

Karina Farina

**COMPORTAMENTO AGONÍSTICO DE *COPROPHANAEUS*
SAPHIRINUS (COLEOPTERA: SCARABAEINAE) E
INFLUÊNCIA DO MORFOTIPO DO MACHO EM
CONFRONTOS ASSIMÉTRICOS**

Trabalho apresentado ao Curso de
Graduação em Ciências Biológicas da
Universidade Federal de Santa
Catarina como parte dos requisitos
para obtenção do título de Bacharel em
Ciências Biológicas.

Orientadora: Prof^a. Dr^a. Malva Isabel
Medina Hernández

Florianópolis
2016

Ficha de identificação da obra elaborada pelo autor
através do Programa de Geração Automática da Biblioteca Universitária
da UFSC.

Farina, Karina

COMPORTAMENTO AGONÍSTICO DE COPROPHANAEUS SAPHIRINUS
(COLEOPTERA: SCARABAEINAE) E INFLUÊNCIA DO MORFOTIPO DO
MACHO EM CONFRONTOS ASSIMÉTRICOS / Karina Farina ;
orientadora, Malva Isabel Medina Hernández - Florianópolis,
SC, 2016.

45 p.

Trabalho de Conclusão de Curso (graduação) -
Universidade Federal de Santa Catarina, Centro de Ciências
Biológicas. Graduação em Ciências Biológicas.

Inclui referências

1. Ciências Biológicas. 2. Corno cefálico. 3. Ecologia
comportamental. 4. Etograma. 5. Seleção sexual. I.
Hernández, Malva Isabel Medina. II. Universidade Federal
de Santa Catarina. Graduação em Ciências Biológicas. III.
Título.

Karina Farina

**COMPORTAMENTO AGONÍSTICO DE *COPROPHANAÆUS*
SAPHIRINUS (COLEOPTERA : SCARABAEINAE) E
INFLUÊNCIA DO MORFOTIPO DO MACHO EM
CONFRONTOS ASSIMÉTRICOS**

Trabalho julgado e aprovado em sua forma final pelos membros da
Banca Examinadora.
Florianópolis, 24 de novembro de 2016

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

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

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

Dedico este trabalho aos meus colegas,
meu namorado e aos meus pais.

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente à minha orientadora Malva, a qual me possibilitou a vivência em um laboratório por três anos, no qual tive ótimas experiências que proporcionaram o desenvolvimento deste trabalho. Agradeço também a todos os colegas do LECOTA, dentre eles Artur, Diogo, Eloísa, Mariah, Mariana, Maristela, Pedro, Renata, Victor, pela ajuda sempre que necessário, seja no campo ou no laboratório, e aos momentos de aprendizagem e confraternização nos finais de ano.

Agradeço ao PET Biologia, pela bolsa de estudos e pela oportunidade de crescimento não só profissional e acadêmico como também pessoal, e aos petianos, amigos que estiveram comigo nessa caminhada, em especial Fabiola e Michelly, com as quais pude dividir as mesmas dificuldades. Agradeço também aos meus tutores, Tânia e Renato, pelos momentos de carinho e orientação durante o PET.

À minha turma 12.1 e à agregada 12.2, agradeço pelos momentos não só de diversão e festas como também de apoio durante o curso. À comissão organizadora da XVI e XVII Semana Acadêmica da Biologia pelos momentos de trabalho e celebrações, e por proporcionarem a oportunidade de fazer parte deste evento lindo. Também agradeço aos professores da banca, Benê e Renato, por estarem presentes e contribuírem com o trabalho.

Agradeço também às minhas duas amigas de infância e adolescência, Tata e Duda, por estarem sempre comigo. Por fim agradeço aos meus pais e ao meu namorado Cadu, pelo suporte, não só emocional como também o trabalho braçal de cortar e montar as armadilhas e por me acompanharem durante as coletas.

RESUMO

Os besouros da espécie *Coproghanaeus saphirinus* (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) possuem diferenciação sexual, já que os machos apresentam cornos cefálicos, havendo dentro da mesma espécie machos com e sem hipertrofia do corno, o que pode ter sua explicação na seleção sexual. Neste estudo foi descrito o comportamento agonístico de machos dessa espécie, abundante na Mata Atlântica do sul do Brasil. As coletas foram realizadas na Grande Florianópolis, SC no verão de 2016, e os indivíduos foram mantidos em laboratório a $28^{\circ}\text{C} \pm 2^{\circ}\text{C}$ com fotoperíodo de 12 horas e alimentados com carne suína apodrecida. Observações e vídeos de confrontos foram utilizados para realizar um etograma de machos em interações agonísticas, além de fotos (intervalos de 10 seg) em experimentos de dois dias de duração (com um dia de intervalo entre eles) com dois machos – um hipertrofiado e um atrofiado - e uma fêmea. Foram descritos treze comportamentos, categorizados em ofensivos (Intimidação, Invasão de Túnel, Investida Lateral, Investida Posterior, Luta Frontal, Remoção da Terra, Interrupção de Cópula e Virar o Adversário), defensivos (Fuga, Expulsão do Túnel, Vigília) e neutros (Posicionamento e Avaliação). Em confrontos assimétricos (machos de morfotipos diferentes) os comportamentos “Expulsão do Túnel” e “Intimidação” são realizados pelos machos de morfotipo hipertrofiado ($U=3$; $p<0,01$ e $U=6$; $p<0,05$, respectivamente) enquanto que “Fuga” e “Invasão de Túnel” são realizados por machos atrofiados ($U=33$; $p<0,01$ e $U=32$; $p<0,05$, respectivamente). Ainda não está claro se a hipertrofia do corno dos machos de *C. saphirinus* é devido à alimentação larval ou tem base genética, mas a alteração de comportamento em confrontos assimétricos pode levar a vantagens reprodutivas nos machos que a apresentem.

Palavras-chave: Corno cefálico. Ecologia comportamental. Etograma. Seleção sexual.

