UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FFCLRP – DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS – GRADUAÇÃO EM ENTOMOLOGIA

**“Territorialidade de *Zenithoptera lanei* (Anisoptera: Libellulidae) em uma
área de cerrado”**

“VERSÃO CORRIGIDA”

Fernando Geronimo Ancco Valdivia

Dissertação apresentada à Faculdade
de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da
USP, como parte das exigências para a obtenção do
título de Mestre em Ciências, Área:
ENTOMOLOGIA

RIBEIRÃO PRETO – SP

2015

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FFCLRP – DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS – GRADUAÇÃO EM ENTOMOLOGIA

**“Territorialidade de *Zenithoptera lanei* (Anisoptera: Libellulidae) em uma
área de cerrado”**

“VERSÃO CORRIGIDA”

Fernando Geronimo Ancco Valdivia

Orientador: Prof. Dr. Kleber Del Claro

Dissertação apresentada à Faculdade de
Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da USP,
como parte das exigências para a obtenção do título
de Mestre em Ciências, Área: ENTOMOLOGIA

RIBEIRÃO PRETO – SP

2015

DEDICATORIA

A mis queridos padres y hermanos, por todo el cariño, apoyo y comprensión que me brindaron.

Agradecimentos

Gostaria de agradecer primeiramente a Deus, pela oportunidade que me deu de poder conhecer outra cultura, e excelentes profissionais e professores dos quais aprendi muito, e amigos que sempre estarão no meu coração. Agradeço sinceramente aos meus pais, irmãos que me apoiaram muito neste tempo com suas palavras e orações, a todas as pessoas, que de alguma forma me ajudaram e incentivaram para conseguir completar este importante objetivo na minha vida, tanto em nível profissional e acadêmico quanto pessoal, a todos vocês ficarei eternamente agradecido.

Muito especialmente agradeço ao meu orientador, Prof. Dr. Kleber Del Claro da UFU, que durante estes dois anos de dedicação a esta dissertação, sempre me mostrou confiança, paciência e sabedoria. Obrigado professor por acreditar em mim, por toda sua amizade e apoio desde o primeiro momento que conheci o senhor. Quero fazer extensivo esse agradecimento a todos os colegas do Laboratório de Ecologia Comportamental e Interações (LECI), que com sua preparação uns, e com companheirismo os outros, contribuíram a fazer mais interessante e agradável estes dois anos de trabalho e aprendizagem. Pela sua colaboração amável e desinteressada em toda ajuda que precisei em campo a meus amigos Diogo Vilela, e Estevão Alves pela revisão do primeiro manuscrito, estarei sempre agradecido com vocês.

Agradeço ao Prof. Dr. Rhainer Guillermo-Ferreira, pelo incentivo fornecido nos momentos iniciais, pelo seu apoio e pela sua contribuição nas ideias fundamentais desta dissertação, fico muito grato com você pelo seu tempo e dedicação e pelo aprendido, que sempre levarei na minha vida profissional.

Quero agradecer também ao Programa de Pós-Graduação em Entomologia da FFCLRP-USP e ao CNPq, quem forneceu minha bolsa de mestrado, obrigado pelos dois anos de aprendizado e pelo apoio logístico e financeiro.

Agradeço profundamente à secretaria Renata Andrade, por toda ajuda prestada desde o começo, mesmo desde tão longe, sempre ficarei agradecido com você, porque sem sua ajuda nada disto seria possível; receba sempre todo meu respeito e agradecimento. Agradeço a secretaria Vera Cicilíni, quem também me ajudou muito quando precisei, o trabalho e profissionalismo de vocês é ótimo.

Finalmente agradeço também aos meus amigos do programa Eduardo Calixto, Bruno Lopes, Marlene Lucia Aguilar e Enderlei Dec, pela sua parceria, companhia e amizade durante as aulas e durante o transcurso deste caminho. Aos meus amigos William, Guilherme, Hugo, Marcos, Larissa e Bruna pela sua amizade e pelos bons momentos que compartilhei na minha estadia em Uberlândia, sempre atesoirarei sua amizade com muito carinho.

A todos vocês, muito obrigado.

Índice

Resumo.....	1
Introdução.....	4
Referências.....	9
CAPÍTULO I <u>I.-</u> Territorialidade e coloração das asas modulam o comportamento reprodutivo da libélula <i>Zenithoptera lanei</i>	14
Resumo.....	15
Material e Métodos.....	18
Resultados	22
Discussão	28
Referências.....	32
CAPÍTULO II <u>I.-</u> Influência das reservas de energia na territorialidade e comportamento reprodutivo e <i>Zenithoptera lanei</i> (Odonata: Anisoptera: Libellulidae)	37
Resumo.....	38
Introdução	39
Material e métodos.....	42
Resultados	45
Discussão	48
Referências.....	50
Conclusões gerais.....	53

Resumo

O comportamento animal associado a características morfológicas fornece evidências para um melhor entendimento de como o comportamento sexual tem evoluído, e como os organismos podem maximizar seu sucesso reprodutivo. Fatores como tamanho, reservas de energia e outros caracteres sexuais como a coloração são essenciais para o melhor desempenho em relação a outros indivíduos da mesma espécie. Estes podem transmitir informação da qualidade do macho para outros machos co-específicos como também para às fêmeas. Esta qualidade, guarda relação com a condição física (reservas de energia) que possuem, e é necessária para ter sucesso na reprodução. Sendo a reprodução uma das mais custosas em termos energéticos em comparação a outras atividades, é de se esperar que os animais invistam a maioria das reservas no comportamento reprodutivo, o qual influencia no tipo de estratégia que eles adotam e à duração em tempo das interações relacionadas a reprodução, entre outras. Portanto indivíduos com características melhor desenvolvidas ou com boa condição física, terão uma vantagem na reprodução que os outros indivíduos da comunidade. *Zenithoptera lanei* é uma espécie neotropical presente no Brasil, da qual se tem poucos estudos sobre sua ecologia comportamental, sendo uns dos mais importante o realizado por Guillermo-Ferreira no 2015, para descrever as estruturas que conformam esta pruinosidade e sua função na comunicação intraespecífica. Neste estudo, descrevemos o comportamento sexual de *Z. lanei* (Libellulidae), com a hipótese que nesta espécie apresentam machos territoriais, e que a coloração de suas asas, o tamanho corporal e a reserva de energia (gordura) devem desempenham um papel importante na condição territorial. Assim, os machos com maior quantidade de energia e maior tamanho deveriam ganhar disputas, defender territórios e, portanto, manter a condição territorial. Além, avaliamos também se essa condição de territorialidade poderia influenciar o tempo de duração das cópulas e a oviposição pelas fêmeas. Os resultados mostraram que machos são territoriais, e esta territorialidade está relacionada com a condição física e tamanho. Sendo que, machos com maior tamanho corporal e maior quantidade de reservas de energia ganharam mais disputas e mantiveram um território. Apesar dos machos serem territoriais, não houve diferença entre a duração do tempo das interações reprodutivas para machos vencedores em comparação aos machos perdedores, indicando que o tempo de duração das interações reprodutivas não são influenciadas pela condição de territorialidade do macho.

Palavra-chave: Libélula, competição, condição física, territorialidade, seleção sexual, coloração, fitness.

Abstract

Animal behavior associated with morphological characteristics supplies evidence for a better understanding of how sexual behavior has evolved, and how organisms can maximize their reproductive success. Factors such as size, fat reserves and other sexual characters such as coloration are essential to individual better performance in relation to conspecifics. These factors? Can bring information of the male quality to other conspecifics and females. This quality keeps relation with the physical condition (energy reserves) that they have which is required to succeed in breeding, as reproduction is one of the most expensive activity in energy cost in relation to other activities. The reproductive behavior is related to the individual fat reserves that influences, among other factors, in the condition that they adopt and to the duration in time of the related interactions to reproduction. Therefore, individuals with more developed characteristics or with better physical conditions will have an advantage in the reproduction comparing with other individuals of the community. The dragonfly *Zenithoptera lanei* is a Neotropical species present in Brazil, only studied so far by Guillermo-Ferreira in 2015, when structures that conform this pruinosity and his function in the intraspecific communication were described. In this study, describe the sexual behavior of *Z. lanei* (Libellulidae). Was hypothesized that in this species males present territorial behavior, and that the coloration of wings, body size and the energy reserves (fat) may play an important role in territorial condition and reproductive success. Thus, males with higher quantity of energy and larger size should win more disputes, defend territories and, therefore, maintain the territorial condition. In addition, was also assessed whether this condition of territoriality may influence the duration of the copulation and oviposition by females. The results showed that males are territorial, and its territoriality keeps relation with size and the physical condition. In other words, males with larger body and higher energy reserves have won more disputes and maintained a territory. Although males were territorial, there was no difference between the duration of reproductive interactions, winning males and losers, thus indicating that the reproductive interactions are not influenced by the condition of territoriality of the male.

Keyword: Dragonfly, competition, physical condition, territoriality, sexual selection, coloration, fitness.

Introdução

Machos e fêmeas frequentemente apresentam diferenças notáveis em tamanho, aparência e comportamento (Alcock, 2013). Uma das características deste dimorfismo em relação à seleção sexual é que o indivíduo que investe maior energia na prole é quem seleciona o parceiro. Já o indivíduo que investe menos energia, geralmente é o que compete com outros do mesmo sexo para ter acesso a um parceiro e poder deixar descendentes (Freeman & Herron, 2009). O valor adaptativo individual (fitness) mede o sucesso reprodutivo de um indivíduo em relação ao sucesso reprodutivo de outros indivíduos na mesma ou em outra população (Emlen & Oring, 1977). Quando um sexo começa a ser um fator limitante na população, passa a ser um recurso disputado, sendo esperado um incremento na competição intrasexual em busca do aumento no fitness (Emlen & Oring, 1977). Sendo assim, os indivíduos que apresentam alguma modificação espontânea que os tornem mais vistosos, ou melhor dotados (caracteres sexuais secundários), serão preferidos pelo sexo oposto (Dugatkin, 2004), e também ganharam competições como lutas e disputas por áreas que contém recursos atraentes para as fêmeas (Blum, 2012), o qual é denominado seleção intrasexual. Estes indivíduos terão uma vantagem reprodutiva na “seleção sexual” que, em essência, é uma forma de seleção natural onde não se luta diretamente pela vida, mas pela chance de ser escolhido para a reprodução (Alcock, 2013; Anderson, 1994).

Em geral, o investimento energético na prole é maior por parte das fêmeas do que dos machos (Anderson, 1994; Dugatkin, 2004), assim, o acesso aos parceiros será um recurso limitante para os machos (Brown, et. al. 2009). Portanto, a seleção sexual será uma força mais potente na evolução dos caracteres sexuais secundários dos machos do que das fêmeas (Freeman & Herron, 2009). A competição por parceiros em um sexo e a maior exigência no outro pode terminar de duas maneiras. Por um lado, os membros do sexo competitivo podem disputar recursos atrativos para as fêmeas, o que pode levar à defesa de pequenas áreas fixas, evitando a presença de intrusos intraespecíficos (Corbet, 1999; Córdoba-Aguilar, 2008) e até mesmo interespecíficos (Tynkkynen et al., 2006). Esse processo é conhecido como territorialidade (Anderson & O'dowd, 1999; Córdoba-Aguilar, 2008).

