



**UNIVERSIDADE ESTADUAL DE FEIRA DE SANTANA**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA**

**Tudo para ficar com ela: a experiência prévia com cópulas determina a  
tática de acasalamento adotada por machos de uma espécie de libélula**

Vivian Heloise Tavares de Sousa

Feira de Santana

Maio/ 2018

**UNIVERSIDADE ESTADUAL DE FEIRA DE SANTANA**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA**

**Tudo para ficar com ela: a experiência prévia com cópulas determina a  
tática de acasalamento adotada por machos de uma espécie de libélula**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós  
Graduação em Zoologia da Universidade  
Estadual de Feira de Santana como parte dos  
requerimentos necessários para obtenção do  
título de mestre em Zoologia.

**Vivian Heloise Tavares de Sousa**

**Orientador: Dr. Paulo Enrique Cardoso Peixoto**

Feira de Santana  
Maio/ 2018

1  
2  
3  
4  
5  
6  
7  
8

Ficha Catalográfica - Biblioteca Central Julieta Carteado - UEFS

S698

Sousa, Vivian Heloise Tavares de

Tudo para ficar com ela : a experiência prévia com cópulas determina a tática de acasalamento adotada por machos de uma espécie de libélula / Vivian Heloise Tavares de Sousa. – 2018.

28 f. : il.

Orientador: Paulo Enrique Cardoso Peixoto.

Dissertação (mestrado) – Universidade Estadual de Feira de Santana, Programa de Pós-Graduação em Zoologia.

1. *Hetaerina* – cópula. 2. Táticas de acasalamento.  
3. Territorialidade.

4. Comportamento territorial. I. Peixoto, Paulo Enrique Cardoso, orient.

II. Universidade Estadual de Feira de Santana. III.

9  
10  
11  
12  
13  
14  
15  
16  
17  
18  
19  
20

Luis Ricardo Andrade da Silva - Bibliotecário - CRB-5/1790

VIVIAN HELOISE TAVARES DE SOUSA

21  
22  
23  
24  
25  
26  
27  
28  
29  
30  
31  
32  
33  
34  
35  
36  
37  
38  
39  
40  
41  
42  
43  
44  
45  
46  
47  
48  
49  
50  
51  
52  
53  
54  
55  
56  
57  
58  
59  
60  
61  
62

**Tudo para ficar com ela: a experiência prévia com cópulas determina a  
tática de acasalamento adotada por machos de uma espécie de libélula**

Aprovada em:     /     /

BANCA EXAMINADORA

---

Prof. Dr. Paulo Enrique Cardoso Peixoto (Orientador) - UEFS

---

Prof.<sup>a</sup> Dra. Reislá Silva de Oliveira - UFOP

---

Prof. Dr. Conrado Aleksander Barbosa Galdino - PUC-Minas

Feira de Santana  
Maio/2018

63

64

65

66

67

68

69

70

71

72

73

74

75

76

77

78

79

80

81

82

83

84

85 “É necessário se espantar, se indignar e se contagiar, só assim é possível mudar a  
86 realidade.”

87 *Nise da Silveira*

88

89

## 90 **Agradecimentos**

91           Primeiramente fora Temer, seguidamente primeiramente, Marielle Franco presente! E eu não  
92 poderia deixar de começar o topo dessa pirâmide de agradecimentos por ninguém menos que meu  
93 orientador. Mamis, muito obrigada por tudo! Você sempre estendeu a mão para mim, és um orientador  
94 maravilhoso, competente e dedicado. Um profissonal inigualável no qual eu sempre vou me espelhar,  
95 pois é o maior exemplo de honestidade e humanidade que já vi. Me sinto imensamente lisonjeada em  
96 ter bebido da fonte dos seus conhecimentos. Ui! E além disso, ainda se tornou um amigo que vou  
97 visitar sempre, ele querendo ou não!

98           Queria a agradecer a Bahia, a Gina e Karine que me receberam muito bem em Feira.  
99 Agradecer a todos meus amigos acadêmicos que se tornaram muito mais que isso. Ao pessoal do  
100 LENT e da UFES, em especial a Tici, Bode, Bruno, Mazinho, Lucas e Manu, só tenho a agradecer  
101 todo carinho e receptividade dessa galera. Queria agradecer muito também a todos meus ajudantes de  
102 campo, Paula, Marcelo, Elizabete, Bianca, Juliete, Sandriane, Gabriel e Ana, sem vocês esse trabalho  
103 simplesmente não existiria. Queria agradecer a toda comunidade do Vale do Capão que, em sua  
104 maioria, me recebeu de braços abertos com muita gentileza e prestatividade. Queria agradecer muito  
105 aos meus irmãozinhos de orientação, Banheiro, Nelson e Apu, que além de me ajudarem em campo,  
106 sempre foram uma ótima companhia no duro dia-a-dia da academia me dando apoio psicológico e  
107 me ajudando a aprender sempre mais. E como quero agradecer as minhas queridas e amadas Judys que  
108 foram uma das melhores coisas que me aconteceram nesse mestrado. Amo vocês minhas coisas lindas!  
109 Eu jamais esqueceria de você meu leão. Também tenho muito para te agradecer por todo suporte, por  
110 todo companheirismo, por toda dedicação que você teve à mim e à esse projeto. Não existem palavras  
111 que possam descrever o quão imensamente grata eu sou por todos vocês. Agradeço também a CAPES  
112 pela concessão da bolsa de mestrado e para FAPESB pelo financiamento das atividades em campo.

113           Queria agradecer a todos meus amigos de BH (minha segunda... Não... Teceira... Não... Minha  
114 enézima casa), a Luiza que chegou para me trazer luz (como o nome diz), a Thaís que veio me trazer  
115 muito amor e a Carol e Mari que me trouxeram muita felicidade. Em especial a você minha florzinha

116 Potiriquinha, obrigada por tudo minha linda, como eu já te disse, essa dissertação não sairia se não  
117 fosse por todo seu apoio e dedicação comigo. Te amo muito de verdade! Queria agradecer ao EFA. Que  
118 turma, que mês. Vocês são inesquecíveis! Sem mais palavras!

119 Queria agradecer a todos os outros amigos que me deram imenso suporte. Em especial àqueles  
120 que me deram aquelas corrigidas nos textos, não é mesmo? Amo vocês demais da conta! Tavo,  
121 Dressa, mais uma vez, João e os demais que eu posso estar esquecendo, sério, valeu pela força! Vocês  
122 sempre serão a melhor parte de mim.

123 Queria agradecer por último, pois na parte de baixo da pirâmide que fica a base de tudo, o  
124 mais importante: a minha família. Agradeço a minha mãe que me ensinou a engolir o choro e enfrentar  
125 o mundo e ao meu pai que sempre me deu todo suporte. Agradeço as minhas irmãs que tanto admiro e  
126 ao meu sobrinho por fazerem minha vida mais feliz e leve. Eu sou feita de vocês e todo suor esforço  
127 que tive para fazer tudo que fiz até hoje foi por causa de vocês. Amor é pouco, o que eu sinto por  
128 vocês ainda não é descrito.

