



UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA CATARINA
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
CURSO DE GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

Trabalho de Conclusão de Curso

**Influência das assimetrias de informação e de tamanho corporal
nas interações competitivas entre machos de *Canthon rutilans*
cyanescens (Coleoptera: Scarabaeinae)**

Artur Piedade Palau

Florianópolis - SC
2015



UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA CATARINA
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
CURSO DE GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

Artur Piedade Palau

Influência das assimetrias de informação e de tamanho corporal nas interações competitivas entre machos de *Canthon rutilans cyanescens* (Coleoptera: Scarabaeinae)

Trabalho referente à disciplina
BIO7016 - Trabalho de Conclusão
de Curso II, apresentado como
requisito parcial para a obtenção do
grau de Bacharel em Ciências
Biológicas

Orientadora: Malva Isabel Medina
Hernández

Florianópolis - SC
2015

ARTUR PIEDADE PALAU

Influência das assimetrias de informação e de tamanho corporal nas interações competitivas entre machos de *Canthon rutilans cyanescens* (Coleoptera: Scarabaeinae)

Esta monografia foi julgada adequada para a obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas

Florianópolis, 10 de dezembro de 2015

Prof.^a Dr.^a. Maria Risoleta Freire Marques
Coordenadora do Curso

Banca Examinadora:

Prof.^a Dr.^a. Malva Isabel Medina Hernández
Orientadora
Universidade Federal de Santa Catarina – UFSC

Prof. Dr. Benedito Cortês Lopes
Universidade Federal de Santa Catarina – UFSC

Prof. Dr. Renato Hajenius Aché de Freitas
Universidade Federal de Santa Catarina – UFSC

Pedro Giovâni da Silva – Suplente
Pós-doutorando em Ecologia
Universidade Federal de Santa Catarina – UFSC

Dedico este trabalho à minha família, que sempre me apoiou e acreditou em mim, fazendo com que esta conquista fosse possível.

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer a todos que de certa forma colaboraram para a elaboração e realização deste trabalho. Primeiramente, agradeço ao professor Mario Favila pela ideia do trabalho, bem como por todas suas contribuições, que guiaram a realização do meu TCC. Agradeço em especial à minha grande orientadora Malva, que muito me apoiou e que foi fundamental para minha formação, me guiando e auxiliando no decorrer deste trabalho, e sempre se mostrando extremamente prestativa e atenciosa. Agradeço também a todos amigos do LECOTA que me acolheram e que certamente contribuíram muito para a realização da minha pesquisa, com todas as possíveis formas de ajuda. Obrigado Eloisa, Gabriela, Karina, Mariana, Mariah, Maristela, Pedro, Renata, Valentina, Victor. Agradeço também pelos bons momentos vividos no laboratório, e pela ótima convivência com vocês.

Agradeço imensamente aos meus pais, Sidney e Cristina, que sempre me apoiaram, me deram todo o suporte necessário para vencer meus desafios, e que me ensinam diariamente sobre honestidade e bondade com o exemplo de suas vidas. Meus sinceros agradecimentos. Agradeço também aos meus irmãos, André e Adriana, pelo carinho e pelo companheirismo ao longo de minha vida. Um especial agradecimento também a todos meus familiares, especialmente meus avós, que sempre foram um exemplo de bondade e fidelidade.

Aos colegas da turma 2010.1 e todos amigos que fiz durante o curso de Biologia, que compartilharam comigo importantes momentos no decorrer da faculdade. Obrigado Anderson, Bruninho, Coala, Cris, João, Leticia, Pedrão, Otavio, Tino. Esses longos anos foram muito melhores ao lado de vocês.

Aos demais amigos que fiz durante a Graduação, e aos amigos de infância, que apesar da distância, souberam manter a amizade viva e intensa.

Agradeço a todos os professores que tive durante estes anos na Universidade, que muito contribuíram para minha formação como biólogo e como pessoa. Obrigado por fazerem parte deste apaixonante curso de Biologia, e colaborarem para a formação de profissionais competentes. Obrigado também a

todos os servidores que trabalham na Universidade Federal de Santa Catarina e que muito contribuem para a manutenção da qualidade do ensino. Agradeço à UFSC, pela qualidade do ensino, pelos serviços oferecidos aos estudantes e por ter sido minha segunda casa durante minha jornada estudantil.

Aqui manifesto meus sinceros agradecimentos a todos vocês.

RESUMO

A competição pelo sexo oposto é muito comum em várias espécies de animais e inclui combates entre indivíduos do mesmo sexo, geralmente machos, para ter acesso às fêmeas. Estas disputas são frequentemente desiguais, uma vez que alguns indivíduos possuem certas características que aumentam sua probabilidade de vitória em interações agonísticas. Machos do besouro rolator *Canthon rutilans cyanescens* (Coleoptera: Scarabaeinae) lutam pela posse de fêmeas e de bolas de esterco, que é um recurso fundamental para a nidificação. Neste estudo, indivíduos machos desta espécie foram forçados a competir por fêmeas e pelotas de alimento, sendo avaliados tanto a influência da posse dos recursos como do tamanho do corpo dos besouros no resultado das interações agonísticas. Em experimentos comportamentais realizados em arenas no laboratório, com sete tratamentos repetidos 10 vezes cada, foi possível observar que os indivíduos machos de maior tamanho corporal, bem como aqueles que inicialmente tinham a posse dos recursos, venceram a maioria das disputas intrasexuais, sendo que o tamanho do corpo mostrou ter uma influência maior do que a posse dos recursos no resultado dos combates. Foi também observado o comportamento de partilha de recurso pelos machos desta espécie e o tamanho das fêmeas mostrou não ter influência no sucesso dos machos competidores. Assim, os resultados do trabalho mostram que o maior tamanho do corpo e a posse inicial dos recursos aumentam a capacidade competitiva de besouros machos da espécie *C. rutilans* e devem, portanto, estar sendo selecionados positivamente pela seleção sexual.

Palavras-chave: Competição, Combates, Disputas intrasexuais, Ecologia Comportamental, Seleção sexual

ABSTRACT

Competition for the opposite sex is very common in many species of animals, and includes contests between individuals of the same sex, usually males, to access females. These contests are frequently unequal, since some individuals have certain traits that increase their probability of victory in agonistic interactions. Males of the dung roller beetle *Canthon rutilans cyanescens* (Coleoptera: Scarabaeinae) fight for possession of females and dung balls, which are a fundamental resource for nesting. In this study, males of this species were forced to compete for females and dung pellets, and it was evaluated the influence of resource ownership and body size on the outcome of agonistic interactions. Behavioral experiments were carried out in the laboratory and they took place in observation arenas, where seven treatments were repeated 10 times each. It was observed that larger males as well as those that initially owned the resources won most of the intra-sexual contests; with body size having a higher influence than resource ownership on the outcome of contests. It was also observed the food-sharing behavior in males of this species and the size of the females had no influence on the success of the contenders. Thus, the results of this study show that body size and resource ownership increase the ability of males of the species *C. rutilans* to compete and therefore, they are probably being positively selected by sexual selection.