Quando os recursos são escassos os machos defendem os territórios de maior qualidade, sendo a eleição de um parceiro pela fêmea influenciada pela qualidade do macho territorial, quanto pelos recursos que ele defende, ou seja, a qualidade do território (Emlen & Oring, 1977). Essa forma de seleção sexual é chamada “seleção intrasexual”, porque o evento fundamental que determina o sucesso reprodutivo (o combate entre machos) envolve interações entre os membros de um único sexo (Fitze, et al., 2008). Por outro lado, ao invés de combaterem, os membros do sexo competitivo evoluem características que os permitem ter vantagem em tal competição como por exemplo, cantos, sinais visuais e tamanho entre outros (Darwin, 1871; Dugatkin, 2004). Estes caracteres podem influenciar na escolha dos membros do outro sexo, quando eles selecionam o indivíduo com as melhores características. Essa forma de seleção sexual é chamada de “seleção intersexual” porque o evento essencial que determina o sucesso reprodutivo (a escolha do macho pela fêmea) envolve uma interação entre membros dos dois sexos (Alcock, 2013; Dugatkin, 2004). Alfred R. Wallace (1858) aceitava a seleção sexual sob o aspecto da escolha do macho pela fêmea, como um fator preponderante na produção de características sexuais secundários no macho, relacionados à: atratividade; armas de defesa; órgãos musicais; etc. (Gayon, 2010).

Territorialidade é comumente observado em sistemas de acasalamento de vertebrados e invertebrados, tendo possivelmente evoluído muitas vezes, de forma independente (Anderson, 1994). Dentro desse comportamento um caráter sexual secundário muito importante é a coloração (Dugatkin, 2004), pois possui implicações relacionadas a principalmente três processos: termoregulação, comunicação intra- e interespecífica, e evasão à predação (Del-Claro, 1991; Mäthger, et al., 2009; Stevens & Merilaita, 2009; Triplehorn & Johnson, 2011). Assim, a coloração pode servir para indicar sua condição entre machos para manter territórios e não gastar energias em lutas (Signe & Van Schaik, 2000), e ou para fêmeas, indicando qualidade do macho (hill, 1991).

Dentre os comportamentos observados em Odonata, a cópula, a oviposição e a defesa de território pelos machos são consideradas os mais importantes em um estudo comportamental (Martens, 2003). O maior sucesso reprodutivo é frequentemente relacionado ao dono de um território e suas características sexuais secundárias associados com a defesa deste território (Bots et al. 2012). É importante ressaltar que o tamanho do indivíduo e as táticas alternativas que os machos adotam, podem influenciar no sucesso

territorial (Johansson, 2005). Sendo assim, seria esperado que os machos de maior tamanho e/ou com caracteres secundários intatos (machos novos) ocupassem com o passar do tempo territórios antes defendidos por machos com caracteres secundários gastos (machos mais velhos) (Plaistow & Siva-Jothy, 1996). Entretanto, muitos estudos empíricos têm mostrado que os proprietários ganham a maioria das lutas contra machos desafiantes, independentemente da idade (Switzer 2004). A vantagem do proprietário seria um maior conhecimento do território, de seus recursos e da melhor maneira de defendê-lo (Córdoba-Aguilar, 2008).

Nas libélulas, o comportamento territorial se divide em três categorias básicas, relacionadas à previsibilidade de encontro com as fêmeas em um determinado local e/ou com a disponibilidade de recursos monopolizáveis utilizados pelas fêmeas para oviposição. De acordo com Emlen & Oring (1977) as espécies podem ser classificadas em: 1) Sem defesa de um território e de recursos, quando o encontro com as fêmeas não é previsível e os recursos não são monopolizáveis; 2) Leque, sem defesa de recursos, mas com disputa entre machos por sítios onde o encontro com as fêmeas é previsível e 3) Com defesa de um território e de recursos que, em geral, são utilizados pelas fêmeas para colocarem os seus ovos. Ao contrário, fêmeas não apresentam comportamento territorial, porque, elas não se beneficiam muito de múltiplos acasalamentos (Singer, 2009). Embora muito comuns nos Neotrópicos e em especial no Brasil, a diversidade de Odonata é alta (Kalkman et al., 2008), os estudos diretamente relacionados ao estudo da territorialidade e comportamento em libélulas brasileiras mesmo que também são muitos (Guilhermo-Ferreira, 2010), porém, desafortunadamente são pobremente conhecidas para a maioria de espécies (Kalkman et al., 2008).

Em insetos, é bem conhecido que a energia para a atividade muscular nem sempre deriva de glicólise anaeróbica e metabolismo de carboidratos, mas de oxidação de ácidos graxos (Kallapur & George, 1973). Estas reservas, que se encontram no corpo gorduroso, o qual tem um papel importante e essencial em armazenamento de energia e está amplamente localizado no abdômen nas fêmeas e no tórax nos machos (Law & Wells, 1989). A mobilização de lipídios do corpo gorduroso é observada em condição de voo, inanição, embriogênias e resposta imune (Arrese & Soulages, 2010). Marden & Waage (1990) mostraram que a diferença em reservas de gordura ao final de uma luta é o melhor preditor de um resultado, onde vencedores geralmente contêm maior quantidade de gordura. Os insetos são bons para este tipo de estudos por ser relativamente fácil medir a

quantidade de reservas de energia nesses animais (Marden, 1989). Em Odonata, a fase adulta caracteriza-se por serem bons voadores, capazes de manter lutas custosas e prolongadas (Kallapur & George, 1973) para defender áreas ao longo das margens dos rios e lagoas (Marden, 1989), e sua principal reserva de energia é a gordura (Kallapur & George, 1973). Estudos feitos por Plastow & Silva-Jothy (1996) e Contreras-Garduño e colaboradores (2006) mostraram que o conteúdo de gordura no tórax é fundamental para o sucesso reprodutivo em libélulas da família Calopterygidae. Assim, como Marden & Cobb (2004) mostraram o mesmo na família Libellulidae. As reservas de energia e o tipo de estratégia adotada em relação a estas estão associadas também ao tempo de cópula (Córdoba-Aguilar et al., 2009), pois os custos energéticos da reprodução são muito altos comparadas a outras atividades (Stevens & Josephson, 1977). Entretanto, para machos não territoriais a oportunidade de encontrar um fêmea é baixa, assim, ao encontrar uma fêmea eles podem permanecer copulando por um longo tempo (Córdoba-Aguilar, 2008). Ao contrário que territoriais como o qual ao se envolver em uma longa cópula poderia perder seu território (Waage, 1973). Deste modo, o tempo que um macho investe na duração de copula pode ser influenciada pelos seus recursos energéticos, a condição territorial, não territorial e as táticas que adotem (Corbet, 1999). Portanto, ter boas reservas de energia pode ser considerado como um bom indicador da condição física e potencial sucesso reprodutivo do indivíduo (Knapp & Knappova, 2013).

Um dos gêneros da família Libellulidae, presente no Brasil, com indícios de territorialidade e pouco estudado é o gênero *Zenithoptera* Bates, 1869 (Anisoptera: Libellulidae) que compreende quatro espécies: *Z. anceps* Pujol-luz (1993); *Z. fasciata* Linnaeus (1758); *Z. lanei* Santos (1941); *Z. viola* Ris (1910) das quais, as três últimas foram estudadas pela primeira vez por Jurzitza em 1982 (Pujol-Luz & Da Fonseca, 2014). A história natural não é conhecida para a maioria dessas espécies, Guillermo-Ferreira e colaboradores (2015), mostraram os aspectos funcionais da coloração das asas (pruinossidade) de *Z. lanei*, além disso, só é conhecida a morfologia da larva de *Z. anceps* (Costa et al. 2004). *Zenithoptera lanei* é uma espécie de ocorrência ampla no sudeste do Brasil e que apresenta pruinossidade (uma refletância da luz causada por cristais de cera que estão acima da superfície da cutícula que encobre a coloração subjacente e dá uma aparência metálica) nas asas, tendo possivelmente influência no seu comportamento territorial e sucesso reprodutivo (Guillermo-Ferreira, 2015). Esta espécie tem, portanto, bom potencial para estudos de história natural, ecologia reprodutiva e comportamental.

Observações preliminares e bibliografia, indicaram que indivíduos de *Z. lanei* parecem ser territoriais e exibem um comportamento peculiar de abrir e fechar asas, sugerido como sinalização territorial (Guillermo-Ferreira, 2015). Portanto, assume-se como principal premissa deste trabalho que *Z. lanei* é uma espécie com machos territoriais, onde o tamanho e a condição física dos indivíduos têm um papel importante na territorialidade, assim, os machos territoriais, vencedores das disputas, devem ser aqueles com maior tamanho corporal e/ou com maior reserva de energia (quantidade de gordura) no tórax. Desta forma, a presente dissertação teve como objetivo principal estudar o comportamento reprodutivo e territorial de *Z. lanei*. Os objetivos principais são listados a seguir, e compreendem:

- 1) Estudar e descrever o comportamento de *Z. lanei*, afim de testar a influência do tamanho, coloração das asas e reservas de energia, no comportamento reprodutivo e territorial.
- 2) Avaliar as respostas de machos territoriais em relação à coloração que é refletida nas de machos co-específicos.
- 3) Analisar se a territorialidade, duração das cópulas são influenciadas pelo (a):
 - Status territorial do macho
 - Condição física (gordura corporal e tamanho do macho)

Para atingir esses objetivos, os resultados obtidos foram divididos em dois capítulos:

CAPITULO I - Territorialidade e coloração das asas modulam o comportamento reprodutivo da libélula *Zenithoptera lanei*. Este capítulo estudou o comportamento reprodutivo e territorial dos machos e sua relação com o tamanho corporal. Como se a condição guarda relação com a duração das interações reprodutivas. E a resposta intrasexual dos machos em relação à coloração das asas.

CAPITULO II - Influência das reservas de energia na territorialidade e comportamento reprodutivo de *Zenithoptera lanei* (Odonata: Anisoptera: Libellulidae). Este capítulo analisou a quantidade de reservas de gordura (energia) e sua relação com sua condição de territorialidade.

Referências

- Alcock, J. (2013). *Animal behavior: An evolutionary approach*. Tenth Edition. Sinauer Associates.
- Anderson, J., & O'dowd, L. (1999). Borders, border regions and territoriality: contradictory meanings, changing significance. *Regional studies*, 33(7), 593-604.
- Andersson, M. B. (1994). *Sexual selection*: Princeton University Press.
- Arrese, E. L., & Soulages, J. L. (2010). Insect fat body: energy, metabolism, and regulation. *Annual review of entomology*, 55, 207.
- Blum, M. (2012). *Sexual selection and reproductive competition in insects*: Elsevier.
- Bots, J., Breuker, C. J., Kaunisto, K. M., Koskimaki, J., Van Gossum, H., & Suhonen, J. (2012). Wing shape and its influence on the outcome of territorial contests in the damselfly *Calopteryx virgo*. *Journal of Insect Science*, 12.
- Brown, G. R., Laland, K. N., & Mulder, M. B. (2009). Bateman's principles and human sex roles. *Trends in Ecology & Evolution*, 24(6), 297-304.
- Contreras-Garduño, J., Canales-Lazcano, J., & Córdoba-Aguilar, A. (2006). Wing pigmentation, immune ability, fat reserves and territorial status in males of the rubyspot damselfly, *Hetaerina americana*. *Journal of Ethology*, 24(2), 165-173.
- Corbet, P. S. (1980). Biology of Odonata. *Annual Review of Entomology*, 25, 189-217. doi: DOI 10.1146/annurev.en.25.010180.001201
- Corbet, P. S. (1999). *Dragonflies: behaviour and ecology of Odonata*. Harley Books.
- Córdoba-Aguilar, A. (Ed.). (2008). *Dragonflies and Damselflies: Model Organisms for Ecological and Evolutionary Research: Model Organisms for Ecological and Evolutionary Research*. Oxford University Press.
- Córdoba-Aguilar, A., Serrano-Meneses, M. A., & Cordero-Rivera, A. (2009). Copulation duration in nonterritorial odonate species lasts longer than in territorial species. *Annals of the Entomological Society of America*, 102(4), 694-701.

Costa, J., Pujol-Luz, J., & Regis, L. P. R. B. (2004). Descrição de larva de *Zenithoptera anceps* (Odonata, Libellulidae). *Iheringia Serie Zoologia*, 94, 421-424.

Darwin, C. (1871). *The descent of man and selection in relation to sex*. London: Murray.

Darwin, C. (1880). *El origen del hombre*. Barcelona: Trilla y Serra, Editores.

