $M = 70\,W^{0,75}$, onde M é a taxa basal e W é o peso do corpo (McNab, 1963). Portanto, esse autor pôde correlacionar o tamanho das áreas de vida com seu peso corporal de mamíferos, através da função $A = a\,W^b$, onde A é o tamanho da área, W é o peso do corpo do animal e a e b são constantes de ajuste da curva. Entre os insetos não são comuns estudos desse tipo, mas Hart (1985), estudando o comportamento territorial de larvas de *Leucotrichia pictipes* (Trichoptera: Hydroptilidae), mostrou que o tamanho de seus territórios está relacionado com a massa corporal do indivíduo residente de acordo com a equação $A = 2,39\,M^{0,84}$.

Os custos da territorialidade, entretanto, não são sempre energéticos (Baker, R. R., 1983), principalmente quando se trata de territórios onde o recurso não é o alimento (Wilson, 1975). Heller (1971), por sua vez, sugeriu que a defesa de territórios deve se reduzir se ela expõe o animal a uma grande chance de predação. Cade (1979), por exemplo, mostrou que machos territoriais do grilo *Gryllus integer* emitem sinais acústicos que atraem fêmeas e afastam outros machos. Quanto mais potente for o sinal mais fêmeas são atraídas, mas o canto também atrai machos "satélites" (machos que não estabelecem territórios e interceptam fêmeas atraídas para territórios estabelecidos) e o parasitóide *Euphasiopteryx ochracea* (Diptera, Tachinidae). Desse modo, machos que investem muito na advertência de sua presença eventualmente atraem mais fêmeas, mas aumentam as chances de perderem fêmeas para os satélites e a possibilidade de serem atacados pelo parasitóide. Os satélites, por sua vez, além de não gastarem

energia cantando, têm uma probabilidade menor de serem localizados pelo parasitóide.

Um outro exemplo interessante ocorre em borboletas da sub-família Brassolinae (Nymphalidae). Freitas *et al.* (1997) observaram que os machos de *Caligo idomenaeus* demarcam territórios apenas por um curto período de tempo antes do alvorecer do dia. Os autores sugerem que isso é consequência da alta palatabilidade dessa borboleta para aves insetívoras. A permanência desses machos nos locais defendidos após o alvorecer acarretaria uma alta chance de serem capturados por estes predadores visualmente orientados.

A densidade da população é um fator que pode afetar o tamanho do território, mas é improvável que isso ocorra de maneira direta (Baker, R. R., 1983). Isso depende da proporção de competidores que conseguiram territórios e da proporção dos que ainda não o obtiveram e de quanto esforço outros indivíduos estão dispostos a fazer para derrotar os possuidores de territórios. Esse esforço, provavelmente, será maior, por exemplo, se as chances de sobrevivência de um indivíduo não territorial até a próxima estação reprodutiva forem pequenas, já que, nesse caso, suas chances de reproduzir também são pequenas. Um outro aspecto do tamanho dos territórios foi mostrado teoricamente por Maynard Smith (1974). Territórios estabelecidos sincronicamente tendem a ser menores do que quando estabelecidos com um certo lapso de tempo. Quando os territórios são estabelecidos seqüencialmente, os primeiros territórios estabelecidos não são necessariamente contíguos, podendo haver espaços vazios entre eles. Os indivíduos que chegam mais tarde tentam estabelecer territórios nesses vazios e, se o conseguem, eles freqüentemente serão muito menores que os previamente estabelecidos.

Estudos de casos em larvas de libélulas: esclarecimento dos conceitos

As larvas de Odonata são predadores generalistas que empregam, na maioria das vezes, o modo de forrageio tipo senta-e-espera (Corbet, 1962; Pritchard, 1965) e, em alguns casos, a procura ativa (Johansson, 1991) para capturar suas presas. Em vários estudos de laboratório, com espécies de Coenagrionidae e Lestidae (Zygoptera), Baker, R. L. (1980, 1981a, b, 1982, 1983) revelou que as larvas selecionam locais de maior disponibilidade de alimento. Interações agonísticas entre elas fazem com que poucos indivíduos permaneçam nestas áreas, enquanto os outros são excluídos (Baker, R. L., 1980; Harvey & Corbet, 1986; Johnson, 1991).