Keywords: Behavioral ecology, Competition, Contests, Intra-sexual contests, Sexual selection

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 - Arenas construídas com uma base de isopor e paredes de cartolina para a análise das interações agonísticas entre besouros da espécie *Canthon rutilans cyanescens*..... 18
- Figura 2 - Comportamento de pareamento sexual de besouros da espécie *Canthon rutilans cyanescens* observado em arenas de cartolina em período vespertino, em Florianópolis, SC. Macho proprietário à esquerda (marcado de amarelo no élitro) rolando a bola de esterco, e a fêmea sobre esta, em repouso..... 19
- Figura 3 - Disputas simétricas para o tamanho dos machos de besouros da espécie *Canthon rutilans cyanescens*, Florianópolis, SC. Os tratamentos estão apresentados na ordem “Macho intruso – Macho proprietário – Fêmea”..... 25
- Figura 4 - Disputas assimétricas para o tamanho dos machos de besouros da espécie *Canthon rutilans cyanescens*, Florianópolis, SC. Os tratamentos estão apresentados na ordem “Macho intruso – Macho proprietário – Fêmea”..... 26

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1 - Tratamentos utilizados na análise das interações agonísticas entre dois machos (proprietário e intruso) e uma fêmea, da espécie *Canthon rutilans cyanescens*. Tamanho dos indivíduos: P = pequeno; G = grande. Disputas podem ser simétricas ou assimétricas de acordo com o tamanho dos indivíduos utilizados na interação..... 20
- Tabela 2 - Classificação dos besouros escarabeíneos da espécie *Canthon rutilans cyanescens* (Número de identificação, sexo, massa e volume), coletados na UCAD, Florianópolis, SC..... 22
- Tabela 3 - Resultado das interações agonísticas para os sete diferentes tratamentos. Mlp: macho intruso pequeno; Mlg: macho intruso grande; MPp: macho proprietário pequeno; MPg: macho proprietário grande; Fp: fêmea pequena; Fg: Fêmea grande. Resultados do Modelo Linear Generalizado (GLM) com distribuição binomial para os diferentes tratamentos (* indica $p < 0,05$)..... 23
- Tabela 4 - Etograma dos padrões comportamentais exibidos em interações agonísticas entre machos da espécie *Canthon rutilans cyanescens* quando competindo por fêmeas e recursos..... 28

SUMÁRIO

AGRADECIMENTOS.....	iv
RESUMO.....	vi
ABSTRACT.....	vii
LISTA DE FIGURAS.....	viii
LISTA DE TABELAS.....	ix
SUMÁRIO.....	x
1. INTRODUÇÃO.....	11
2. OBJETIVOS.....	15
2.1. Geral.....	15
2.2. Específicos.....	15
3. MATERIAL E MÉTODOS.....	16
3.1 Coleta de escarabeíneos.....	16
3.2. Manutenção em laboratório.....	16
3.3. Experimento comportamental.....	17
3.3.1. Assimetrias de informação – fêmeas e recurso alimentar....	18
3.3.2. Assimetrias de tamanho corporal.....	19
3.3.3. Disputas.....	19
3.4. Análise de dados.....	20
4. RESULTADOS.....	22
4.1 Interações agonísticas.....	22
4.2 Descrição comportamental.....	27
5. DISCUSSÃO.....	29
6. REFERÊNCIAS.....	33

1. INTRODUÇÃO

Seleção sexual é o termo que Darwin (1871, apud ANDERSSON, 1994) cunhou para explicar o mecanismo envolvido nas diferenças entre os sexos de muitas espécies de animais. De acordo com ele, estas diferenças dependentes do sexo, seriam caracteres como: armas de combate, mecanismos de defesa contra rivais, ornamentos, sons, cores brilhantes e diferenças de força e tamanho corpóreo. O surgimento e manutenção de tais características ocorre quando os membros do mesmo sexo competem pelos indivíduos do sexo oposto, aumentando suas chances de reproduzir (ANDERSSON, 1994). A competição pelo sexo oposto pode incluir combates entre indivíduos do mesmo sexo, geralmente machos, para ter acesso às fêmeas ou pode incluir competição entre as fêmeas pelos machos, quando se trata da escolha do parceiro sexual com certas características, o que gera seleção sexual direta nessas características preferidas (ANDERSSON, 1994; WILEY & POSTON, 1996).

Os combates entre machos de muitas espécies de animais geralmente garantem ao vencedor o domínio de alguns recursos que são limitados na natureza, podendo aí serem incluídas as fêmeas (ANDERSSON, 1994). O sucesso nestas disputas está estritamente relacionado com a capacidade de cada indivíduo de defender seus recursos e manter a posse dos mesmos (PARKER, 1974). Isto pode ser avaliado pelos competidores durante um combate intraespecífico, os quais podem, portanto, tomar decisões a respeito dos riscos a serem assumidos e da intensidade das disputas com seus oponentes. Assim, os combates entre indivíduos do mesmo sexo são muitas vezes assimétricos, o que confere a alguns dos competidores maior vantagem e melhor desempenho na disputa por recursos (PARKER, 1974; MAYNARD SMITH & PARKER, 1976; ENQUIST & LEIMAR, 1987).

Nas interações agonísticas, alguns competidores apresentam características intrínsecas e extrínsecas que os diferenciam dos outros, tais como maior tamanho corpóreo e a posse prévia dos recursos que serão disputados (MAYNARD SMITH & PARKER, 1976). Numa população, o tamanho do corpo é assimétrico e está muito relacionado com a capacidade dos indivíduos de defender os recursos, uma vez que combatentes maiores e mais pesados tendem a vencer as disputas intrasexuais

(ARNOTT & ELWOOD, 2009). Isso ocorre, porque em geral, tamanho corporal está relacionado com força e com a capacidade do indivíduo de causar danos a seu oponente (ARCHER, 1988).

A interação entre indivíduos que tiveram contato prévio com um recurso e indivíduos que nunca tiveram é chamada de “assimetria de informação”. O proprietário inicial do recurso possui mais informação do mesmo do que um intruso, já que tempo e esforço foram gastos para obter conhecimento (ENQUIST & LEIMAR, 1987). Além do mais, machos de algumas espécies, na presença da fêmea, tendem a apresentar um comportamento territorialista, protegendo a fêmea e guardando o alimento. Isso se dá, principalmente porque muitas vezes há um período de gasto energético e investimento prévio por parte do macho até que a fêmea se torne receptiva e copule com ele (PARKER, 1974). Desta forma, proprietários de um recurso geralmente têm maior vantagem em um ataque do que os intrusos e, portanto, têm maior probabilidade de ganhar um combate (PARKER, 1974; ENQUIST & LEIMAR, 1987).

Besouros “rola bosta” (Scarabaeidae: Scarabaeinae) são ótimos animais para estudar seleção sexual e a influência das assimetrias no sucesso das interações agonísticas (HALFFTER, 1997). As disputas entre machos por acesso a comida e fêmeas podem ser muito intensas nos escarabeíneos e já foram documentadas em trabalhos científicos (HALFFTER & MATTHEWS, 1966; HALFFTER & EDMONDS, 1982; CHAMORRO-FLORESCANO & FAVILA, 2008; CHAMORRO-FLORESCANO *et al.*, 2011). A forte competição intraespecífica existente em muitas espécies destes besouros pode gerar seleção sexual direta em alguns caracteres, como por exemplo, no tamanho corporal (RYAN, 1997).

Os besouros escarabeíneos são na sua maioria coprófagos ou necrófagos e realocam seu alimento no solo, deixando-o afastado da fonte inicial do recurso, o que permite armazenar alimento evitando a competição, além de poderem construir ninhos para a cópula e oviposição (HALFFTER & MATTHEWS, 1966; HALFFTER & EDMONDS, 1982; HALFFTER, 1997). Existem três tipos básicos de comportamento de nidificação utilizados por estes escaravelhos: os escavadores (ou paracoprídeos), que enterram pedaços de alimento em câmaras verticais perto ou logo abaixo do depósito inicial de alimento; os residentes (ou endocoprídeos) que vivem dentro da

massa de esterco; e por último, os roladores (ou telecoprídeos), que constroem pelotas que são roladas horizontalmente até certa distância da fonte alimentar, para depois enterrá-las abaixo da superfície do solo, onde os ovos serão depositados (HALFFTER & EDMONDS, 1982).

Apesar destes insetos não viverem em sociedades, durante o processo de nidificação a cooperação entre os dois sexos pode existir e isso faz deles insetos sub-sociais (HALFFTER, 1997). Os casais constroem dois tipos de bola utilizando fezes: as bolas de alimento, que possuem um formato esférico, e as bolas-ninho, com um formato de pêra. O ovo é depositado pela fêmea no interior da bola-ninho, aonde a larva irá se desenvolver (HALFFTER, 1997). Uma vez no estágio adulto, o tamanho do corpo destes animais é fixo, já que possuem metamorfose completa, sendo o tamanho do adulto relacionado com fatores genéticos do indivíduo e com a quantidade de recurso proporcionado pelos pais na construção da bola-ninho. Assim, o tamanho corporal dos adultos depende da quantidade de alimento ingerido durante o período larval (CELI & DÁVALOS, 2001).