Del-Claro, K. (1991). Notes on mimicry between two tropical beetles in south-eastern Brazil. *Journal of tropical ecology*, 7(03), 407-410.

Dugatkin, L. A. (2004). *Principles of animal behavior*. New York, New York, USA: WW Norton.

Emlen, S. T., & Oring, L. W. (1977). Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science*, 197(4300), 215-223.

Fitze, P. S., Cote, J., Martinez-Rica, J. P., & Clobert, J. (2008). Determinants of male fitness: disentangling intra-and inter-sexual selection. *Journal of evolutionary biology*, 21(1), 246-255.

Freeman, S., & Herron, J. C. (2009). *Análise evolutiva*: Artmed.

Gayon, J. (2010). Sexual selection: another Darwinian process. *Comptes rendus biologies*, 333(2), 134-144.

Gorb, D. J., Kesel, A., & Berger, J. (2000). Microsculpture of the wing surface in Odonata: evidence for cuticular wax covering. *Arthropod Structure and Development*, 29, 6.

Guilhermo-Ferreira, R. G. N. (2010). *Seleção sexual e sua relação com o dimorfismo sexual em três espécies de Zygoptera (Odonata) no Sudeste do Brasil*. Universidade de São Paulo.

Guillermo-Ferreira, R., Bispo, P. C., Appel, E., Kovalev, A., & Gorb, S. N. (2015). Mechanism of the wing colouration in the dragonfly *Zenithoptera lanei* (Odonata: Libellulidae) and its role in intraspecific communication. *Journal of insect physiology*, 81, 129-136.

Gullan, P. J., & Cranston, P. S. (2009). *The insects: an outline of entomology*. John Wiley & Sons.

Hill, G. E. (1991). Plumage coloration is a sexually selected indicator of male quality

Jacobs, M. E. (1955). Studies on territorialism and sexual selection in dragonflies. *Ecology*, 566-586.

Johansson, F., Crowley, P. H., & Brodin, T. (2005). Sexual size dimorphism and sex ratios in dragonflies (Odonata). *Biological Journal of the Linnean Society*, 86(4), 507-513.

Kalkman, V. J., Clausnitzer, V., Dijkstra, K.-D. B., Orr, A. G., Paulson, D. R., & van Tol, J. (2008). Global diversity of dragonflies (Odonata) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595(1), 351-363.

Kallapur, V., & George, C. (1973). Fatty acid oxidation by the flight muscles of the dragonfly, *Pantala flavescens*. *Journal of Insect Physiology*, 19(5), 1035-1040.

Knapp, M., & Knappová, J. (2013). Measurement of body condition in a common carabid beetle, *Poeciliscupreus*: a comparison of fresh weight, dry weight, and fat content. *Journal of Insect Science*, 13(1), 6.

Law, J. H., & Wells, M. A. (1989). Insects as biochemical models. *J. biol. Chem*, 264(28), 16335-16338.

Marden, J. H. (1989). Bodybuilding dragonflies: costs and benefits of maximizing flight muscle. *Physiological Zoology*, 505-521.

Marden, J. H., & Cobb, J. R. (2004). Territorial and mating success of dragonflies that vary in muscle power output and presence of gregarine gut parasites. *Animal Behaviour*, 68(4), 857-865.

Marden, J. H., & Waage, J. K. (1990). Escalated damselfly territorial contests are energetic wars of attrition. *Animal Behaviour*, 39(5), 954-959.

Martens, A. (2003). Reproductive behaviour of African Odonata. *Cimbebasia*, 18, 225-241.

Martins, F. A., & Del Claro, K. (2011). História natural nas Interações entre Libélulas (Odonata) da vegetação de Cerrado. *Horizonte Científico*, 5(2).

Mäthger, L. M., Denton, E. J., Marshall, N. J., & Hanlon, R. T. (2009). Mechanisms and behavioural functions of structural coloration in cephalopods. *Journal of the Royal Society Interface*, 6(Suppl 2), S149-S163.

Plaistow, S., & Siva-Jothy, M. T. (1996). Energetic constraints and male mate-securing tactics in the damselfly *Calopteryx splendens xanthostoma* (Charpentier). *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 263(1374), 1233-1239.

Pujol-Luz, J. R., & da Fonseca, R. R. (2014). Variação de coloração das asas e distribuição geográfica do gênero *Zenithoptera* Bates in Selys (Odonata, Libellulidae). *Revista de Ciências da Vida*, 19(1/2), 13-26.

Signe, P., & Van Schaik, C. P. (2000). Dominance And Communcation: Conflict Management In Various Social Setting

Singer, F. (2009). Community ecology of dragonflies. Pages 184-194, in *Tested Studies for Laboratory Teaching*, Volume 30 (K.L. Clase, Editor). *Proceedings of the 30th Workshop/Conference of the Association for Biology Laboratory Education (ABLE)*, 403 pages.

Stevens, E. D., & Josephson, R. (1977). Metabolic rate and body temperature in singing katydids. *Physiological Zoology*, 31-42.

Stevens, M., & Merilaita, S. (2009). Defining disruptive coloration and distinguishing its functions. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 364(1516), 481-488

Switzer, P. V. (2004). Fighting behavior and prior residency advantage in the territorial dragonfly, *Perithemis tenera*. *Ethology Ecology & Evolution*, 16(1), 71-89.

Triplehorn, C. A., & Johnson, N. F. (2011). Estudo dos insetos. Tradução da 7^a Edição de Borror and Delong's introduction to the study of insects. São Paulo Cengage Learning.

Tynkkynen, K., Kotiaho, J. S., Luojumaki, M., & Suhonen, J. (2006). Interspecific territoriality in *Calopteryx* damselflies: the role of secondary sexual characters. *Animal Behaviour*, 71, 299-306. doi: DOI 10.1016/j.anbehav.2005.03.042

Vasconcellos-Neto, J., & Gonzaga, M. O. (2000). Evolução de padrões de coloração em artrópodes *Oecologia Brasiliensis* 8, 33.

Waage, J. K. (1973). Reproductive Behavior and Its Relation To Territoriality in *Cal Op Ter Yx Ma Cula Ta* (Beauvois)(Odonata: Calopterygidae). *Behaviour*, 47(3), 240-256.

CAPÍTULO I

**Territorialidade e coloração das asas modulam o comportamento
reprodutivo da libélula *Zenithoptera lanei***

CAPÍTULO 1: Territorialidade e coloração das asas modulam o comportamento reprodutivo da libélula *Zenithoptera lanei*

Resumo

Estudo em comportamento territorial em animais tem chamado a atenção de muitos pesquisadores, dentro de esse comportamento, caracteres relacionados à territorialidade como o tamanho, coloração entre outros são muito importantes, porque guarda relação com a maneira como os indivíduos atingem seu sucesso reprodutivo. Descrever o comportamento territorial de um animal e entender como esses caracteres funcionam e influenciam nos tipos de comportamento e a estratégia (territorial e não territorial) que os indivíduos adotam é fundamental para a ecologia, além de como a estratégia adotada pode estar relacionada à duração das diferentes fases deste sucesso reprodutivo (copula e oviposição). Assim, neste trabalho o comportamento reprodutivo de *Zenithoptera lanei* é descrito numa vereda que corta uma área de Cerrado. Machos desta espécie apresentaram um comportamento territorial, guardando e defendendo territórios perseguindo ou até envolvendo-se numa disputa com outros machos co-específicos. Nessas áreas defendidas chegaram as fêmeas para copular e posteriormente para ovipor. Não existe display precópula por parte dos machos, mas eles apresentam um comportamento particular de abrir as asas e elevar o abdômen quando uma fêmea fica pousada perto. Após a copula, pode ou não existir guarda da fêmea por parte do macho enquanto ela ovipor. Os resultados das manipulações indicam que machos com maior tamanho corporal ganham a maioria das disputas pelo território, e que também sendo uma espécie territorial apresenta dimorfismo sexual em tamanho sendo machos maiores que as fêmeas. Ao avaliar se esta condição de defender um território (macho territorial) está relacionada com a duração das interações na reprodução, não se evidenciou diferença significativa no tempo para as duas condições. E evidenciamos que existe uma relação entre a coloração refletida pelas asas (pruinose) nos machos desta espécie e a resposta (neutral ou agressiva) dada por machos territoriais que foram testados.

Palavras chave: Caracteres sexuais secundários, disputa, coloração, tamanho corporal, territorialidade, sinalização, seleção sexual.

Introdução

Tudo que um animal faz, ou deixa de fazer, pode ser caracterizado como parte ou totalidade de um comportamento (Del-Claro, 2004, 2010), por isso, estudos em comportamento animal têm descrito variáveis envolvidas na reprodução, na procura de alimento, de forrageio, e as interações entre animais e suas plantas hospedeiras (Snowdon, 1999). Um conceito errôneo, porém comum, é que, em comparação aos vertebrados, os insetos apresentam repertórios comportamentais simples e limitados, em razão do sistema nervoso reduzido e da curta vida (Ritzmann & Büschges, 2007). Apesar disso, os insetos não são autômatos previsíveis, a maior parte do comportamento deles é espontâneo e pode ser ajustada a circunstâncias específicas (Matthews & Matthews, 2009). Por outro lado, o modo como suas atividades são organizadas muitas vezes é extremamente complexo (Triplehorn & Johnson, 2011).

Desde os estudos de Buchholtz (1951, 1955, 1956) e Jacobs (1955) a descrição e análise do comportamento reprodutivo de Odonata são caracterizados em várias espécies como *Platycnemis pennipes* Pallas e *Calopteryx splendens* Harris. Porém, estas espécies nem chegam a cobrir a maior parte da ordem (Sakagami, 1974). Além disso, as libélulas são insetos relativamente grandes e, geralmente, com machos de cores vistosas que possuem órgãos copuladores localizados na parte anterior do abdome, uma característica única entre os insetos (Córdoba-Aguilar, 2008). São muito abundantes e diversas em águas lânticas (água corrente), mas também, muitas espécies podem ocorrer em águas lólicas (água parada) (Bouchard, 2004). No Brasil, são conhecidas cerca de 828 espécies de libélulas distribuídas em 14 famílias 140 gêneros (Rafael, et al., 2012), que podem ser encontradas nos mais diversos ambientes, desde regiões áridas como a Caatinga, até florestas úmidas como a Amazônia (Martins, 2004). As famílias mais representativas na região Neotropical em termos de número de espécies são Libellulidae, com 352 espécies descritas e Coenagrionidae, com 370 espécies descritas (Kalkman et al, 2008).

O comportamento de libélulas adultas é sensível a fatores como temperatura, quantidade de recursos alimentares e o grau de insolação (May, 1979). As características morfofisiológicas em conjunto com a distribuição de recursos definem a ocorrência de comportamento territorial nas espécies (Jacobs, 1955). Libélulas são animais ideais para os estudos em territorialidade e padrões comportamentais, pois, proveem um sistema

ideal onde as manipulações podem ser feitas em grandes áreas e incluso em sistemas naturais (Córdoba-Aguilar, 2008). Porém, embora possuam uma coloração conspícua, tornando fácil a sua observação, e apresentem comportamentos complexos, pouco é conhecido sobre a ecologia comportamental da maioria das espécies neotropicais (Baird & May, 1997).

Dentre os comportamentos observados, a cópula, a oviposição e a defesa de território pelos machos são consideradas as mais importantes em um estudo comportamental (Martens, 2003). É importante ressaltar que o tamanho do indivíduo e as táticas alternativas que os machos adotam, além da idade, podem influenciar no sucesso territorial (Johansson, 2005) já que existe um benefício geral no fitness para grandes tamanhos em Odonata (Thompson & Fincke, 2002). Machos adultos podem usar três diferentes estratégias ou táticas as quais podem ser influenciadas geneticamente como em *Mnais costalis* (Tsubaki, 2003) ou condicionalmente: territorial, não territorial e/ou comutação entre as duas (Corbet, 1999). Porém, existindo estudos nos Neotrópicos sobre repertório comportamental e sua relação com as características secundárias, os estudos não chegam a cobrir a maioria das espécies registradas.