Estas interações são em grande parte ritualizadas. Existe um conjunto de posturas corporais que foram interpretadas como exibições empregadas para afastar intrusos de seu território (Johnson, 1991; Rowe, 1992). A Figura 1 apresenta algumas destas posturas. Em geral estas posturas são filogeneticamente

conservadas. Espécies de Coenagrionidae, por exemplo, apresentam um conjunto de posturas iguais ou muito parecidas. Rowe (1992) encontrou 17 posturas diferentes das quais apenas 6 podem ser interpretadas como exibições de defesa de território em *Austrolestes colensonis* (Lestidae).

Se o intruso permanece após estas exibições, freqüentemente os dois indivíduos se orientam frontalmente e iniciam ataques bucais (Harvey & Corbet, 1986). Quando a defesa do território chega a este estágio é freqüente que indivíduos percam partes corporais, principalmente a lamela caudal e pernas (Baker & Dixon, 1986; Rowe, 1992). A perda destas, apesar de não causar a morte, e ser regenerada na próxima muda, diminui a taxa de crescimento e sucesso do indivíduo (Robinson *et al.*, 1991).

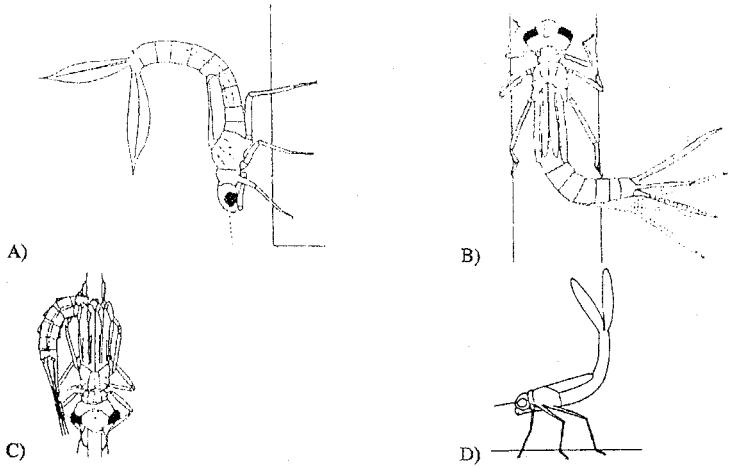

Fig. 1. Vários tipos de exibições interpretadas como defesa de território em larvas de Odonata. A) Lamela caudal projetada; B) inclinação do abdome com balanço estático da cauda ("*Static caudal swinging*"); C) inclinação do abdome; D) levantamento do corpo. A-C: comportamentos típicos dos gêneros *Coenagrion*, *Ischnura* e *Xantocnemis* (Coenagrionidae) (Johnson 1991). D: *Austrolestes colensonis* (Lestidae) (Rowe 1992).

Os Odonata Calopterigydae: recurso para oviposição

Os Calopterigydae têm sido um dos grupos mais estudados do ponto de vista comportamental entre as libélulas. Pertencem à sub-ordem Zygoptera e habitam riachos e rios. Os dois gêneros mais estudados são *Calopteryx* (de distribuição neártica) e *Hetaerina* (neotropical). Estes dois gêneros serão utilizados aqui como modelos gerais da relação existente entre a capacidade da fêmea em avaliar a qualidade do território e os padrões de territorialidade de Calopterigydae.

Nas espécies de *Calopteryx*, o recurso para oviposição é facilmente avaliado pelas fêmeas antes da cópula (Alcock, 1987b; Gibbons & Pain, 1992). As fêmeas deste gênero introduzem ovos nos ramos da vegetação marginal dos riachos. Os machos, por sua vez, defendem agregados de vegetação com quantidade significativa destes recursos para oviposição (Corbet, 1962).

Em *C. maculata*, por exemplo, o recurso para oviposição são folhas alongadas parcialmente submersas. Alcock (1987b) alterou experimentalmente a quantidade de folhas de territórios ocupados por machos desta espécie através da remoção e adição de folhas. O aumento do número de folhas levou ao aumento do número de cópulas observadas, do tempo de oviposição e do número de ovos depositados (Tabela 2).