ABSTRACT

Dung beetles of *Coprophanaeus saphirinus* species (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) have sexual differentiation, since the males have cephalic horns, within the same species having males with and without hypertrophy of the horn, which can have its explanation in the sexual selection. This study described the agonistic behavior of males of this species, abundant in the Atlantic Forest of Southern Brazil. The collections were carried out in Florianópolis, SC in the summer of 2016 and the individuals were kept in the laboratory at constant temperature of $28^{\circ}\text{C} \pm 2^{\circ}\text{C}$ for a 12 hour photoperiod and they were fed with rotten pork. Observation and visual records were used to formulate an ethogram of agonistic interaction. We used instant photo by 10 sec at a two days (one pause day between) behavioral experiment with two males – a hypertrophied and an atrophied – and a female. Thirteen behaviors were described, categorized as offensives (Intimidation, Tunnel Invasion, Lateral Attack, Back Attack, Frontal Fight, Remove from Ground, Copula Interruption, Turn the opponent), defensives (Escape, Tunnel Expulsion and Vigilance) and neutrals (Positioning and Evaluation). At the assymmetric contests (males of different morphotype), the behaviors “Tunnel Expulsion” and “Intimidation” were realized by hypertrophied males ($U=3$; $p<0,01$ and $U=6$; $p<0,05$, respectively), while the “Escape” and “Tunnel Invasion” were realized by atrophied males ($U=33$; $p<0,01$ and $U=32$; $p<0,05$, respectively). It is not clear if male horns hypertrophy at *C. saphirinus* is because the larval feeding or genetic, but behavior changes at assymmetric contest may have competitive advantage for the hypertrophied males.

Keywords: Behavior ecology. Cephalic horn. Ethogram. Sexual selection.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1. Pontos de origem de desenvolvimento de cornos em besouros (1 - clípeo, 2 - frente, 3- vértice, 4 - lateral do pronoto, 5 - centro do pronoto)..... 20
- Figura 2. Imagem esquemática de armadilha para besouros escarabeíneos da tribo Phanaeini, elaborada com cano de PVC 23
- Figura 3. Locais das medidas de tamanho corporal em *Coproghanaeus saphirinus*, linha 1: comprimento, linha 2: largura 25
- Figura 4. Imagem esquemática da vista superior do terrário, para o experimento de observação de todas as ocorrências, separado por dois anteparos removíveis, localizando a fêmea no meio e os machos nas extremidades 26
- Figura 5. Indivíduos de *Coproghanaeus saphirinus* em vista frontal (imagem superior) e vista lateral (imagem inferior), classificados em (A) fêmea, (B) macho atrofiado e (C) macho hipertrofiado 29

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Etograma descritivo de comportamento agonístico de machos de <i>Coprophanaeus saphirinus</i>	30
Tabela 2. Medidas e características corporais dos indivíduos machos de <i>Coprophanaeus saphirinus</i> de cada experimento. L = Largura, C = Comprimento, VE = Volume Estimado.....	32
Tabela 3. Frequência de observações de cada comportamento por morfotipo, experimento e réplica, em interações assimétricas de <i>Coprophanaeus saphirinus</i>	33
Tabela 4. Duração (em segundos) por dia dos comportamentos por morfotipo, experimento e réplica, em interações assimétricas de <i>Coprophanaeus saphirinus</i>	34
Tabela 5. Resultados do teste de Mann Whitney comparando a frequência de cada comportamento dos morfotipos. Valores significativos (* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$) mostram predominância do comportamento de um dos morfotipos.....	35
Tabela 6. Resultados do teste de Mann Whitney comparando a duração de cada comportamento dos morfotipos. Valores significativos (* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$) mostram predominância do comportamento de um dos morfotipos.	36
Tabela 7. Frequência de observações de cada comportamento, por réplicas, em interações simétricas de machos hipertrofiados de <i>Coprophanaeus saphirinus</i> (resultados experimento D).....	37

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO.....	19
1.1	OBJETIVOS.....	21
1.1.1	Objetivo Geral.....	21
1.1.2	Objetivos Específicos.....	22
2	MATERIAL E MÉTODOS.....	23
2.1	CUIDADOS DE <i>COPROPHANAEUS SAPHIRINUS</i>	23
2.1.1	Coleta de Indivíduos.....	23
2.1.2	Manutenção de Indivíduos.....	24
2.2	EXPERIMENTOS.....	25
2.2.1	Gravações Audiovisuais.....	25
2.2.2	Amostragem Instantânea.....	26
2.3	ANÁLISE DE DADOS.....	27
3	RESULTADOS.....	29
3.1	COLETAS.....	29
3.2	ETOGRAMA.....	29
3.3	ANÁLISE DOS COMPORTAMENTOS.....	32
4	DISCUSSÃO.....	39
5	CONCLUSÃO.....	43
6	REFERÊNCIAS.....	45

1 INTRODUÇÃO

Os indivíduos de uma população nunca são idênticos. As variações que possuem no genoma trazem diversas diferenças, não só morfológicas como também fisiológicas e comportamentais (Ricklefs, 2010). Estas variações fazem com que organismos interajam de maneiras distintas com os outros e com o ambiente e então possuam diferentes chances de sobrevivência, sendo que os de menor capacidade de sobreviver podem deixar menor descendência, processo no qual atua a força evolutiva conhecida por “seleção natural” (Griffiths et al., 2002; Ricklefs, 2010).

No entanto, nem toda característica proporciona uma maior sobrevivência do indivíduo e mesmo assim ela pode ser selecionada ao longo das gerações. Este é o caso de características que aumentam diretamente o sucesso reprodutivo a partir de competição sexual, conhecida como “seleção sexual” (Gullan & Cranston, 2005; Ricklefs, 2010). Esta seleção pode ocorrer tanto com a escolha direta por parte da fêmea, como também pela competição intraespecífica de machos, a qual decide um ganhador (Ryan, 1997; Gullan & Cranston, 2005, Alcock, 2011). Os confrontos entre machos nem sempre são graças a uma oportunidade direta em acasalar, mas pode ser para o estabelecimento de uma hierarquia de dominância a qual possibilitará, futuramente, uma vantagem no acasalamento. (Alcock, 2011).

Graças à seleção sexual, muitas espécies apresentam dimorfismos sexuais, ou seja, apresentam características morfológicas e fisiológicas distintas entre os sexos (Ricklefs, 2010). Uma dessas características, conhecidas como características sexuais secundárias pode ser a presença de cornos, os quais estão presentes em diversos grupos de animais. Nos animais que sofrem desta pressão seletiva, são comuns os corpos grandes, os quais proporcionam vantagem em confrontos, e armamentos corporais, que vão desde espinhos, presas, caudas claviformes até os já citados cornos (Alcock, 2011).

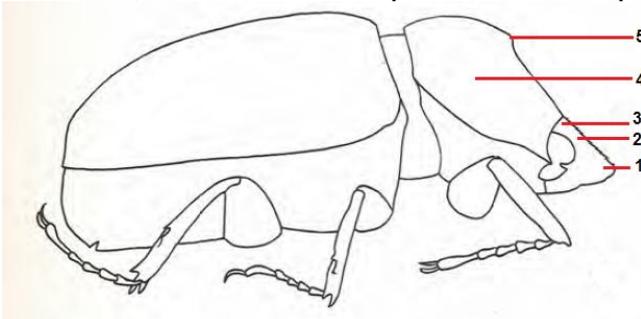
No grupo dos insetos, a existência de cornos – como extensões rígidas do exoesqueleto (Emlen, 2000) - é comum em besouros, possuindo uma grande diversidade de formas e tamanhos (Gullan & Cranston, 2005). Dentro da ordem dos besouros (Coleoptera), há uma infinidade de espécies que apresentam cornos, sendo que a maioria se encontra na família Scarabaeidae. Por exemplo, em *Onthophagus* (Scarabaeidae: Scarabaeinae), os cornos possuem variações de tamanho dentro da mesma espécie, de maneira que as fêmeas preferem machos de cornos maiores, provavelmente por terem melhores capacidades

defensivas (Gullan & Cranston, 2005). No entanto, de acordo com Knell (2011), fêmeas de *Onthophagus* spp. não escolhem o macho pela morfologia do chifre, mas sim pelos vencedores de confrontos.