Zenithoptera lanei Bates, 1869 (Anisoptera: Libellulidae) é uma espécie presente no Brasil, cujos machos apresentam pruinose (coloração metálica dada por cristais de cera) nas asas (Guillermo-Ferreira, 2015). O gênero *Zenithoptera* está representada por quatro espécies: *Z. anceps* Pujol-luz (1993); *Z. fasciata* Linnaeus (1758); *Z. Lanei* Santos (1941); *Z. viola* Ris (1910). Esta pruinose oferece uma vantagem nos machos que possuem esta característica sexual secundária, portanto, tem bom potencial para estudos de história natural, ecologia reprodutiva e comportamental. Assim, o presente capítulo estudou o comportamento de *Z. lanei*. Foi testada a influência da coloração das asas no comportamento de reconhecimento entre machos. Procurou-se verificar se existe dimorfismo sexual assumindo que *Z. lanei* é uma espécie territorial e existindo disputas macho-macho por acesso às fêmeas, é de se esperar que machos sejam maiores que as fêmeas, também procurou-se responder se existe dimorfismo no tamanho do corpo entre machos em relação à condição territorial, porque o tamanho corporal está relacionado com habilidade para ganhar disputas, reflete o potencial de animais para manter recursos, e dá uma vantagem para machos com maior tamanho em relação aos outros de menor tamanho. Por último avaliamos se esta territorialidade, duração das cópulas e oviposições são influenciados pelo (a):

- 1) Tamanho corporal dos machos que participam da interação.
- 2) Status territorial do macho (territorial e não territorial).

Material e Métodos

Local de estudo

O estudo de campo foi feito entre os meses de outubro do 2013 até fevereiro 2014, e depois, desde finais de agosto de 2014; até finais de janeiro do 2015: desde às 8:00h até às 15:00h. Este período do ano foi escolhido, porque *Z. lanei* é uma espécie estacional que só ocorre na estação húmida; e foi desenvolvido em uma lagoa formada no final de uma vereda na área de reserva de cerrado do Clube de Caça e pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU - 48°17' O; 18°58' S), em Uberlândia, Minas Gerais, Brasil. A reserva apresenta 540 ha e a principal fitofisionomia é cerrado sentido restrito. O clima da região é caracterizado por um verão chuvoso (de outubro a março) e um inverno seco (de abril a setembro). A temperatura média mensal varia de 18 a 28° C e a precipitação de 800 a 2.000 mm (Oliveira-Filho & Ratter 2002).

Observações comportamentais

Foram feitas observações comportamentais, com o método de análise de todas as ocorrências (ad libitum sense, sensu Altmann, 1974) e também se fez uso do animal focal, divididas em sessões de 20 minutos, com cinco minutos de descanso. As observações em campo foram feitas entre os meses de outubro do 2013 até fevereiro 2014 (tempo que ocorre a espécie), das 8:00h às 15:00h, e o horário foi escolhido pois observações prévias indicaram ser a fase de maior atividade da espécie. As observações ocorreram da seguinte maneira: todas as vezes que um macho era avistado, seu local de avistamento (na água, nas margens, empoleirado sobre algum ramo de planta) era anotado e identificado. A seguir, esse macho era coletado fazendo uso de uma rede entomológica e logo segurado pelas pernas e com ajuda de um paquímetro era medido o comprimento do corpo desde a

cabeça até a ponta do abdômen, depois foi marcado com tinta corretiva branca atóxica no tórax (Fig. 1). Logo era liberado no mesmo local (Pezalla, 1979; Plaistow & Siva-Jothy, 1996; Rantala, et. al. 2001). Em total 48 machos foram coletados, marcados e liberados. Após cinco minutos, iniciava-se a observação desse macho. Eram anotados o tempo (em segundos) e a ocorrência de cada comportamento como perseguição, patrulhamento da área defendida, disputas pelo território, copula, oviposição. Ao final da observação, os indivíduos que interagiram com esse macho foram também coletados, e marcados, individualizando-se cada um.

Fig. 1. Indivíduos de *Zenithoptera lanei* sendo segurados pelas pernas e marcados no tórax para sua posterior observação. a) Vista lateral; b) vista dorsal.

Manipulações experimentais

Foram feitas manipulações experimentais para confirmação da territorialidade entre os meses de novembro do 2014 até janeiro do 2015 desde às 8:00h até as 15:00, utilizando-se um método comum em libélulas, em que os indivíduos marcados são colados a um fio fino de linha de algodão (Clare et al., 2000), o qual é fixado em uma vara flexível de um metro para uma fácil manipulação, e logo, foi exposto no local do experimento (Silva-Jothy & Tsubaki, 1989; Fincke, 1994; Miller & Finke, 1999; Guillermo-Ferreira & Bispo, 2012) (Fig. 2). Foram usados 10 indivíduos adultos, coletados aleatoriamente com uma rede entomológica. Os animais foram presos a dez centímetros de linha, o que deu a eles liberdade para voarem livremente dentro de um espaço determinado. Cada indivíduo foi testado uma única vez. O teste resumia-se a inserir esse macho preso no possível território de um macho residente e observar a reação

do residente. Após, se observou a resposta do macho residente frente ao indivíduo manipulado introduzido na sua área. Cada experimento teve a duração de 15 minutos.

Fig. 2. Indivíduo de *Zenithoptera lanei* com 15% da cera das asas retirada com caneta esferográfica e colado num fio de seda vermelho.

Para avaliar se a interação com machos intrusos era influenciada pela coloração das asas, foi testada a resposta de machos territoriais (indivíduos que guardavam um território) a dois tipos de machos. No primeiro tipo, denominado "100%", dois machos foram coletados e a coloração completa das asas foi coberta. No grupo "15%", dois machos tiveram pintada a ponta das asas. Isso foi feito com uma caneta esferográfica de cor preta da marca Pilot. Para o "controle" se fez uso de dois machos sem pintar as asas, passado sobre elas uma caneta sem tinta. A seguir, cada indivíduo foi colado em uma linha de algodão com Ducocement® (Fincke, 1994), uma cola especial de secagem instantânea e de fácil remoção após o experimento; e o outro lado da linha foi fixado em um bastão de um metro de comprimento (Guillermo-Ferreira & Bispo, 2012). Posteriormente, cada um desses indivíduos ($n = 6$) foi apresentado para cinco machos territoriais, de forma independente, sendo cada indivíduo territorial testado uma única vez dando um total de 30 testes. A resposta do macho residente foi classificada em 2 tipos: neutra (o macho ficou suspenso no ar e logo pousou, ignorando o indivíduo) e agressiva (macho perseguiu o indivíduo e encarou ele, ou simplesmente atacou ele numa luta) (Schultz & Fincke, 2009).

O comportamento sexual foi registrado através de amostragem de todas as ocorrências, seguida de amostragem sequencial (sensu Altmann, 1974; Del-Claro, 2010). O registro foi realizado desde setembro até novembro do 2014, desde às 8:00h até às

14:00h. Para avaliar se a duração das cópulas e das oviposições era influenciada pelo status territorial do macho, indivíduos territoriais e não-territoriais foram marcados (indivíduos territoriais levaram marcas no tórax e os não territoriais levaram as marcas no abdômen para o fácil reconhecimento), assim como as fêmeas. Uma vez liberados se aguardava observar o início do comportamento de copula. Se começou a registrar o tempo a partir do que o macho segurou a fêmea com ajuda dos apêndices anais. Para cada par formado com os indivíduos identificados, foi também observado o comportamento e tempo total de cada oviposição. Em total foram registradas 55 interações (28 cópulas e 23 oviposições).

Análises estatísticas

Para analisar os dados de tamanho, separaram-se dois grupos dependendo das interações envolvidas. O primeiro grupo foi para avaliar se existe dimorfismo no tamanho corporal entre machos de *Z. lanei* em relação a sua condição de territorialidade (vencedor e perdedor das lutas) e o segundo grupo foi para avaliar se existe dimorfismo sexual em relação ao tamanho. Para as análises dos dados se fez uso do teste-t., previamente para conferir se os dados apresentaram distribuição normal se fez uso do teste de Lilliefors. Para analisar se existe diferença entre a duração do tempo do comportamento sexual e a condição de territorialidade igualmente separou-se os dados por momentos que compõem a interação (cópula, intervalo pós-cópula e oviposição). Analisou-se a distribuição normal dos dados, ao ver que na interação de cópula os dados não eram normais, se fez uso do teste de Mann Whitney. Para os análises dos dados de copula e oviposição se fez uso do teste-t. Para analisar as respostas dos machos frente a indivíduos com remoção da coloração nas asas tanto macho quanto fêmea se fez uso do Qui-quadrado.

Resultados

1. Observações comportamentais

As atividades de *Z. lanei* começam às 09:30 h aproximadamente quando começa a aumentar a temperatura. Os machos são os primeiros a chegar para ocupar os territórios que depois irão defender, mas antes, entre as 08:00 horas, indivíduos recém emergidos são vistos pousados nos galhos perto das beiras dos corpos de água, com o corpo e as asas ainda mole e com uma cor preta (Fig. 3) semelhante às fêmeas. Os machos ficam a maioria do tempo pousados no território, patrulhando intermitentemente (n=37 machos observados). Os machos realizam um “display” de abrir e fechar as asas denominado “batendo palmas” quando pousados, como também abrindo as asas totalmente. Quando existe corrente de ventos os machos fecham as asas para ganhar estabilidade, e geralmente pousam com a parte dorsal das asas em direção ao sol, movendo seu abdômen algumas vezes para baixo (Fig. 4a) e outras vezes em linha reta com o tórax (Fig.4b). Porém, quando uma fêmea se aproxima, o macho ergue o abdômen, direciona a cabeça para a fêmea e abre as asas totalmente, expondo sua superfície azul. Machos apresentam diferença altamente significativa em tamanho do corpo em relação às fêmeas ($t = 11.48$, $df = 42$, $P < 0.0001$) (Fig. 5),

Fig. 3. a) Fêmea de *Zenithoptera lanei* pousada em vista lateral. B) Vista dorsal da fêmea pousada, expondo a pigmentação preto com só uma pequena área azul na superfície dorsal das asas.

Fig.4. a) Macho *Zenithoptera lanei* pousado expondo a superfície dorsal das asas em direção ao sol. b) macho elevando o abdômen, direcionado frontalmente a uma fêmea.

Fig. 5. -Comparação do tamanho entre machos e fêmeas de *Z. lanei*. *** $p < 0.001$ (test-t)

Quando um macho intruso ou desafiante entra no seu território, o macho proprietário sai perseguindo o intruso ou também podendo entrar em luta (n=21 observações). Os machos apresentam diferentes tipos de comportamento, os quais podem ser: (1). Voar um na frente do outro, com elevação simultânea de ambos os machos; (Fig. 6a), às vezes um ficando acima do outro e depois voando para cima (Fig. 6b). (2). Outro modo ocorre quando um dos machos bate contra o outro; e (3). Voar em espiral ou em círculos com perseguição mútua. Este último ocorre nas vezes em que os machos não territoriais pousam muito perto de um macho territorial, a aproximadamente menos de 1m de raio. Nesse caso o macho territorial aguarda o mínimo movimento do intruso para sair em perseguição a ele. O macho territorial persegue o intruso por aproximadamente 5

metros do ponto que ele fica guardando (n=24 observações) retornando posteriormente com as asas abertas.

Fig. 6. Comportamento de *Zenithoptera lanei*, em resposta aos machos intrusos; pode ser “face a face” (a) ou também perseguição um ao outro em círculos ascendentes (b). (Fonte: https://sites.google.com/a/uvg.edu.gt/banisandoval_metamorfosis/animales/libelula)

Os resultados mostraram que os machos vencedores das disputas foram significativamente maiores em tamanho do que os machos perdedores ($t = 3.36$, $df = 56$, $p = 0,0014$) (test-t não pareado) (Fig. 7).