Tabela 2. Relação entre a quantidade de recursos para oviposição e diferentes medidas do sucesso reprodutivo de machos residentes de *Calopteryx maculata*. Modificado de Alcock (1987). O teste G de qualidade de ajuste foi calculado sobre a hipótese nula de valores iguais para os quatro tipos de território. * P< 0.01

	Número de folhas no território				Teste G
	1	2	4	8	
Cópulas	15	41	42	57	31.7*
Tempo de oviposição (min)	284	558	565	695	26.9*
Ovos colocados	1347	2585	2856	3319	672.3*

Estes resultados evidenciam que o recurso defendido são folhas para a oviposição e que as fêmeas avaliam a qualidade do território através da quantidade de recurso presente, copulando com os machos que defendem locais com maior quantidade de folhas.

Já em *Hetaerina* as fêmeas submergem e depositam seus ovos em folhas debaixo d'água. Consequentemente, a qualidade do território como local de oviposição não pode ser avaliada pelas fêmeas. Usualmente os machos defendem territórios sem nenhuma relação com os locais de oviposição (*H. americana e H. titia*: Johnson, 1961; *H. vulnerata*: Alcock, 1987b; *H. cruentata*: Córdoba-Aguilar, 1995; *H. auripennis*: De Marco, obs. pess.; *H. rosea*: A.B.M. Machado, com. pess.). Possivelmente, os territórios são apenas locais mais próximos das áreas de alimentação das fêmeas, onde há maior probabilidade dessas passarem. No caso destas espécies e também de muitos Libellulidae, é difícil estabelecer claramente que características conferem maior qualidade a um território, no entanto, a existência de locais apropriados para o pouso está entre as boas possibilidades (Wolf & Waltz, 1993).

Após a cópula o casal se dirige aos locais de oviposição e a fêmea deposita seus ovos acompanhada pelo macho por um curto espaço de tempo (Alcock, 1982). É evidente neste caso que a avaliação do local de oviposição só

ocorre após a cópula. Em alguns casos, a fêmea submerge, avalia o local, e, não encontrando substrato apropriado, emerge e é recapturada pelo macho que segue em busca de outro local. O macho acompanha a fêmea, segurado-a pela cabeça com os apêndices terminais do abdome (Alcock, 1994). Este comportamento garante que os outros machos não copulem com a fêmea. A defesa da fêmea tem um grande significado nas libélulas já que os machos têm estruturas no pênis que reempacotam ou retiram o esperma do macho que copulou antes, enquanto introduz o seu próprio esperma (Waage, 1979). Deveríamos considerar o comportamento de prender a fêmea pela cabeça também como territorialidade (defesa do recurso "fêmea" contra outros machos)?

Uma característica interessante e comum a estes dois gêneros é a forma como ocorre a defesa de territórios pelos machos. Geralmente, os machos chegam pela manhã e estabelecem seus territórios pousando em alguma folha emergente na área. As fêmeas só aparecem nas horas mais quentes do dia. Se um intruso aproxima-se do território de um macho residente inicia-se um comportamento de disputa bem característico (Waage, 1988). Os dois machos iniciam um conjunto de revoluções sem contato que, em alguns casos, podem durar até 1h, mas que na maioria das vezes dura menos que 1,5 min. Vários estudos tentam explicar por que ocorrem defesas de território tão longas em espécies deste grupo.

Os casos em que se espera que os conflitos sejam escalonados ("*escalated contests*"), ou seja, aqueles que crescem em intensidade e risco de dano corpóreo, são: i) o intruso é suficientemente forte para sobrepor à convenção do "residente vence"; ii) o valor do recurso é suficientemente alto e igualmente percebido desta forma por ambos os indivíduos; iii) existe confusão ou informação incompleta sobre a assimetria (e.g., quando os indivíduos são do mesmo tamanho ou quando ambos assumem a postura de residentes) (Waage 1988).

Em *C. maculata*, ocorrem conflitos escalonados devido à confusão sobre quem é o residente (Waage, 1988). Frequentemente o residente se afasta do território para o acasalamento ou devido a disputas e seu território é ocupado por um intruso. Em alguns casos este intruso fica tempo suficiente para repelir outros intrusos e se estabelecer como residente. Como predito pela teoria, as disputas entre este tipo de intruso e os antigos residentes são escalonadas. O tempo gasto nestas disputas foi em média 9,2 s mais longo que entre residentes e vizinhos que sobrepunham parcialmente o território. Em conflitos como estes, aqueles indivíduos com maior quantidade de reservas de gorduras têm maior probabilidade de vencer (Marden & Rollins, 1994).