Os escarabeíneos são animais importantes na ciclagem de nutrientes por possuírem hábitos alimentares detritívoros (Halffter & Edmonds, 1982). Estes besouros, cujo desenvolvimento larval é escondido dentro do material alimentar (fezes ou carcaças) e, geralmente, enterrado no solo ao longo de túneis, utilizam a fonte de alimentação como ponto de encontro para reprodução, no qual podem ocorrer os encontros agonísticos entre machos utilizando os cornos (Gullan & Cranston, 2005) ou também nos túneis utilizados para nidificação (Knell, 2011).

Mesmo assim, os comportamentos destes animais e a função desses cornos são pouco conhecidos (Knell, 2011). Essas estruturas podem ser encontradas não só em diversos tamanhos, como em locais distintos do corpo: em espécies noturnas, que normalmente apresentam olhos maiores, o desenvolvimento dos cornos não evoluiu na cabeça - mas sim no pronoto - enquanto que em espécies voadoras, que necessitam das asas livres, os cornos podem ser encontrados na cabeça (Emlen, 2001; Gullan & Cranston, 2005). Além disto, de acordo com Emlen e colaboradores (2007), existem cinco lugares principais de desenvolvimento de cornos em escarabeíneos, sendo eles três na cabeça (clípeo, frente e vértice) e dois no pronoto (no centro ou nas laterais) (Figura 1).

Figura 1. Pontos de origem de desenvolvimento de cornos em besouros (1 - clípeo, 2 - frente, 3- vértice, 4 - lateral do pronoto, 5 - centro do pronoto)



Fonte: adaptado de Eberhard, 1979

O exemplo mais comum em Scarabaeinae é um corno cefálico longo, levemente curvado, presente em várias espécies da tribo Phanaeini, que é utilizado como ferramenta na construção de túneis e que pode ser utilizado como arma para encaixar abaixo do oponente e virá-lo (Knell, 2011). Dentro desta tribo também há coloração iridescente, a qual é comum em besouros diurnos de médio a grande porte e que possuem interações sociais, como encontros sexuais e agonísticos. Esta coloração também é importante para evitar gasto de energia, visto que alguns Phanaeini utilizam o contraste desta coloração do corpo com o corno para avaliar o oponente (Vulinec, 1997).

Dentro da tribo Phanaeini, o gênero *Coprophanaeus* (presente somente no continente americano) se caracteriza por possuir um clipeo com dois dentes proeminentes e em algumas espécies uma diferenciação sexual evidente, principalmente pela presença do corno em machos. A espécie *Coprophanaeus saphirinus* (Sturm, 1826) é uma das mais comuns do gênero, sendo diurna (Hernández, 2002), de tamanho médio (de 12 a 22 mm de comprimento), encontrada na Mata Atlântica desde o Rio Grande do Sul até o Espírito Santo (Edmonds & Zidek, 2010). Os machos de *C. saphirinus* apresentam cornos, os quais apresentam uma variação grande de tamanho, caracterizando diversos morfotipos (Edmonds & Zidek, 2010). No caso dos cornos cefálicos de Phanaeini, não há conhecimento se esta variação ocorre por polimorfismo - diferenciação genética - ou polifenismo - diferenciação influenciada pelo meio. Se for ocasionado pelo polifenismo, devido à quantidade de recurso alimentar consumido durante o período larval, e os morfotipos possuírem realmente comportamentos diferentes, um decréscimo de mamíferos diminuiria a disponibilidade de fezes, que é a principal fonte de recurso alimentar dos escarabeíneos, podendo impactar diretamente as populações de Phanaeini.

1.1 OBJETIVOS

1.1.1 Objetivo Geral

O objetivo do trabalho é descrever o comportamento de *Coprophanaeus saphirinus* e - com base na hipótese de que os cornos cefálicos possam ser utilizados no comportamento de competição intraespecífica - analisar se o morfotipo do macho, caracterizado pelo tamanho do corno cefálico, influencia no comportamento agonístico.

1.1.2 Objetivos Específicos

- a) Elaboração de um etograma de confrontos agonísticos da espécie a partir de gravações audiovisuais;
- b) Testar se há diferenças no comportamento de machos de morfotipos diferentes.

2 MATERIAL E MÉTODOS

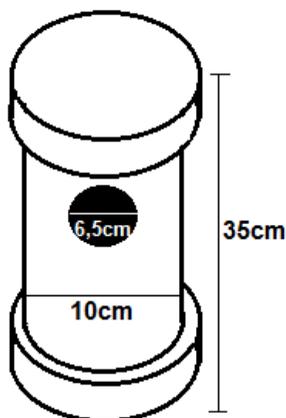
2.1 CUIDADOS DE *COPROPHANAEUS SAPHIRINUS*

2.1.1 Coleta de Indivíduos

Foram coletados indivíduos de *Coprophanaeus saphirinus* em 17 coletas realizadas em áreas de Mata Atlântica entre o período de janeiro e abril de 2016 em três locais da Grande Florianópolis, SC: na Unidade de Conservação Ambiental Desterro e no Parque Municipal da Lagoa do Peri em Florianópolis e no Parque Estadual da Serra do Tabuleiro em Santo Amaro da Imperatriz.

As coletas foram realizadas por armadilhas de queda, parcialmente enterradas, com iscas de carne suína em decomposição. As armadilhas foram idealizadas e construídas com canos de PVC de 10 cm de diâmetro, com uma única abertura circular lateral com 6,5 cm de diâmetro, 5 cm abaixo do topo (Figura 2). Elas possuíam duas tampas de PVC, uma inferior com furos para a água não acumular e outra superior, sem furos, impossibilitando a saída do animal. As armadilhas permaneciam por uma semana no local e, a cada coleta, eram colocadas cinco armadilhas por local. Os animais foram triados no próprio local de coleta, sendo soltos os indivíduos de outras espécies no local.