Fig. 7. -Comparação do tamanho entre os machos vencedores das lutas contra os perdedores de *Zenithoptera lanei*. ** $p = 0,0014$ (test-t).

CÓPULA

As cópulas começam aproximadamente as 11:00 h da manhã (N = 27 observações). A cópula que ocorreu mais cedo, foi observada às 09:45 h, quando uma fêmea se aproximou ao corpo d'água. Os machos não apresentam display, porém, quando uma fêmea pousa em um galho próximo aos machos, estes últimos aguardam a fêmea iniciar vôo para assim poder agarrá-la com os cercos durante o vôo (N = 18). Assim, uma vez o macho segura a fêmea pelo tórax com ajuda dos apêndices anais, se for territorial, então, pousa no território que guarda para copular e se for não territorial (sem tinta corretiva que os identificasse como territoriais) busca um território onde não tiver outros machos não territoriais que possam “roubar” a fêmea. A fêmea fica com as asas fechadas durante todo o processo da cópula e o macho fica abrindo e fechando as asas em um ângulo de aproximadamente 120° (Fig. 8). Antes de liberar a fêmea, o macho abre as asas completamente muito rápido e exatamente depois desse momento é quando libera a fêmea, esta pode começar ovipor, ou pode ficar pousada num galho com as asas abertas. O tempo da cópula é aproximadamente um minuto (62.75 ± 38.07 s (SD); n = 28 observações) e é seguida pela oviposição. Em algumas vezes a fêmea pousa antes de iniciar a oviposição.

Fig. 8. -Macho e fêmea de *Zenithoptera lanei* copulando, o macho fica abrindo e fechando as asas e a fêmea se mantém com as asas fechadas.

OVIPOSIÇÃO

No final da cópula o macho libera a fêmea e ela pousa nas plantas com as asas abertas. Depois a fêmea começa a voar e mergulhar repetidamente seu abdômen na água. O processo da cópula dura 50.24 ± 26.80 s, (N = 25). O macho pode guardar a fêmea durante a oviposição pousando perto da fêmea, ou pode também manter um voo suspenso acima dela enquanto ela oviposita de forma exofítica, ou pode não guardar ela durante a oviposição. A fêmea também pode apresentar resistência em formar o tandem (formação da roda de cópula, onde o macho segura a fêmea por trás da cabeça com seus cercos, e a fêmea levanta o abdômen para frente para fazer contato com a área genital do macho), mexendo suas asas até se libertar dos cercos do macho, ou depois da cópula não ovipor e só aguardar outro macho e entrar em tandem novamente. Após a oviposição, a fêmea pousa com asas fechadas na margem dos corpos de água, ou também pode sair voando seguida por outros machos oportunistas, que tentam segurá-la para iniciar uma nova cópula.

Duração da cópula e oviposição em relação à condição territorial

Analizando os dados, não se encontram diferenças significativas entre a duração da cópula (em segundos) de fêmeas que copularam com macho territorial e macho não territorial: O tempo da duração da cópula para machos territoriais foi de 72.6 ± 31 s, e para não-territoriais foi de 54.2 ± 10.7 s. Não existe diferença significativa no tempo da cópula com respeito à condição de territorialidade (U = 84.50, P = 0.5645) (Fig. 9), isso indica que a duração do tempo da cópula não guarda relação com a condição territorial do macho.

O tempo de oviposição para fêmeas que copularam com machos territoriais é de 53.0 ± 9.3 s, e para aquelas que copularam com não territoriais foi de 47.7 ± 21.1 s. Não existe diferença significativa no tempo da oviposição com respeito à condição de territorialidade (t = 0.4867, df = 23, p = 0.6311) (Fig. 9). Portanto, isso mostra que a duração da oviposição não guarda relação com a condição territorial ou não territorial dos machos de *Z. lanei*.

Fig. 9. - Comparação para o tempo de cópula e oviposição em machos de *Z. lanei*, não apresenta diferença significativa (teste-t de Student).

2. Manipulações experimentais

Teste de retirada da coloração das asas

Os resultados do teste no qual modelos vivos (em diferentes fases de coloração emitida pelas asas em machos) são apresentados para machos territoriais, são mostrados na Tabela 1.

Tabela 1: Resultados do teste de manipulação experimental analisando a resposta de machos maduros de *Zenithoptera lanei* a modelos (indivíduos co-específicos vivos) N= número de machos testados

Porcentagem da asa colorida	N	Resposta (% de machos)		p
		Agressivo	Neutra	
Machos				
100%	10	10% (1)	90% (9)	0,0294
15%	10	80% (8)	20% (2)	
Controle	10	100% (10)	0% (0)	

As análises para a resposta do macho frente à coloração refletida pela pruinosidade nas asas mostraram que, segundo o teste de Qui-quadrado, existe uma relação altamente significativa entre a porcentagem de coloração nas asas que possui um macho de *Z. lanei* e a resposta dada pelo macho co-específico ($\chi^2 = 7.053$, $df = 2$, $p = 0.0294$) (Tab. 1). Isto indica que a coloração produzida pela pruinosidade tem um papel importante no reconhecimento dos intrusos que tentam entrar no território defendido por um macho residente.

Discussão

O comportamento em *Z. lanei* compartilha algumas características comportamentais com *Diastatops obscura* (Anisoptera: Libellulidae) do qual o comportamento foi descrito por Irusta & Araujo (2007). São similares características como ocupação de território pela manhã, tipos de perseguição e guarda do território. Além, de que interações no comportamento reprodutivo como tentar pegar a fêmea no ar para começar a cópula, e o mesmo padrão de descanso pós-cópula também descrito para outros membros desta família (Miller & Miller, 1989). Nossa espécie em estudo apresenta diferença no tempo da cópula e no tempo da atividade que é pelo meio dia, enquanto Irusta & Araujo (2007) registram maior atividade antes do meio dia. Tais comportamentos podem depender das condições fisiológicas dos participantes e/ou da população local (número de indivíduos por área) (Sakagami et al., 1974). Machos de *Z. lanei* ficam pousados nas plantas que se encontram na área que guarda, e só voam para patrulhar a área, mas os voos são curtos e por distâncias não maiores a 5m. Machos também começam o voo no momento que um intruso aparece perto da sua área, ou para entrar em tandem com a fêmea, o comportamento dele se encaixa mais dentro da categoria de indivíduos hélio-termos (May, 1976).

Z. lanei, pousa com as asas abertas mostrando a coloração produzida pelos cristais de cera que se encontram na superfície, Guillermo-Ferreira e colaboradores (2015) indicam que este comportamento está relacionado à sinalização direcionada, sendo que para machos comunica condição (territorialidade), e para fêmeas comunica qualidade do

macho, relacionadas à seleção sexual. Porém, este comportamento se evidenciou sem a presença de co-específicos (macho ou fêmea). May (1976) menciona um comportamento similar onde machos abrem as asas e elevam o abdômen em linha reta, o qual está relacionado com termoregulação em anisóptera, e serve para maximizar a exposição ao sol. Sendo *Z. lanei* uma espécie que se encontra na categoria de héliotermica (May, 1976), esta espécie que inicia suas atividades quando a temperatura do ambiente se incrementa, sendo suas atividades restritas a um determinado período do dia (Corbet & May 2008), e fica pousada a maior parte do seu comportamento, voando somente para perseguir um intruso, lutar contra outro macho, ou agarrar a fêmea para iniciar a copula é necessário a termoregulação para iniciar suas atividades. Portanto, o fato de fechar as asas quando fica pousado nos galhos pode ser uma função também relacionada com a termoregulação e não somente com a sinalização.

A relação que se apresenta na diferença de tamanhos entre machos e fêmeas de *Z. lanei*, sendo os machos significativamente maiores que as fêmeas, concorda com nossa premissa: sendo *Z. lanei* uma espécie onde machos lutam pelos territórios onde depois chegam fêmeas para copular, a tendência é a que os machos sejam maiores em tamanho do que as fêmeas, nosso trabalho concorda com o estudo realizado por Serrano-Meneses e colaboradores (2007) onde ele estudou o desenvolvimento do tamanho em territorial e não territorial espécies de Odonata encontrando que das quatro espécies de Anisoptera que ele estudou; duas apresentaram comportamento territorial e por conseguinte também apresentaram machos com maior tamanho que as fêmeas. Isto porque o tamanho é um importante componente no fitness em machos de espécies territoriais e menos importante em espécies não territoriais (Banks & Thompson, 1985, Sokolovska et al., 2000) porque a seleção sexual aparentemente favorece machos com maior tamanho (Abouheif & Fairbairn, 1997), porém, em espécies onde não existe competição entre machos (territorialidade) as fêmeas tendem a ser maiores que os machos (Serrano-Meneses et al. 2007).

Os machos aguardavam a fêmea ficar no ar para então pegá-las; posteriormente os machos buscavam uma área para copular sem interrupção. Houveram vezes em que as fêmeas recusaram adotar a formação de tandem abrindo e fechando suas asas para ser

se soltar do macho. Muitas fêmeas foram capturadas no momento de oviposição, porque o fato de uma fêmea ovipor já é sinal de que ela está receptiva. Quando os machos não guardaram a sua parceira, estas foram, na maioria de vezes, imediatamente capturadas em tandem por outros machos. Algumas vezes as fêmeas recusaram os machos, isto mostra que geralmente fêmeas não podem ser forçadas para copular porque elas devem elevar o seu abdômen para atingir copulação (Fincke, 1997). Portanto, se machos não conseguirem que as fêmeas dobrem seu abdômen para formar o tandem, eles desistem da cópula e as liberam. McMillan (2000), indica que o fato de existir um descanso pós-cópula pode ser como uma tática dentro do comportamento da fêmea para evitar que outro macho tente iniciar uma nova cópula com ela.

Nossos resultados para o tempo de duração da cópula apresentaram menor tempo para os machos não-territoriais, assim, este trabalho discorda com o estudo de Wolf e colaboradores (1989), que disse que a cópula por machos que permanecem nos seus territórios durante a cópula foram mais curtos que aquelas outras realizadas por outros machos, do mesmo jeito discordamos com o estudo realizado por Córdoba-Aguilar e colaboradores (2009) no qual eles encontraram diferenças significativas da duração da cópula entre machos territoriais e os não territoriais. Entretanto, concordamos que a probabilidade de uma fêmea em copular com outro macho aumenta com a densidade de machos competindo por acasalamentos. Em muitos casos os machos de *Z. lanei* apresentaram um comportamento similar de guardar a fêmea durante a oviposição que *Libellula pulchella* Drury, no qual os machos ficaram voando acima e por trás das fêmeas, perseguindo os machos que tentavam se aproximar nelas ou às vezes também ficar pousados num galho perto da fêmea enquanto ela ovipõe (McMillan, 2000).

A escolha dos machos de *Z. lanei* de guardar ou não a fêmea, pode estar relacionada a diferentes fatores ou pressões de seleção, ou também às possíveis mudanças na receptividade da fêmea que acontecem durante o processo da interação pós-copulatória. Portanto, se os benefícios de monitorar a fêmea poderiam decrescer durante a oviposição, então, isto daria uma vantagem para o macho largar sua guarda, uma vez que sua parceira tem iniciado a oviposição firmemente. Isso ocorre também com a espécie *Paltothermis*

lineatipes Karsch, onde os machos liberam as fêmeas, mas ficam suspensos no ar, a uns poucos centímetros dela durante a fase inicial da oviposição (Alcock, 1994).

As respostas dadas na manipulação da coloração das asas, indicam que o comportamento dos machos territoriais tanto para intrusos do seu território, quanto para as fêmeas, está muito relacionado à refletância da luz que produz a pruinosidade das asas. Nosso trabalho tem resultados similares com o trabalho realizado por Schultz & Fincke (2009), com a diferença que os padrões que dão coloração nas asas em *Megaloprepus coerelatus* Drury, são diferentes (melanina), mas as respostas foram as mesmas, mesmo quando for pintado o 15% das asas eles responderam a maioria de vezes agressivos para os machos e sexual para as fêmeas. Além de indicar qualidade dos indivíduos, a coloração (melanina e pruinosidade) também levam informação para reconhecimento co-específico.