Conflitos escalonados também ocorrem quando indivíduos mais velhos interagem com indivíduos jovens. Marden & Rollins (1994) sugerem que isto acontece porque os indivíduos velhos têm uma probabilidade tão baixa de

obter um outro território, que persistem na disputa mesmo no limite de sua capacidade física. A este tipo de fenômeno, Grafen (1987) chamou de efeito do desesperado.

Referências bibliográficas

Alcock, J. 1982. Post-copulatory guarding by males of the damselfly *Hetaerina vulnerata* Selys (Odonata: Calopterigydae). *Animal Behaviour* 30:99-107.

Alcock, J. 1985. Hilltopping in the nymphalid butterfly *Chlosyne californica* (Lepidoptera). *American Midland Naturalist* 113: 69-75.

Alcock, J. 1987a. The mating system of three territorial butterflies in Costa Rica. *Journal of Research on the Lepidoptera* 26: 89-97.

Alcock, J. 1987b. The effects of experimental manipulation of resources on the behavior of two calopterygid damselflies that exhibit resource-defense polygyny. *Canadian Journal of Zoology* 65:2475-2482.

Alcock, J. 1994. Postinsemination associations between males and females in insects: the mate-guarding hypothesis. *Annual Review of Entomology* 39:1-21.

Alcock, J. 1995. Body size and its effect on male-male competition in *Hylaeus alcyoneus* Hymenoptera: Colletidae). *Journal of Insect Behavior* 8: 149-159.

Alexander, R. D. 1961. Aggressiveness, territoriality, and sexual behaviour in field crickets (Orthoptera: Gryllidae). *Behaviour* 17: 130-223.

Baker, R. L. 1980. Use of space in relation to feeding areas by zygopteran nymphs in captivity. *Canadian Journal of Zoology* 58:1060-1065.

Baker, R. L. 1981a. Behavioural interactions and use of feeding areas by nymphs of *Coenagrion resolutum* (Coenagrionidae: Odonata). *Oecologia* 49:353-358.

Baker, R. L. 1981b. Use of space in relation to areas of food concentration by nymphs of *Lestes disjunctus* (Lestidae, Odonata) in captivity. *Canadian Journal of Zoology* 59:134-135.

Baker, R. L. 1982. Effects of food abundance on growth, survival, and use of space by nymphs of *Coenagrion resolutum* (Zygoptera). *Oikos* 38:47-51.

Baker, R. L. 1983. Spacing behaviour by larval *Ischnura cervula* Selys: effects of hunger, previous interactions, and familiarity with an area (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* 12(3):201-207.

Baker, R. L. & Dixon, S. M. 1986. Wounding as an index of aggressive interactions in larval Zygoptera (Odonata). *Canadian Journal of Zoology* 64:893-897.

Baker, R. R. 1983. Insect territoriality. *Annual Review of Entomology* 28:65-89.

Baker, R. R. 1972. Territorial behaviour of the nymphalid butterflies, *Aglais urticae* (L.) and *Inachis io* (L.). *Journal of Animal Ecology* 41: 453-469.

Bartholomew, G. A. & Birdsell, J. B. 1953. Ecology and the protohominids. *American Anthropologist* 55: 481-498.

Beugrand, J. P. & Zayan, R. 1985. An experimental model of aggressive dominance relationships in *Xilophurus helleri* (Pisces, Poeciliidae). *Behavioral Proceedings* 10: 1-52.

Brown, J. L. 1964. The evolution of diversity in avian territorial systems. *Wilson Bulletin* 76: 160-169.

Brown, J. L. & Orians, G. H. 1970. Spacing patterns in mobile animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1: 239-262.

Burt, W. H. 1940. Territorial behavior and populations of some small mammals in southern Michigan. *Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology, University of Michigan* 45: 1-56.

Burt, W. H. 1943. Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal of Mammalogy* 24: 345-352.

Buss, L. W., Moore, J. L. & Green, D. R. 1985. Autoreactivity and self-tolerance in an invertebrate. *Nature* 313: 400-402.

Cade, W. 1979. The evolution of alternative male reproductive strategies in field crickets. Pp. 343-379, *In: Sexual Selection and Reproductive Competition in Insects* (M. S. Blum & N. A. Blum, eds.). Nova York, Academic Press.