Figura 2. Imagem esquemática de armadilha para captura de besouros escarabeíneos vivos, elaborada com cano de PVC



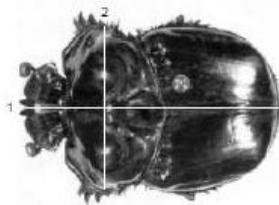
Esta metodologia foi desenvolvida devido à baixa eficácia da armadilha de queda com isca de atração que é frequentemente utilizada, de 15 cm de diâmetro com a tampa recortada, a qual foi utilizada nas primeiras coletas. A diferença principal entre as armadilhas está na abertura, a qual, por ser lateral nessa nova metodologia, dificulta a saída do animal através do voo, visto que, devido ao seu grande porte, os indivíduos não conseguem facilmente fazer voo em curva ao se retirar do sítio de alimentação.

2.1.2 Manutenção de Indivíduos

Os indivíduos foram sexados e mantidos em terrários de plástico no laboratório de criação, com fotoperíodo de 12 horas – com as luzes acendendo às 7 horas – e temperatura controlada de 28 +/- 2°C. Os machos foram mantidos individualmente, enquanto que as fêmeas podiam estar sozinhas ou em dupla. Os terrários possuíam dimensão de 13,5 x 13,5 x 16 cm e eram preenchidos até 10 cm de altura com terra, a qual foi anteriormente mantida por 12 h na estufa a 50°C para esterilização parcial. Os besouros foram alimentados duas vezes por semana, uma com carne suína em decomposição e outra com fezes provenientes de cães do Biotério Central da UFSC. Os indivíduos eram higienizados uma vez por semana com o auxílio de um pincel e água para a remoção de ácaros, e, quando a proliferação de ácaros era muito alta, a terra era descartada e colocada uma terra nova.

Todos os indivíduos foram pesados em uma balança analítica de precisão (peso úmido), além de terem tamanho corporal medido (comprimento e largura). O comprimento foi medido em centímetros a partir da extremidade da parte anterior do clipeo até a extremidade do abdômen, já a largura foi obtida pela distância umeral (Figura 3). Também foi calculado o volume estimado a partir da fórmula $V = 0,44 \times \text{Largura}^2 \times \text{Comprimento}$ (Rios & Hernández, 1993). Os indivíduos machos foram classificados em relação a seu morfotipo em indivíduos de cornos cefálicos hipertrofiados e atrofiados, dependendo do tamanho do corno cefálico em relação ao comprimento do corpo. O tamanho do corno foi medido com o auxílio de um paquímetro.

Figura 3. Locais das medidas de tamanho corporal em *Coprophanaeus saphirinus*, linha 1: comprimento, linha 2: largura



Fonte: adaptado de Edmonds & Zidek, 2010

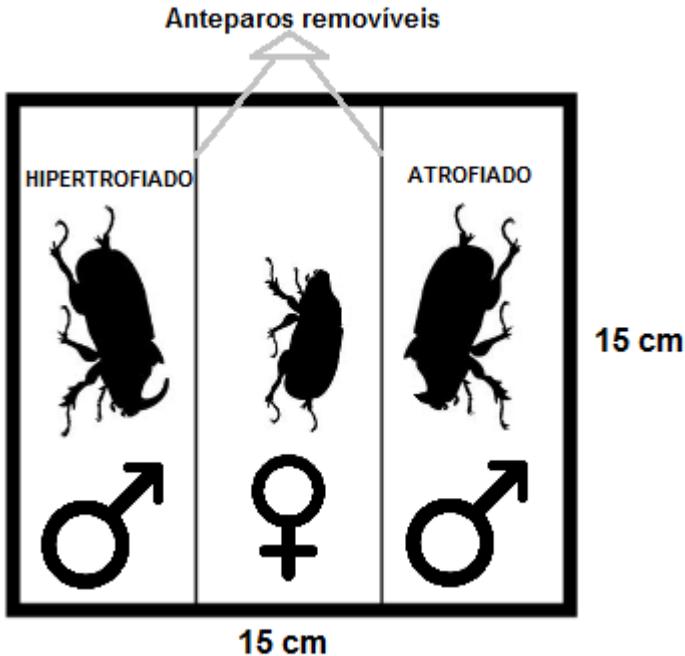
2.2 EXPERIMENTOS

Para alcançar os objetivos foram necessários dois experimentos: um que consistiu na gravação de audiovisuais para elaboração de um etograma e outro que consistiu em uma série de fotos, para observar a influência do morfotipo do macho no comportamento.

2.2.1 Gravações Audiovisuais

Para contato inicial e familiarização com o comportamento da espécie, foi feita uma amostragem de todas as ocorrências (*ad libitum*) (Del-Claro, 2010) dos machos. Para este procedimento foram colocados em um terrário de vidro dois machos - com várias combinações de ambos morfotipos - e uma fêmea, sendo que os indivíduos não tiveram contato anteriormente. O terrário era quadrangular de dimensões de 15 x 15 x 15 cm (Figura 4), e possuía um centímetro apenas de terra, impossibilitando que os animais se enterrassem totalmente. Além disso, o terrário era dividido por dois anteparos, no qual a fêmea era colocada no meio e os dois machos nas extremidades, e os anteparos retirados simultaneamente para iniciar o experimento. O experimento foi gravado por no mínimo 30 minutos, sendo estendida a no máximo uma hora quando os animais continuavam muito ativos, com o auxílio de uma câmera Canon® EOS Rebel T3 posicionada acima do terrário. Após as observações, que totalizaram oito amostragens, os animais foram recolocados nos terrários onde estavam anteriormente.

Figura 4. Imagem esquemática da vista superior do terrário, para o experimento de observação de todas as ocorrências, separado por dois anteparos removíveis, localizando a fêmea no meio e os machos nas extremidades



2.2.2 Amostragem Instantânea

Para comparar o comportamento de machos com morfotipos diferentes foi feita uma amostragem instantânea (Del-Claro, 2010). Neste experimento, foram realizadas fotos a cada dez segundos por doze horas de uma vista superior do experimento com o auxílio da câmera Canon® EOS Rebel T3 acoplada em um computador com o programa GBTimeLapse®, totalizando 8640 fotos por experimento.

Cada experimento consistiu de uma fêmea, um macho hipertrofiado e um macho atrofiado, além de 20 gramas de carne suína apodrecida no terrário. O terrário consistiu de um pote plástico de dimensões 13,5 x 13,5 x 16 cm, sendo preenchido com 10 cm de terra. As fêmeas foram colocadas primeiro e depois os machos simultaneamente, sendo os machos de tamanho mais similar possível de acordo com a disponibilidade de indivíduos. Para diferenciar os machos

nas fotos, eles possuíam uma marca no élitro direito feita com tinta de aeromodelismo Hubrol Enamel® vermelha ou amarela, sendo as cores aleatórias em relação ao morfotipo. Foi possível montar três experimentos, denominados A, B e C, que foram gravados simultaneamente por dois dias de gravações com um dia de intervalo entre eles, totalizando seis amostras. Além disto, também foi feito um experimento controle, denominado D, com dois machos hipertrofiados, o qual foi gravado simultaneamente com os outros.