Os resultados neste estudo sugerem que os machos de *Z. lanei* apresenta um comportamento territorial onde os machos vencedores das lutas apresentam maior tamanho que os perdedores, os machos também apresentam maior tamanho em comparação às fêmeas. Além os machos territoriais podem escolher guardar ou não à fêmea depois da cópula. O fato de abrir e fechar as asas serve tanto como sinalização intra- e intersexual e pode guardar relação com o comportamento de termoregulação. Evidenciou-se que a duração do tempo das diferentes fases do comportamento reprodutivo no macho não depende da condição territorial do indivíduo; e que a fêmea pode recusar copular com o macho ou pode optar por não ovipor os ovos depois da cópula. Este trabalho é importante porque descreve o comportamento reprodutivo de uma espécie da qual não se tem nenhuma informação, oferecendo uma visão para futuras pesquisas sobre outros fatores da ecologia relacionados com esta espécie.

Referências

- Abouheif, E., & Fairbairn, D. J. (1997). A comparative analysis of allometry for sexual size dimorphism: assessing Rensch's rule. *American Naturalist*, 540-562.
- Alcock, J. (1994). Post insemination associations between males and females in insects: the mate-guarding hypothesis. *Annual Review of Entomology*, 39(1), 1-21.
- Altmann, J. (1974). Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, 49, 227-267.
- Baird, J. M., & May, M. L. (1997). Foraging behavior of *Pachydiplax longipennis* (Odonata: Libellulidae). *Journal of Insect Behavior*, 10(5), 655-678.
- Banks, M. J., & Thompson, D. J. (1985). Life time mating success in the damselfly *Coenagrion puella*. *Animal Behaviour*, 33(4), 1175-1183.
- Bouchard, R.W.JR., 2004. Guide to aquatic macro invertebrates of the Upper Midwest. Water Resources Center, University of Minnesota, St. Paul, MN. pp. 208
- Corbet, P. S. (1999). Dragonflies: behaviour and ecology of Odonata. Harley Books.
- Corbet, P. S., & May, M. L. (2008). Fliers and perchers among Odonata: dichotomy or multidimensional continuum? A provisional reappraisal. *International Journal of Odonatology*, 11(2), 155-171.
- Córdoba-Aguilar, A. (Ed.). (2008). Dragonflies and Damselflies: Model Organisms for Ecological and Evolutionary Research: Model Organisms for Ecological and Evolutionary Research. Oxford University Press.
- Córdoba-Aguilar, A., M. A. Serrano-Meneses, and A. Cordero-Rivera. (2009). "Copulation duration in nonterritorial odonate species lasts longer than in territorial species." *Annals of the Entomological Society of America* 102.4: 694-701.
- De Marco Jr, P., Latini, A. O., & Resende, D. C. (2005). Thermoregulatory constraints on behavior: patterns in a Neotropical dragonfly assemblage. *Neotropical Entomology*, 34(2), 155-162.

Del-Claro, K. 2004. Comportamento animal: uma introdução à ecologia comportamental. Jundiaí: Livraria e Editora Conceito.

Del-Claro, K., & Hernández, V. J. (2010). Introducción a la ecología comportamental: un manual para el estudio del comportamiento animal. Tundra.

Fincke, O. M. (1994). Female colour polymorphism in damselflies: failure to reject the null hypothesis. *Animal Behaviour*, 47, 1249-1266.

Fincke, O. M. (1997). Conflict resolution in the Odonata: implications for understanding female mating patterns and female choice. *Biological Journal of the Linnean Society*, 60(2), 201-220.

Guillermo-Ferreira, R., & Bispo, P. C. (2012). Male and female interactions during courtship of the Neotropical damselfly *Mnesarete pudica* (Odonata: Calopterygidae). *Acta Ethologica*, 1-6.

Guillermo-Ferreira, R., Bispo, P. C., Appel, E., Kovalev, A., & Gorb, S. N. (2015). Mechanism of the wing colouration in the dragonfly *Zenithoptera lanei* (Odonata: Libellulidae) and its role in intraspecific communication. *Journal of insect physiology*, 81, 129-136.

Gullan, P. J., & Cranston, P. S. (2009). *The insects: an outline of entomology*. John Wiley & Sons.

Irusta, J. B. (2007). Ecología comportamental reproductiva de *Diastatops obscura* Fabricius (Insecta, Odonata).

Jacobs, M. E. (1955). Studies on territorialism and sexual selection in dragonflies. *Ecology*, 566-586.

Johansson, F., Crowley, P. H., & Brodin, T. (2005). Sexual size dimorphism and sex ratios in dragonflies (Odonata). *Biological Journal of the Linnean Society*, 86(4), 507-513.

McMillan, V. E. (2000). Postcopulatory behavior in *Libellula pulchella* Drury (Odonata: Libellulidae) and female tactics for avoiding male interference with oviposition. *Journal of insect behavior*, 13(4), 573-583.

Martens, A. (2003). Reproductive behaviour of African Odonata. *Cimbebasia*, 18, 225-241.

Martins, E. G. (2004). Comportamento territorial e reprodutivo de *Argia* sp. (Odonata: Coenagrionidae) em um igarapé da Amazônia Central. Livro do curso de campo “Ecologia da Floresta Amazônica” (G. Machado & P. De Marco Jr., eds.). PDBFF/INPA, Manaus.

Matthews, R. W., & Matthews, J. R. (2009). *Insect behavior*. Springer Science & Business Media.

May, M. L. (1976). Thermoregulation and adaptation to temperature in dragonflies (Odonata: Anisoptera). *Ecological Monographs*, 1-32.

May, M. L. (1979). Insect Thermoregulation. *Annual Review of Entomology*, 24, 313-349. doi: DOI 10.1146/annurev.en.24.010179.001525

Miller, M. N., & Fincke, O. M. (1999). Cues for mate recognition and the effect of prior experience on mate recognition in *Enallagma* damselflies. *Journal of Insect Behavior*, 12, 801-814.

Miller, P. L., & Miller, A. K. (1989). Post-copulatory ‘resting’ in *Orthetrum coerulescens* (Fabricius) and some other Libellulidae: time for ‘sperm handling’. *Odonatologica*, 18, 33-41.

Oliveira-Filho, A. T., & Ratter, J. A. (2002). Vegetation physiognomies and woody flora of the cerrado biome. *The Cerrados of Brazil: Ecology and natural history of a neotropical savanna*, 91-120.

Pezalla, V. M. (1979). Behavioral ecology of the dragonfly *Libellula pulchella* Drury (Odonata: Anisoptera). *American Midland Naturalist*, 1-22.

Plaistow, S., & Siva-Jothy, M. T. (1996). Energetic constraints and male mate-securing tactics in the damselfly *Calopteryx splendens xanthostoma* (Charpentier). *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 263(1374), 1233-1239.

Rafael, J.A. et al. *Insetos do Brasil: Diversidade e Taxonomia*. 3. ed. Ribeirão Preto: Holos, 2012, p. 810.

Rantala, M. J., Hovi, M., Korkeamäki, E., & Suhonen, J. (2001, January). No trade-off between the size and timing of emergence in the damselfly, *Calopteryx virgo* L. In *Annales Zoologici Fennici* (pp. 117-122). Finnish Zoological and Botanical Publishing Board.

Ritzmann, R. E., & Büschges, A. (2007). Adaptive motor behavior in insects. *Current opinion in neurobiology*, 17(6), 629-636.

Sakagami, S. F., Ubukata, H., Iga, M., & Toda, M. j. (1974). Observations on the behavior of some odonata in the Bonin Islands, with considerations on the evolution of reproductive behavior in libellulidae (with 28 text-figures and 4 tables). *Journal of the Faculty of Science Hokkaido University series VI. Zoology*, 19(3), 722-757.

Schultz, T. D., & Fincke, O. M. (2009). Structural colors create a flashing cue for sexual recognition and male quality in a Neotropical giant damselfly. *Functional ecology*, 23(4), 724-732.

Serrano-Meneses, Martin-Alejandro, et al. (2007). "The development of sexual differences in body size in Odonata in relation to mating systems." *European Journal of Entomology* 104.3: 453-458.

Siva-Jothy, M. T., & Tsubaki, Y. (1989). Variation in copulation duration in *Mnais pruinosa* Selys (Odonata: Calopterygidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 25(4), 261-267.

Snowdon, C. T. (1999). O significado da pesquisa em comportamento animal. *Estudos de Psicologia (Natal)*, 4(2), 365-373.

Sokolovska, N., Rowe, L., & Johansson, F. (2000). Fitness and body size in mature odonates. *Ecological Entomology*, 25(2), 239-248.

Thompson, D. J., & Fincke, O. M. (2002). Body size and fitness in Odonata, stabilising selection and a meta-analysis too far?. *Ecological Entomology*, 27(3), 378-384.

Triplehorn, C., & Johnson, N. (2011). *Estudos dos insetos: Tradução da 7ª edição de Borror and DeLong's introduction to the study of insects*. São Paulo, Cengage Learning.

Tsubaki, Y. (2003). The genetic polymorphism linked to mate-securing strategies in the male damselfly *Mnais costalis* Selys (Odonata: Calopterygidae). *Population ecology*, 45(3), 263-266.

Wolf, L., Waltz, E., Wakeley, K., & Klockowski, D. (1989). Copulation duration and sperm competition in white-faced dragonflies (*Leucorrhinia intacta*; Odonata: Libellulidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 24(1), 63-68.

CAPÍTULO II

Influência das reservas de energia na territorialidade e comportamento reprodutivo e *Zenithoptera lanei* (Odonata: Anisoptera: Libellulidae)

Capítulo 2: Influência das reservas de energia na territorialidade e comportamento reprodutivo de *Zenithoptera lanei* (Odonata: Anisoptera: Libellulidae)

Resumo

A condição física é um importante determinante para o sucesso reprodutivo em animais, porque disso depende o comportamento que eles irão adotar em relação as reservas de energia que eles possuem. Esse comportamento influencia na seleção do outro sexo como parceiro para reprodução. Portanto, condição física é vital para nosso entendimento da seleção sexual, por isso a relação entre condição e reservas de gordura como energia foi estudada em *Zenithoptera lanei*. Esta espécie apresenta comportamento territorial para o qual a energia para manter territórios e ganhar as lutas é importante. Analisou-se as reservas de gordura depois das interações para machos ganhadores e perdedores, se analisou também a relação entre o tamanho e as reservas de gordura. Se evidenciou que os machos ganhadores das disputas contem maior quantidade de gordura depois das disputas, porém, não se encontrou uma correlação positiva entre o tamanho e as reservas de gordura.

Palavras chave: Competição, condição, energia, fitness, gordura corporal, tórax.

Introdução

Seleção sexual é a competição por parceiro (a) no qual indivíduos de um sexo em particular evoluem características que os permitem ter vantagem em tal competição (Alcock, 2013; Darwin, 1871, Scott, 2005). Segundo a teoria da seleção sexual, quando machos competem por acesso a fêmeas, indivíduos com caracteres mais elaborados (cantos, cortejo, e tamanho entre outros, e.g. Andersson, 1994) poderiam ter maior prole (Scott, 2005). O grau da elaboração destes caracteres poderia ser mediado a través geralmente da condição do macho e ser em função das reservas de energia (Knapp, 1995). Por isso, a condição do corpo (condição física) é um importante determinante do fitness (aptidão de um indivíduo de deixar descendentes férteis), e suas implicações são de grande interesse aos ecologistas (Green, 2001). Muitos autores não explicam o que quer dizer “condição do corpo”, mas eles geralmente se referem à quantidade de energia armazenada comparada com componentes estruturais do corpo (Green, 2001). Assim, condição dependente de caracteres é vital para nosso entendimento da seleção sexual (Andersson, 1994).