Os machos das espécies rolandoras contribuem consideravelmente para o processo de nidificação. Uma vez encontrado o alimento, eles constroem bolas de recurso e, junto com a fêmea, rolam a bola até o local onde será posteriormente enterrada. Durante o transporte, os machos assumem um papel mais ativo, rolando a bola na maior parte do tempo, enquanto que as fêmeas adotam uma postura passiva, uma vez que ficam em cima da bola e são transportadas para o ninho pelo macho (HALFFTER, 1997). Durante o período reprodutivo, a competição entre machos por fêmeas e alimento é acirrada, e lutas podem se tornar intensas. Geralmente, um macho intruso tenta usurpar a bola de esterco aonde a fêmea se encontra, quando rolada por um macho proprietário (HALFFTER & EDMONDS, 1982). Combates entre machos e roubo de bolas de comida já foram documentados em várias espécies de escarabeíneos roladores, especialmente na espécie *Canthon cyanellus cyanellus*, no México (CHAMORRO-FLORESCANO & FAVILA, 2008; CHAMORRO-FLORESCANO *et al.*, 2011).

Canthon rutilans é uma espécie abundante e facilmente encontrada em regiões de Mata Atlântica no sul do Brasil (CAMPOS *et al.*, 2011; FARIAS *et al.*, 2013). Alimenta-se preferencialmente de fezes (FARIAS *et al.*, 2013) e possui hábito

diurno e comportamento rolador (OLIVEIRA *et al.*, 2013), sendo uma espécie ideal em estudos de comportamento e de dinâmica das interações agonísticas intrasexuais.

Espera-se que o tamanho corporal dos indivíduos machos desta espécie, bem como o efeito residente, afetem os resultados das disputas intrasexuais; com os machos maiores e proprietários tendo maior probabilidade de vencer os combates. O tamanho das fêmeas deve também influenciar a probabilidade de vitória dos machos proprietários. Acredita-se que quanto maior o tamanho da fêmea na interação, maior a probabilidade de vitória do macho proprietário.

2. OBJETIVOS

2.1 Geral

Analisar como as assimetrias de tamanho corporal e de informação sobre o recurso alimentar influenciam as interações agonísticas entre machos de *C. rutilans*, quando competindo por alimento e acesso às fêmeas.

2.2 Específicos

- Analisar se a posse dos recursos alimentares junto com a fêmea oferece vantagem ao macho proprietário, quando competindo com um macho intruso.

- Analisar se o sucesso dos machos proprietários em combates é influenciado pelo tamanho dos machos combatentes.

- Analisar se o sucesso dos machos proprietários em combates é influenciado pelo tamanho da fêmea que está sendo disputada.

- Descrever os principais comportamentos realizados pelos machos nas disputas por recursos alimentares e fêmeas.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. Coleta de escarabeíneos

Indivíduos adultos da espécie de besouro *C. rutilans* foram coletados em uma região de Mata Atlântica, na Unidade de Conservação Ambiental Desterro (UCAD), em Florianópolis, Santa Catarina, Brasil. As coletas foram realizadas nos meses de agosto e setembro de 2015, através do uso de armadilhas de queda para besouros vivos. As armadilhas utilizadas consistiram em potes plásticos (12 cm de altura e 15 cm de diâmetro), com furos na base para o escoamento de água da chuva. Os recipientes foram enterrados ao nível do solo, preenchidos com uma camada de terra de 5 cm, iscados com fezes humanas (eficiente para atração de besouros rola-dorcas) e finalmente tampados com tampas de plástico recortadas para a entrada dos insetos.

Foram instaladas 20 armadilhas no total, espalhadas em cinco diferentes pontos, dispostos ao longo da trilha principal presente na UCAD. Em cada ponto de coleta, 4 armadilhas foram instaladas, com uma distância de aproximadamente 15 metros uma das outras. As mesmas foram montadas no período matutino e retiradas após um período de 48 horas. Os animais foram triados em campo, e besouros de outras espécies foram devolvidos para a natureza.

Os animais coletados foram transportados todos juntos em baldes plásticos com terra para o Laboratório de Ecologia Terrestre Animal (LECOTA), do Departamento de Ecologia e Zoologia (ECZ), do Centro de Ciências Biológicas (CCB), da Universidade Federal de Santa Catarina (UFSC).

3.2. Manutenção em laboratório

Os insetos capturados foram mantidos no laboratório, o qual é mantido a uma temperatura de 26°C e possui fotoperíodo das 6:00h-18:00h, onde foram conduzidos os experimentos. Recém chegados ao laboratório de criação, os animais foram sexados com auxílio de uma lupa estereoscópica, e separados em casais. Como o dimorfismo sexual nesta espécie é observado somente com lupa, já que envolve parte das pernas anteriores (Machos possuem cálcar espatulado, fêmeas possuem cálcar espimforme), os machos foram marcados com tinta de acrílico amarela (tinta de aeromodelismo marca HUMBROL ENAMEL) no élitro direito, de forma a facilitar a

posterior identificação do sexo. Esta metodologia já foi testada por Favila (1988), que observou que a marcação no élitro de besouros da espécie *Canthon cyanellus* não tem nenhum efeito no seu comportamento. Os casais foram então mantidos em pequenos potes plásticos (4 cm X 7 cm X 12 cm) com uma camada de terra esterilizada em forno micro-ondas, de aproximadamente 3 cm, que foi umidificada semanalmente com água mineral. Os animais foram alimentados duas vezes por semana com fezes de cão, provindas do biotério da UFSC.

Como os indivíduos coletados em campo eram adultos, não foi possível verificar a idade de cada espécime. No entanto, para que o estado reprodutivo de todos besouros fosse padronizado, cada macho foi deixado junto a uma fêmea por duas semanas antes dos experimentos, a fim de que tivessem a oportunidade de acasalar. Devido ao número de machos ter sido maior do que o de fêmeas, houve um revezamento de casais, assegurando que todos os machos ficassem com pelo menos uma das fêmeas. Bolas de alimento e bolas-ninho foram encontradas em todos os potes nestas duas semanas de pareamento sexual antes do início dos experimentos. Este método foi utilizado por Favila (1993) para detalhar o processo de cópula e nidificação em diferentes idades reprodutivas de *Canthon cyanellus*.

Para analisar as assimetrias de tamanho, cada indivíduo foi pesado (peso vivo) com uma balança digital (marca TANITA model 1210N, de precisão entre 0.002 – 20g). Os besouros foram também medidos com um paquímetro manual, e foram obtidas duas diferentes medidas: Comprimento total do corpo (do clipeo ao pigídio) e largura do pronoto. Com estes valores, o volume corporal de cada besouro foi calculado, seguindo a fórmula de Iglesias-Rios & Hernández (1993), no qual o volume de escarabeídeos é calculado como: $V = 0,4338 \times \text{Largura}^2 \times \text{Comprimento}$ (onde o valor 0,4338 é uma constante utilizada para a família Scarabaeidae).

3.3. Experimento comportamental

O experimento consistiu em provocar interações competitivas entre dois indivíduos machos, disputando por uma fêmea junto com o recurso alimentar a fim de analisar a influência das assimetrias de informação e de tamanho corpóreo nas disputas intrasexuais. Para isso, foram construídas 12 arenas circulares (10 cm de diâmetro, 5 cm de altura), feitas de cartolina branca e dispostas em uma base de isopor (Figura 1). Cada uma destas possuía uma porta (1 cm X 1 cm) que podia ser

aberta ou fechada com o decorrer do experimento. O fundo de cada arena foi forrado com papel filtro, para que houvesse melhor aderência dos besouros ao caminhar. Para cada interação, foi construída uma bola de alimento artificial (de 1,5 g), semelhante às feitas por besouros da espécie *C. rutilans* em condições naturais. Estas foram confeccionadas com fezes de cachorro, e polvilhadas com farinha de trigo, a fim de absorver o excesso de umidade da bola, dar consistência a esta, e permitir sua aderência no papel filtro.