2.3 ANÁLISE DE DADOS

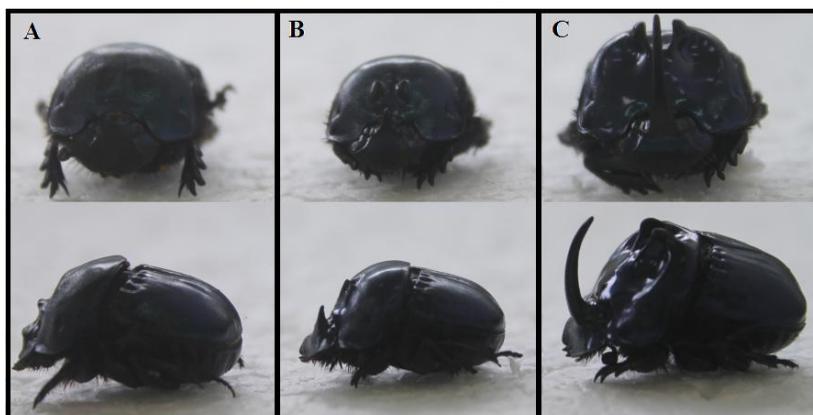
A partir da análise das gravações audiovisuais foi elaborado um etograma, descrevendo cada comportamento. Para analisar as fotos da amostragem instantânea foi contabilizado quantas vezes cada comportamento ocorreu e a duração do mesmo em uma tabela Excel®. Para medir a duração do tempo do comportamento, já que o intervalo de tempo entre as fotos foi de 10 seg, foi considerado que, cada vez que um comportamento aparecia na foto, este durava 10 segundos. Para a comparação de comportamentos entre os morfotipos, tanto de frequência quanto de tempo de duração, foram feitos testes não-paramétricos de Mann-Whitney para amostras independentes no software de estatística R 3.3.1.

3 RESULTADOS

3.1 COLETAS

Foram coletados 29 indivíduos de *Coprophanaeus saphirinus*, dos quais 15 eram fêmeas (Figura 5A) e 14 machos, dentre os quais cinco foram classificados como atrofiados (Figura 5B) e nove como hipertrofiados (Figura 5C).

Figura 5. Indivíduos de *Coprophanaeus saphirinus* em vista frontal (imagem superior) e vista lateral (imagem inferior), classificados em (A) fêmea, (B) macho atrofiado e (C) macho hipertrofiado



3.2 ETOGRAMA

O etograma de confrontos agonísticos de machos de *Coprophanaeus saphirinus* foi composto por treze comportamentos, os quais foram categorizados em comportamentos ofensivos, defensivos e outros (que não se encaixam em nenhuma das duas categorias) (Tabela 1).

Tabela 1. Etograma descritivo de comportamento agonístico de machos de *Coprophanaeus saphirinus*

Classificação	Comportamento	Descrição
OFENSIVOS	Luta Frontal	Macho se posiciona em frente ao oponente e tenta inserir sua cabeça por baixo do mesmo, fazendo movimentos de abaixar e levantar a cabeça (tentando virá-lo) ou somente empurrando-o pela cabeça. O corno cefálico pode auxiliar sendo utilizado para empurrar de duas maneiras: cruzando com o corno do oponente ou empurrando o pronoto do oponente. Às vezes as pernas dianteiras são utilizadas para auxiliar o movimento e as duas outras pernas ficam bem abertas, dando suporte ao movimento. Este comportamento é exercido por ambos os machos simultaneamente, até ocorrer a desistência de um deles.
	Investida Lateral	Macho se aproxima e tenta inserir sua cabeça por baixo do oponente na lateral do corpo (formando um ângulo perpendicular), fazendo movimentos de abaixar e levantar a cabeça (tentando virá-lo) ou somente empurrando. O oponente pode se posicionar rapidamente, ficando frente a frente, ou não mostrar interesse na luta e tentar fugir (neste caso, a investida continua sendo na lateral do corpo). Às vezes as pernas dianteiras são utilizadas para auxiliar o movimento.
	Investida Posterior	Macho se aproxima e tenta inserir sua cabeça por baixo da parte posterior do oponente (na parte final do abdômen), fazendo movimentos de abaixar e levantar a cabeça (tentando virá-lo) ou somente empurrando-o. O oponente pode se posicionar rapidamente, ficando frente a frente, ou não mostrar interesse na luta e se afastar. Às vezes as pernas dianteiras são utilizadas para auxiliar o movimento.
	Interrupção de Cópula	Ao se aproximar de um casal que está tentando copular, macho tenta remover o oponente de cima da fêmea. Para isto ele empurra-o com as pernas dianteiras ou utiliza a cabeça, tentando inseri-la por baixo do corpo do oponente. Pode ser seguida de outros comportamentos ofensivos sobre o corpo da fêmea.

Continuação da Tabela 1. Etograma descritivo de comportamento agonístico de machos *Coprophanaeus saphirinus*

OFENSIVOS	Invasão de Túnel	Macho se locomove em direção a entrada de um túnel não construído por ele, e, quando possível, entra no túnel.
	Virar o Adversário	Após a luta frontal, investida lateral ou investida posterior, o macho às vezes consegue inserir a cabeça por baixo do oponente e virá-lo (com élitro para baixo e pernas para cima). O comportamento ofensivo pode continuar mesmo com o oponente virado.
	Perseguição/ Intimidação	O macho se aproxima lentamente do oponente que está em fuga. O macho fica sempre com a cabeça voltada pra direção do outro macho, acompanhando a movimentação do oponente e esperando-o se afastar. Quando o macho está distante o suficiente, ele retorna ao local inicial. Se for necessário, o macho faz leves investidas com a cabeça, fazendo com que o oponente continue se afastando.
	Remoção da Terra	Macho na superfície tenta desenterrar oponente que está enterrado, chegando até ele cavando com as pernas dianteiras e cabeça. Para retirá-lo utiliza-se da cabeça (com movimentos de abaixar e levantar) e pernas dianteiras.
DEFENSIVOS	Vigília	Macho se localiza na entrada superficial do túnel e fica parado, observando qualquer aproximação do oponente.
	Fuga	Macho se afasta do oponente (após um comportamento ofensivo ou encontro) de três maneiras: voando, locomovendo ou se enterrando.
	Expulsão do túnel	Macho que estava enterrado retira oponente que encontrou abaixo da terra, empurrando-o até a superfície com o auxílio da cabeça, e pernas dianteiras.
OUTROS	Posicionamento	Ocorre ao receber um comportamento ofensivo ou ao encontrar um oponente. Macho se movimenta no lugar, ficando frente a frente com o macho oponente, possibilitando o encontro das cabeças de ambos. Pode ser seguido de uma avaliação ou luta frontal.
	Avaliação	Macho se aproxima do oponente e investiga-o movimentando as antenas. Em seguida pode ocorrer um rápido recuo ou um comportamento ofensivo. A avaliação pode ocorrer mutuamente se o encontro for frente a frente.