129

130

131

132

133

134

135

136

137

138

139	<b>Sumário</b>	
140	Resumo .....	9
141	Abstract .....	10
142	Fundamentação teórica .....	11
143	Introdução .....	14
144	Métodos .....	17
145	Área de estudo e marcação dos machos .....	17
146	Previsões e análises de dados .....	18
147	Resultados .....	19
148	Discussão .....	22
149	Referências.....	24
150		
151		
152		
153		
154		
155		
156		
157		
158		
159		
160		
161		



162 **Resumo**

163

164 Em espécies territoriais os machos com maior capacidade de luta retêm territórios e possuem maior  
165 sucesso em cópula. Entretanto, a relação entre a capacidade de luta e a territorialidade não ocorre em  
166 todas as espécies. Para a existência da territorialidade é importante a existência de marcadores que  
167 permitam verificar a qualidade dos territórios. Quando a qualidade dos territórios é dificilmente  
168 acessada pelos machos, é provável que seja necessária a presença de fêmeas no local para haver o  
169 comportamento territorial. Assim, propomos duas hipóteses: 1) Machos com maior capacidade de luta  
170 são territoriais; 2) A ocorrência prévia de cópula determina a territorialidade. Para verificar as  
171 hipóteses nós seguimos os machos de *Hetaerina* registrando o deslocamento desses machos (variável  
172 que indica o comportamento territorial), se houveram brigas e cópulas. O deslocamento dos machos  
173 não influencia o sucesso de cópulas e a massa dos machos não influencia o deslocamento. Entretanto,  
174 a presença da cópula foi determinante para os machos passarem a se deslocar menos. Deste modo, a  
175 experiência prévia com cópula pode determinar a tática de acasalamento. Isso pode significar que  
176 esses machos estão sofrendo apenas seleção que atue sobre características que auxiliem o encontro  
177 com fêmeas. Em cenários nos quais os marcadores da qualidade dos territórios são dificilmente  
178 percebidos pelos machos, esperamos que o uso da cópula seja mais comum para adotar tática  
179 territorial. Por fim, a influência da cópula sobre a territorialidade muda a ótica sobre táticas de  
180 acasalamento, abrindo a possibilidade de trabalhos que não considerem essa ótica estejam enviesados.

181

182 **Palavras-chave** 1. Tática de acasalamento 2. Territorialidade 3. Táticas alternativas de acasalamento.

183

184

185

186

187 **Abstract**

188

189 In territorial species, males with greater resource holding potential retain territory and are more  
190 successful in copulation. However, the relationship between resource holding potential and  
191 territoriality does not occur in all species. For the existence of territoriality is important the presence of  
192 indicators that allow to check the quality of the territories. When the quality of the territories is hardly  
193 accessed by the males, it is probable that the presence of females in the territory is necessary for the  
194 territorial behaviour. Having said that, we propose two hypotheses: 1) Males with greater resource  
195 holding potential are territorial; 2) The previous occurrence of copula determines territoriality. To find  
196 the hypotheses, we followed the males of *Hetaerina* sp. registering the displacement of these, if there  
197 were fights and copulas. The displacement of the males does not influence the success of copulas and  
198 the weight of the males does not influence the displacement. However, the presence of copula was  
199 determinant for males to shift less. In this way, previous experience with mating by males can  
200 determine the mating tactic. This may mean that these males only are selecting acts on characteristics  
201 that help it is encounter with females. In scenarios where indicators of territorial quality are hardly  
202 perceived by males, we expect the use of copulation to be more common to adopt territorial tactics.  
203 Finally, the influence of the copula on the territoriality changes the optics on mating tactics, opening  
204 the possibility of works that do not consider this optics to be biased.

205 **Keyword:** 1. Mating tactics 2. Territoriality 3. Alternative mating tactics.

206

207

208

209

210

211

## 212 **Fundamentação teórica**

213

214           Apesar do título, essa dissertação não se trata de uma comédia romântica estrelada por Selena  
215 Gomes (ainda bem, não?), na verdade buscamos abordar o comportamento dos machos para  
216 conquistar cópulas. Como muito bem analisado por Bateman, em 1948, o cenário no qual há o melhor  
217 sucesso reprodutivo para os machos é quando há o maior número de cópulas. Entretanto, conseguir  
218 esse alto número de cópulas exige que os machos possuam uma série de atributos selecionados pelas  
219 fêmeas. Esses atributos podem variar entre diferentes espécies, obviamente, porém também podem  
220 variar dentro de uma mesma espécie.

221           Um comportamento que pode ser adotado por alguns machos para conseguir cópulas é ser  
222 territorial. A territorialidade é um comportamento vastamente investigado dentro da literatura que  
223 apareceu independentemente em diferentes grupos taxonômicos. Brown, em 1964, descreveu pela  
224 primeira vez o comportamento territorial em aves. Esse comportamento consiste em um dos sexos,  
225 geralmente os machos, monopolizarem um determinado local que pode ou não conter um recurso em  
226 seus domínios. Quando há existência de recurso, geralmente, ele é limitante para sobrevivência dos  
227 indivíduos e para ter acesso a esse recurso as fêmeas precisam copular com os machos que o retém. A  
228 baixa disponibilidade de territórios faz com que muitos machos não consigam ter um território e  
229 disputem por esse recurso. As disputas entre os machos são resolvidas a partir da capacidade dos  
230 machos de brigarem, machos mais fortes ou com armamentos acabam retendo os territórios e os  
231 demais machos são obrigados a adotar outra tática para copular. Nesse momento entramos com Gross,  
232 em 1996, no qual ele propõe que os machos que não conseguem adotar a tática que tem maior retorno  
233 em sucesso reprodutivo, “fará o melhor possível” adotando uma tática secundária, porém, que trará  
234 algum retorno. Essas táticas são chamadas de táticas alternativas de acasalamento, que consistem em  
235 inúmeros comportamentos diferentes da tática principal, que geralmente são menos custosos. Um  
236 exemplo de tática alternativa é quando macho, por ser menor e não ter a capacidade de reter um  
237 território passa a adotar um comportamento semelhante ao da fêmea a fim de se manter próximo ao

238 macho territorial e interceptar as fêmeas que adentram os territórios, como visto por Domney em  
239 1980.

240 Outro fator que se faz necessário para que os machos tenham comportamento territorial é a  
241 presença de um marcador ambiental que delimite o local do território. Em espécies na qual há algum  
242 recurso que é defendido pelo macho é extremamente fácil delimitar a presença do território e a  
243 qualidade desse, que geralmente é relacionada com a maior quantidade desse recurso. Porém, em  
244 algumas espécies não há recurso a ser defendido o que dificulta o entendimento do que gera o  
245 comportamento territorial, uma vez que, o comportamento territorial pode ser mais custoso devido a  
246 maior exposição a predadores. Por exemplo, é esperado com a ausência de marcadores que os machos  
247 só passem a adotar a tática quando tem algum outro tipo indicador de qualidade, como a presença de  
248 fêmeas no local. Semelhante do que ocorre como Switzer seu trabalho de 2002, os machos tendem a  
249 permanecer por mais tempo no mesmo local caso consigam ter cópulas nesse local, o que faz imaginar  
250 que o comportamento territorial esta sendo mantido após a cópula.