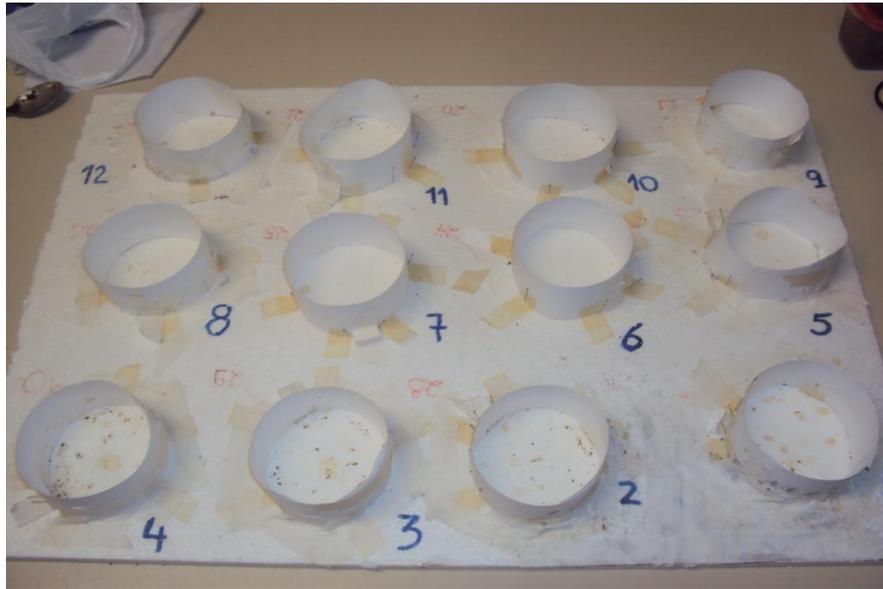


Figura 1 - Arenas construídas com uma base de isopor e paredes de cartolina para a análise das interações agonísticas entre besouros da espécie *Canthon rutilans cyanescens*.

3.3.1 Assimetrias de informação - fêmeas e recurso alimentar

Cada interação competitiva aconteceu em uma arena diferente, sempre existindo apenas três indivíduos (2 machos e uma fêmea) por interação. Em cada arena foi colocada inicialmente uma bola de alimento, um macho e uma fêmea. Foi considerado que ambos os indivíduos formavam um casal quando o macho passou a rolar a bola de esterco e a fêmea adotou uma postura passiva, permitindo ser transportada acima desta pelo macho; no entanto, em alguns momentos a fêmea também contribuiu parcialmente para a rolagem da bola (HALFFTER, 1997). Os experimentos foram iniciados apenas quando os dois indivíduos realizavam o típico comportamento de formação de casal por 15 minutos (Figura 2). Os machos desses casais foram então considerados machos proprietários, por terem um acesso prévio

às fêmeas e ao alimento. Após este período de tempo, um segundo macho era introduzido na arena, sendo denominado intruso e marcado com tinta de acrílico vermelha no élitro direito, permitindo sua distinção visual dos machos proprietários.



Figura 2 - Comportamento de pareamento sexual de besouros da espécie *Canthon rutilans cyanescens* observado em arenas de cartolina em período vespertino, em Florianópolis, SC. Macho proprietário à esquerda (marcado de amarelo no élitro) rolando a bola de esterco, e a fêmea sobre esta, em repouso.

3.3.2 Assimetrias de tamanho corporal

Duas classes foram definidas para o estudo das assimetrias de tamanho: indivíduos grandes e pequenos. A cada interação, cada um dos três indivíduos (dois machos e uma fêmea) foi classificado como grande ou pequeno, em comparação com os outros dois. Portanto, “ser pequeno” ou “ser grande” não dependeu de um valor fixo, mas sim da relação de tamanho entre eles, tendo sido estabelecida uma diferença mínima de massa (0,03g) e de volume (0,02 cm³) para esta classificação.

3.3.3 Disputas

Após a introdução dos três besouros em cada arena, iniciou-se o estudo das interações competitivas. Os tratamentos em virtude das assimetrias corporais estão detalhados na Tabela 1. Cada tratamento foi replicado 10 vezes, totalizando 70 interações competitivas. Devido ao baixo número de indivíduos coletados, os besouros foram reutilizados nos experimentos, podendo ser intrusos ou invasores em diferentes tratamentos. Esperava-se pelo menos 24h horas para que o mesmo animal fosse reutilizado em uma nova interação.

Tabela 1 - Tratamentos utilizados na análise das interações agonísticas entre dois machos (proprietário e intruso) e uma fêmea, da espécie *Canthon rutilans cyanescens*. Tamanho dos indivíduos: P = pequeno; G = grande. Disputas podem ser simétricas ou assimétricas de acordo com o tamanho dos indivíduos utilizados na interação.

Tratamento	Intruso	Proprietário	Fêmea	Relação proprietário/intruso	Relação de tamanho entre todos indivíduos
1	P	P	G	Simétrica	Assimétrica
2	P	G	G	Assimétrica	Assimétrica
3	G	P	G	Assimétrica	Assimétrica
4	P	G	P	Assimétrica	Assimétrica
5	G	P	P	Assimétrica	Assimétrica
6	G	G	P	Simétrica	Assimétrica
7	P/G	P/G	P/G	Simétrica	Simétrica

Nos primeiros 10 minutos de interação as portas das arenas foram mantidas fechadas, e apenas após este período de tempo, eram então abertas. Um macho foi considerado vencedor e o outro perdedor, dentro de um período de tempo de até 20 minutos. A vitória foi concedida ao macho que manteve a posse da bola e da fêmea por 10 minutos, enquanto que o outro macho não combateu mais pelo recurso (CHAMORRO-FLORESCANO *et al.*, 2011). Os machos que abandonaram as arenas pelas portas antes disso foram considerados perdedores. Caso o combate se estendesse pelos 20 minutos da interação, o macho dominante, ou seja, aquele que mantivesse a posse da bola por mais tempo durante os 20 minutos, seria o vencedor.

Em termos de tamanho corporal, o último tratamento apresenta uma interação inteiramente simétrica. Este tratamento, portanto, permite a análise exclusiva da influência das assimetrias de informação nos combates.

As interações de competição foram registradas através de filmagens com uma câmera fotográfica (Canon EOS Rebel T3). Com este registro, construiu-se um etograma, descrevendo os principais comportamentos envolvidos em uma competição intrasexual entre machos de *C. rutilans cyanescens*.

3.4. Análise de dados

Os resultados das 70 interações competitivas foram registrados em uma planilha Excel e analisados estatisticamente através de uma análise de modelo linear generalizado (GLM) no pacote estatístico R. As respostas das interações

foram organizadas como a variável dependente, sendo esta binomial (zero ou um - se ganha ou perde o proprietário) e analisadas em função dos sete tratamentos.

4. RESULTADOS

4.1 Interações agonísticas

Um total de 49 indivíduos da espécie *C. rutilans* foi coletado, sendo 29 machos e 20 fêmeas. Os indivíduos tiveram uma grande variação de tamanho: o volume dos machos coletados variou entre 0,025 cm³ e 0,101 cm³, e o das fêmeas entre 0,025 cm³ e 0,088 cm³. Já a massa dos machos variou entre 0,094 g e 0,222 g, enquanto que o das fêmeas variou entre 0,084 g e 0,192g (Tabela 2).

Tabela 2 - Classificação dos besouros escarabeíneos da espécie *Canthon rutilans cyanescens* (Número de identificação, sexo, massa e volume), coletados na UCAD, Florianópolis, SC.