3.3 ANÁLISE DOS COMPORTAMENTOS

Os indivíduos machos foram organizados aos pares em maiores e menores, com base no peso e volume estimado, visto que, devido à baixa quantidade de indivíduos coletados, não foi possível realizar os experimentos com indivíduos do mesmo peso e volume estimado (Tabela 2). Podemos observar na tabela que o experimento A consiste dos indivíduos de maior volume de cada morfotipo, enquanto que o experimento B são os menores volumes, sendo o C de tamanhos intermediários. Além disso, o experimento controle (D) consistiu de dois machos hipertrofiados de tamanho similar.

Tabela 2. Medidas e características corporais dos indivíduos machos de *Coprophaneus saphirinus* de cada experimento. L = Largura, C = Comprimento, VE = Volume Estimado

Experimento	Morfotipo	Peso (g)	L (cm)	C (cm)	VE (cm ³)	Corno (cm)
A	Hipertrofiado	1,060	1,2	2,0	1,267	0,6
	Atrofiado	0,676	1,1	1,7	0,905	< 0,1
B	Hipertrofiado	0,926	1,2	1,9	1,106	0,5
	Atrofiado	0,554	0,9	1,1	0,392	< 0,1
C	Hipertrofiado	0,954	1,0	1,7	1,204	0,6
	Atrofiado	0,802	1,2	1,9	0,748	0,1
D (controle)	Hipertrofiado A	1,172	1,3	1,9	1,413	0,8
	Hipertrofiado B	1,180	1,2	2,1	1,331	0,6

A partir do experimento de confrontos assimétricos (A, B e C) foram contabilizadas a frequência (Tabela 3) e a duração (Tabela 4) dos comportamentos presentes no etograma, sendo que os comportamentos de “Avaliação” e “Posicionamento” não foram contabilizados devido à dificuldade de serem interpretados em fotografias.

O comportamento mais frequente foi “Fuga” (74), seguido de “Vigília” (64), “Invasão de Túnel” (62) e “Expulsão do Túnel” (61). Em seguida temos os comportamentos “Luta Frontal” (40) e “Intimidação” (15) com uma boa expressividade, tendo por fim alguns comportamentos pouco frequentes, como “Investida Lateral” (5),

A partir das análises de Mann Whitney pode-se observar que quatro comportamentos apresentaram diferenças significativas entre os morfotipos tanto para frequência (Tabela 5), quanto para duração (Tabela 6). Os comportamentos “Invasão de Túnel” e “Fuga” foram feitos mais vezes por indivíduos de morfotipo atrofiado ($U=32$, $p<0,05$ e $U=33$, $p<0,01$, respectivamente), o que refletiu em terem despendido um tempo maior nestes comportamentos ($U=31,5$, $p<0,05$ e $U = 33$, $p<0,01$, respectivamente). Já os comportamentos frequentes do morfotipo hipertrofiado foram “Expulsão do Túnel” e “Intimidação” ($U=3$, $p<0,01$ e $U=6$, $p<0,05$, respectivamente) e consequentemente a duração total destes comportamentos foi maior neste morfotipo ($U=3$, $p<0,01$ e $U=6$, $p<0,05$).

O comportamento “Luta Frontal” apresentou frequência e duração idêntica em ambos os morfotipos visto que é um comportamento que necessita da atuação de ambos os machos no confronto que então realizando simultaneamente. Em relação aos outros comportamentos (“Investida Lateral”, “Investida Posterior”, “Remoção da Terra”, “Vigília”, “Virar o Adversário” e “Interrupção de Cópula”), os dados indicam que não há diferença significativa destes comportamentos pelos morfotipos diferentes, no entanto isto pode ser devido à baixa amostragem dos mesmos.

Tabela 5. Resultados do teste de Mann Whitney comparando a frequência de cada comportamento dos morfotipos. Valores significativos (* $p<0,05$; ** $p<0,01$) mostram predominância do comportamento de um dos morfotipos.

Comportamento	Morfotipo de predominância do comportamento	Valor de U
Expulsão do Túnel	Hipertrofiado	3**
Fuga	Atrofiado	33**
Intimidação	Hipertrofiado	6*
Invasão Túnel	Atrofiado	32*
Investida Lateral	-	11,5
Investida Posterior	-	15
Luta Frontal	-	18
Remoção da Terra	-	12
Vigília	-	7
Virar o adversário	-	7
Interrupção de cópula	-	15

Tabela 6. Resultados do teste de Mann Whitney comparando a duração de cada comportamento dos morfotipos. Valores significativos (* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$) mostram predominância do comportamento de um dos morfotipos.

Comportamento	Morfotipo de predominância do comportamento	Valor de U
Expulsão do túnel	Hipertrofiado	3**
Fuga	Atrofiado	33**
Intimidação	Hipertrofiado	6*
Invasão de Túnel	Atrofiado	31,5*
Investida Lateral	-	11,5
Investida Posterior	-	15
Luta Frontal	-	18,5
Remoção da Terra	-	12
Vigília	-	11
Virar o adversário	-	12
Interrupção de cópula	-	15

Além dos comportamentos observados nas interações, podemos observar que o tempo despendido na superfície pelo macho atrofiado é maior que o macho hipertrofiado ($U=35$, $p < 0,01$), mesmo que a quantidade de vezes em que ambos morfotipos foram à superfície não tenha apresentado diferenças ($U=14$, $p=0,56$). Isto pode indicar que comportamentos agonísticos possam ter sido realizados no ambiente subterrâneo.

Ao compararmos o comportamento do macho hipertrofiado em confrontos simétricos (Tabela 7), observamos que comportamentos antes exclusivos de machos atrofiados são realizados por machos hipertrofiados, como por exemplo “Fuga”. Ao mesmo tempo, é possível perceber que comportamentos mais ofensivos também foram mais frequentes, como a “Luta Frontal” (realizada 24 vezes nos dois dias) e “Virar o Adversário”, que aconteceu 12 vezes, enquanto que em confrontos assimétricos ocorreram duas vezes nos três experimentos. O inverso também ocorreu com alguns comportamentos frequentes em confrontos assimétricos, como “Expulsão do Túnel” e “Invasão de Túnel”, os quais apareceram poucas vezes no confronto simétrico.