Carpenter, C. R. 1934. A field study of the behavior and social relations of howling monkeys. *Comparative Psychology Monographs* 10: 171-180.

Carpenter, C. R. 1940. A field study in Siam of the behavior and social relations of the gibbon (*Hylobates lar*). *Comparative Psychology Monographs* 16: 1-212.

Carranza, J., Alvarez, F. & Redondo, T. 1990. Territoriality as a mating strategy in red deer. *Animal Behavior* 40: 79-88.

Chase, I. D., Bartolomeo, C. & Dugatkin, L. A. 1994. Aggressive interactions and inter-contest interval: how long do winners keep winning ? *Animal Behavior* 48: 393-400.

Conder, P. J. 1949. Individual distance. *Ibis* 91: 649-655.

Corbet, P. S. 1962. *A Biology of Dragonflies*. Witherby, London.

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

Córdoba-Aguilar, A. 1995. Male territorial tactics in the damselfly *Hetaerina cruentata* (Rambur) (Zygoptera: Calopterygidae). *Odonatologica* 24(4):441-449.

Davies, N. B. 1978. Territorial defence in the speckled wwod butterfly (*Pararge aegeria*): the resident always wins. *Animal Behavior* 26: 138-147.

Drummond, H. & Osorno, J. L. 1992. Training siblings to be submissive losers: dominance between body nestlings. *Animal Behavior* 44: 881-893.

Emlen, J. T., Jr., 1957. Defended area ? A critique of the territory concept and of the conventional thinking. *Ibis* 99: 352.

Evans, L. T. 1951. Field study of the social behavior of the black lizard, *Ctenosaura pectinata*. *American Museum Novitates* 1493: 1-26.

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: Brassolinae). *Journal of Research on the Lepidoptera* 34: 14-20.

Frey, D. F. & Miller, R. J. 1972. The establisment of dominance relationships in the blue gourami *Trichogaster trichopterus* (Pallas). *Behavior* 42: 8-62.

Gibbons, D. W. & Pain, D. 1992. The influence of river flow rate on the breeding behaviour of *Calopteryx* damselflies. *Journal of Animal Ecology* 61:283-289.

Gibson, R. M. & Bradbury, J. W. 1987. Lek organization in in sage grouse: variations on a territorial theme. *Auk* 104: 77-84.

Gorb, S. N. 1994. Female perching behaviour in *Sympetrum sanguineum* (Mueller) at feeding places (Anisopera: Libellulidae). *Odonatologica* 23: 341-353.

Grafen, A. 1987. The logic of divisively asymmetric contests: respect for ownership and the desperado effect. *Animal Behaviour* 35:462-467.

Hart, D.D. 1985. Causes and consequences of territoriality in a grazing stream insect. *Ecology* 66: 404-414.

Harvey, I. F. & Corbet, P. S. 1986. Territorial interactions between larvae of the dragonfly *Pyrrhosoma nymphula*: outcome of encounters. *Animal Behaviour* 34:1550-1561.

Heller, H. C. 1971. Altitudinal zonation of chipmunks (*Eutamias*): interspecific aggression. *Ecology* 52: 312-329.

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

Hoffman, A. A. 1990. The influence of age and experience with conspecifics on territorial behavior in *Drosophila melanogaster*. *Journal of Insect Behavior* 3: 1-12.

Hong, S. B. & Plant, R. E. 1992. Impact of leking making on the sterile insect technique: a modeling study. *Researches on Population Ecology (Kioto)* 34: 57-76.

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

Huxley, J. S. 1966. Introduction. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, B.* 251: 247-526.

Itô, Y. 1980. *Comparative Ecology*. Cambridge, Cambridge University Press.

Jarman, M. V. 1979. Impala social behavior: territory, hierarchy, mating, and the use of space. *Advances in Ethology* 21: 1-92.

Johansson, F. 1991. Foraging modes in an assemblage of odonate larvae: Effects of prey and interference. *Hydrobiologia* 209:79-87.

Johnson, C. 1961. Breeding behaviour and oviposition in *Hetaerina americana* (Fabricius) and *H. titia* (Drury) (Odonata: Agriidae). *Canadian Entomologist* 93:260-266.