Identificação	Sexo	Peso (g)	Volume (cm ³)	Identificação	Sexo	Massa (g)	Volume (cm ³)
1	macho	0,200	0,097	2	fêmea	0,178	0,077
3	macho	0,172	0,069	4	fêmea	0,116	0,036
5	macho	0,110	0,041	6	fêmea	0,192	0,065
7	macho	0,124	0,044	8	fêmea	0,190	0,068
9	macho	0,222	0,101	10	fêmea	0,132	0,050
11	macho	0,154	0,060	12	fêmea	0,154	0,050
13	macho	0,160	0,076	14	fêmea	0,150	0,050
15	macho	0,146	0,052	16	fêmea	0,184	0,075
17	macho	0,190	0,080	18	fêmea	0,146	0,045
19	macho	0,194	0,080	21	fêmea	0,166	0,059
20	macho	0,182	0,074	23	fêmea	0,164	0,065
22	macho	0,168	0,070	27	fêmea	0,186	0,070
24	macho	0,094	0,025	29	fêmea	0,126	0,046
25	macho	0,198	0,075	31	fêmea	0,172	0,067
26	macho	0,120	0,041	34	fêmea	0,116	0,035
28	macho	0,146	0,051	36	fêmea	0,084	0,025
30	macho	0,210	0,086	38	fêmea	0,190	0,088
32	macho	0,210	0,096	42	fêmea	0,116	0,036
33	macho	0,174	0,075	44	fêmea	0,192	0,072
35	macho	0,156	0,057	46	fêmea	0,150	0,058
37	macho	0,124	0,052				
39	macho	0,204	0,085				
40	macho	0,138	0,047				
41	macho	0,170	0,070				
43	macho	0,170	0,058				
45	macho	0,160	0,068				
47	macho	0,114	0,038				
48	macho	0,202	0,086				
49	macho	0,114	0,035				

Durante a montagem das interações nas arenas, nem todos os machos e fêmeas introduzidos na arena formaram casais. Em seis interações, a fêmea não mostrou interesse pelo macho, que rolou a bola-alimento sozinho. Em outras duas, o macho recusou a subida da fêmea na bola, atacando-a com comportamentos ofensivos apresentados pelos machos desta espécie. Estes pares não foram utilizados no estudo, uma vez que a premissa básica para haver a interação era a existência de um macho e fêmea apresentando um comportamento de casal.

Os resultados das 70 interações observadas, bem como a análise estatística para os tratamentos estão resumidos na Tabela 3. Observou-se que dois tratamentos mostraram resultados semelhantes entre si, mas estatisticamente diferentes dos outros cinco.

Tabela 3 - Resultado das interações agonísticas para os sete diferentes tratamentos. MIp: macho intruso pequeno; MIg: macho intruso grande; MPp: macho proprietário pequeno; MPg: macho proprietário grande; Fp: fêmea pequena; Fg: Fêmea grande. Resultados do Modelo Linear Generalizado (GLM) com distribuição binomial para os diferentes tratamentos (* indica $p < 0,05$).

Tratamento	Interação	Vitória do Intruso	Vitória do proprietário	Partilha	p	Total
1	MIp-MPp-Fg	2	8	0	1	10
2	MIp-MPg-Fg	0	9	1	0,996	10
3	MIg-MPp-Fg	8	2	0	0,01314*	10
4	MIp-MPg-Fp	0	10	0	0,996	10
5	MIg-MPp-Fp	9	1	0	0,00653*	10
6	MIg-MPg-Fp	2	8	0	1	10
7	Simétrico	3	7	0	0,608	10
Total		24	45	1		70

No primeiro tratamento (MIp-MPp-Fg) as relações de tamanho entre os machos foi simétrica (ambos pequenos), embora a relação entre todos os indivíduos tenha sido assimétrica, uma vez que a fêmea era maior que os competidores. Observou-se 80% de vitória por parte dos machos proprietários neste tipo de interação.

No segundo tratamento (MIp-MPg-Fg), a fêmea utilizada foi grande, bem como o macho proprietário. Já o macho intruso, foi pequeno, havendo assim uma relação assimétrica de tamanho entre os machos. Neste tipo de interação, 90% dos machos proprietários venceram as disputas, enquanto que o intruso não venceu nenhuma, indicando que o tamanho reduzido e o desconhecimento do recurso foram

desvantajosos para os machos intrusos nesta competição. Em um dos experimentos, ambos os machos compartilharam a mesma bola-alimento e alimentaram-se simultaneamente desta, sem apresentar qualquer comportamento agonístico, enquanto a fêmea manteve-se imóvel junto aos machos e à bola de esterco. Este resultado foi considerado como partilha de recurso.

O tratamento três (MIg-MPp-Fg) foi também assimétrico para os machos. No entanto, desta vez o macho intruso utilizado foi grande em relação ao proprietário. A fêmea foi grande em relação ao macho proprietário também, e portanto, simétrica ao macho que foi introduzido depois. Das dez interações, oito foram vencidas pelos machos intrusos e duas pelos proprietários. Apesar da vantagem do proprietário referente ao conhecimento do recurso, o macho intruso de maior tamanho do corpo obteve maior sucesso nas disputas.

O tratamento quatro (MIp-MPg-Fp) teve como casal inicial uma fêmea pequena com um macho grande. O macho introduzido posteriormente foi pequeno em relação ao proprietário, e neste tipo de interação, o intruso não venceu nenhum combate. Todas as disputas foram vencidas pelos machos proprietários grandes (10 de 10), com sucesso total nos combates e interações agonísticas.

No tratamento cinco (MIg-MPp-Fp), o primeiro casal colocado na arena foi pequeno em relação ao macho que posteriormente seria introduzido para competir pelos recursos. Portanto, houve uma relação de assimetria entre o intruso e o casal. De todas as disputas, 90% foi vencida pelos machos intrusos, que apesar de terem a desvantagem em relação à informação do recurso, possuíam maior tamanho corpóreo. Apenas um macho proprietário foi vencedor para este tratamento.

A sexta interação (MIg-MPg-Fp) foi composta por uma fêmea pequena e por dois machos competidores simétricos, grandes em relação a ela. O resultado desta interação foi idêntico ao encontrado para o tratamento um (MIp-MPp-Fg), onde os machos também eram simétricos, porém assimétricos em relação à fêmea. Machos proprietários venceram 80% das interações, enquanto que os intrusos apenas 20%.

O último tratamento foi inteiramente simétrico para o tamanho do corpo, no qual todos os indivíduos da arena possuíam tamanho corporal o mais próximo possível, de forma a serem considerados iguais. Isto possibilitou uma análise

exclusiva da assimetria de informação “proprietário/intruso”. Machos proprietários tiveram sucesso em 70% dos casos, vencendo dos intrusos, que obtiveram sucesso em apenas 30% dos combates.

No geral, a assimetria de informação do recurso, ou seja, ser proprietário da bola de alimento e da fêmea ou ser intruso, teve influência sobre o sucesso dos machos nas interações. Os tratamentos um, seis e sete são simétricos para o tamanho dos machos e permitem, portanto, uma análise exclusiva do efeito da assimetria de informação nas disputas agonísticas (Figura 3). Observou-se que a propriedade dos recursos confere vantagem ao macho que primeiro o encontra, quando disputando com um outro macho de mesmo tamanho (8 vitórias nos tratamentos um e seis; e sete vitórias no último tratamento; sendo estes três tratamentos considerados estatisticamente similares entre si). O tamanho das fêmeas em relação ao tamanho dos machos da interação, por sua vez, mostrou não influenciar os resultados dos combates, uma vez que os três tratamentos (nos quais o tamanho das fêmeas foi simétrico e assimétrico em relação ao dos machos) não apresentaram diferenças estatísticas significativas.