Tabela 7. Frequência de observações de cada comportamento, por réplicas, em interações simétricas de machos hipertrofiados de *Coprophanaeus saphirinus* (resultados experimento D)

Morfotipo	Macho A		Macho B		Total
	1	3	1	3	
DIA					
Expulsão do Túnel			2		2
Fuga	2	1		5	8
Intimidação		1	1		2
Invasão de Túnel	2				2
Investida Lateral		2		2	4
Investida Posterior		1	1		2
Luta Frontal	7	17	7	17	48
Remoção		1			1
Vigília			1		1
Virar o adversário	1		2	9	12
Interrupção de Cópula					0

4 DISCUSSÃO

Nos primeiros trabalhos com observações de besouros haviam dúvidas sobre a função de seus cornos, como por exemplo no trabalho de Darwin - *A Descendência do Homem e Seleção em Relação ao Sexo* (1871) – no qual acreditava que os cornos não eram utilizados como armas, mas somente ornamentos para as fêmeas (Knell, 2011). Funções atribuídas aos cornos, como a ideia de que fossem utilizados contra predação, foram refutadas por Eberhard (1979) pelo fato de que em muitos grupos as fêmeas não apresentam cornos. Dentre oito espécies observadas de Coleópteros (das famílias Dynastidae, Ciidae e Tenebrionidae), nenhuma delas utilizaram os cornos para escavação de túneis, restando somente a explicação de que cornos seriam armamentos para confrontos intraespecíficos, a qual foi observada em sete das oito espécies (Eberhard, 1979). Assim, acreditava-se que os cornos seriam observados como armamento em várias outras espécies de besouros, o que foi concretizado neste trabalho com *Coprophanaeus saphirinus*, e em muitas outras espécies (Knell, 2011).

Os cornos como armamentos são importantes como determinantes nos resultados de confrontos intraespecíficos, sendo os que possuem os maiores cornos os que normalmente vencem os confrontos. No entanto, no caso do escarabeíneo *Onthophagus taurus*, mesmo que os machos vencedores sejam os mais pesados, mais fortes e com cornos maiores, sendo esses fatores relacionados entre si, o fator considerado mais importante é o peso, e não o morfotipo em si (McCullough & Simmons, 2016). Além disto, os machos vencedores de conflitos não foram os preferidos pelas fêmeas, sendo que as fêmeas preferiram os que demoravam mais tempo na corte (McCullough & Simmons, 2016). O fato de os machos dominantes não serem os preferidos de fêmeas é algo encontrado em outros grupos de insetos, como o grilo *Gryllus bimaculatus* e a mariposa *Achroia grisella* (Qvarnström & Forsgren, 1998), indicando que nestes casos as características envolvidas na competição intrasexual de machos seja diferente das características preferidas pelas fêmeas (McCullough & Simmons, 2016).

No entanto, mesmo que a preferência da fêmea seja pelos machos que fazem a corte mais tempo ao invés de preferir diretamente um morfotipo, o morfotipo do animal pode influenciar neste aspecto, visto que há besouros nos quais os indivíduos que possuem maior frequência de corte são os com cornos maiores quando situados em um mesmo ambiente que os de cornos menores, como observado em *Bolitotherus*

cornutus (Coleoptera: Tenebrionidae) (Brown & Bartalon, 1986). Para a espécie *C. saphirinus* não há estudo sobre a preferência da fêmea em relação aos morfotipos, no entanto os diferentes morfotipos estão relacionados com comportamentos diferentes para obterem um sucesso reprodutivo. Este pode ser o caso do comportamento “Invasão de Túnel”, descrito no etograma de *C. saphirinus*, o qual foi observado em outras espécies, como em *Onthophagus taurus*, em que machos atrofiados tentavam repetidamente entrar no túnel, passar pelo macho residente e copular com a fêmea que estava enterrada (Moczek & Emlen, 1999). Este comportamento está intimamente relacionado com a estratégia de cópula de machos atrofiados, os quais ao se esgueirarem pelo túnel podem copular com a fêmea rapidamente antes que o macho residente volte (Moczek & Emlen, 1999) ou então escavam túneis laterais alternativos tentando alcançar a fêmea (Gullan & Craston, 2005). Em contrapartida, os machos grandes e hipertrofiados de *Onthophagus taurus* e *Onthophagus acuminatus* tendem a ficar na entrada do túnel protegendo-o, impedindo que outros machos tenham acesso à fêmea, que pode ficar dias enterrada (Emlen, 2000). Este comportamento é correspondente ao comportamento de “Vigília” descrito neste trabalho, o qual também foi realizado pelo macho hipertrofiado.

Como pode ser observado, a resposta comportamental depende do tipo de confronto, sendo o exemplo acima encontrado em confrontos assimétricos de *Onthophagus*. Nestes animais também se observou que o comportamento dos machos hipertrofiados se manteve igual quando comparados confrontos simétricos e assimétricos, mas o comportamento do macho atrofiado foi diferente no confronto assimétrico quando comparado com o confronto simétrico de dois machos atrofiados (Moczek & Emlen, 1999). Em *C. saphirinus* observa-se que os comportamentos de machos hipertrofiados e atrofiados foram diferentes entre si, como os observados em *O. taurus*; no entanto, o comportamento no confronto simétrico de machos hipertrofiados foi diferente em relação aos confrontos assimétricos, sendo alguns comportamentos por hipertrofiados só observados em confrontos simétricos (como a “Fuga”), ou alterando a frequência e a duração do comportamento realizado.

O comportamento de “Virar o Adversário”, no qual o macho insere o corno por baixo do oponente, também foi observado em outras espécies de escarabeíneos (Knell, 2011), como em *Coprophanaeus ensifer* (Otronen, 1988). No entanto, nessa espécie o movimento acontecia principalmente dentro dos túneis – local não observado neste

trabalho - e quando o movimento era feito na superfície não havia êxito (Otronen, 1988), diferente do observado em *C. saphirinus*. Em *C. ensifer* também eram comuns os confrontos em túneis, sempre empurrando o adversário para a superfície (Otronen, 1988), o que provavelmente também acontece em *C. saphirinus* e corrobora com a hipótese de que machos atrofiados passam mais tempo na superfície devido aos confrontos subterrâneos não observáveis.