251 Podemos perceber que os dois processos pelos quais um macho pode ou não adotar  
252 determinada tática de acasalamento são bem distintos, pois o primeiro segue a lógica no qual um  
253 macho que possui um determinado atributo que o proporciona maior vantagem, consegue exercer a  
254 tática de acasalamento com maior retorno em cópula, enquanto o macho que não tem essa capacidade  
255 encontra outra forma de conseguir cópulas. A segunda lógica coloca a cópula como motivadora do  
256 comportamento. O macho, independente dos atributos, após ter uma cópula tem uma pista da  
257 qualidade do local e passa a ter o comportamento territorial. A problemática que permeia tudo isso é  
258 que a segunda lógica exposta é muito menos abordada que a primeira e como possuem lógicas  
259 completamente reversas é possível que os trabalhos estejam negligenciando ou até mesmo verificando  
260 de forma errônea parte do processo.

261 Por fim, não posso deixar de comentar outra menção que será visada nesse trabalho que é não  
262 categorizar os indivíduos em uma determinada tática. Com certeza perguntas como, " Mas por que não  
263 categorizar?" Irão surgir. Como Waage em 1993 demonstrou, os machos podem trocar de tática ao

264 decorrer de sua vida. Deste modo, a territorialidade pode ser atrelada a estágios da vida no qual os  
265 machos estão mais vigorosos ou mais bem alimentados. Assim, se faz necessário uma análise que  
266 consiga captar toda a evolução do comportamento dos machos ao decorrer de suas vidas, conseguindo  
267 captar quando esses machos estão nos estágios intermediários entre as táticas.

268           Nesse capítulo, abordamos a adoção de tática na libélula *Hetaerina* sp. (Calopterygidae), uma  
269 espécie com machos que exercem comportamento alternativos que vagam entre os territórios dos  
270 machos territoriais a fim de interceptar a fêmea, ou se mantêm como satélite próximos a territórios. Os  
271 machos podem variar entre as táticas. Os territórios cuidados pelos machos não possuem nenhum tipo  
272 de recurso que possa ser explorado pela fêmea, assim é possível que esses machos enfrentem  
273 dificuldades em identificar a qualidade dos territórios, e se isso for verdade, é possível que esses  
274 machos usem a presença de fêmeas como indicativo de qualidade dos territórios. Outra possibilidade é  
275 de que os machos com maior capacidade, ou seja, machos mais fortes, estejam retendo os territórios.  
276 Este trabalho tem pretensão de ser publicado na revista *Behavioral Ecology*.

277

278

279

280

281

282

283

284

285

286

## 287 **Introdução**

288

289           Em quase todas as espécies conhecidas com reprodução sexuada, os machos adotam  
290 comportamentos específicos que maximizem suas chances de encontrar e copular com fêmeas  
291 (Anderson 1994). Entretanto, em algumas espécies, os machos podem diferir nas táticas reprodutivas  
292 adotadas. Por exemplo, machos de besouro rola bosta podem exibir duas táticas distintas (Emlen  
293 1997). Machos maiores geralmente se estabelecem em fezes de vertebrados que são necessárias para a  
294 alimentação da prole e por isso acasalam com as fêmeas que chegam nesses locais. Porém, os machos  
295 menores, que não conseguem vencer disputas pelo acesso às fezes, tentam interceptar as fêmeas de  
296 forma furtiva enquanto elas ovipositam no recurso protegido pelos machos maiores. Portanto, os  
297 atributos dos machos, ou a falta deles, pode fazer com que os machos adotem táticas de acasalamento  
298 alternativas (e.g. Austad 1984, Gross 1996, Emlen 1997, Plaistow 2004).

299           Existem espécies nas quais os machos defendem territórios de acasalamento. Nessas espécies,  
300 a tática de defender território é aquela que confere maior sucesso de acasalamento para os machos  
301 (e.g. Forsyth 1987, Bergman 2007). Portanto, a maioria dos machos procura adotar essa tática.  
302 Entretanto, devido existência de maior quantidade de machos do que de territórios, os machos acabam  
303 disputando a posse desses locais e os perdedores são forçados a buscar outra forma de conseguir  
304 cópulas (Dominey 1984). De modo geral, os indivíduos forçados a adotar uma tática de acasalamento  
305 não territorial são os que possuem menor capacidade de luta (Parker 1974, Gross 1996). Essa menor  
306 capacidade de luta tende a ser expressa por uma menor massa, menor tamanho, armamentos pouco  
307 desenvolvidos ou menor reserva energética (Kelly 2007).

308           Apesar da capacidade de luta na maioria das vezes determinar tática de acasalamento dos  
309 machos, existem espécies nas quais o comportamento reprodutivo não é relacionado com características  
310 físicas dos machos (e.g. Marden & Waage 1990, Grether 1996; Serrano-Meneses et al. 2007). Nesses  
311 casos, deve existir outro fator, não associado à condição geral dos indivíduos, que determine a tática  
312 de acasalamento adotada por cada um. Para que um indivíduo exerça o comportamento de defender  
313 um território, é necessário que existam marcadores ambientais que indiquem onde os territórios podem

314 ser estabelecidos e a qualidade daquele recurso (e.g. Meek & Herman 1991, Waage 1987). Na maioria  
315 das espécies territoriais, a presença de recursos limitantes (alimento, sítio de nitrificação, entre outros)  
316 que podem ser monopolizados e defendidos pelos machos faz esse papel de marcadores ambientais  
317 que sinalizam locais que tem maior chances de receberem fêmeas sexualmente receptivas (e.g. Meek  
318 & Herman 1991, Waage 1987). Entretanto, devido à natureza desses marcadores, provavelmente em  
319 algumas espécies os machos têm maiores dificuldades em detectar a qualidade dos territórios. Por  
320 exemplo, machos de *Hetaerina americana* defendem áreas localizadas a margem de riachos que  
321 estejam sob incidência luminosa. Porém, variações na área ou intensidade de iluminação não predizem  
322 diferenças de qualidade entre territórios. Portanto, o macho deve ter dificuldade em conseguir pistas  
323 ambientais confiáveis sobre a qualidade do local em termos de atratividade de fêmeas. Nesses casos,  
324 usar a frequência de encontro com fêmeas como uma medida de qualidade do território pode ser uma  
325 forma mais simples e confiável da qualidade desse local. (Moore 1957, Raihani et al. 2008). Situação  
326 semelhante ocorre com *Perithemis tenera* (Switzer 1993, Switzer 1997a, Switzer 1997b, Switzer  
327 2002). Nessa espécie os machos passam mais tempo defendendo um local caso a frequência de  
328 encontro com fêmeas seja maior. Nesse exemplo os machos mantem o comportamento territorial após  
329 o encontro com fêmea. Entretanto, é possível que haja espécies nas quais os machos alterem sua tática  
330 reprodutiva a partir da presença de fêmeas em determinado local, passando a defender o ponto como  
331 território. Nessas espécies, a experiência prévia com cópulas determinaria o comportamento sexual  
332 dos machos da população.