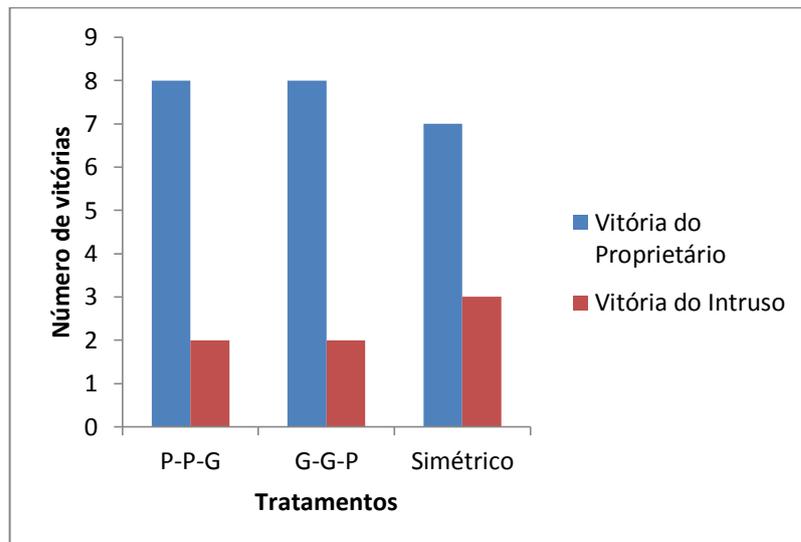


Figura 3 - Disputas simétricas para o tamanho dos machos de besouros da espécie *Canthon rutilans cyanescens*, Florianópolis, SC. Os tratamentos estão apresentados na ordem “Macho intruso – Macho proprietário – Fêmea”

O tamanho do corpo dos machos teve uma influência significativa no resultado das interações agonísticas. Isto pode ser observado nos tratamentos assimétricos para o tamanho dos machos (tratamento dois, três, quatro e cinco), nos quais os machos maiores ganharam a maioria das disputas, independente de sua posição ser proprietário ou intruso (Figura 4). O tamanho das fêmeas em relação aos machos da interação mostrou mais uma vez não influenciar o resultado dos combates, uma vez que os tratamentos dois (Mlp-MPg-Fg) e quatro (Mlp-MPg-Fp) tiveram resultados semelhantes estatisticamente, bem como três (Mlg-MPp-Fg) e cinco (Mlg-MPp-Fp), sendo diferentes apenas para o tamanho das fêmeas.

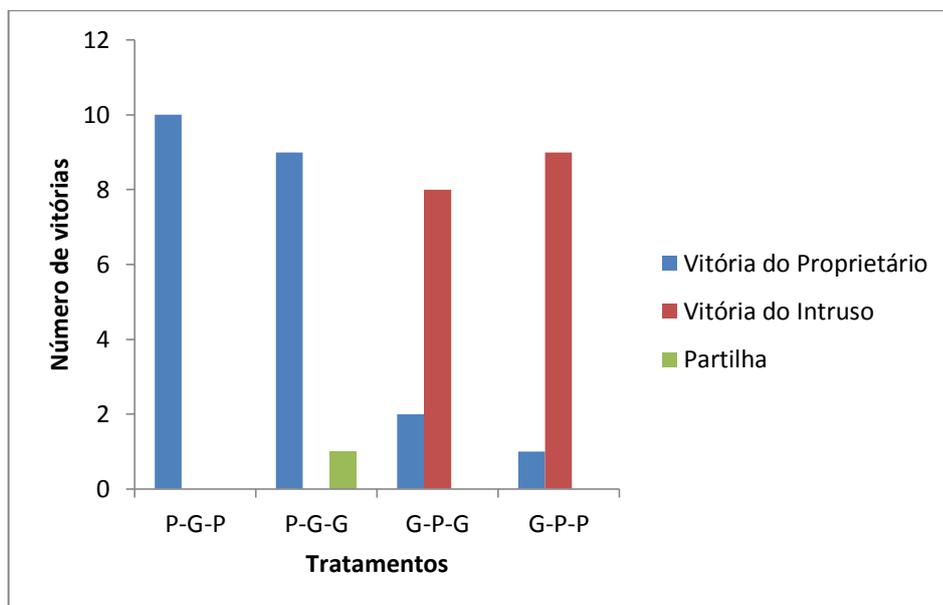


Figura 4 - Disputas assimétricas para o tamanho dos machos de besouros da espécie *Canthon rutilans cyanescens*, Florianópolis, SC. Os tratamentos estão apresentados na ordem “Macho intruso – Macho proprietário – Fêmea”

O resultado do experimento, portanto, mostrou que os tipos de assimetria em relação ao tamanho do corpo e à informação do recurso influenciam o resultado das disputas. No entanto, o maior tamanho corporal mostrou-se consideravelmente mais relevante do que a assimetria de informação (proprietário ou invasor), já que os resultados para os tratamentos três e cinco foram significativamente diferentes dos outros tratamentos ($p < 0,05$). Isso se deu, pois nesses tratamentos os machos intrusos, que apesar de terem desvantagem da assimetria de informação, ainda

assim, ganharam a maior parte das interações por serem maiores em relação aos proprietários.

4.2. Descrição comportamental

Dentre as 70 interações analisadas, observou-se que, apesar da intensidade e duração das disputas variar consideravelmente, existem alguns padrões comportamentais estereotipados envolvidos na maioria dos combates entre os machos desta espécie. As interações agonísticas entre eles serviu, portanto, de base para a construção de um repertório comportamental de competição entre machos de *C. rutilans cyanescens*, que descreve os principais comportamentos observados durante as disputas pelos recursos (Tabela 4).

Os comportamentos observados foram categorizados em padrões de ataque, defesa e exploração. Todos eles foram apresentados tanto pelos machos proprietários quanto pelos intrusos, variando de acordo com cada tratamento. Cinco tipos de comportamentos foram classificados dentro do padrão “ataque”. Três tipos de comportamentos foram relacionados à defesa do animal, como o ato de fugir do outro oponente, ou de proteger-se contra um comportamento de ataque. Um único comportamento, no qual um macho aproxima-se do outro e logo em seguida afasta-se dele, foi considerado como um comportamento de avaliação e, portanto classificado dentro da categoria de exploração.

Tabela 4 - Etograma dos padrões comportamentais exibidos em interações agonísticas entre machos da espécie *Canthon rutilans cyanescens*, quando competindo por fêmeas e recursos.

Categoria	Ato comportamental	Descrição
Ataque	Arremesso	Movimento feito sobre a bola-alimento. Indivíduo macho eleva o corpo (ficando em uma posição vertical), segura o outro com as pernas dianteiras (podendo ter auxílio do segundo par de pernas), e o arremessa para fora da bola-alimento, podendo este (o arremesso) ser para qualquer direção.
	Golpe de impacto	Movimento realizado de cima da bola-alimento. Um indivíduo coloca a cabeça sobre o corpo do outro (geralmente sobre o clipeo, mas pode ser na parte lateral do tórax ou no abdômen) e encaixa as pernas dianteiras por baixo do corpo do segundo. Com um movimento acelerado (como uma batida) desloca as pernas dianteiras para cima, junto com uma flexão do pronoto e do clipeo, de forma a jogar o adversário para fora da bola-alimento ou afastar o indivíduo que tenta subir nesta.
	Puxar e empurrar	Movimento feito em cima da bola-alimento. Dois indivíduos machos elevam o corpo (ficando em uma posição vertical), seguram um ao outro com as pernas dianteiras (podendo ter auxílio das pernas medianas), e movimentam o corpo para frente e para trás, até que um deles caia para fora da bola de esterco.
	Perseguição	Indivíduo macho desce da bola-alimento e persegue o outro por trás com seu corpo elevado do solo, de forma a ficar maior que o oponente.
	Tomada de pódio	Indivíduo macho sobe na bola-alimento e posiciona-se em sua parte mais alta, ficando mais elevado que o outro macho, que também se encontra nesta. No topo da bola-alimento, o macho vira seu corpo em direção ao outro e realiza algum outro comportamento de ataque (dos citados anteriormente).
Defesa	Guarda	Macho com posse da bola desloca-se circularmente em cima da bola-alimento com a cabeça apontada para o segundo macho que aproxima-se desta, acompanhando assim, seu deslocamento.
	Fuga	Indivíduo afasta-se rapidamente do outro, perante qualquer comportamento ofensivo dele. Este comportamento pode ser observado tanto na bola-alimento, quanto na superfície do solo.
	Proteção	Encolhimento de algumas ou todas as pernas, bem como fechamento do clipeo e retração das antenas, perante qualquer comportamento ofensivo ou de aproximação realizado por outro indivíduo.
Exploração	Avaliação	Indivíduo macho faz uma aproximação em direção ao outro; e em seguida, recua de maneira mais acelerada que a aproximação, afastando-se dele.