Johnson, D. M. 1991. Behavioral ecology of larval dragonflies and damselflies. *Trends in Ecology & Evolution* 6(1):8-13.

Jones, S. C. 1993. Field observations of intercolony aggression and territory changes in *Heterotermes aureus* (Isoptera: Rhinotermitidae). *Journal of Insect Behavior* 6 225-236.

Kaufmann, J. H. 1962. Ecology and Social Behavior of the coati, *Nasua narica*, on Barro Colorado Island, Panama. *University of California Publications in Zoology* 60: 95-222.

Knapton, R. W. 1985. Lek structure and territoriality in the chryxus Arctic butterfly, *Oeneis chryxus* (Satyridae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 17: 389-396.

Kodric-Brown, A. & Brown, J. H. 1978. Influence of economics, interspecific competition and sexual dimorphism on territoriality of migrant rufous hummingbirds. *Ecology* 59: 285-296.

Krebs, J. R. 1971. Territory and breeding density in the great tit *Parus major* L. *Ecology* 52: 2-22.

Lack, D. 1954. *The Natural Regulation of Animal Numbers*. Oxford, Clarendon Press.

Lack, D. 1966. *Population Studies of Birds*. Oxford, Clarendon Press.

Leighton, M. 1986. Hornbill social dispersion: variations on a monogamous theme. Pp. 108-130. *In*: *Ecological Aspects of Social Evolution* (D. I. Rubenstein & R. Wrangham, eds.). Princeton, Princeton University Press.

Leuthold, W. 1977. *African Ungulates: A Comparative Review of their Ethology and Behavioral Ecology*. Berlim, Springer-Verlag.

Lopes, F. S. 1984. Padrões de Dispersão e Utilização de Recursos em uma População de *Heliconius erato phyllis* (Lepidoptera, Nymphalidae). Tese de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.

Mac Arthur, R. H. 1972. *Geographical Ecology: Patterns in the Distribution of Species*. Princeton, N. J.. Princeton University Press.

Maher, C. R. & Lott, D. F. 1995. Definitions of territoriality used in the study of variation in vertebrate spacing systems. *Animal Behaviour* 49:1581-1597.

Marden, J. H. & Rollins, R. A. 1994. Assessment of energy reserves by damselflies engaged in aerial contests for mating territories. *Animal Behaviour* 48:1023-1030.

Marini-Filho, O. J. 1996. Defesa de Recursos Alimentares e Interações Aéreas entre Borboletas Simpátricas do Gênero *Hamadryas*. Tese de Mestrado, UNICAMP, Campinas.

Maynard Smith, J. 1974. *Models in Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.

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

Maynard Smith, J. 1982. *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge, UK, Cambridge University Press.

Maynard-Smith, J. & Parker, G. A. 1976. The logic of asymmetric contests. *Animal Behaviour* 24:159-175.

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

McNab, B. K. 1963. Bioenergetics and the determination of home range size. *American Naturalist* 97: 133-140.

Murray, B. G., Jr., 1969. A comparative study of the LeConte's and sharp-tailed sparrows. *Auk* 86: 199-231.

Nice, M. M. 1937. Studies in the life history of the song sparrow: I, a population study of the song sparrow. *Transactions of the Linnaean Society* 4: vi+ 247 p.

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

Nice, M. M. 1943. Studies in the life history of the song sparrow: II, the behavior of the song sparrow and other passerines. *Transactions of the Linnaean Society* 6: vii + 328 p.

Nilsson, L. A. & Robakonandrianina, E. 1988. Chemical signalling and monopolization of nectar resources by territorial *Pachymelus limbatus* (Hymenoptera, Antophoridae) male bees in Madagascar. *Journal of Zoology (London)* 215: 475-490.

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

Parker, G. A. 1970a. Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. *Biological Review of the Cambridge Philosophical Society* 45: 525-568.

Parker, G. A. 1970b. The reproductive behaviour and the nature of sexual selection in *Stercoraria stercoraria* (L.). II. The fertilization rate and the spatial and temporal relationship of each sex around the site of mating and oviposition. *Journal of Animal Ecology* 39: 205-228.

Pietz, P. J. 1987. Feeding and nesting ecology of sympatric South Polar and brown skuas. *Auk* 104: 617-627.