Os animais frequentemente competem de forma direta por recursos limitados, via lutas físicas ou displays de ameaça (Marden & Waage, 1990) e para isto a grande maioria de espécies usa gordura como reserva de energia (Schmidt-Nielsen, 1997). Os custos energéticos desses comportamentos influenciam a forma como os animais defendem territórios e competem por parceiros (Davies, 1984), pois a energia gasta em territorialidade e cópula é frequentemente alta, quando comparada com outras atividades (Stevens & Josephson, 1977). Os animais que guardam um território geralmente derrotam os intrusos, e existem três tipos de explicações para este fato: 1) - os donos do território são maiores em tamanho, mais fortes, e lutadores mais experientes, e possuem um recurso potencial (reserva de energia) para manter o seu território – RHP (Resource Holding Potential; sensu Parker 1974); 2) os donos do território poderiam ter mais a ganhar da área guardada que os intrusos e por isso se empenhariam mais no domínio do recurso (Freeman & Herron, 2009); e 3) pode existir assimetrias não relacionadas, quer dizer assimetrias as quais não afeitam um ou outro dos pay-offs ou RHP dos concorrentes (Smith & Parker, 1976).

Muitos animais voadores gastam muita energia nas explosões de máximo esforço de vôo para capturar presas, escapar de predadores, ou competir por parceiros para copular (Marden, 1989). O tipo de estratégia adotada depende da quantidade de reserva de gordura que eles mantêm (Plaistow & Siva-Jothy, 1996). Assim, uma vez que detentores de territórios são deslocados do seu território, o macho encara um dilema: ele precisa recuperar um território, mas provavelmente não pode acumular mais gordura porque isto leva tempo, portanto, ele não tem os recursos para deslocar um macho de outro território (Plaistow & Siva-Jothy, 1996). Assim reservas de energia poderiam ser um recurso importante na competição animal (Marden & Waage, 1990; Smith, 1982).

Insetos armazenam nutrientes (principalmente lipídios, mas também proteínas e glicogênio) primariamente no corpo gorduroso, o qual está amplamente localizado no abdômen (Weissel et. al, 2012). É bem conhecido que a energia para atividade muscular em insetos nem sempre deriva de glicólise anaeróbica e metabolismo de carboidratos, mas de oxidação de ácidos fáticos (Kallapur & George, 1973). Assim, a gordura corporal em insetos, tem um papel essencial em armazenamento de energia e sua utilização (Arrese & Soulages, 2010). O peso fresco é provavelmente o mais comum indicador para determinação da condição física em insetos em estudos ecológicos em geral (Green, 2001). A diferença obtida entre o peso seco antes de ser mergulhado em clorofórmio e o peso seco depois de ser mergulhado em clorofórmio é usualmente assumida como uma medida muito mais exata da condição que o peso fresco, pois temos um valor mais provável de gordura total disponível (Knapp & Knappová, 2013).

Libélulas (Insecta: Odonata) são bons voadores na fase adulta, capazes de manter lutas prolongadas (Kallapur & George, 1973). São predadores aéreos de insetos voadores e necessitam de grande aceleração para capturar suas presas (Marden, 1989). Portanto, um importante componente do comportamento reprodutivo do macho envolve competição aérea, onde aceleração pode determinar o resultado da competição entre os machos (Marden, 1989). Além dos machos defenderem áreas ao longo das margens dos rios e lagoas, quando as fêmeas chegam até as margens, elas são perseguidas vigorosamente por um ou mais destes machos (Marden, 1989). A principal reserva de energia em Odonata é a gordura (Kallapur & George, 1973). Plaistow & Silva-Jothy

(1996) mostraram que o conteúdo de gordura no tórax é fundamental para o sucesso reprodutivo em libélulas da família Calopterygidae, e Kallapur & George (1973) mencionam que *Pantala flavescens* Fabricius (Anisoptera: Libellulidae) mantém prolongadas e custosas lutas, portanto, as reservas de gordura nesta ordem parecem ser necessárias para a garantia de um sucesso em valor adaptativo. Além, é conhecido que o valor adaptativo também pode se incrementar em função ao tamanho do corpo em animais e particularmente em insetos (Sokolovska, 2000), estudos em espécies territoriais tem mostrado que machos grandes tem uma clara vantagem em obter e defender territórios que são atraentes para fêmeas (Bangham et al, 2002; Martinez-Lendeck et al., 2007; Serrano-Meneses et al., 2007).

Dentro da ordem Odonata a maioria das espécies da subordem anisóptera é representada por bons voadores, e alguns como *Z. lanei* Santos, 1941 (Odonata: Anisoptera: Libellulidae) guardam seu território fazendo uso do voo para perseguir machos intrusos que se aproximam, para lutar contra os mesmos machos para defender seu território e/ou para pegar a fêmea durante o voo e assim iniciar a cópula. Por tanto, as reservas de energia em forma de gordura, é um combustível predominante nestes insetos.

Como há territorialidade marcante no grupo, assume-se que os machos territoriais, vencedores das disputas, devem ser aqueles que possuam maior reserva de gordura corporal o que os permite ter maior energia para defender seu território. A principal hipótese deste estudo é que o peso do indivíduo sem gordura em relação ao peso com a gordura corporal é um indicativo de presença de reservas de energia, portanto, pode ser usado com um substituto para indicar condição física em *Z. lanei* que em estudos preliminares mostrou comportamento territorial. Assim, procurou-se verificar se existe diferencia entre a quantidade de gordura corporal contida por machos vencedores das disputas (que puderam manter um território) e os machos perdedores das disputas (não territoriais). E também se verificou existe uma relação entre o tamanho dos indivíduos coletados e a quantidade de reservas de gordura, esperando-se que machos vencedores das disputas tenham maior tamanho e, portanto, maior reserva de gordura, em relação aos perdedores das disputas.

Material e métodos

Espécie de estudo

Zenithoptera lanei (Fig. 1) é uma espécie de ocorrência ampla no sudeste do Brasil e que apresenta pruinossidade nas asas, o que dá colorações distintas nas duas superfícies das asas. A superfície dorsal é coberta por uma pruinossidade azul enquanto a superfície ventral é quase inteiramente negra como reflexões vermelho-metálicas dependendo da incidência da luz (Guillermo-Ferreira, 2015).

Fig. 1. –*Zenithoptera lanei* Santos, 1941 (Odonata: Anisoptera: Libellulidae)

Local de estudo

O estudo foi desenvolvido numa lagoa que se encontra na Reserva privada do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU) que se encontra localizada em Uberlândia, no estado de Minas Geras, Brasil (48°17' O; 18°58' S). O clima da região é caracterizado por duas estações bem marcadas como são: por um verão chuvoso (de outubro a março) e um inverno seco (de abril a setembro). A temperatura média mensal pode oscilar entre os 18 a 28° C, e a precipitação varia de 800 a 2.000 mm (Oliveira-Filho & Ratter 2002). A vegetação que ocorre é tipo cerrado sensu strito.

Fig. 2. – Lagoa da Reserva de cerrado do Clube de Caça e pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU)

Coleta dos indivíduos

Primeiramente, foram feitas observações comportamentais (n= 48 indivíduos), com o método de análise de todas as ocorrências (*ad libitum* *sense*, *sensu* Altmann, 1974), entre os meses de agosto do 2014; até finais de janeiro do 2015. As observações foram divididas em sessões de 20 minutos, com cinco minutos de descanso, das 8:00h às 15:00h, toda vez que um macho era avistado, era coletado com ajuda de uma rede entomológica, logo medido o comprimento do corpo (desde a cabeça até a ponta do abdômen) com ajuda de um paquímetro e posteriormente marcado com tinta corretiva branca atóxica no tórax ou abdômen e liberado no mesmo local que foi coletado. Uma vez que o macho voltava às suas atividades normais, iniciava-se a observação desse macho, até o momento de ele entrar numa disputa pelo seu território, defendê-lo ou começar uma cópula. Após a luta ou a cópula, os dois indivíduos envolvidos na interação eram coletados, ou seja, (1) o macho que ganhou a luta (que permaneceu no território ou retornou depois da disputa), e o macho que perdeu (macho que ficou afastado do território); ou (2) o macho e a fêmea que copularam. Imediatamente depois da coleta os indivíduos foram sacrificados e guardados em um pote de vidro. Posteriormente foram armazenados em um congelador com temperatura de 4° C até as análises de laboratório.

Análise de reservas de gordura

As análises laboratoriais do conteúdo de gordura foram realizadas no laboratório de Botânica da Universidade Federal de Uberlândia (UFU).

Para responder se existe variação individual no formato da gordura corporal, análises de extração de gordura foram feitas com as diferentes partes do corpo (tórax e abdômen) de 70 machos (vinte e nove machos vencedores e vinte e nove perdedores de lutas, e vinte e dois machos de copulas). As reservas de gordura foram medidas como indicado por Plaistow & Siva-Jothy (1996). Imediatamente após coletados no campo, as asas dos indivíduos foram cortadas, e os corpos colocados em frascos pequenos de vidro com seu respectivo código. No campo os vidros foram armazenados em um pote de isopor com gelo. Os espécimes foram então levados para o laboratório onde foram colocados em um congelador a 4°C. Foram removidas a cabeça, pernas, tórax e abdômen (porém não se usou nem as pernas, nem as asas porque contém quantidade de gordura não mensurável e nem a cabeça porque a pouca gordura presente nela não é usada (Plaistow & Siva-Jothy, 1996).

Cada parte do corpo foi pesada (peso fresco) em balança de precisão (Bel modelo 210A, precisão de 0.0001 g). Imediatamente foram colocados em frascos de vidro pequenos individuais com clorofórmio puro por 24h para a remoção da gordura corporal. Após esse período as partes foram retiradas do clorofórmio e colocadas em placas de Petri e levadas a uma estufa (MARCONI modelo MA 035/5) a uma temperatura média de 60°C por uma hora, para serem secas novamente. A seguir as partes foram novamente pesadas (peso seco em gramas que foi transformado depois em miligramas para as análises) O conteúdo da gordura corporal foi calculado como a diferença entre o peso fresco (com gordura corporal) e o peso seco (sem gordura corporal). Portanto, a quantidade de gordura contida no corpo do indivíduo é peso fresco (peso inicial) menos o peso seco (peso final), o que dá uma diferença de peso que seria suas reservas de energia (reservas de gordura).

Com as medidas do comprimento do corpo tomadas no momento da captura dos animais em campo, se relacionou o tamanho corporal com as quantidades de gordura para

cada indivíduo e assim avaliar, se o tamanho corporal guarda relação com a quantidade de gordura contida nos indivíduos de *Z. lanei*.

Analises estatísticas

Para as analisar se existe diferença entre a quantidade de reservas de energia entre os vendedores das disputas e os perdedores, primeiro se analisou a distribuição normal dos dados com o teste de Lilliefors. Após, conferir a normalidade, se fez uso do teste-t para avaliar se existe diferenças na quantidade de gordura contida por machos ganhadores das disputas, em relação aos perdedores, para isto os dados obtidos da gordura em gramas foram transformados em miligramas. Se comparou os pesos das diferentes regiões do corpo (tórax e abdômen). Além, para identificar se existe relação direta entre o tamanho do indivíduo com quantidade de gordura, para isto se fez uso de uma “regressão lineal” para cada condição (territorial e não territorial).

Resultados

Os resultados mostraram que os machos vencedores das disputas apresentaram uma maior quantidade de gordura corporal torácica (mg.) que os machos perdedores ($N = 29$), esta diferença foi significativa ($t = 2.968$, $df = 56$, $p = 0.0044$); (Fig.3). O mesmo resultado foi obtido para a gordura abdominal. Os machos vencedores apresentam uma diferença significativa no depósito de gordura, sendo maior para os machos vencedores das disputas em comparação aos machos perdedores ($N = 29$) ($t = 2.39$, $df = 56$, $p = 0.0203$); (Fig.3).