5. DISCUSSÃO

Os besouros escarabeíneos rolares dependem diretamente das bolas-alimento construídas a partir da fonte alimentar, uma vez que estas servem como recurso alimentar e são também usadas na formação das bolas-ninho; sendo, portanto, intimamente relacionadas com sua reprodução (HALFFTER, 1997). Competição pelos recursos pode se tornar acirrada entre diferentes espécies de escarabeíneos, bem como entre indivíduos da mesma espécie. O hábito de rolar uma bola de alimento deve ter sido desenvolvido, portanto, como uma forma de reduzir a intensa competição inter e intra-específica existente, uma vez que uma porção de alimento é rapidamente realocada para longe da fonte inicial de comida (HALFFTER & MATTHEWS, 1966; HALFFTER & EDMONDS, 1982). Durante este processo de rolar as bolas-alimento, roubos de bolas e combates geralmente entre machos acontecem, podendo tornar-se intensos (HALFFTER & EDMONDS, 1982; FAVILA & DÍAZ, 1996; CHAMORRO-FLORESCANO & FAVILA, 2008; CHAMORRO-FLORESCANO *et al.*, 2011). A espécie *Canthon rutilans cyanescens* não é exceção, existindo uma forte competição por recursos, o que inclui roubo de bolas de esterco e confrontos diretos entre machos, que apresentam um repertório de comportamentos agonísticos, como foi observado no presente estudo.

A presença de assimetrias na competição por recursos, como a assimetria de informação e de tamanho, altera a capacidade dos combatentes de defender os recursos (*resource holding power*), o que torna as disputas em uma batalha desigual, na qual alguns indivíduos apresentam vantagens sobre outros (PARKER, 1974; ENQUIST & LEIMAR, 1987). No presente trabalho, foi encontrado que o desenlace dos combates entre machos de *Canthon rutilans cyanescens* é claramente influenciado por dois diferentes fatores: tamanho do corpo e conhecimento dos recursos disputados. Foi observado que a posse dos recursos limitados (pelotas de esterco e fêmeas), bem como maior tamanho corpóreo, aumentam a probabilidade dos machos de vencer com sucesso as disputas intrasexuais. Além do mais, o tamanho do corpo mostrou ter uma influência significativamente maior do que a posse dos recursos nos resultados das interações. Estes resultados foram concordantes com os encontrados no trabalho de Chamorro-Florescano e colaboradores (2011), para a espécie *Canthon cyanellus cyanellus*, no qual o tamanho do corpo também teve uma influência maior do que a posse dos

recursos nas disputas entre machos, ainda que ambos fatores conferissem vantagem ao competidor.

A assimetria de tamanho está relacionada com a capacidade de defender os recursos, na qual indivíduos maiores geralmente têm maior probabilidade de vencer combates (ANDERSSON, 1994; ARNOTT & ELWOOD, 2009). A vitória dos machos maiores na maioria das interações se dá pelo fato de que o tamanho dos animais está geralmente relacionado com sua força e capacidade de causar danos nos oponentes (ARCHER, 1988). Os espécimens de *Canthon rutilans cyanescens* apresentam grande variabilidade de tamanho, representada por volume e peso. Como previsto, esta variação de tamanho teve um importante efeito na resposta dos combates (aumentaram sua capacidade competitiva), quando dois machos disputaram por uma fêmea e uma bola de alimento.

A influência da assimetria de informação no sucesso das disputas acontece, pois o dono do recurso gasta mais tempo explorando-o e, portanto, possui mais informação a respeito dele (ENQUIST & LEIMAR, 1987). Chamorro-Florescano e colaboradores (2011) encontraram que, para a espécie *Canthon cyanellus cyanellus*, os donos das bolas-alimento têm maior probabilidade de ganhar lutas contra intrusos que tentaram roubar o recurso. Sato & Hiramatsu (1993), estudando uma espécie de besouro rolator da África, *Kheper platynotus*, encontraram que os donos de bolas de comida vencem 73% dos confrontos com machos intrusos. Este resultado é altamente semelhante com os resultados encontrados no presente estudo nas interações simétricas de tamanho do corpo dos machos: tratamento um, seis e sete, nos quais 80%, 80% e 70% dos combates foram respectivamente vencidos pelos machos proprietários. Já o tamanho das fêmeas utilizadas nos diferentes tratamentos mostrou não influenciar os resultados das disputas entre os machos, uma vez que as diferenças estatísticas entre os tratamentos que variavam apenas para o tamanho da fêmea não foram significativas. Isto sugere que a informação a respeito do tamanho das fêmeas nesta espécie não afeta a resolução do conflito.

Um resultado interessante do experimento realizado foi a partilha de recursos, observado pontualmente no tratamento dois, no qual o macho intruso era pequeno e o proprietário grande. Nesta interação, nenhum comportamento agonístico foi observado e, mesmo que a bola-alimento não tenha sido repartida fisicamente pelos

machos, ambos se alimentaram concomitantemente dela. A partilha do recurso já foi anteriormente observada por besouros rola-dor de *Canthon cyanellus cyanellus*, nos quais esta estratégia é comum e frequente em combates tanto simétricos quanto assimétricos em relação ao tamanho do corpo dos machos (CHAMORRO-FLORESCANO *et al.*, 2011). No entanto, nessa espécie, a bola-alimento é fisicamente dividida em duas partes de tamanho semelhante. O resultado do presente experimento, mesmo sem a divisão de bola-alimento, mostra que em *Canthon rutilans cyanescens* existe o comportamento de partilha de recurso, muito embora o fato de ter sido observado apenas uma vez em 70 interações indique que a sua probabilidade é baixa.

Mesmo concluindo que o tamanho corporal e o conhecimento prévio do recurso são fatores decisivos nas lutas entre machos de *Canthon rutilans cyanescens*, é importante levar em conta que vários outros fatores, intrínsecos e extrínsecos, podem influenciar o sucesso dos combatentes, principalmente quando estão na natureza (*in situ*). O estado reprodutivo dos besouros rola-dor, bem como o estágio de maturação das suas gônadas são fatores que influenciam na frequência das cópulas e no comportamento dos indivíduos, quando competindo por recursos (FAVILA, 1988; CHAMORRO-FLORESCANO & FAVILA, 2009; CHAMORRO-FLORESCANO *et al.*, 2011). No presente estudo, a variável do estado reprodutivo dos indivíduos foi minimizada através da metodologia utilizada, na qual machos e fêmeas foram mantidos juntos por duas semanas antes do início do experimento. Desta forma, esperou-se que os indivíduos tenham tido experiências sexuais prévias às interações. No entanto, o estado de maturação das gônadas de ambos os sexos não pôde ser determinado, uma vez que os besouros foram coletados na natureza e não havia o conhecimento do desenvolvimento sexual de cada animal. Outra variável que não pôde ser isolada e que pode ter influenciado, em parte, a resposta dos combates, foi a idade. O gasto energético envolvido no processo de reprodução parece diminuir com a idade do indivíduo, seja ele macho ou fêmea, sendo que a taxa de sucesso nas disputas pode ser resultado de um comportamento mais agressivo adotado pelo animal, relacionado com sua idade (CHAMORRO-FLORESCANO *et al.*, 2011). Por último, a experiência prévia em combates e a habilidade individual de lutar também são fatores que podem influenciar os resultados das interações agonísticas. Gómez (2014) encontrou que a experiência

adquirida por machos de *Canthon cyanellus cyanellus* em lutas prévias influenciou o comportamento exibido durante as interações agonísticas, alterando positivamente o resultado dos conflitos intrasexuais. Assim, machos que já haviam combatido outros machos em disputas anteriores venceram mais combates do que aqueles que nunca tinham tido experiência prévia em combates intrasexuais.