Pitelka, F. A. 1959. Numbers, breeding schedule, and territoriality in pectoral sandpipers of northern Alaska. *Condor* 61: 233-264.

van de Pol, N. E., Smeets, J., van Oyen, H. G. & van der Zwan, S. M. 1982. Behavioural consequences of agonistic experience in rats: sex differences and the effect of testosterone. *Journal of Comparative Physiology and Psychology* 96: 893-903.

Pritchard, G. 1965. Prey capture by dragonfly larva. *Canadian Journal of Zoology* 43:271-289.

Robinson, J. V., Shaffer, L. R., Hagemeier, D. D. & Smatresk, N. J. 1991. The ecological role of caudal lamellae loss in the larval damselfly, *Ischnura posita* (Hagen) (Odonata, Zygoptera). *Oecologia (Berlin)* 87:1-7.

Rowe, R. J. 1992. Agonistic behaviour in final-instar larvae of *Austrolestes colensonis* (Odonata, Lestidae). *New Zealand Journal of Zoology* 19:1-5.

Salzemann, A & Jaffe, K. 1990. On the territorial behavior of the leaf-cutting ant *Atta laevigata* (Hymenoptera: Myrmicinae). *Journal of Insect Physiology* 36: 133-138.

Schoener, T. W. 1968. Sizes of feeding territories among birds. *Ecology* 49: 123-141.

Scott, J. A. 1974. Mate-locating behaviour in butterflies. *American Midland Naturalist* 91: 103-117.

Scott, J. P. & Fredericson, E. 1951. The causes of fighting in mice and rats. *Physiological Zoology* 24: 273-309.

Shelly, T. E., Whittier, T. S. & Kaneshiro, K. Y. 1994. Sterile insect release and natural mating system of the Mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae). *Annals of the Entomological Society of America* 87: 470-481.

Sinclair, A. R. E. 1989. Population regulation in animals. *In*: *Ecological Concepts* (J. M. Cherret, A. D. Bradshaw, F. B. Goldsmith, P. J. Grubb & J. R. Krebs, eds.). Oxford, Blackwell.

Sivinski, J. 1989. Lekking and the small-scale distribution of the sexes in the Caribbean fruit fly, *Anastrepha suspensa* (Loew). *Journal of Insect Behavior* 2: 3-14.

Suzuki, Y. 1976. So-called territorial behaviour of the small copper, *Lycaena phlaeas daimio* Seits (Lepidoptera: Lycaenidae). *Kontyu* 44: 194-204.

Vepsalainen, K. & Nummelin, M. 1985. Female territoriality in the water-striders *Gerris najas* and *Gerris cinereus*. *Annales Zoologici Fennici* 22: 433-440.

Waage, J. K. 1979. Dual function of the damselfly penis: sperm removal and transfer. *Science* 203:916-918.

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

Wang, G. Y. & Greenfield, M. D. 1994. Ontogeny of territoriality in the desert clicker *Ligurotettix coquilletti* (Orthoptera: Acrididae). *Journal of Insect Behavior* 7: 327-342.

Watson, A. 1977. Population limitatiòn and the adaptive value of territorial behaviour in Scottish Red grouse, *Lagopus l. scoticus*. *In*: *Evolutionary Ecology* (B. Stonehouse & C. Perrins, eds.). London, MacMillan.

Wilson, E. O. 1975. *Sociobiology*. Harvard, Belknap.

Wittenberger, J. F. 1981. *Animal Social Behavior*. Boston, Duxbury Press.

Wolf, L. L. & Waltz, E. C. 1993. Alternative mating tactics in male white-faced dragonflies: experimental evidence for a behavioural assessment ESS. *Animal Behaviour* 46:325-334.

Young, H. 1956. Territorial activities of the American robin *Turdus migratorius*. *Ibis* 98: 448-452

Zack, S. 1975. A description and analysis of agonistic behavior patterns in a opistobranch mollusc *Hermissenda crassicornis*. *Behaviour* 53: 238-267.

Endereço

FREDERICO SANTOS LOPES
Universidade Federal do Mato Grosso do Sul
Departamento de Biologia, CCBS, Caixa Postal 549
CEP 79070-900 Campo Grande - MS

PAULO DE MARCO JR.
Universidade Federal de Viçosa
Departamento de Biologia Geral
CEP 36570-000 Viçosa - MG
e-mail: pdemarco@ufv.br