333           Caso a experiência prévia com cópula determine a mudança de tática, os machos que possuem  
334 comportamento territorial não necessariamente são os que possuem maior capacidade de luta quando  
335 comparados aos não territoriais. Isso se dá, pois, a determinação da tática não é relacionada com  
336 vencer disputas e, portanto, não é vinculada a maior capacidade física dos machos. Caso as cópulas  
337 realmente determinem as táticas de acasalamento dos machos, estudos que presumam que a condição  
338 afeta a tática podem chegar a conclusões equivocadas sobre a evolução de comportamentos  
339 reprodutivos. Ter os conhecimentos focados em capacidade de luta cria um viés, impossibilitando  
340 explicar porque em algumas espécies não há diferença de capacidade de luta entre machos territoriais e

341 não-territoriais. Esse viés deve ser especialmente preocupante em situações nas quais os  
342 comportamentos dos machos são categorizados com base no padrão de fidelidade a um mesmo ponto  
343 (Gross 1996, Plaistow 1997, Plaistow 2004, Taborsky 1994). Portanto, fazer uma medida contínua do  
344 padrão de deslocamento dos machos ao longo do tempo pode nos dar uma medida mais precisa das  
345 táticas reprodutivas adotadas por esses machos, do que classificá-los em territoriais e não territoriais.

346 Machos de libélulas do gênero *Hetaerina* podem defender territórios que são situados sobre  
347 pedras e plantas nas margens de riachos (Córdoba-Aguilar 1995, Córdoba-Aguilar, 2005). Durante a  
348 defesa os machos ficam parados nesses pontos e disputam com outros machos que tentem adentrar a  
349 área, tornando-a de uso exclusivo do macho residente. As brigas se caracterizam com a interação de  
350 dois machos durante o voo, na qual há perseguição do tipo vai e vem intercalada por voos circulares.  
351 Em algumas espécies desse gênero, os machos que adotam o comportamento territorial têm maior  
352 sucesso em cópula (Córdoba-Aguilar, 2005). As fêmeas são poliandricas e podem ovipor varias vezes  
353 durante a estação reprodutiva que ocorre durante o ano todo. Os machos que não fixam em territórios  
354 podem permanecer vagando atrás de fêmeas e disputando com outros machos até encontrar um local  
355 para se fixar. Esse deslocamento dos machos, em determinados dias, intercalado com o  
356 comportamento territorial pode ser interpretado com uma variação na tática reprodutiva desses  
357 indivíduos. Variação de tática que ainda não é compreendido o que pode leva-la a ocorrer, por isso é  
358 importante entender o que determina o comportamento territorial desses machos.

359 Assim, nesse trabalho fizemos medidas quantitativas do padrão de deslocamento dos machos  
360 da libélula *Hetaerina proxima* para avaliar duas hipóteses: 1) Machos com maior capacidade de luta  
361 adotam uma tática de acasalamento territorial que resultará em uma maior possibilidade de cópula ou  
362 2) A ocorrência prévia de cópula determina a adoção da tática territorial. Se a primeira hipótese for  
363 verdadeira, esperamos encontrar machos mais pesados se deslocando menos e conseguindo maior  
364 número de cópulas. Se a segunda hipótese for verdadeira, esperamos encontrar um padrão no qual os  
365 machos se locomovem mais um dia antes de ter uma cópula, menos logo após a cópula e voltem a se  
366 locomover mais novamente após um determinado tempo.



367

## 368 **Métodos**

### 369 *Área de estudo e marcação dos machos*

370 Realizamos o estudo em um riacho localizado no município de Palmeiras (Rio Capão - 12° 38'  
371 S / 41° 29' O), na região da Chapada Diamantina, Bahia – Brasil, durante os meses de novembro de  
372 2016 a janeiro de 2017. Realizamos a coleta em 25 dias de sol não consecutivos, pois os indivíduos de  
373 *Hetaerina proxima* ficam ativos apenas em dias ensolarados. Para mapear a localização dos territórios  
374 e dos machos, demarcamos o riacho do lado esquerdo da margem com uma fita subdividida a cada um  
375 metro por uma extensão de 80 m.

376 Dentre as atividades diárias que realizávamos, fazíamos as marcações dos machos,  
377 registrávamos cópulas e brigas e fazíamos varreduras a cada hora. A marcação consistia em sempre  
378 que encontrávamos um macho não marcado, o capturávamos com um puçá e escrevíamos um número  
379 na asa. Para mensurar a massa dos machos vivos, nós os colocávamos em um envelope de massa  
380 conhecido e aferíamos a massa em uma balança digital ( $\pm 0,001$  precisões). Após a pesagem,  
381 libertávamos os machos no mesmo lugar onde os capturamos. Optamos por usar a massa fresca como  
382 uma medida de capacidade de luta dos machos, por ser uma das medidas não intrusivas mais  
383 comumente associadas com a capacidade de manutenção de territórios em diversas espécies (Kelly  
384 2007; Vieira & Peixoto 2013). Ao total, marcamos 399 machos, porém apenas 72 foram utilizados  
385 para primeira hipótese (devido ao número de machos que foi reavistado posteriormente) e 21 para  
386 segunda (devido ao número de machos que copulou e foi reavistado). Também utilizamos como grupo  
387 controle 14 machos que nunca copularam e reavistados.

388 Sempre que avistávamos brigas e cópulas também registrávamos qual indivíduo vencida a briga  
389 (permanecia no território) e qual indivíduo macho estava copulando. Considerávamos como cópula o  
390 momento desde a formação do tandem (quando o macho usa seus cercos para segurar a fêmea na  
391 junção entre o protórax e a cabeça) até o momento do contato genital. Durante o tandem o macho  
392 normalmente abandona seu ponto de pouso e percorre grandes extensões com a fêmea até que a

393 mesma comece a ovipor. Por essa razão, não foi possível registrar o local do riacho onde a cópula teve  
394 início.

395           Em cada dia de coleta, percorríamos o riacho ao longo da extensão demarcada a cada hora  
396 entre 08:00 h e 14:00 h fazendo varreduras em busca de machos de *Hetaerina* e registrando a  
397 localização dos indivíduos. Seleccionamos esse período de coleta, pois consiste no horário de atividade  
398 do gênero (Córdoba-Aguilar 1995). Durante as varreduras, registrávamos a localização de machos  
399 marcados. Percorríamos a área em aproximadamente 15 min, permanecendo cerca de um minuto em  
400 cada metro demarcado. Assim, machos que se locomoveram menos têm maior tendência a permanecer  
401 no mesmo território, conseqüentemente exercer comportamento territorial.