A quantidade de gordura corporal total revelou que quem apresentou maior quantidade foram os machos vencedores de lutas em comparação aos perdedores (Fig. 3), mostrando assim, uma diferença estatisticamente significativa ($t = 2.813$, $df = 56$, $p = 0.0067$) (Fig. 3).

Fig. 3. - Comparação da quantidade de gordura corporal nas diferentes regiões (cabeça, tórax e abdômen) e total entre os machos vencedores das lutas e os perdedores de *Zenithoptera lanei*. n.s. Não significativo. * significa $p < 0.05$. (test-t).

Ao comparar a relação dos dados de tamanho com os dados de gordura corporal para os machos ganhadores se observou que, não apresenta uma relação significativa ($F=0.0451$, $df=1,28$, $R^2=-0.001830$, $p=0.8256$) (Fig. 4). Para os dados de tamanho em relação à quantidade de gordura nos machos perdedores não se observou uma relação estatisticamente significativa ($F=2.6748$, $df=1,28$, $R^2=0.0901$, $p=0.1100$) (Fig. 5).

Fig. 4– Diagrama da regressão lineal relacionando o tamanho (mm) com a quantidade de reservas de energia (gordura) nos machos vencedores das lutas de *Zenithoptera lanei*. $p > 0.05$. (test-F)

Fig. 5– Diagrama da regressão lineal relacionando o tamanho (mm) com a quantidade de reservas de energia (gordura) nos machos perdedores das lutas de *Zenithoptera lanei*. $p > 0.05$. (test-F)

Discussão

A gordura corporal pode ser um importante indicativo da condição física e do provável sucesso em disputas territoriais em machos de *Z. lanei*, confirmando nossas hipóteses iniciais. Os machos vencedores das disputas territoriais apresentaram maior quantidade de gordura corporal em comparação aos machos perdedores das lutas, corroborando observações de outros autores com diferentes espécies de libélulas (Contreras-Garduño et. al. 2006). A condição corporal ou estratégia adotada pelos machos pode, portanto, estar relacionado com a quantidade de gordura que eles possuem. Assim, machos que possuem gordura suficiente para manter lutas e defender seu território, serão os machos territoriais. Os machos nos quais a quantidade de gordura for menor, não terão as condições físicas necessárias para manter uma luta por muito tempo e para guardar um território, ficando restritos a uma estratégia não territorial (Contreras-Garduño et al., 2006).

As reservas de gordura são essenciais em espécies como *Z. lanei* porque são necessárias para manter lutas prolongadas, realizar a perseguição dos intrusos nos seus territórios, e também para voar atrás da fêmea (Plaistow & Siva-Jothy, 1996). No caso de *Z. lanei* há ainda o custo energético de segurar a fêmea e iniciar a cópula, em algumas situações até para guardar à fêmea durante a oviposição. Este estudo corrobora os resultados do estudo de Marden & Rollins (1994) com *Calopteryx maculata* Ebony Jewelwing (Odonata: Calopterygidae), no qual evidenciou-se que a maioria dos vencedores das lutas tiveram maior quantidade de gordura restante que os perdedores depois das lutas. Outro trabalho que corrobora nossos resultados é o realizado por Marden & Cobb (2004), em *Libellula pulchella* Drury (Odonata: Libellulidae) onde mostraram o quão importante são as reservas de gordura em anisóptera para sua movimentação e deslocamento. Além disso, é provável que outras variáveis ecológicas ou outros componentes da seleção natural ou sexual (não testados neste trabalho), poderiam estar envolvidos nas disputas territoriais: ex. machos através de displays de ameaça podem sinalizar suas reservas de gordura, sem a necessidade de uma disputa efetiva (Contreras-Garduño et. al. 2006; Córdoba-Aguilar & Cordero, 2005). Isto poderia minimizar o gasto de energia que seria usado na competição pelo território (Marden & Waage, 1990).

Não se encontrou uma relação direta entre o tamanho e a quantidade de gordura corporal dos machos que ganharam as lutas, isto pode indicar que tamanho é menos importante do que a gordura, quando se trata de vencer as lutas, mas também, pode se dever ao fato de que foram coletados depois das observações (lutas ou perseguição) nas quais eles usaram seus recursos para agir. Nosso resultado concorda com estudos feitos em *Eumaeus toxea* Hubner (Lepidóptera: Lycaenidae) por Martinez-Lendeck & Córdoba-Aguilar (2007). Eles avaliaram também o comportamento e as reservas de gordura das borboletas em relação à sua condição corporal, não encontrando relação entre a gordura corporal e o tamanho dos vencedores e perdedores das lutas. Esses autores, mencionam que residentes e intrusos (antes de participar das interações) tem maior quantidade de gordura que vencedores e perdedores (depois das interações), no qual supõem que possa se dever a que os indivíduos vencedores e perdedores tenham usado sua energia nas diferentes interações (luta e/ou perseguição).

Observou-se que a territorialidade em *Z. lanei* está relacionada com reservas de energia, onde os machos vencedores das lutas mostraram ter maior quantidade de reservas de energia depois das disputas pelo território. Porém, não se encontrou uma relação positiva entre o tamanho do corpo e as reservas de energia (gordura) tanto para machos ganhadores, quanto para machos perdedores das disputas.

Referências

- Alcock, J. (2013). *Animal behavior: An evolutionary approach*. Tenth Edition. Sinauer Associates.
- Altmann, J. (1974). Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, 49, 227-267.
- Andersson, M. B. (1994). *Sexual selection*. Princeton University Press.
- Arrese, E. L., & Soulages, J. L. (2010). Insect fat body: energy, metabolism, and regulation. *Annual review of entomology*, 55, 207.
- Bangham, J., Chapman, T., & Partridge, L. (2002). Effects of body size, accessory gland and testis size on pre-and postcopulatory success in *Drosophila melanogaster*. *Animal Behaviour*, 64(6), 915-921.
- Contreras-Garduño, J., Canales-Lazcano, J., & Córdoba-Aguilar, A. (2006). Wing pigmentation, immune ability, fat reserves and territorial status in males of the rubyspot damselfly, *Hetaerina americana*. *Journal of Ethology*, 24(2), 165-173.
- Corbet, P. S. (1999). *Dragonflies: behaviour and ecology of Odonata*. Harley Books.
- Córdoba-Aguilar, A., & Cordero-Rivera, A. (2005). Evolution and ecology of Calopterygidae (Zygoptera: Odonata): status of knowledge and research perspectives. *Neotropical Entomology*, 34(6), 861-879.
- Darwin, C. (1871). *The descent of man and selection in relation to sex*. London: Murray.
- Davies, N. (1984). Territory economics. *Behavioural ecology*, 148-169.
- Freeman, S., & Herron, J. C. (2009). *Análise evolutiva*: Artmed.
- Green, A. J. (2001). Mass/length residuals: measures of body condition or generators of spurious results? *Ecology*, 82(5), 1473-1483.
- Guillermo-Ferreira, R., Bispo, P. C., Appel, E., Kovalev, A., & Gorb, S. N. (2015). Mechanism of the wing colouration in the dragonfly *Zenithoptera lanei* (Odonata:

Libellulidae) and its role in intraspecific communication. *Journal of insect physiology*, 81, 129-136.

Kallapur, V., & George, C. (1973). Fatty acid oxidation by the flight muscles of the dragonfly, *Pantala flavescens*. *Journal of Insect Physiology*, 19(5), 1035-1040.

Knapp, R. A. (1995). Influence of energy reserves on the expression of a secondary sexual trait in male bicolor damselfish, *Stegastes partitus*. *Bulletin of Marine Science*, 57(3), 672-681.

Knapp M, Knappová J. 2013. Measurement of body condition in a common carabid beetle, *Poecilus cupreus* a comparison of fresh weight, dry weight, and fat content. *Journal of Insect Science* 13:6.

Marden, J. H. (1989). Bodybuilding dragonflies: costs and benefits of maximizing flight muscle. *Physiological Zoology*, 505-521.

Marden, J. H., & Cobb, J. R. (2004). Territorial and mating success of dragonflies that vary in muscle power output and presence of gregarine gut parasites. *Animal Behaviour*, 68(4), 857-865.

Marden, J. H., & Rollins, R. A. (1994). Assessment of energy reserves by damselflies engaged in aerial contests for mating territories. *Animal Behaviour*, 48(5), 1023-1030.

Marden, J. H., & Waage, J. K. (1990). Escalated damselfly territorial contests are energetic wars of attrition. *Animal Behaviour*, 39(5), 954-959.

Martínez-Lendech, N., Córdoba-Aguilar, A., & Serrano-Meneses, M. A. (2007). Body size and fat reserves as possible predictors of male territorial status and contest outcome in the butterfly *Eumaeus toxea* Godart (Lepidoptera: Lycaenidae). *Journal of ethology*, 25(2), 195-199.

Oliveira-Filho, A. T., & Ratter, J. A. (2002). Vegetation physiognomies and woody flora of the cerrado biome. *The Cerrados of Brazil: Ecology and natural history of a neotropical savanna*, 91-120.

Parker, G. A. (1974). Assessment strategy and the evolution of fighting behaviour. *Journal of theoretical Biology*, 47(1), 223-243.

Plaistow, S., & Siva-Jothy, M. T. (1996). Energetic constraints and male mate-securing tactics in the damselfly *Calopteryx splendens xanthostoma* (Charpentier). *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 263(1374), 1233-1239.

Plaistow, S. J., & Tsubaki, Y. (2000). A selective trade-off for territoriality and non-territoriality in the polymorphic damselfly *Mnais costalis*. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 267(1447), 969-975.

Schmidt-Nielsen, K. (1997). *Animal physiology: adaptation and environment*. Cambridge University Press.

Scott, G. (2005). *Essential animal behavior*. John Wiley & Sons.

Serrano-Meneses, M. A., Córdoba-Aguilar, A., Méndez, V., Layen, S. J., & Székely, T. (2007). Sexual size dimorphism in the American rubyspot: male body size predicts male competition and mating success. *Animal Behaviour*, 73(6), 987-997.

Smith, J. M. (1982). *Evolution and the Theory of Games*: Cambridge university press.

Smith, J. M., & Parker, G. A. (1976). The logic of asymmetric contests. *Animal Behaviour*, 24(1), 159-175.

Stevens, E. D., & Josephson, R. (1977). Metabolic rate and body temperature in singing katydids. *Physiological Zoology*, 31-42.

Weissel, N., Mitesser, O., Poethke, H. J., & Strohm, E. (2012). Availability and depletion of fat reserves in halictid foundress queens with a focus on solitary nest founding. *Insectes sociaux*, 59(1), 67-74.

Conclusões gerais

Os resultados aqui obtidos mostraram que o *Zenithoptera lanei* apresenta um comportamento territorial onde os machos podem escolher guardar ou não a fêmea depois das cópulas, permanecendo suspenso no ar ou pousando num galho perto enquanto a fêmea oviposita, também mostraram que essa condição territorial não influencia no tempo de duração das interações do comportamento reprodutivo. Os resultados também sugerem que existe uma relação entre o comportamento (a resposta do macho) e a coloração das asas tanto frente a outros machos quanto a fêmeas. Ao estudar os aspectos funcionais que permitem seu comportamento territorial, conclui-se que os machos vencedores das disputas apresentam maior tamanho e também maior quantidade de reservas de energia (gordura corporal) que os perdedores independentemente, mas, quando se avaliou uma relação, os resultados mostraram que não existe uma relação positiva entre tamanho e reservas de gordura para os machos vencedores das lutas. Sugerimos que é importante fazer estudos sobre a quantidade de massa muscular e a pruinosidade, e analisar sua relação com a quantidade reserva de energia para assim poder entender melhor todos os fatores que influenciam o valor adaptativo (capacidade reprodutiva) dessa espécie, também sugerimos que o comportamento de abrir e fechar as asas serve tanto como sinalização intra- e intersexual além de como comportamento de termoregulação, para isso é necessário estudos analisando a temperatura corporal dos indivíduos desta espécie durante a apresentação deste comportamento.