Outros fatores, intrínsecos ou extrínsecos podem levar aos indivíduos de ambos os sexos a não formar casais e, portanto, não copular. Os resultados deste estudo mostraram que em algumas interações, os indivíduos que foram inicialmente postos nas arenas não apresentaram o típico comportamento de formação de casal: em dois casos, o macho recusou a fêmea e em outros seis, as fêmeas não se dirigiram às bolas-alimento, de forma que os machos as rolaram sozinhos. Sabe-se que, em *Canthon cyanellus cyanellus*, machos são capazes de detectar as diferenças do estado reprodutivo das fêmeas e, a partir disto, modulam a frequência com que vão acasalar com elas (CHAMORRO-FLORESCANO & FAVILA, 2009). Além disso, as fêmeas destes besouros também têm a capacidade de reconhecer o estado fisiológico dos machos, podendo assim selecionar alguns deles, evitando copular com indivíduos que possivelmente tenham gametas de baixa qualidade (FAVILA, 1988; GÓMEZ, 2014). Portanto, a não aceitação de indivíduos do outro sexo pode ser reflexo de um reconhecimento do estado fisiológico deles e a consequente e deliberada escolha do parceiro sexual, e isso também, provavelmente acontece para *C. rutilans*.

Monopolizar os parceiros sexuais e os recursos durante o processo reprodutivo é um importante fator que afeta a força da seleção sexual (EMLEN & ORING, 1977). Neste contexto, cada competidor possui uma habilidade diferente de competir, o que é resultado de uma somatória de fatores intrínsecos e extrínsecos ao indivíduo, e que por sua vez, alteram a sua capacidade de manter os recursos (*resource holding power*). A seleção sexual, portanto, deveria favorecer características nos indivíduos que influenciam positivamente o seu sucesso na competição pelo sexo oposto (PARKER, 1974). Tamanho corpóreo maior e uso da informação a respeito do recurso mostraram aumentar a capacidade de besouros machos da espécie *Canthon rutilans cyanescens* de defender seus recursos e devem, portanto, estar sendo selecionados positivamente pela seleção sexual.

REFERÊNCIAS

ANDERSSON, M. B. 1994. **Sexual selection**. Princeton: University Press. 624p.

ARCHER, J. 1988. **The Behavioural biology of aggression**. Cambridge: Cambridge University Press. 257p.

ARNOTT, G., ELWOOD, R. W. 2009. Assessment of fighting ability in animal contests. **Animal Behaviour** 77: 991-1004.

CAMPOS, R. C., ANDERSON, A. B., ROVAI, A. S., TONETTA, D., SCHMIDT, G., MARTINS, I. M., HERNÁNDEZ, M. I. M., FAVILA, M. E. 2011. Diversidade funcional em assembleias de escarabeíneos em um fragmento de Mata Atlântica. P. 25-31. In: DORIA, J. G., GIANUCA, A., & HERNANDEZ, M. I. M. (Orgs.). **Ecologia de campo no Parque Municipal da Lagoa do Peri**. Florianópolis, SC. UFSC/CCB/PPGE Ecologia. 250 p.

CELI, Y., DÁVALOS, A. 2001. **Manual de monitoreo: Los escarabajos peloteros como indicadores de la calidad ambiental**. Quito, EQ. EcoCiencia. 71p.

CHAMORRO-FLORESCANO, I. A., FAVILA, M. E. 2008. Male reproductive status affects contest outcome during nidification in *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte (Coleoptera: Scarabaeidae). **Behaviour** 145: 1811-1821.

CHAMORRO-FLORESCANO, I. A., FAVILA, M. E. 2009. The reproductive status of both sexes affects the frequency of mating and the reproductive success of males in the ball roller beetle *Canthon cyanellus cyanellus* (Coleoptera: Scarabaeidae). **Behaviour** 146: 1499-1512.

CHAMORRO-FLORESCANO, I. A., FAVILA, M. E., MACÍAS-ORDÓÑEZ, R. 2011. Ownership, size and reproductive status affect the outcome of food ball contests in a dung roller beetle: when do the enemies share? **Evolutionary Ecology** 25: 277-289.

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

ENQUIST, M., LEIMAR, O. 1987. Evolution of fighting behaviour: the effect of variation in resource value. **Journal of Theoretical Biology** 107: 187-205.

FARIAS, P. M., SCARPONI, T. M., ANGRI, C., MARQUES, J. S. J., OORTMAN, M. S., OLIVEIRA, A. F. S. de, HERNÁNDEZ, M. I. M. & ARELLANO, L. 2013. Fezes de carnívoros, herbívoros ou onívoros: Quais preferem os besouros escarabeíneos como recurso alimentar? In: FARIAS, D. L., OLIVEIRA, A. F. S., PETRUCIO, M. M., HERNANDEZ M. I. M. (Orgs.). **Ecologia de campo: ecossistemas terrestres, de águas continentais e marinhos**. Florianópolis, SC. UFSC/CCB/PPGE Ecologia. 319p.

FAVILA, M. E. 1988. Comportamiento durante el periodo de maduración gonádica en un escarabajo rodador (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae). **Folia Entomologica Mexicana** 76:55-64.

FAVILA, M. E. 1993. Some ecological factors affecting the life-style of *Canthon cyanellus cyanellus* (Coleoptera: Scarabaeidae): an experimental approach. **Journal of Entomology Evolution** 5: 319-328.

FAVILA, M. E., DÍAZ, A. 1996. *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte (Coleoptera: Scarabaeidae) makes a nest in the field with several brood balls. **Coleopterists Bulletin** 50: 52-60.

GÓMEZ, L. G. 2014. **Elección de machos por parte de las hembras de *Canthon cyanellus cyanellus* (Coleoptera: Scarabaeinae)**. Tese (doutorado em Ciências). Xalapa, Veracruz, México. 29 f.

HALFFTER, G. 1997. Subsocial behaviour in Scarabaeinae beetles. p. 237-259. In: CHOE, J. C. & CRESPI, B. J. (Eds.). **The Evolution of social behaviour in insects and arachnids**. Cambridge University Press, Cambridge. 552p.

HALFFTER, G., EDMONDS, W. D. 1982. **The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae)**. An evolutive and ecological approach. Publication 10. México. Instituto de Ecología. 176p.

HALFFTER, G., MATTHEWS E. G. 1966. The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). **Folia Entomologica Mexicana** 12:1-312.

IGLESIAS-RIOS, R., HERNANDEZ, M. I. M. 1993. Avaliação do tamanho do corpo de insetos em três famílias de Coleoptera: Scarabaeidae, Elateridae e Hydrophilidae. **Revista Brasileira de Biologia**, 53: 37-41.

MAYNARD SMITH, J., PARKER, G. A. 1976. The logic of asymmetric contests. **Animal Behaviour** 24: 159-175.

OLIVEIRA, C. C., WUERGES, M., HERNÁNDEZ, M. I. M. 2013. Besouros rola-bosta: os lixeiros da floresta. p.124-133. In: GRAIPEL, M. E., ERBES, C. M., SAITO, E. N., FANTACINI, F. M. (Orgs). **Biodiversidade da Costa Esmeralda: Um Patrimônio Natural**. Florianópolis, SC. Ed. Simbiosis. 144p.

PARKER, G. A. 1974. Assessment strategy and the evolution of fighting behavior. **Journal of Theoretical Biology** 47: 223-246.

RYAN, M. J. 1997. Sexual selection and mate choice. p. 179-202. In: KREBS, J. R. & DAVIES, N. B. **Behavioral Ecology: an evolutionary approach**. Oxford: Blackwell Publishing, 464p.

SATO, H., HIRAMATSU, K. 1993. Mating behaviour and sexual selection in the African ball-rolling scarab *Kheper platynotus* (Bates), (Coleoptera, Scarabaeidae). **Journal of Natural History** 27:657-668.

WILEY, R. H., POSTON, J. 1996. Perspective: indirect mate choice, competition for mates, and coevolution of the sexes. **Evolution** 50: 1371-1381.