402

#### 403 *Previsões e análises de dados*

404           Para testar se os machos mais pesados se deslocando menos e conseguem um maior número  
405 de cópulas, fizemos um modelo linear generalizado misto. Utilizamos poisson como a família de  
406 distribuição dos dados, o número de vezes que observamos o macho como covariável e identidade dos  
407 machos como variável aleatória. Relacionamos a massa dos machos (variável explicativa) com a  
408 distância percorrida em cada dia (variável resposta). Para testar a segunda parte da previsão na qual os  
409 machos que se deslocando menos conseguem um maior número de cópulas, fizemos um modelo linear  
410 generalizado misto. Utilizamos distribuição binomial dos dados, o número de vezes que observamos o  
411 macho como covariável e identidade dos machos como variável aleatória. Relacionei a distância  
412 percorrida pelos machos (variável explicativa) com a presença de cópula (variável resposta).

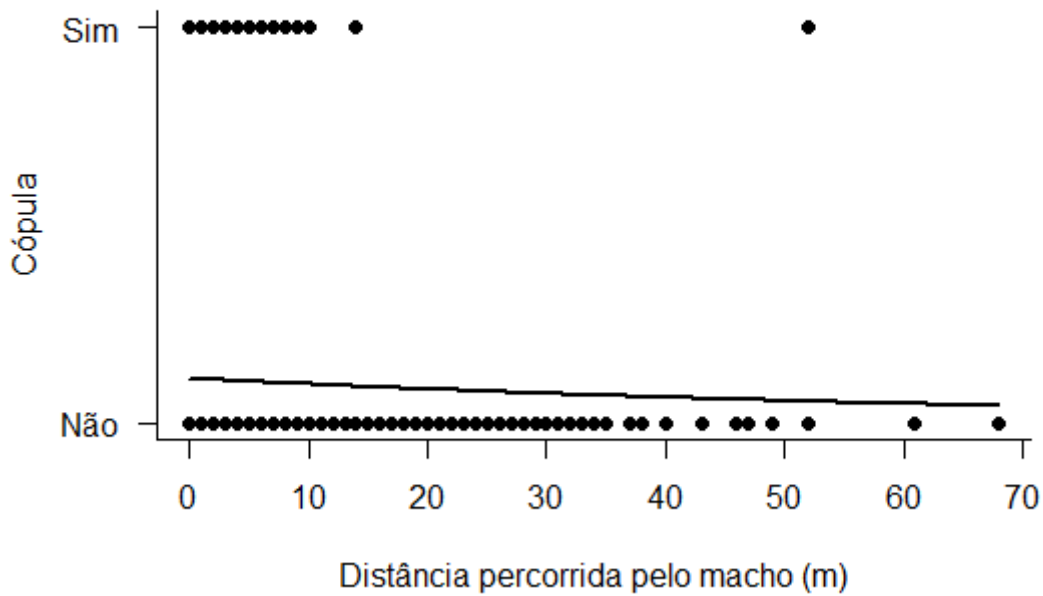
413           Para testar se os machos se locomovem mais um dia antes de ter uma cópula, menos logo após  
414 a cópula e voltam a se locomover mais novamente após um determinado tempo, fizemos um modelo  
415 linear generalizado misto. Relacionamos o quanto macho se locomoveu no dia imediatamente anterior  
416 a cópula, o dia seguinte a cópula e vários dias depois da cópula (entre 5 e 9 dias após a cópula). Como  
417 controle utilizamos os dados de deslocamento de machos que nunca copularam mantendo os mesmos  
418 intervalos de dias que o grupo de que copulou (seleccionava um dia qualquer como o primeiro, dois  
419 dias depois para representar o dia após a cópula e entre 3 e 7 dias para representar o período muito

420 depois da cópula). No caso de alguns machos que copularam não foi possível obter informações sobre  
421 a distância percorrida, muitos dias após a cópula (obtive informação para 21 machos antes e logo após  
422 a cópula e 8 machos muito após a cópula). Utilizamos o número de vezes em que cada macho foi  
423 observado no dia como covariável, a identidade do macho e a distância em dias da cópula como  
424 variável aleatória. Calculamos o sucesso de cópula dos machos como a chance de obtenção de  
425 cópulas nos dias em que esses machos foram observados. Uma eventual redução de deslocamento no  
426 dia subsequente a cópula pode ocorrer caso os machos apresentem depressão energética ou  
427 espermiática. Se isso ocorresse, os machos teriam redução do deslocamento em função de uma redução  
428 geral na atividade. Por outro lado, se não houver tais reduções, seria esperado que esses machos se  
429 deslocassem menos sem alterar a frequência de brigas. Por essa razão, para avaliar se uma eventual  
430 redução no deslocamento poderia ser causada por uma redução geral de atividade, testamos se a  
431 quantidade de brigas no dia depois da cópula diferiu da quantidade de brigas no dia anterior à cópula  
432 com um modelo generalizado misto. Utilizamos a distribuição binomial e o número de vezes que  
433 observamos o macho como covariável e identidade dos machos como variável aleatória. Para todas as  
434 análises de dados, utilizamos o Programa R versão 3.4.1 (R Core Team 2017) e o pacote lme4  
435 (Douglas Bates et al 2018).

436

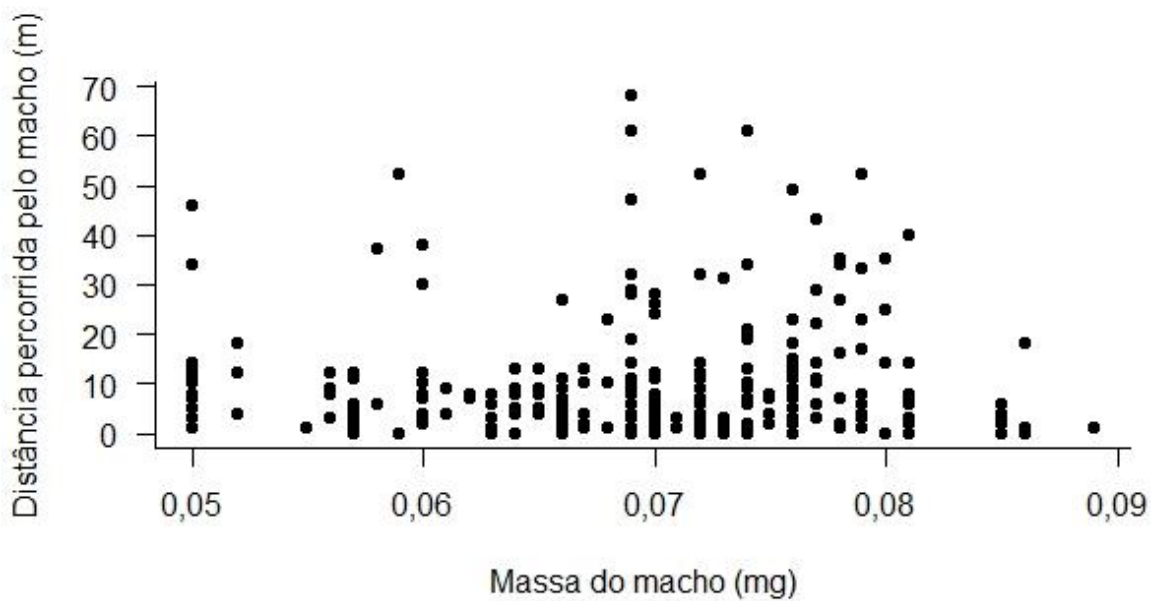
## 437 **Resultados**

438 A média de massa foi de  $0,69 \pm 0,08$  mg, (média  $\pm$  desvio padrão) entre os machos. Esses  
439 machos se deslocaram em média por  $9,46 \text{ m} \pm 8,41 \text{ m}$  durante o período em que os machos  
440 permaneceram na área demarcada. Vinte e oito machos obtiveram ao menos uma cópula. O número de  
441 cópulas não estava associado com a distância percorrida pelo macho ( $p=0,54$ ;  $\chi^2=0,36$ ;  $gl=1$ ; Fig. 1).  
442 De forma similar, a distância percorrida pelo macho não foi influenciada pela sua massa ( $p=0,46$ ;  
443  $\chi^2=0,53$ ;  $gl=1$ ; Fig. 2).



444

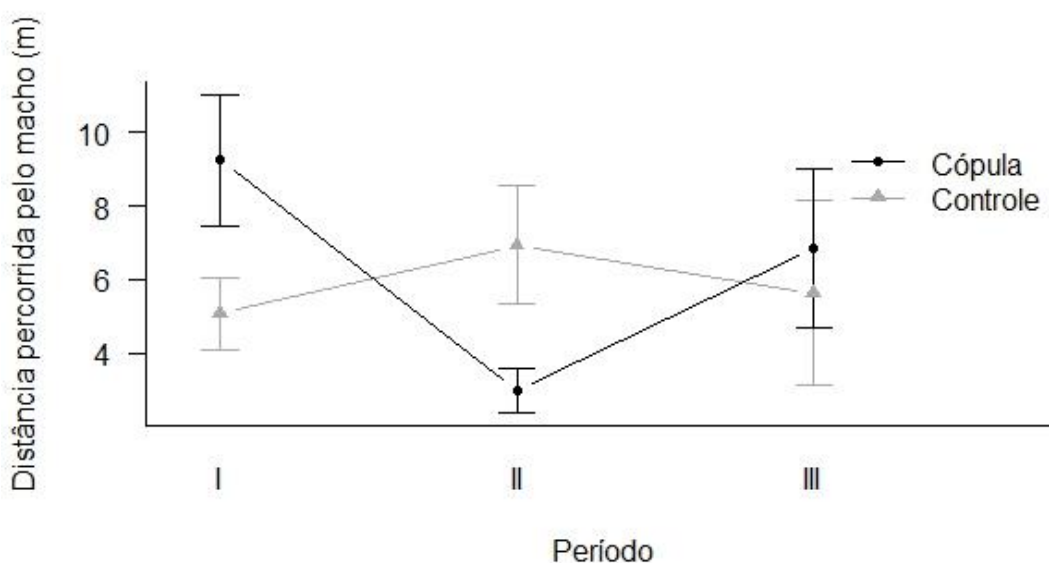
445 Figura 1. Relação entre a distância percorrida e o sucesso em cópulas de machos de *Hetaerina*  
 446 *proxima*. Realizamos o estudo em um riacho na Chapada Diamantina Bahia-Brasil. Cada ponto  
 447 representa um indivíduo que foi observado durante o período de coleta em dias diferentes.



448

449 Figura 2. Relação entre a massa e a distância percorrida por machos de *Hetaerina próxima*.  
450 Realizamos o estudo em um riacho na Chapada Diamantina Bahia-Brasil. Cada ponto representa um  
451 indivíduo que foi observado durante o período de coleta em dias diferentes.

452 Observamos os machos por 3 vezes ao longo do dia em média. A distância percorrida por um  
453 mesmo macho diminuiu no dia subsequente à cópula e volta a aumentar durante o período depois,  
454 diferentemente do que ocorre com machos que nunca copularam que mantiveram o deslocamento  
455 semelhante ( $p < 0,01$ ;  $\chi^2 = 32,1$ ;  $gl = 2$ ; Fig.3). Os machos que copularam percorrem em média 9,23 m no  
456 dia anterior à cópula, reduziram para 3,00 m no dia subsequente à cópula e 6,83 no período muito após  
457 a cópula. Enquanto, os machos controle percorreram 5,0 a 7 m durante os três períodos. Não houve  
458 diferença na quantidade de brigas que os machos participaram no dia anterior e no dia posterior à  
459 cópula ( $p = 0,91$ ;  $\chi^2 = 0,01$ ;  $gl = 1$ ).



460

461 Figura 3. Relação entre a distância percorrida pelos machos de *Hetaerina proxima* em diferentes  
462 períodos. Para os machos que copularam (grupo cópula) o período I representa dia anterior a copula, o  
463 período II dia subsequente a cópula e o período III corresponde entre 3 e 7 dias ao dia da cópula. Já  
464 para os machos controle (grupo controle) o período I corresponde um dia de observação, o período II

465 um dia que está exatamente dois dias após o período I e o período III entre 3 e 5 dias após o período II.  
466 Fizemos o estudo em um riacho localizado na Chapada Diamantina Bahia-Brasil.

467

#### 468 **Discussão**

469 A distância percorrida pelos machos não está relacionada com a obtenção de cópula. A massa  
470 dos machos não está associada à distância que esses machos percorreram ao longo do dia. Assim, a  
471 capacidade de luta desses machos não determina a tática de acasalamento utilizada por eles. De forma  
472 similar, a tática de acasalamento dos machos não parece determinar a obtenção de cópula. Entretanto,  
473 a distância percorrida pelos machos antes da cópula foi maior quando comparada a distância  
474 percorrida após a cópula. A redução da distância poderia ocorrer se os machos sofressem algum tipo  
475 de redução de atividade pós-cópula. Entretanto, não houve diferença no número de brigas dos machos  
476 nos dias anterior e posterior à cópula, o que indica que esses machos não estão sofrendo nenhum tipo  
477 de depressão energética ou espermática após o acasalamento. Assim, é possível que não exista efeito  
478 temporal (machos ficando mais velhos) já que o grupo controle não apresentou nenhum padrão,  
479 enquanto o tratamento chegou a aumentar um pouco a distância alguns dias depois. Em particular, a  
480 distância média percorrida pelos machos no dia subsequente à cópula (3 m) é semelhante ao tamanho  
481 médio dos territórios em outras espécies do grupo (Córdoba-Aguilar 2005, Switzer 1997b). Uma  
482 consequência disso, é então que os machos podem alternar entre táticas de acordo com a frequência  
483 com que encontram fêmeas, podendo inclusive alternar repetidas vezes entre territorialidade e não  
484 territorialidade de acordo com o histórico de encontro com elas.

485 A maioria dos trabalhos sobre táticas reprodutivas alternativas pressupõe que a capacidade do  
486 macho determina a tática de acasalamento, presumindo que machos mais fortes vão adotar a tática que  
487 trará mais possibilidade em copular. Deste modo, há um pressuposto implícito de que há uma pressão  
488 de seleção que favorece os machos com maior capacidade de luta. Entretanto, os nossos resultados  
489 mostram que a tática é uma resposta à experiência prévia com cópula, isso pode ser um indício que a  
490 pressão seletiva sobre a capacidade de luta nesses machos não é tão forte. Possivelmente, as

491 características dos indivíduos que aumentem as chances de encontro com fêmeas estejam sob maior  
492 pressão seletiva nesse modelo. Como por exemplo, a maior capacidade de voo ou visão eficiente na  
493 detecção de fêmeas sejam possam ser favorecidas.

494 Se os machos, de fato, usarem encontros com fêmeas para decidirem se passam a defender  
495 território em um ponto, então brigas entre eles deveriam ocorrer somente quando dois machos tiverem  
496 cópulas em um mesmo local. Na espécie estudada, as brigas são relativamente frequentes e, por isso,  
497 seria improvável que todas as brigas sejam explicadas por machos diferentes acasalando no mesmo dia  
498 em um mesmo ponto. Então, talvez a ocorrência de brigas seja explicada, pois os machos de *Hetaerina*  
499 podem estar utilizando a pista do macho territorial para disputar um recurso que possui um indicativo  
500 de alta qualidade (Arnott 2008), assim como ocorre com as fêmeas de uma espécie opilião. Essas  
501 fêmeas escolhem os machos que já possuem desova dentro dos ninhos (Nazareth & Machado 2010).  
502 Isso ocorre, pois, o indicativo é confiável da qualidade dos machos e assim as fêmeas economizam  
503 tempo para escolher parceiros. Se avaliar a qualidade dos territórios for realmente difícil, alguns  
504 machos podem usar a presença de outros machos como uma pista de que o território é de alta  
505 qualidade e, assim, tentam invadir territórios ocupados. A diferença de capacidade de luta entre  
506 machos não é relevante, assim, sugerimos que se as brigas forem entre um rival que conhece a  
507 qualidade do território e outro que está usando a presença dele como pista, então as brigas devem ser  
508 decididas por diferença de motivação. Um intruso deveria ganhar somente quando o residente estiver  
509 no local há vários dias sem encontrar fêmeas ou se o intruso for muito mais forte (Peixoto & Benson,  
510 2012).

511 A tática territorial está associada a maiores custos quando comparada a táticas não territoriais  
512 (Vande Velde 2012a, Vande Velde 2012b). Esses custos podem ser associados a maior risco de  
513 predação dos machos que geralmente ficam em locais mais expostos tanto para fêmeas como para  
514 predadores (Godin 1995). Além disso, ser territorial faz com que esses machos se envolvam em mais  
515 brigas com diferentes invasores, gastando reservas energéticas durante o combate (e.g. Plaistow 1996).  
516 Deste modo, o macho só passa a adotar uma tática de acasalamento mais custosa quando tem alto  
517 retorno em acesso às fêmeas. Por isso ter uma pista confiável da qualidade de um território se torna

518 importante para manter o comportamento territorial. Uma pista confiável obviamente é o próprio  
519 encontro com fêmeas no local. Isso deve ser particularmente importante quando não houver nenhuma  
520 outra pista sobre qualidade do local e quando a taxa de encontro com fêmeas não for muito baixa, caso  
521 contrário, os machos teriam que esperar muito tempo antes de mudar de tática o que pode ocasionar  
522 em uma maior mortalidade.

523 Nossos resultados indicam que podem existir espécies nas quais a condição corpórea do  
524 macho não determina a tática reprodutiva adotada por ele. Portanto, trabalhos que avaliam táticas  
525 alternativas sob o pressuposto de que a condição determina a tática podem obter conclusões  
526 equivocadas sobre os mecanismos subjacentes às táticas. Estudos que encontram relação entre a  
527 territorialidade do macho e a maior ocorrência de cópulas podem ter os resultados enviesados ou  
528 correlações espúrias. Machos que são territoriais podem ter mais cópula, pois se tornam territoriais  
529 toda vez que copulam e não por quê copulam por serem territoriais. As correlações espúrias e os vieses  
530 produzidos podem alterar a compreensão da evolução das táticas de acasalamento, pois alteram os  
531 processos pelos quais esses comportamentos são manifestados e quais são suas origens.

532

### 533 **Referências**

534

535 **Andersson, M.** (1994). *Sexual Selection*. Princeton University Press, Princeton, NJ.

536 **Arnott, G. & Elwood, R.W.** (2008). Information gathering and decision making about resource value  
537 in animal contests. *Animal Behaviour*, 76, 529-542.

538 **Austad, S.** (1984). A classification of alternative reproductive behaviours and methods for field  
539 testing ESS models. *American Zoologist*, 24, 309-319.

540 **Bateman, A.J.** (1948). Intrasexual selection in *Drosophila*. *Heredity*, 2, 349-368.



- 541 **Bergman, M., Gotthard K., Berger, D., Olofsson, M., Kemp, D.J. & Wiklund, C. (2007).** Mating  
542 success of resident versus non-resident males in a territorial butterfly. Proceedings of the  
543 Royal Society of London, Series B, 274, 1659–1665
- 544 **Briffa, M. & Hardy, C.W. (2013).** Introduction to animal contests. Cambridge University Press,  
545 Cambridge. UK.
- 546 **Brown, J.L. (1964).** The evolution of diversity in avian territorial systems. The Wilson Bulletin, 2,  
547 160-169.
- 548 **Contreras-Garduño, J., Canales-Lazcano J. & Córdoba-Aguilar, A. (2006).** Wing pigmentation,  
549 immune ability, fat reserves and territorial status in males of the rubyspot damselfly,  
550 *Hetaerina americana*. Journal of Ethology, 24, 165–173.
- 551 **Córdoba-Aguilar, A. (1995).** Male territorial tactics in the damselfly *Hetaerina cruentata* (Rambur)  
552 (Zygoptera: Calopterygidae). Odonatologica, 24, 441-449.
- 553 **Córdoba-Aguilar, A. & Cordero-Rivera (2005).** Evolution and ecology of Calopterygidae  
554 (Zygoptera: Odonata): status of knowledge and research perspectives. Neotropical  
555 Entomology, 34, 861-879.
- 556 **Dominey, W. J. (1980).** Female mimicry in male bluegill sunfish - a genetic polymorphism? Nature  
557 284, 546–548.
- 558 **Dominey, W. J. (1984).** Alternative mating tactics and evolutionarily stable strategies. American  
559 Zoologist, 24, 385-396.
- 560 **Emlen, D.J. (1997).** Alternative reproductive tactics and male-dimorphism in the horned beetle  
561 *Onthophagus acuminatus* (Coleoptera: Scarabaeidae). Behavioral Ecology and Sociobiology,  
562 41, 335–341
- 563 **Forsyth, A. & Montgomerie, R.D. (1987).** Alternative reproductive tactics in the territorial damselfly  
564 *Calopteryx maculata*: sneaking by older males. Behavioral Ecology and Sociobiology, 21, 73-  
565 81.

- 566 **Godin, J.G.J.** (1995) Predation risk and alternative mating tactics in male Trinidadian guppies  
567 (*Poecilia reticulata*). *Oecologia*, 103, 224-229
- 568 **Grether, G. F.** (1996). Intrasexual competition alone favors a sexually dimorphic ornament in the  
569 rubyspot damselfly *Hetaerina americana*. *Evolution*, 50, 1949-1957.
- 570 **Grether, G. F. & Switzer, P. W.** (2000). Mechanisms for the formation and maintenance of  
571 traditional night roost aggregations in a territorial damselfly. *Animal Behaviour*, 60, 569-579.
- 572 **Gross, M.R.** (1996). Alternative reproductive strategies and tactics: diversity within sexes. *Trends in*  
573 *Ecology & Evolution*, 11, 92-98.
- 574 **Hernández, M.I.M. & Benson, W.W.** (1998) Small-male advantage in the territorial tropical  
575 butterfly *Heliconius sara* (Nymphalidae): a paradoxical strategy? *Animal Behaviour*, 56, 533–  
576 540.
- 577 **Kelly, C.D.** (2007). The interrelationships between resource-holding potential, resource-value and  
578 reproductive success in territorial males: how much variation can we explain? *Behavioral*  
579 *Ecology and Sociobiology*, 62, 855-871.
- 580 **Marden, J. H. & Waage, J. K.** (1990). Escalated damselfly territorial contests are energetic wars of  
581 attrition. *Animal Behaviour*, 39, 954-959
- 582 **Martínez-Lendeck, N., Córdoba-Aguilar, A. & Serrano-Meneses, M.A.** (2007) Body size and fat  
583 reserves as possible predictors of male territorial status and contest outcome in the butterfly  
584 *Eumaeus toxea* Godart (Lepidoptera: Lycaenidae). *Journal of Ethology*, 25, 195–199.
- 585 **Meek, S. & T. Herman.** (1991). The influence of oviposition resources on the dispersion and  
586 behaviour of calopterygid damselflies. *Canadian Journal of Zoology*, 69, 835-839.
- 587 **Moore, N.W.** (1957). Territory in dragonflies and birds. *Bird Study*, 4-3, 125-130
- 588 **Nazareth, T.M. & Machado, G.** (2010). Mating system and exclusive post-zygotic paternal care in a  
589 neotropical harvestman (Arachnida: Opiliones). *Animal Behaviour*. 79, 547–554.

- 590 **Parker, G.A.** (1974). Assessment strategy and the evolution of fighting behavior. Journal of  
591 Biological Theory. 47, 223-243
- 592 **Peixoto, P.E.C. & Benson, W.W.** (2012). Influence of previous residency and body mass in the  
593 territorial contests of the butterfly *Hermeuptychia fallax* (Lepidoptera: Satyrinae). Journal of  
594 Ethology, 30, 61–68.
- 595 **Plaistow, S. & Siva-Jothy, M.T.** (1996). Energetic constraints and male mate-securing tactics in the  
596 damselfly *Calopteryx splendens xanthostoma* (Charpentier). Proceedings of the Royal Society  
597 of London, Series B, 263, 1233-1239.
- 598 **Plaistow, S.J.** (1997). Variation in nonterritorial behaviour in male *Calopteryx splendens xanthostoma*  
599 (Charpentier) (Zygoptera: Calopterygidae). Odonatologica, 26, 171-181.
- 600 **Plaistow, S. J., Johnstone, R. A., Colegrave, N. & Spencer, M.** (2004). Evolution of alternative  
601 mating tactics: conditional versus mixed strategies. Behavioral Ecology, 15, 534-542.
- 602 **Serrano-Meneses, M.A., Córdoba-Aguilar, A., Méndez, V., Layen, S.J. & Székely, T.** (2007)  
603 Sexual size dimorphism in the American rubyspot: male body size predicts male competition  
604 and mating success. Animal Behaviour, 73, 987-997.
- 605 **Switzer, P.V.** (1993). Site fidelity in predictable and unpredictable habitats. Evolutionary Ecology, 7,  
606 533-555.
- 607 **Switzer, P.V.** (1996). Energetic constraints and male mate-securing tactics in the damselfly  
608 *Calopteryx splendens xanthostoma* (Charpentier). Proceedings of the Royal Society of  
609 London, Series B, 263, 1233-1239.
- 610 **Switzer, P.V.** (1997a). Past reproductive success affects future habitat selection. Behavioral Ecology  
611 and Sociobiology, 40, 307-312.
- 612 **Switzer, P. V.** (1997b). Factors affecting the site fidelity of a territorial animal, *Perithemis tenera*.  
613 Animal Behaviour, 43, 865-877.

- 614 **Switzer, P. V.** (2002) Individual variation in the duration of territory occupation by males of the  
615 dragonfly *Perithemis tenera* (Odonata: Libellulidae). *Annals of the Entomological Society of*  
616 *America*, 95, 628-636.
- 617 **Raihani, G., Serrano-Meneses, M.A. & Córdoba-Aguilar, A.** (2008). Male mating tactics in the  
618 American rubyspot damselfly: territoriality, nonterritoriality and switching behaviour. *Animal*  
619 *Behaviour*, 75, 1851-1860.
- 620 **Taborsky, M.** (1994). Sneakers, satellites and helpers: parasitic and cooperative behaviour in fish  
621 reproduction. *Advances in the Study of Behaviour*, 21, 1-100.
- 622 **Vande Velde, L., Silvestre P., Damiens, D. & Van Dyck, H.** (2012a). Male reproductive investment  
623 relative to age and flight behaviour in the monandrous butterfly *Pararge aegeria*. *Behavioral*  
624 *Ecology and Sociobiology*, 66, 347–359.
- 625 **Vande Velde, L. & Van Dyck, H.** (2012b). Lipid economy, flight activity and reproductive behaviour  
626 in the speckled wood butterfly: on the energetic cost of territory holding. *Oikos*, 000, 001–008.
- 627 **Vande Velde, L., Schtickzelle, N. & Van Dyck, H.** (2013). Effect of larval food stress on male adult  
628 behaviour, morphology and reproductive investment in the butterfly *Pararge aegeria*.  
629 *Evolutionary Ecology*, 27, 221–234.
- 630 **Vieira, M.C. & Peixoto, P.E.C.** (2013). Winners and losers: a meta-analysis of functional  
631 determinants of fighting ability in arthropod contests. *Functional Ecology*, 27, 305-313.
- 632 **Waage, J.K.** (1973). Reproductive behaviour and its relation to territoriality in *Calopteryx maculata*  
633 (Beauvois). *Behavior*, 47, 240-256.
- 634