Por fim, em *C. saphirinus*, temos uma clara relação do morfotipo com o comportamento apresentado pelo indivíduo, apesar de ainda não compreendermos os fatores que determinam o tamanho do corno. Sabe-se que o tamanho dos cornos em escarabeíneos está relacionado com o tamanho do corpo, ou seja, machos maiores tendem a ser hipertrofiados enquanto que machos menores tendem a ser atrofiados (Gullan & Cranston, 2005). Em populações naturais de *Onthophagus acuminatus*, a expressão de cornos é facultativa, sendo esta característica de baixa influência genética, tal como o tamanho do macho (Emlen, 1994). Assim, de acordo com Emlen (1994), o fator mais importante para a determinação do morfotipo do macho nesta espécie é o ambiental, como por exemplo, a alimentação do besouro enquanto larva. Portanto, o tamanho do corno em espécies como *O. taurus* e *O. acuminatus* é dependente do tamanho do besouro, o qual é influenciado diretamente pela alimentação, ou seja, quanto melhor a nutrição do besouro enquanto larva, mais ele crescerá, e quanto maior for a larva momentos antes da transformação pupal, mais hormônio juvenil ela produzirá, o qual induz o crescimento do corno (Emlen, 2000). Visto que há uma relação positiva entre o tamanho do corpo e o tamanho do corno dos machos de *C. saphirinus* (Xavier, 2012), é possível que o componente ambiental seja de grande importância para os indivíduos dessa espécie, o que indica que alterações em seu ambiente, tal como uma diminuição de abundância de alimento, possa refletir em variações na frequência de morfotipos hipertrofiados, o que acarretará em alterações no comportamento da espécie.

5 CONCLUSÃO

A partir deste trabalho, observamos que os machos de *Coprophanaeus saphirinus* utilizam seus cornos em interações agonísticas. Além disto, o tamanho do corno pode refletir na estratégia comportamental adotada pelo indivíduo, sendo que os machos menores de morfotipo atrofiado tendem a invadir o túnel do oponente enquanto que os machos de morfotipo hipertrofiado defendem o túnel no qual se encontra a fêmea.

O comportamento pode se alterar dependendo do oponente, sendo que em confrontos simétricos de machos hipertrofiados, podem-se observar comportamentos típicos de machos atrofiados em confrontos assimétricos, como fuga e invasão de túnel.

Desta maneira, podemos concluir que alterações no morfotipo do macho – que podem ocorrer devido a alterações ambientais – podem implicar em alterações comportamentais de indivíduos machos da espécie *C. saphirinus*.

6 REFERÊNCIAS

- Alcock, J. **Comportamento Animal**: uma abordagem evolutiva. Porto Alegre, Artmed, 9ª edição, 2011. 606p.
- Brown, L.; Bartalon, J. Behavioral correlates of male morphology in a horned beetle. **The American Naturalist**, 1986. Vol. 127(4), 565-570p.
- Del-Claro, K. **Introdução à Ecologia Comportamental**: um manual para estudo do comportamento animal. Rio de Janeiro, Technical Books Editora, 1ª edição, 2010. 129p.
- Eberhard, W. G. The function of horns in *Podischnus agenor* (Dynastinae) and other beetles. In: Blum, M. & Blum, N. (Eds) **Sexual Selection and Reproductive Competition**. New York, Academic Press, 1979. 231-258p.
- Edmonds, W. D.; Zidek, J. A taxonomic review of the neotropical genus *Coprophanaeus* Olsoufieff, 1924 (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae). **Insecta Mundi**, 2010. 112p.
- Emlen, D. J. Environmental control of horn length dimorphism in the Bbeetle *Onthophagus acuminatus* (Coleoptera: Scarabaeidae). **The Royal Society Publishing**, 1994. Vol. 256, 131-136p.
- Emlen, D. J. Integrating development with evolution: a case study with beetle horns. **BioScience**, 2000. Vol 50, 403-418p.
- Emlen, D.J. Costs and the diversification of exaggerated animal structures. **Science**, 2001. Vol. 291, 1534-1536p.
- Emlen, D. J.; Lavine, L. C.; Ewen-Campen, B. On the origin and evolutionary diversification of beetle horns. **PNAS**, 2007. Vol. 104, 8661-8668p.
- Griffiths, A. J. F.; Miller, J. H.; Suzuki, D. T.; Lewontin, R. C.; Gelbart, W. M. **Introdução à Genética**. Rio de Janeiro, Guanabara Koogan, 7ª edição, 2002. 794p.

Gullan, P. J.; Cranston, P. S. **The Insects**: an outline of Entomology. Blackwell Publishing Ltd, 3ª edição, 2005. 529p.

Halfpiter, G.; Edmonds, W. D. **The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae)**: an ecological and evolutive approach. Mexico D. F. Man and the Biosphere Program UNESCO, 1982. 177p.

Hernández, M. I. M. The night and day of dung beetles (Coleoptera, Scarabaeidae) in the Serra do Japi, Brazil: elytra colour related to daily activity. **Revista Brasileira de Entomologia**, 2002. Vol. 46(4), 597-600p.

Knell, R. Male contest competition and evolution of weapons. In: Simmons, L. W. & Ridsdill-Smith, T. J. (Eds) **Ecology and evolution of dung beetles**. Blackwell Publishing, 2011, 47-65p.

McCullough, E. L.; Simmons, L. W. Selection on male physical performance during male–male competition and female choice. **Behavioral Ecology**, 2016. Vol. 27. 1-8p.

Moczek, A. P.; Emlen, D. J. Male horn dimorphism in the scarab beetle, *Onthophagus taurus*: do alternative reproductive tactics favour alternative phenotypes? **Animal Behaviour**, 1999. Vol. 59, 459-466p.

Otronen, M. Intra- and intersexual interactions at breeding burrows in the horned beetle, *Coprophanæus ensifer*. **Animal Behaviour**, 1988. Vol. 36, 741-748p.

Qvarnström, A; Forsgren, E. Should females prefer dominant males? **TREE**, 1998. Vol. 13, 498-501p.

Ricklefs, R. E. **A Economia da Natureza**. Rio de Janeiro, Guanabara Koogan, 6ª edição, 2010. 534p.

Rios, R. I.; Hernández, M. I. M. Avaliação do tamanho do corpo de insetos em três famílias de Coleoptera: Scarabaeidae, Elateridae e Hydrophilidae. **Revista Brasileira de Biologia**, 1993. Vol. 53, 37-41p.

Ryan, M. J. Sexual selection and mate choice. In: Krebs, J. R. & Davies, N. B. (Eds) **Behavioural Ecology: an evolutionary approach**. Blackwell Publishing, 1997, 197-202p.

Vulinec, K. Iridescent dung beetles: a different angle. **Florida Entomologist**, 1997. Vol. 80(2), 127-141p.

Xavier, A. T. **Variações morfométricas de *Coprophanaeus saphirinus* (Coleoptera: Scarabaeinae) em áreas da Mata Atlântica em diferentes estágios sucessionais**. 2012. 38p. Trabalho de Conclusão de Curso (Graduação em Ciências Biológicas) – Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis.