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

“Seleção sexual e sua relação com o dimorfismo sexual em três espécies de Zygoptera (Odonata) no Sudeste do Brasil”.

Rhainer Guillermo Nascimento Ferreira

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

2010

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

“Seleção sexual e sua relação com o dimorfismo sexual em três espécies de Zygoptera (Odonata) no Sudeste do Brasil”.

Rhainer Guillermo Nascimento Ferreira
Orientador: 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

2010

Data da Defesa: ____/____/____

Banca Examinadora

Prof. Dr. _____
Julgamento: _____ Assinatura: _____

Prof. Dr. _____
Julgamento: _____ Assinatura: _____

Prof. Dr. _____
Julgamento: _____ Assinatura: _____

Dedicatória

Dedico este trabalho primeiramente a Deus Nosso Senhor Jesus Cristo, sem o qual nada posso fazer. Dedico com muito amor aos meus queridos pais, que me tornaram o que sou hoje, deixando de lado seus sonhos e sua própria vida para a nossa felicidade. Deus sabe o quanto sou grato a vocês, por todo amor, carinho e a educação que vocês nos deram. Dedico do fundo do meu coração, este trabalho ao meu amor Ana Carolina, a luz que me guia e me dá razão para continuar. É com muito amor e carinho que agradeço minha mulher que me apóia em todos os momentos da minha vida, te amo muito. Dedico este trabalho ao Prof. Dr. Kleber Del Claro e a Prof. Dr. Helena Maura Torezan Silingardi, sem o apoio de vocês este trabalho e o meu mestrado não teria sido possível. Agradeço de todo o coração o apoio de todos vocês e por acreditarem em mim. Desejo a todos que Deus multiplique em suas vidas todo o amor que me deram e têm me dado. Deus os abençoe em todos os dias de suas vidas!

Agradecimentos

Agradeço primeiramente o meu orientador Kleber Del Claro pela orientação e o Programa de Pós-graduação em Entomologia da FFCLRP-USP pelas condições fornecidas para a realização deste trabalho. Agradeço ao CNPq que financiou este trabalho por meio de uma bolsa de mestrado.

Agradeço aos professores Dr. Alejandro Córdoba Aguilar e Dr. Martin Serrano Meneses pela ajuda com os métodos e as primeiras versões dos manuscritos. Agradeço ao Msc. Everton Tizo Pedroso por comentários que ajudaram na elaboração dos manuscritos. Agradeço também a Frederico A. A. Lencioni pela identificação dos animais. Agradeço a todos os alunos, professores e funcionários da PPG Entomologia que sempre auxiliaram na minha formação acadêmica. Agradeço ao pessoal do LECI-UFRJ pela amizade e pela ajuda constante no trabalho. Agradeço a Ana Carolina Vilarinho pela ajuda no campo e na elaboração deste trabalho.

Resumo

O dimorfismo sexual nas espécies pode surgir a partir da seleção decorrente dos diferentes sistemas reprodutivos. Estudos comportamentais de espécies neotropicais são raros e pouco se sabe sobre as espécies brasileiras. Neste estudo, foram descritos o comportamento de três espécies neotropicais que ocorrem no Cerrado brasileiro: *Acanthagrion truncatum*, *Argia reclusa* (Coenagrionidae) e *Heaterina rosea* (Calopterygidae). Também foi evidenciado o dimorfismo sexual nestas espécies e investigou-se a partir de observações comportamentais, como o dimorfismo se desenvolve em espécies com diferentes táticas reprodutivas. Com os resultados obtidos, vemos que em espécies territoriais os machos são maiores do que as fêmeas, enquanto em espécies não-territoriais as fêmeas são maiores do que os machos. Sugere-se que, diferentemente de outros estudos, em Zygoptera o tipo de sistema reprodutivo pode determinar o dimorfismo sexual.

Palavras-chave: Dimorfismo sexual, Odonata, sistemas reprodutivos, territorialidade

Abstract

Sexual size dimorphism (SSD) can in some species result from the selection acting through different mating systems. Behavioral studies of neotropical species are rare, and few is known about the brazilian species. In this study, we described the behavior of three neotropical species that occur in the brazilian neotropical savannah: *Acanthagrion truncatum*, *Argia reclusa* (Coenagrionidae) and *Heaterina rosea* (Calopterygidae). We show the SSD in these species and investigates through behavioral observations, how SSD develops in species with different mating tactics. With our results, we can see that in territorial species the males are larger than females, while in non-territorial species the females are larger than males. We suggest that, unlike other studies, in Zygoptera the kind of mating system adopted by males may determinate the SSD in a species.

Keywords: Sexual size dimorphism, Odonata, mating systems, territoriality

Sumário

1	Introdução geral	1
1.1	Referências bibliográficas	3
2	Capítulo I – Poliginia com defesa de recurso em <i>Hetaerina rosea</i> Selys (Zygoptera: Calopterygidae): a influência da idade e da pigmentação das asas	6
2.1	Resumo	6
2.2	Abstract	7
2.3	Introdução	8
2.4	Material e métodos	10
2.5	Resultados	13
2.6	Discussão	17
2.7	Referências bibliográficas	20
3	Capítulo II - O dimorfismo sexual em <i>Argia reclusa</i> Selys (Zygoptera: Coenagrionidae) como consequência da competição entre os machos em um riacho no Sudeste do Brasil	24
3.1	Resumo	24
3.2	Abstract	25
3.3	Introdução	26
3.4	Material e métodos	27
3.5	Resultados	29
3.6	Discussão	34
3.7	Referências bibliográficas	36
4	Capítulo III – “Scramble competition” em <i>Acanthagrion truncatum</i> Selys (Odonata: Coenagrionidae), em uma vereda no Sudeste do Brasil	39
4.1	Resumo	39
4.2	Abstract	41
4.3	Introdução	43
4.4	Material e métodos	45
4.5	Resultados	48
4.6	Discussão	54
4.7	Referências bibliográficas	57

Lista de figuras

Figura 1	A duração das disputas em <i>Hetaerina rosea</i> quando dois machos jovens se enfrentam e quando pelo menos um macho velho participa da disputa.	15
Figura 2	A diferença entre a pigmentação das asas de machos vencedores e perdedores das disputas em <i>Hetaerina rosea</i> .	16
Figura 3	A diferença do tamanho corporal (cm, média $\pm$ DP) de machos vencedores e perdedores de disputas territoriais em <i>Argia reclusa</i> .	30
Figura 4	A correlação entre o tamanho corporal (cm) de residentes de <i>Argia reclusa</i> e a quantidade de machos co-específicos invasores em seu território.	31
Figura 5	A correlação entre o tamanho corporal (cm) dos machos residentes de <i>Argia reclusa</i> e o número de oviposições que ocorreram em seu território.	32
Figura 6	A diferença do tamanho corporal (cm, média $\pm$ DP) entre machos territoriais e não territoriais de <i>Argia reclusa</i> .	33
Figura 7	O comportamento de machos e fêmeas de <i>Acanthagrion truncatum</i> na lagoa.	51
Figura 8	A diferença do tamanho corporal (comprimento da asa em centímetros, média $\pm$ DP) de machos e fêmeas de <i>Acanthagrion truncatum</i> .	

Lista de tabelas

Tabela 1	Número de machos, lutas e fêmeas visitantes (média $\pm$ DP) antes e depois da remoção ou adição de substratos nos territórios.	14
Tabela 2	Resposta dos machos de <i>Acanthagrion truncatum</i> aos modelos apresentados.	53

1. Introdução Geral

Estudos sobre a diversidade de animais no planeta estimam que existam mais de 30 milhões de espécies, sendo aproximadamente 2/3 dessa estimativa composta por insetos (Erwin, 1991). A maioria dessas espécies é pouca conhecida e nada se sabe da sua biologia e comportamento. A ordem Odonata, composta pelas libélulas (subordem Anisóptera) e donzelinhas (subordem Zygoptera), é uma das mais antigas e possui cerca de 5000 espécies em todo o mundo (Corbet, 1999). No Brasil, a subordem Zygoptera possui mais de 300 espécies divididas em 10 famílias (Lencioni, 2005). Todavia, pouco se sabe da biologia das espécies brasileiras, uma vez que a maioria dos trabalhos é focada na taxonomia do grupo (De-Marco & Vianna 2005).

Recentemente, as libélulas têm sido sugeridas como modelos ideais para o estudo do comportamento reprodutivo em insetos, uma vez que encontramos diversas estratégias comportamentais no grupo (Corbet, 1999; Córdoba-Aguilar, 2008). Os estudos de comportamento e biologia se tornam cada vez mais urgentes e necessários para o maior conhecimento das espécies brasileiras, cuja fenologia tem sido afetada pelo aquecimento global (Hassall et al., 2007). Assim, o estudo comportamental pode fornecer informações cruciais para a conservação das espécies (Sutherland, 1998).

Os estudos mais recentes realizados com odonatos se concentram em hipóteses relacionadas com a seleção sexual, o comportamento territorial e o surgimento do dimorfismo sexual no grupo (Córdoba-Aguilar, 2008). Em Odonata, o dimorfismo sexual pode-se mostrar enviesado para ambos os sexos, existindo espécies com fêmeas maiores que os machos e espécies onde o contrário ocorre (Serrano-Meneses et al. 2008). Por exemplo, em Calopterygidae os machos são maiores e em Coenagrionidae as fêmeas geralmente são maiores do que os machos (Serrano-Meneses et al. 2008). Em Coenagrionidae, machos pequenos geralmente possuem vantagem em espécies não-territoriais, como por exemplo, *Coenagrion puella*, *Enallagma boreale*, *Enallagma hageni* e *Ischnura elegans* (Banks & Thompson 1985; Anholt 1991; Fincke 1982; Cordero et al. 1997 respectivamente), uma vez que machos menores geralmente são mais ágeis e possuem maior sucesso na procura por fêmeas (Blackenhorn et al. 1995). Em Calopterygidae, vê-se que os machos maiores possuem vantagem, pois possuem maiores reservas de gordura (Marden & Waage 1990; Plaistow & Siva-Jothy 1996; Koskimäki et al. 2004; Contreras-Garduno et al. 2006) que influenciam no resultado de disputas territoriais (Córdoba-Aguilar & Cordero-Rivera 2005).

Em vários grupos de insetos, a tática reprodutiva empregada pelos machos pode acarretar no desenvolvimento de dimorfismo sexual no tamanho (Thornhill & Alcock 1983). Mesmo que aparente, a correlação entre os sistemas reprodutivos (territorial e não-territorial) e o dimorfismo sexual das espécies não parece ser significativa em Odonata (Serrano-Meneses et al. 2007).

Esta dissertação está dividida em capítulos, onde cada capítulo é composto por um estudo realizado com uma determinada espécie: I) *Hetaerina rosea* Selys; II) *Acanthagrion truncatum* Selys; III) *Argia reclusa* Selys.

O presente estudo teve como objetivos:

- 1) testar questões ecológicas e investigar o comportamento reprodutivo de espécies de zigópteros no Cerrado do sudeste brasileiro, buscando fornecer maior conhecimento sobre o comportamento das espécies brasileiras para conservação futura;
- 2) testar como a seleção sexual (territorialidade ou não-territorialidade) influencia no grau e direção do dimorfismo sexual;

1.1 Referências Bibliográficas

Anholt, B.R. (1991) Measuring selection on a population of damselflies with a manipulated phenotype. *Evolution* 45, 1091–1106.

Banks, M.J. & Thompson, D.J. (1985) Lifetime mating success in the damselfly *Coenagrion puella*. *Animal Behaviour* 33, 1175–1183.

Blanckenhorn, W.U., Preziosi, R.F., & Fairbairn, D.J. (1995) Time and energy constraints and the evolution of sexual size dimorphism: to eat or to mate? *Evolutionary Ecology* 9, 369–381.

Corbet, P. S. (1999). *Dragonflies: Behaviour and Ecology of Odonata*. Harley Books, Essex.

Contreras-Garduño, J., Canales-Lazcano, J. & A. Córdoba-Aguilar. (2006). Wing pigmentation, immune ability and fat reserves in males of the rubyspot damselfly, *Hetaerina americana*. *J. Ethol.* 24: 165-173.

Cordero, A., Santolamazza-Carbone, S., & Utzeri, C. (1997) Male mating success in a natural population of *Ischnura elegans* (Odonata: Coenagrionidae). *Odonatologica* 26, 459–465.

Córdoba-Aguilar, A. & Cordero Rivera, A. (2005). Evolution and ecology of Calopterygidae (Zygoptera: Odonata): Status of knowledge and research perspectives. *Neotrop. Entomol.* 34: 861-879.

Cordoba-Aguilar, A. (2008) *Dragonflies and damselflies: model organisms for ecological and evolutionary research*. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom.

Erwin, T. L. (1991). How many species are there?: revisited. *Conservation Biology* 5:330-333.

Fincke, O.M. (1992) Consequences of larval ecology for territoriality and reproductive success of a Neotropical damselfly. *Ecology* 73, 449–462.

Hassall, C., Thompson, D. J., French, G. C. & Harvey, I. F. (2007) Historical changes in the phenology of British Odonata are related to climate. *Global Change Biol.* 13, 933–941.

Koskimäki, J., Rantala, M. J., Taskinen, J., Tynkkynen, K. & Suhonen, J. (2004). Immunocompetence and resource holding potential in the damselfly, *Calopteryx virgo* L. *Behavioral Ecology*, 15:169-173.

Lencioni, F.A.A. (2005). Damselflies of Brazil. An illustrated identification guide I. The non-Coenagrionidae families. São Paulo, All Print Editora, 324p.

Marden JH, & Waage JK (1990) Escalated damselfly territorial contests are energetic wars of attrition. *Anim Behav* 39:954–959

Plaistow SJ, Siva-Jothy MT (1996) Energetic constraints and male mate-securing tactics in the damselfly *Calopteryx splendens xanthostoma* (Charpentier). *Proc R Soc Lond B* 263:1233–1239

Rensch, B. 1950. Die abhngigkeit der relativen sexualdifferenz von der krpergre. *Bonn. Zool. Beitr.* 1: 58–69.

Serrano-Meneses, M.A., Azpilicueta-Amorn, M., Szkely, T., & Crdoba-Aguilar, A. (2007) The development of sexual differences in body size in Odonata in relation to mating systems. *European Journal of Entomology* 104, 453–458.

Serrano-Meneses, M.A., Crdoba-Aguilar, A., Azpilicueta-Amorn, M., Gonzlez-Soriano, E., & Szkely, T. (2008). Sexual selection, sexual size dimorphism and Rensch’s rule in Odonata. *Journal of Evolutionary Biology*.

Sutherland, W.J. (1998). The importance of behavioural studies in conservation biology. *Animal Behaviour* 56:801-809.

Thornhill, R., & Alcock, J. (1983). *The Evolution of Insect Mating Systems*, Harvard University Press, Cambridge, MA.

2. Capítulo I – Poliginia com defesa de recurso em *Hetaerina rosea* Selys (Zygoptera: Calopterygidae): a influência da idade e da pigmentação das asas no resultado das disputas territoriais

2.1 Resumo

Evidências recentes sugerem que em libélulas do gênero *Hetaerina*, a estratégia reprodutiva dos machos é centrada na formação de leques de atração sexual. Nestes leques, os machos entram em disputas aéreas, onde a pigmentação das asas e a idade parecem influenciar no resultado dessas disputas. No presente estudo, estudou-se o comportamento territorial de machos de *Hetaerina rosea*. Dentro dos territórios, os substratos utilizados para oviposição foram manipulados em determinados territórios e quantificou-se o número de fêmeas visitantes, o número de machos no território e a quantidade de disputas em cada território. Investigou-se se a idade, o tamanho corporal e a pigmentação das asas dos machos têm influência direta no resultado das disputas territoriais. Os resultados mostram que os machos com áreas pigmentadas maiores nas asas venceram mais disputas, independentemente do tamanho corporal. Os machos velhos assumem uma estratégia furtiva, evitando disputas e tentando roubar fêmeas de machos territoriais jovens. Sugere-se que os machos de *H. rosea*, diferentemente de outras espécies de *Hetaerina*, não praticam leque, mas poliginia por defesa territorial de recursos. Sugere-se também que as disputas territoriais não influenciam no dimorfismo nesta espécie onde os machos são maiores do que as fêmeas, mas provavelmente a longevidade de machos maiores pode ter um papel importante na evolução do dimorfismo.

Palavras-chave: Odonata, *Hetaerina*, competição, defesa de recurso

2.2 Abstract

Recent evidences suggest that in the genus *Hetaerina*, the reproductive strategy adopted by males is focused on the formation of leks of sexual attraction. In these leks, the males engage in aerial contests, where wing pigmentation and age seem to influence on the outcome of fights. In the present study, we studied the territorial behavior *Hetaerina rosea* males. Inside territories, the substrates used for oviposition were manipulated and the number of visiting females, males at the territory and the number of fights were quantified. We also investigated if age, body size and wing pigmentation influence on the outcome of contests. The results show that males with larger pigmented areas on wings win more fights, independently of body size. Older males assume a sneaky strategy, avoiding fights and trying to steal females from territorial males. We suggest that *H. rosea* males, differently from other *Hetaerina* species, do not practice lek, but a resource defence polygyny. We also suggest that male-male contests do not influence on sexual size dimorphism in this species, where the males are larger than females, but probably higher longevity of larger may play an important role on dimorphism evolution.

Key words: Odonata, *Hetaerina*, competition, resource defense

2.3 Introdução

Em muitos grupos animais, os machos usam diferentes táticas reprodutivas para maximizar seu sucesso reprodutivo. Geralmente duas táticas são utilizadas onde alguns machos engajam em cópulas rápidas e furtivas, enquanto outros copulam com um maior número de fêmeas defendendo agressivamente os locais onde as fêmeas se encontram (Thornhill & Alcock, 1983). Na poliginia por defesa de recurso, os machos são territoriais e guardam recursos necessários às fêmeas (Emlen & Oring, 1977). Em várias espécies de insetos, esta é uma tática reprodutiva comum, e um dos casos mais conhecidos é o das libélulas da família Calopterygidae (Thornhill & Alcock, 1983). Um exemplo é o gênero *Calopteryx*, cujos machos defendem recursos em rios e riachos com vegetação submersa onde as fêmeas ovipositam (Cordoba-Aguillar & Cordero-Rivera, 2005).

O gênero Neotropical *Hetaerina* também tem sido utilizado como modelo para estudos de territorialidade e comportamento reprodutivo. Neste gênero, os locais defendidos pelos machos não necessariamente precisam ter substratos para oviposição, uma vez que as fêmeas raramente ovipositam no território dos machos (Raihani et al., 2008). De fato, em *H. americana* (Raihani et al., 2008), *H. macropus* (Eberhard, 1986), *H. miniata* (Lefevre & Muehter, 2004), *H. vulnerata* (Alcock, 1982, 1987), *H. titia* e *H. cruentata* (A. Córdoba-Aguilar, 2009) os machos não defendem um recurso utilizado pela fêmea. Experimentos com manipulação dos substratos dentro dos territórios de machos de *H. vulnerata*, *H. americana*, *H. cruentata* e *H. titia* (Alcock, 1982, 1987; Córdoba-Aguilar et al., 2009) mostraram que a ausência de substratos não afeta o comportamento dos machos, a visita das fêmeas ou o número de cópulas. Estes estudos sugerem que os machos de *Hetaerina* praticam um sistema reprodutivo em leque, sendo que os territórios seriam apenas arenas para a exibição para as fêmeas (Córdoba-Aguilar et al., 2009).

Dentro dos territórios, os machos de *Hetaerina* lutam entre si (Alcock 1982, 1987; Eberhard, 1986; Córdoba-Aguilar, 1995; Grether 1996 a, b; Lefevre & Muehter, 2004). Essas lutas consistem de disputas aéreas, quando dois machos, ou mais, voam em círculos em perseguição mútua (e.g. Waage, 1973; Johnson, 1962; Alcock, 1982; Lefevre & Muehter, 2004; Günther, 2006). O resultado dessas disputas é influenciado pela quantidade de reservas de gordura no tórax dos machos (Marden & Waage, 1990; Plaistow & Siva-Jothy, 1996; Serrano-Meneses et al., 2007), que se correlaciona

positivamente com a pigmentação das asas e o tamanho corporal (Grether, 1996; Córdoba-Aguilar, 2002; Contreras-Garduño et al., 2006; Serrano-Meneses et al., 2007). Recentemente, alguns experimentos mostraram que os machos maiores e com áreas pigmentadas maiores nas asas vencem mais disputas (Contreras-Graduno et al., 2008), o que pode influenciar no dimorfismo dessas espécies (Serrano-Meneses et al. 2007). A idade também influencia no comportamento dos machos, uma vez que as reservas de gordura se esgotam com o tempo (Plaistow & Siva-Jothy, 1996). Deste modo, machos mais velhos possuem poucas reservas de gordura e não são mais capazes de obter ou defender um território, passando a adotar uma estratégia furtiva, onde se infiltram no território de outros machos e tentam roubar as fêmeas (Forsyth & Montgomerie, 1987).

No presente estudo, foi estudado o comportamento territorial de machos de *H. rosea*, testando se como em outras espécies de *Hetaerina*, eles praticam um sistema reprodutivo em leque. Para isto, adaptou-se os métodos utilizados por Alcock (1982, 1987) e Córdoba-Aguilar et al. (2009), com a remoção ou adição de substratos nos territórios para testar se a disponibilidade de recursos pode influenciar a territorialidade dos machos, sua agressividade e a visita das fêmeas nos territórios. Observações comportamentais foram realizadas para caracterizar as disputas territoriais e as interações entre machos e fêmeas. Foi examinado se traços particulares dos machos como tamanho corporal e pigmentação das asas pode influenciar no resultado das disputas territoriais e no dimorfismo sexual. Uma vez que os machos de algumas espécies podem mudar sua estratégia reprodutiva com a idade (e.g. *Calopteryx splendens*, Plaistow & Siva-Jothy, 1996; *Calopteryx maculata*, Forsyth & Montgomerie, 1987), também foi observado se o mesmo ocorre em *H. rosea*. Para tal, machos jovens e velhos foram observados, testando se a idade influencia na duração e no resultado das disputas.

2.4 Material e métodos

Local de estudo

O trabalho de campo foi realizado entre Maio e Outubro de 2008 no córrego Laureano dentro do campus da Universidade de São Paulo em Ribeirão Preto, São Paulo (S 21°9'58'' W 47°51'51''). A área de estudo se encontra em uma floresta de galeria e possui cerca de 8m de comprimento e 2m de largura e em torno de 1m de profundidade.

Captura, marcação, medição e determinação de idade

Todos os machos possíveis foram capturados durante o período de atividade diário da espécie (aproximadamente 10:00h-15:00h, De-Marco-Jr & Cardoso-Peixoto, 2004) e marcados escrevendo um número com uma caneta pilot na asa anterior direita de cada indivíduo (e.g. Cordero, 1994; Cordoba-Aguilar, 1994; Grether & Grey, 1996). As marcações foram feitas na porção da asa desprovida de pigmentação. Após a marcação, foi determinada a idade de cada indivíduo seguindo pistas morfológicas (veja Cordoba-Aguilar, 1994 e Plaistow & Siva-Jothy, 1996 para descrições similares) de acordo com as seguintes categorias: (1) tenereal; indivíduos tenerais têm as asas transparentes, brilhantes e flexíveis com a pigmentação das asas e do corpo ainda em desenvolvimento; (2) jovem; os machos jovens possuem asas transparentes e menos flexíveis com a pigmentação já desenvolvida; e (3) velho; machos velhos possuem uma coloração corporal pálida e suas asas são amareladas, rígidas e algumas vezes danificadas. Todos os machos foram liberados no mesmo local em que foram capturados. Como em outros estudos, a manipulação não parece afetar o comportamento e não causa nenhum dano perceptível aos animais (e.g. Cordoba-Aguilar, 1994; Plaistow & Siva-Jothy, 1996). Adicionalmente, capturou-se dez machos e dez fêmeas para medir seu tamanho corporal para evidenciar se há dimorfismo nesta espécie.

O efeito da idade no comportamento

Inicialmente, para checar se os machos de *H. rosea* são verdadeiramente territoriais, observações prévias foram realizadas considerando se os machos defendem um território (uma área definida) por um dia ou mais, perseguindo outros machos que invadam a área (Raihani et al., 2008). Para descrever o comportamento territorial e avaliar sua relação com a idade, primeiramente se dividiu a área de estudo em dois transectos de 4m de comprimento ao longo do córrego, onde foi possível se observar cada território e os machos presentes. Observações comportamentais sobre as disputas territoriais foram realizadas (sessões 30 minutos, método “*ad libitum*” sensu Altmann 1974) para descrevê-las e para checar se o resultado e a duração das disputas podem ser influenciados pela idade dos participantes. As observações foram alternadas entre os dois transectos de 30 em 30 minutos, medindo a duração das disputas e identificando perdedores e ganhadores de cada luta observada. Quando uma disputa se iniciava, um cronômetro era utilizado para medir o tempo e os participantes eram sempre identificados. O primeiro macho a abandonar o local era considerado o perdedor, e o vencedor o macho que permanecia voando ou pousava no local. Também foram observadas as interações entre machos e fêmeas e entre as fêmeas, para evidenciar as cópulas e o comportamento das fêmeas dentro dos territórios.

Tamanho das asas, do corpo e pigmentação das asas

Foram capturados vencedores e perdedores de disputas individuais, os quais foram sacrificados e tiveram as suas asas removidas no ponto de inserção no tórax. Logo após, as asas e o corpo foram fotografados junto a uma régua para padronização de escala. O tamanho do corpo, a área total das asas e da área pigmentada das quatro asas de cada indivíduo foram medidas utilizando o programa Adobe Photoshop Extended CS3® e suas ferramentas de medição. Então foi calculada a variável: P/A (veja também Serrano-Meneses et al., 2007), sendo “A” a área total da asa e “P” a área pigmentada da asa. O valor obtido para cada asa foi somado ao valor obtido para as outras três asas e, dividindo o total por quatro, obtemos a média do indivíduo. Esta média individual é então utilizada para comparação entre vencedor e perdedor de uma disputa (i.e. Serrano-Meneses et al., 2007).

Manipulação experimental

Para checar se os machos praticam leque ou defesa de recursos, substratos para oviposição (massas de raízes) foram adicionados e removidos de 21 territórios selecionados ao longo do córrego entre 15 de Setembro e 17 de Outubro de 2008. Dez destes territórios foram identificados anteriormente como áreas com substratos defendidos pelos machos. Nestes territórios, no primeiro dia registravam-se as seguintes variáveis: a) o número de machos presentes em cada território, para determinar se os machos guardam o território independente da ausência de substratos; b) o número de encontros agonísticos entre machos, para evidenciar se os machos defendem o território mesmo que não haja recurso para ser defendido; e c) o número de fêmeas visitando cada território, para checar se a ausência de substratos afeta as oportunidades de o macho copular. No segundo dia, nos mesmos locais escolhidos e antes do período de atividade dos animais, os substratos utilizados pelas fêmeas para ovipositar (raízes flutuantes) foram removidos e registraram-se as mesmas variáveis observadas no dia anterior. Este tipo de manipulação foi feito em dez territórios.

Outros onze locais foram identificados anteriormente como territórios não guardados por machos e, neste caso, substratos utilizados pelas fêmeas foram introduzidos um dia depois. As mesmas variáveis descritas acima foram quantificadas um dia antes e no dia da adição de substrato. Todas as áreas escolhidas eram expostas à luz do sol, uma vez que esta é crucial para espécies territoriais de Odonata (Corbet, 1999).

Análise estatística

O tamanho do corpo e a área pigmentada das asas foram comparados entre vencedores e perdedores utilizando o teste de Wilcoxon (amostras pareadas). O mesmo teste foi utilizado para comparar os resultados obtidos na manipulação experimental, onde as variáveis (número de machos territoriais, número de fêmeas visitantes e número de disputas) foram comparadas aos pares. Para comparar a duração das disputas de acordo com a idade e o tamanho corporal de machos e fêmeas, o teste T foi utilizado. Os resultados são mostrados como média $\pm$ desvio padrão. As análises estatísticas foram feitas utilizando o programa BIOSTAT 5.0.

2.5 Resultados

Territorialidade e idade

A territorialidade foi confirmada, sendo que os machos defendem um território de aproximadamente 1.5 m², na borda do córrego. As disputas geralmente consistiam de curtas perseguições (vôos lineares, durando menos de 5 segundos) ou competições aéreas (vôos em círculos de longa duração). As disputas aéreas foram divididas em de longa e de curta duração. As disputas longas ocorreram quando dois machos jovens se encontravam. Quando um macho velho era um dos participantes, a disputa era relativamente curta (Figura 1). Todos os machos velhos perderam as disputas. Comparando-se os resultados obtidos da duração das disputas quando dois machos jovens se enfrentam e quando um macho jovem enfrenta um macho velho, vemos que a diferença é muito significativa (teste t, $p < 0.0001$; $t = 11.9532$).

Vitória na disputa

Os resultados mostram que a vitória em uma disputa não é influenciada pelo tamanho do indivíduo ($p > 0,05$; $Z = 1.478$; $N = 10$), nem das asas ($p > 0,05$; $Z = 0.3568$, $N = 10$). Entretanto, encontrou-se evidência de que, como ocorre em outros calopterigídeos, a pigmentação das asas afeta positivamente o resultado das disputas (Figura 2; $p < 0,05$; $Z = 1.9367$; $N = 10$).

Manipulação experimental

Os experimentos com introdução de substratos revelaram que os machos são capazes de identificar e defender as áreas com a adição de substrato, passando a defendê-los como um território (Tabela 1). Ademais, a remoção de substratos em territórios naturalmente ocupados por machos gerou um decréscimo acentuado no número de machos defendendo essas áreas e, conseqüentemente, uma redução no número de disputas (Tabela 1).

Observações comportamentais e dimorfismo sexual

Com uma fêmea visitante no território, dois comportamentos distintos podem ser observados. No mais comum, as fêmeas dão pequenos vôos e retornam ao seu poleiro (N=84), mas os machos não interagem com elas. O outro comportamento pode ser identificado como uma tentativa de copular, quando o macho voa em direção à fêmea e tenta assumir a posição de tandem (Corbet, 1999). Neste caso, a fêmea pode rejeitá-lo abrindo as asas (N=8), persegui-lo (N=5), fugir (N=9) ou copular (N=7). Após a copula, o casal voa até o substrato (raízes flutuantes) onde a fêmea é liberada e o macho pousa ao lado. A fêmea oviposita nas raízes defendidas, podendo submergir durante o processo (N=2). Foi evidenciado que os machos são maiores do que as fêmeas (teste t, $p < 0.0001$; $t = 5.634$, N=10).

Tabela 1. Número de machos, lutas e fêmeas visitantes (média $\pm$ DP) antes e depois da remoção ou adição de substratos nos territórios. O teste de Wilcoxon (signed-ranks) foi utilizado para todas as comparações.

	<i>Adição</i> (N = 11 territórios)			<i>Remoção</i> (N = 10 territórios)		
	Antes	Depois	P	Antes	Depois	P
Número de machos	0	2 $\pm$ 1	-	3.1 $\pm$ 1.2867	0.6 $\pm$ 0.6992	0.0038
Lutas	0	1.4545 $\pm$ 1.3685	-	3.5 $\pm$ 2.1731	0	-
Fêmeas visitantes	0	1 $\pm$ 1.2649	-	4.6 $\pm$ 2.2211	0.6 $\pm$ 1.1556	0.0047

Figura 1. A duração das disputas em *Hetaerina rosea* quando dois machos jovens se enfrentam e quando pelo menos um macho velho participa da disputa. Os resultados são mostrados em segundos (média $\pm$ DP). *** Significa diferença estatística (teste t, $p < 0.0001$; $t = 11.9532$).

Figura 2. A diferença entre a pigmentação das asas de machos vencedores e perdedores das disputas em *Hetaerina rosea*. A pigmentação das asas é mostrada como a porcentagem pigmentada da asa (média $\pm$ DP). * Significa diferença estatística ($p < 0,05$; $Z = 1.9367$; $N = 10$).

2.6 Discussão

Hetaerina rosea é uma libélula territorial, em que os machos com asas mais pigmentadas e mais jovens vencem mais disputas e obtêm os territórios com recursos para a oviposição. Diferentemente de outras espécies de *Hetaerina*, os machos de *H. rosea* defendem os substratos de oviposição e as fêmeas ovipositam no recurso defendido, o que caracteriza uma poliginia por defesa de recurso (Emlen & Oring 1977). Em Calopterygidae, é comum a ocorrência de espécies territoriais que defendem recursos (e.g. *Calopteryx*, Córdoba-Aguilar & Cordero Rivera 2005). Entretanto, Raihani et al. (2008) e Cordoba-Aguillar et al. (2009) sugerem que os machos de *Hetaerina* praticam um sistema reprodutivo em leque. Em libélulas que fazem leque, após a cópula o casal precisa procurar por um local para ovipositar e, enquanto isso, a fêmea é assediada por vários machos (Córdoba-Aguilar et al. 2009). O assédio intenso implica em custos energéticos muito altos, principalmente para as fêmeas (Córdoba-Aguilar 2009). Portanto, pode-se esperar que a seleção deva agir para reduzir estes custos como, por exemplo, selecionando machos que defendem recursos, atraindo fêmeas para ovipositar dentro do território no recurso defendido ao invés de procurar por um local após a cópula. Sugere-se aqui que em *H. rosea*, a evolução da defesa de recurso pode ser uma resposta a estratégias das fêmeas de redução do assédio, selecionando machos que defendem recursos em vez de arenas de exposição às fêmeas.

Diferentemente de *Calopteryx*, os machos de *Hetaerina* não possuem comportamento de corte pré-cópula (Córdoba-Aguilar 2009). Em *H. rosea*, as fêmeas pousam nos territórios e fazem pequenos vôos sucessivos em seus poleiros, provavelmente convidando os machos à cópula. Além disso, o fato de que as fêmeas de *H. rosea* rejeitam os machos algumas vezes sugere que as fêmeas podem escolher os machos. Entretanto, a rejeição das fêmeas tem sido sugerida como uma estratégia para evitar o assédio (Córdoba-Aguilar 2009). Em *Calopteryx*, os machos realizam a corte pairando na frente das fêmeas e as escolhas das fêmeas são influenciadas pela pigmentação das asas dos machos (e.g. Siva-Jothy 1999). Recentemente, evidenciou-se que, em *Hetaerina*, o tamanho da área pigmentada nas asas dos machos é um traço sob seleção, usado principalmente nas disputas territoriais (Grether 1996a; Serrano-Meneses et al. 2007). O tamanho da área pigmentada das asas se correlaciona positivamente com as reservas de lipídeos no tórax (Contreras-Garduño et al. 2006; Serrano-Meneses et al. 2007; Contreras-Garduño et al. 2008), que são utilizadas como combustível para o vôo

(Marden & Waage 1990). Os resultados aqui obtidos mostram que os machos com asas mais pigmentadas vencem mais disputas, independentemente do tamanho corporal (mas veja Serrano-Meneses et al. 2007). Em outras espécies de áreas subtropicais, machos maiores possuem vantagem nas disputas territoriais por serem mais eficientes em construir um corpo gorduroso e vivem por mais tempo (e.g. *H. americana*, Serrano-Meneses et al. 2007). Entretanto, em áreas tropicais, devido à abundância de presas, o tamanho pode não ser uma característica selecionável neste caso. Em moscas, por exemplo, os machos menores vencem mais disputas por serem mais ágeis (Pie & Del-Claro 2002) e em borboletas o peso e não o tamanho influencia no resultado de disputas (Peixoto & Benson 2008). Portanto, o fato de que o tamanho não influencia nas disputas territoriais, a territorialidade pode não influenciar diretamente no dimorfismo sexual em *H. rosea* como ocorre em outras espécies (Serrano-Meneses et al. 2007), mas provavelmente machos maiores vivem por mais tempo e copulam com mais fêmeas ao longo da vida.

Forsyth e Montgomerie (1987) sugeriram que em *Calopteryx maculata*, o fato de machos velhos se esgueirarem no território de outros machos é uma tática que os machos adotam quando a competição intensa entre eles forçam os mais velhos a abandonar a territorialidade. Entrar sorrateiramente nos territórios e roubar as fêmeas permite aos machos prolongar suas carreiras reprodutivas após eles não serem mais capazes de defender um território (e.g. *C. splendens xanthostoma*, Plaistow e Siva-Jothy 1996). Estes autores mostraram que os machos velhos possuem menos reservas energéticas e, quando forçados para fora do seu território, eles se tornam pós-territoriais e não são mais capazes de adquirir um novo território e tentam copular com fêmeas ovipositando no território de outro macho. Os resultados aqui obtidos são similares e corroboram as hipóteses apresentadas por Forsyth e Montgomerie (1987) e Plaistow e Siva-Jothy (1996), uma vez que os machos velhos de *H. rosea* raramente entram em disputas, evitando lutar e sempre perdem quando perseguidos por um macho territorial (e.g. Plaistow & Siva-Jothy 1996).

A defesa de recursos pelos machos depende da distribuição espacial e temporal de parceiras, competidores e recursos (Emlen & Oring 1977). Cordoba-Aguillar et al. (2009) sugerem que a territorialidade seria incomum em espécies de ambientes áridos, onde os machos tem poucas oportunidades de guardar recursos. Já em ambientes tropicais, recursos como vegetação utilizada para pousar ou ovipositar são abundantes e poderiam favorecer o estabelecimento da territorialidade (Cordoba-Aguillar et al. 2009).

Os resultados aqui mostrados corroboram esta hipótese. Em regiões tropicais, a vegetação é mais densa, portanto podemos considerar que o ambiente mais heterogêneo fornece uma maior quantidade de potenciais locais de oviposição para as fêmeas e territórios para os machos.

Estudos em ecologia comportamental em libélulas tropicais, principalmente na América do Sul, precisam ser estimulados. Similarmente ao que foi observado em *H. rosea*, outras espécies tropicais podem divergir de seus respectivos táxons de áreas temperadas e subtropicais, nos dando a oportunidade de melhor compreender os processos evolutivos que moldam as características de cada grupo e como estes são afetados por fatores ambientais, geográficos, latitudinais e históricos.

2.7 Referências bibliográficas

Alcock, J. (1982). Post-copulatory mate guarding by males of the damselfly *Hetaerina vulnerata* Selys (Odonata: Calopterygidae). *Anim. Behav.* 30: 99-107.

Alcock, J. (1987). The effects of experimental manipulation of resources on the behavior of two calopterygid damselflies that exhibit resource-defense polygyny. *Can. J. Zool.* 65: 2475-2482.

Altmann, J. (1974). Observational study of behaviour: sampling methods. *Behaviour* 49: 227-265.

Contreras-Garduño, J., Canales-Lazcano, J. & A. Córdoba-Aguilar. (2006). Wing pigmentation, immune ability and fat reserves in males of the rubyspot damselfly, *Hetaerina americana*. *J. Ethol.* 24: 165-173.

Contreras-Garduño, J., Buzatto, B., Serrano-Meneses, M. A., Nájera-Cordero, K., & Córdoba-Aguilar, A. (2008). The size of the wing red spot as a heightened condition dependent trait in the American rubyspot. *Behav. Ecol.* 19:724-732.

Corbet, P. S. (1999). *Dragonflies: Behaviour and Ecology of Odonata*. Harley Books, Essex.

Córdoba-Aguilar, A. (1994). Male substrate use in relation to age and size in *Hetaerina cruentata* (Rambur) (Zygoptera: Calopterygidae). *Odonatologica* 23: 399-403.

Córdoba-Aguilar, A. (1995). Male territorial tactics in the damselfly *Hetaerina cruentata* (Rambur) (Odonata: Calopterygidae). *Odonatologica* 24: 442-451.

Córdoba-Aguilar, A. (2002). Wing pigmentation in territorial male damselflies, *Calopteryx haemorrhoidalis*: a possible relation to sexual selection. *Anim. Behav.* 63: 759-766.

Córdoba-Aguilar, A. & Cordero Rivera, A. (2005). Evolution and ecology of Calopterygidae (Zygoptera: Odonata): Status of knowledge and research perspectives. Neotrop. Entomol. 34: 861-879.

Córdoba-Aguilar A., Raihani G., Serrano-Meneses M.A., & Contreras-Garduño J. (2009) The lek mating system of *Hetaerina* damselflies. Behaviour 146:189–207.

Córdoba-Aguilar, A. (2009). A female evolutionary response when survival is at risk: male harassment mediates early reallocation of resources to increase egg number and size. Behav. Ecol. Sociobiol. 63:751-763.

De-Marco-Jr, P., & Cardoso-Peixoto, P.E. (2004). Population dynamics of *Hetaerina rosea* Selys and its relationship to abiotic conditions (Zygoptera: Calopterygidae). Odonatologica, 33:73-81.

Eberhard, W. G. (1986). The behavioral ecology of *Hetaerina macropus* (Zygoptera: Calopterygidae). Odonatologica 15: 51-60.

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

Forsyth, A., & Montgomerie, R. D. (1987). Alternative reproductive tactics in the territorial damselfly *Calopteryx maculata*: sneaking by older males. Behav. Ecol. Sociobiol., 21:73-81.

Grafen, A. (1987). The logic of divisively asymmetric contests: respect for ownership and the desperado effect. Anim. Behav. 35: 462-467.

Grether, G. F. (1996a). Intrasexual competition alone favours a sexually dimorphic ornament in the rubyspot damselfly *Hetaerina americana*. Evolution 50: 1949-1957.

Grether, G. F. (1996b). Sexual selection and survival selection on wing coloration and body size in the rubyspot damselfly *Hetaerina americana*. *Evolution* 50: 1939-1948.

Grether G. F., & Grey R. M. (1996) Novel cost of a sexually selected trait in the rubyspot damselfly *Hetaerina americana*: conspicuousness to prey. *Behav. Ecol.* 7:465-473.

Günther, A. (2006). Reproductive behaviour of *Neurobasis kaupi* (Odonata: Calopterygidae). *International Journal of Odonatology* 9:151-164.

Johnson, C. (1962). A description of territorial behavior and a quantitative study of its function in males of *Hetaerina americana* (Fabricius) (Odonata: Agriidae). *Can. Entomol.* 94: 178-190.

Lefevre, K. L., & Muehter, V. R. (2004). Competition for mating resources in a territorial damselfly (Odonata: Calopterygidae). *Stud. Neotrop. Fauna Environ.* 39: 159-165.

Marden, J. H., Kramer, M. G., & Frisch, J. (1996). Age-related variation in body temperature, thermoregulation and activity in a thermally polymorphic dragonfly. *J. Exp. Biol.* 199: 529-535.

Marden J.H., & Waage J.K. (1990) Escalated damselfly territorial contests are energetic wars of attrition. *Anim Behav* 39:954–959.

Peixoto, P. E. C. & Benson, W. W. (2008). Body mass and not wing length predicts territorial success in a tropical satyrine butterfly. *Ethology* 114: 1069—1077.

Pie, M., & Del-Claro, K. (2002). Male X male agonistic behavior in the Ricardiidae fly, *Sepsisoma*. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 37:19-22.

Plaistow S.J., & Siva-Jothy M.T. (1996). Energetic constraints and male mate-securing tactics in the damselfly *Calopteryx splendens xanthostoma* (Charpentier). *Proc R Soc Lond B* 263:1233–1239.

Raihani, G., Serrano-Meneses, M. A., & Córdoba-Aguilar, A. (2008). Male mating tactics in the American rubyspot damselfly: territoriality, nonterritoriality and switching behaviour. *Anim. Behav.* 75:1851-1860.

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. *Anim. Behav.* 73: 987-997

Siva-Jothy, M. T. (1999). Male wing pigmentation may affect reproductive success via female choice in a calopterygid damselfly (Zygoptera). *Behaviour* 136: 1365-1377.

Tsubaki, Y. & Ono, T. 1987. Effects of age and body size on the male territorial system of the dragonfly, *Nannophya pygmaea* Rambur (Odonata: Libellulidae). *Anim. Behav.* 35: 518–525.

Thornhill, R., & Alcock, J. (1983). *The Evolution of Insect Mating Systems*, Harvard University Press, Cambridge, MA.

Waage, J.K. (1973) Reproductive behaviour and its relation to territoriality in *Calopteryx maculata* (Beauvois). *Behaviour* 47:240–256.

3. Capítulo II - O dimorfismo sexual em *Argia reclusa* Selys (Zygoptera: Coenagrionidae) e sua relação com a competição entre os machos em um riacho no Sudeste do Brasil

3.1 Resumo

Em muitas espécies de Odonata, os machos são maiores que as fêmeas, em Zygoptera sugere-se que este fato pode estar relacionado com a territorialidade dos machos. No presente estudo, foi estudada a relação entre o tamanho corporal dos machos de *Argia reclusa* (Zygoptera: Coenagrionidae) e seu sucesso reprodutivo, discutindo suas implicações para o dimorfismo sexual. O estudo foi realizado no córrego Laureano localizado no campus da USP de Ribeirão Preto. Os machos foram marcados, medidos e tiveram o seu comportamento territorial observado. Foi testado se machos maiores defendem os melhores territórios (mais disputados e com mais fêmeas ovipositando), ganham mais disputas e possuem maior sucesso reprodutivo. Casais foram coletados e medidos para determinar se há dimorfismo sexual na espécie. Os resultados mostram que os machos são maiores do que as fêmeas e que os territoriais são maiores que os não territoriais, além de vencerem mais disputas, copulam mais e defendem os melhores territórios. Sugere-se que a competição entre os machos possa ter um papel importante na evolução do dimorfismo sexual nesta espécie.

Palavras-chave: *Argia*, dimorfismo sexual, territorialidade, tamanho corporal

3.2 Abstract

In many Odonata species, the males are larger than females, in Zygoptera it is suggested that this fact may be related to the territoriality in males. In the present study, we studied the relation between male body size and reproductive success in *Argia reclusa* (Zygoptera: Coenagrionidae), discussing its implications to sexual size dimorphism. The study was performed on the Laureano stream located at the USP campus in Ribeirão Preto. The males were marked, measured and had their territorial behavior observed. We tested if larger males defended the best territories (territories with more intrusions and ovipositing females), won more fights and mated more. Couples were collected and measured to determine if there is sexual size dimorphism in this species. Our results show that the males are larger than the females and that the territorial males are larger than the non territorial ones, larger males also won more fights, mated more and defended the best territories. We suggest that the male-male competition may play an important role on the evolution of sexual size dimorphism in this species.

Keywords: *Argia*, sexual dimorphism, territoriality, body size

3.3 Introdução

Em espécies territoriais, geralmente os machos com maiores habilidades em adquirir e defender um território conseguem ocupar um local de melhor qualidade (e.g. Bart & Earnst, 1999, Candolin & Voigt, 2001). Esta habilidade geralmente é associada a características físicas, como tamanho corporal, que indicam o potencial de defesa de recurso por um macho (Parker, 1974). Em Odonata, é comum encontrarmos espécies territoriais, onde o macho maior possui vantagem nas disputas por territórios ou por fêmeas (e.g. Tsubaki & Ono, 1987, Serrano-Meneses et al., 2007). Entretanto, a seleção pode depender também da frequência populacional ou de condições físicas ou fisiológicas dos machos, proporcionando o surgimento de diferentes táticas reprodutivas (Gross, 1996). Em libélulas, podemos encontrar exemplos em que alguns indivíduos optam por comportamentos reprodutivos alternativos para aumentar suas chances de copular (e.g. Waage, 1973; Forsyth & Montgomerie, 1987; Plaistow & Siva-Jothy, 1996). Há, por exemplo, espécies onde alguns machos podem adotar uma estratégia não territorial e ainda assim ganhar acesso às fêmeas (e.g. Forsyth & Montgomerie, 1987; Raihani et al., 2008) mesmo sendo menores que machos territoriais co-específicos (e.g. Alcock & Houston, 1996). No caso de espécies em que a competição favorece machos maiores, sugere-se que a seleção sexual possa promover um dimorfismo sexual onde os machos são maiores do que as fêmeas (Serrano-Meneses et al. 2007).

No Brasil, onde há uma das maiores biodiversidades de Odonata do planeta, a maioria dos estudos concentra-se em aspectos taxonômicos (De-Marco & Vianna 2005). A família Coenagrionidae se destaca no Brasil com o maior número de espécies de zigópteros (De-Marco & Vianna 2005), o que torna essas espécies ótimos modelos para estudos de ecologia comportamental e seleção sexual. No presente estudo, foi observado o comportamento territorial de machos de *Argia reclusa* Selys, um zigóptero (Coenagrionidae) comum em riachos da região Sudeste do Brasil. Foi avaliada a hipótese de que o tamanho dos machos se correlaciona positivamente com a maior qualidade do território obtido por este macho e com o resultado positivo em disputas territoriais, ou seja, que os machos maiores conquistem os melhores territórios.

3.4 Material e métodos

O estudo foi realizado no córrego Laureano localizado no Campus da Universidade São Paulo em Ribeirão Preto, SP. Delimitou-se uma área de 8m ao longo do córrego onde observações preliminares mostraram que os machos guardavam territórios. Foram feitas 30h de observações comportamentais (*ad libitum sense*, Altmann 1974) em sete dias entre 5 e 14 de maio de 2008, entre 10:00h e 14:00h. Cada indivíduo foi marcado com um número único nas asas e teve seu tamanho corporal medido utilizando um paquímetro digital (0,01mm).

Para evidenciar a correlação entre o tamanho do macho e a qualidade dos territórios, a cada 15min os territórios e seus respectivos machos residentes eram identificados com o auxílio de um binóculo. Assumindo que um território de alta qualidade seria um local bastante disputado, onde as fêmeas ovipositariam, para determinar a qualidade dos territórios, duas variáveis foram quantificadas: a) o número de oviposições no local e, b) o número de invasões por outros machos co-específicos que ocorreram em cada território. Essas duas variáveis foram então relacionadas com o tamanho do macho residente em cada território.

Para determinar se machos maiores vencem mais disputas, foram identificados os ganhadores e perdedores de disputas em que se puderam identificar os dois participantes. O primeiro macho a abandonar o local foi considerado o perdedor e, o macho que permaneceu no local, o vencedor.

Para evidenciar se machos não-territoriais são menores que machos territoriais, foram considerados machos territoriais os machos que guardavam territórios por um dia ou mais. Os machos que não guardavam nenhum território foram considerados não-territoriais. Deste modo, comparou-se o tamanho de machos territoriais e não-territoriais. Para determinar o sucesso reprodutivo dos machos com relação ao seu tamanho e à sua estratégia reprodutiva, os machos em cópula ou em oviposição em tandem foram identificados. Para evidenciar o dimorfismo sexual, o tamanho dos machos e o tamanho das fêmeas foram comparados.

Adicionalmente, de Junho a Outubro de 2008, a cada 15 dias, durante cinco dias das 10:00h às 14:00h, totalizando 100h em 25 dias de coletas e observações, os machos foram capturados, marcados, medidos e identificados como territoriais ou não-territoriais, registrando-se os que copularam e suas respectivas táticas reprodutivas.

Para a análise estatística dos dados, sendo os dados normais (teste de Kolmogorov-Smirnov), utilizou-se o teste t para comparar: a) o tamanho médio de perdedores e ganhadores das disputas; b) o tamanho dos machos e das fêmeas; e c) o tamanho dos machos que copularam com a média dos machos da população. Utilizou-se o coeficiente de correlação de Spearman para correlacionar o tamanho dos machos residentes com o número de invasões e oviposições em seu território.

3.5 Resultados

No mês de Maio de 2008, 20 machos foram capturados. Observou-se que apenas dez machos eram verdadeiramente territoriais, perseguindo e agredindo intrusos (N=81 disputas). Os outros dez machos eram encontrados na vegetação e raramente se aproximavam dos locais de oviposição. Foi evidenciado que machos territoriais geralmente são maiores do que machos não territoriais (Figura 3, $p=0.496$, $t=2.1049$, $N=10$).

Os resultados mostram que os machos maiores ganham mais disputas territoriais ($p=0,0465$; $t=1.7681$; $n=20$; Figura 4) e guardam os territórios mais disputados ($p<0,05$; $r_s=0,6533$; $n=10$; Figura 5) onde houve um maior número de fêmeas ovipositando ($t_{22}=2.537$; $r_s=0.4934$; $p=0.0196$; Figura 6). De fato, o macho “11” que mais obteve cópulas (N=3) era um dos maiores e adquiriu o território mais disputado (N=37). Entretanto, machos que copularam ($n=10$; 3.52 ± 0.0151) não são maiores que a média dos machos da população ($n=30$; 3.506 ± 0.032 ; $t=-0.229$; $p=0.41$). Os resultados também mostram que há dimorfismo sexual, sendo os machos significativamente maiores do que as fêmeas ($t(30,3)=2.3848$; $p=0.0261$).

Dezesseis eventos reprodutivos foram documentados, sendo que oito foram oviposições. As cópulas ocorreram na vegetação cerca o córrego e as oviposições em herbáceas semi-aquáticas e raízes submersas de árvores que ocupavam uma área no leito do córrego. Apenas cinco machos não territoriais copularam, sobrepujados pelas 11 cópulas dos machos territoriais. Cinco fêmeas ovipositaram em tandem e três sozinhas.

Figura 3. Comparação entre tamanho corporal (cm, média $\pm$ DP) de machos territoriais e não territoriais de *Argia reclusa*. * Significa diferença estatística ($p < 0.05$, $t = 2.1049$).

Figura 4. Comparação entre o tamanho corporal (cm, média $\pm$ DP) de machos vencedores e perdedores de disputas territoriais em *Argia reclusa*. * Significa diferença estatística ($p < 0.05$; $t = 1.7681$; $n = 20$)

Figura 5. A correlação (Spearman, $r_s=0.653$, $p<0.05$) entre o tamanho corporal (cm) de residentes de *Argia reclusa* e a quantidade de machos co-específicos invasores em seu território.

Figura 6. A correlação (Spearman, $r_s=0.4934$; $p=0.0196$) entre o tamanho corporal (cm) dos machos residentes de *Argia reclusa* e o número de oviposições que ocorreram em seu território.

3.6 Discussão

Os resultados aqui obtidos mostram que em *A. reclusa*, os machos maiores vencem mais disputas e adquirem os melhores territórios, o que corrobora estudos feitos com zigópteros em outras regiões. Sabe-se que o tamanho dos machos pode afetar sua habilidade em conquistar um território de alta qualidade (Severinghaus et al. 1981). Em muitas espécies de insetos, o tamanho do macho se correlaciona com o seu sucesso reprodutivo, uma vez que machos maiores geralmente vencem mais disputas territoriais, obtendo maior acesso às fêmeas (Borgia, 1982; Alcock 2000; Candolin & Voigt 2001). De fato, nos Odonata territoriais machos maiores além de possuírem melhores territórios, os defendem por mais tempo (e.g. Tsubaki & Ono 1987; Switzer 2002; Serrano-Meneses 2007). Em *A. reclusa*, os machos menores adotaram uma estratégia não territorial, procurando por fêmeas na vegetação ao redor do córrego, aproximando-se da água apenas para ovipositar quando em tandem com a fêmea. O tamanho também pode determinar qual tática reprodutiva o macho adota (Thornhill 1981). Estudos com outros Odonata (e.g. *Orthetrum chrysostigma*, Miller 1983; *Megaloprepus coerulatus*, Fincke 1984; *Hetaerina americana*, Raihani et al. 2008) evidenciaram que machos territoriais geralmente são maiores que machos não territoriais. Machos não territoriais não defendem um território, mas geralmente voam pela vegetação a procura de fêmeas (Serrano-Meneses et al. 2007). Estes machos seriam beneficiados pelo seu menor tamanho, uma vez que machos menores são mais ágeis e podem subjugar as fêmeas mais facilmente (Serrano-Meneses et al. 2008) o que ocorre também em outros insetos (e.g. Pie & Del-Claro 2002).

A seleção direcional através da competição territorial entre os machos, pode gerar dimorfismo sexual, com machos maiores do que as fêmeas (Székely et al. 2000). Em Odonata, as evidências mostram que, em Zygoptera, os machos são geralmente maiores do que as fêmeas em espécies territoriais (Serrano-Meneses et al. 2008), dimorfismo também evidenciado em *A. reclusa*. Provavelmente, em *A. reclusa* a seleção sexual favorece os machos territoriais maiores como ocorre em outros odonatos (e.g. Serrano-Meneses et al. 2007), em peixes (e.g. Jaroensutasinee & Jaroensutasinee 2001), répteis (Kratohvil & Frynta 2002) e mamíferos (e.g. McElligott et al. 2001), pois os resultados aqui obtidos mostram que machos territoriais possuem maior sucesso reprodutivo. Machos maiores obtêm e defendem os locais de oviposição e, deste modo, adquirem acesso às fêmeas que se aproximam. Além disso, os machos de Zygoptera que se

aproximam em tandem dos territórios de outros machos para a fêmea ovipositar, correm o risco de perder a fêmea para o macho territorial (Córdoba-Aguilar et al. 2009). Em *A. reclusa*, machos que não conseguiram um território, copularam menos do que machos territoriais.

Com estes resultados, sugere-se que, assim como ocorre em outros Odonata (Serrano-Meneses et al. 2008), a competição entre os machos pode também ter favorecido o surgimento de machos maiores em *A. reclusa*, sendo um possível fator determinante do dimorfismo sexual nesta espécie.

3.7 Referências bibliográficas

Alcock, J. & Houston, T. F. 1996. Mating systems and male size in Australian Hylaeine bees (Hymenoptera: Colletidae). *Ethology*, 102, 591–610.

Alcock J, 2000. Possible causes of variation in territory tenure in a lekking Pompilid wasp (*Hemipepsis ustulata*) (Hymenoptera). *J Insect Behav* 13:439–453.

Altmman, J. (1974). Observational study of behaviour: sampling methods. *Behaviour* 49: 227-265.

Bart, J. & Earnst, S. L. (1999). Relative importance of male and territory quality in pairing success of male rock ptarmigan (*Lagopus mutus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 45, 355–359.

Borgia G. 1982. Experimental change in resource structure and male density: size-related differences in mating success among males of *Scatophaga stercoraria*. *Evolution* 36: 307-315.

Candolin, U. & Voigt, H.-R. (2001). Correlation between male size and territory quality: consequence of male competition or predation risk ? *Oikos* 95, 225–230.

Córdoba-Aguilar A, Raihani G, Serrano-Meneses MA, Contreras-Garduño J (2009) The lek mating system of *Hetaerina* damselflies. *Behaviour* 146:189–207

Fincke, O.M. (1984) Giant damselflies in a tropical forest: reproductive biology of *Megaloprepus coerulatus* with notes on *Mecistogaster* (Zygoptera: Pseudostigmatidae). *Advances in Odonatology*, 2, 13–27.

Forsyth, A. & Montgomerie, R. D. (1987). Alternative reproductive tactics in the territorial damselfly *Calopteryx maculata*: sneaking by older males. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 21, 73-81.

Gross MR, 1996. Alternative reproductive strategies and tactics: diversity within sexes. *Trend Ecol Evol* 11:92–98.

Jaroensutasinee, M. & Jaroensutasinee, K. 2001. Sexual size dimorphism and male contest in wild Siamese fighting fish. *Journal of Fish Biology*, 59, 1614–1621

Kratochvíl L, Frynta D. 2002. Body size, male combat and the evolution of sexual dimorphism in eublepharid geckos (Squamata: Eublepharidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 76: 303–314.

Miller, P.L. (1983) The duration of copulation correlates with other aspects of mating behaviour in *Orthetrum chrysostigma* (Burmeister) (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica* 12, 227–238.

McElligott, A. G., Gammell, M. P., Harty, H. C., Paini, D. R., Murphy, D. T., Walsh, J. T. & Hayden, T. J. 2001. Sexual size dimorphism in fallow deer (*Dama dama*): do larger, heavier males gain greater mating success? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 49, 266–272.

Parker GA (1974). Assessment strategy and the evolution of fighting behavior. *J Theor Biol* 47:223-243

Plaistow SJ, Siva-Jothy MT (1996) Energetic constraints and male mate-securing tactics in the damselfly *Calopteryx splendens xanthostoma* (Charpentier). *Proc R Soc Lond B* 263:1233–1239

Raihani G, Serrano-Meneses MA, Córdoba-Aguilar A (2008) Male mating tactics in the American rubyspot damselfly: territoriality, nonterritoriality and switching behaviour. *Anim Behav* 75:1851–1860.

Severinghaus, L., Kurtak, B. H., and Eickwort, G. C. (1981). The reproductive behavior of *Anthidium manicatum* (Hymenoptera: Megachilidae) and the significance of size for territorial males. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 9: 51–58.

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. *Anim. Behav.* 73: 987–997.

Serrano-Meneses, M. A., A. Cordoba-Aguilar, & T. Szekely (2008). Sexual size dimorphism: patterns and processes, pp. 231-248. *In* A. Cordoba-Aguilar [ed.], *Dragonflies and damselflies: model organisms for ecological and evolutionary research*. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom.

Switzer PV, 2002. Individual variation in the duration of territory occupation by males of the dragonfly *Perithemis tenera* (Odonata : Libellulidae). *Ann Am Entomol Soc* 95:628–636.

Székely, T., Reynolds, J. D. & Figuerola, J. (2000) Sexual size dimorphism in shorebirds, gulls and alcids: the influence of sexual and natural selection. *Evolution* 54, 1404–1413.

Thornhill R (1981) *Panorpa* (Mecoptera: Panorpidae) scorpionflies: Systems for understanding resource-defense polygyny and alternative male reproductive efforts. *Annu Rev Ecol Syst* 12: 355-386

Tsubaki, Y. & Ono, T. 1987. Effects of age and body size on the male territorial system of the dragonfly, *Nannophya pygmaea* Rambur (Odonata: Libellulidae). *Anim. Behav.* 35: 518–525

Waage JK (1973) Reproductive behaviour and its relation to territoriality in *Calopteryx maculata* (Beauvois). *Behaviour* 47:240–256.

4. Capítulo III – Competição por interferência em *Acanthagrion truncatum* Selys (Odonata: Coenagrionidae), em uma vereda no Sudeste do Brasil

4.1 Resumo

A família Coenagrionidae é a mais rica em zigópteros do Brasil, sendo que pouco se sabe sobre o comportamento reprodutivo desses animais. No presente estudo, procurou-se descrever o comportamento reprodutivo de *Acanthagrion truncatum*, evidenciando os fatores relacionados com a seleção sexual e o dimorfismo na espécie. Observações diretas do comportamento reprodutivo foram realizadas para descrição das cópulas, o modo de ovipositura e das interações entre os machos. Foram estabelecidos experimentos de manipulação com fêmeas e machos diretamente no campo. A manipulação consistia em apresentar machos e fêmeas vivos, presos a uma linha a machos residentes na lagoa. Para evidenciar o dimorfismo sexual, machos e fêmeas foram medidos. Para evidenciar se machos menores possuem maior sucesso reprodutivo, comparou-se o tamanho corporal de machos que copularam e de todos os machos capturados. Para evidenciar se machos menores ganham mais disputas, machos ganhadores e perdedores foram medidos e tiveram seus tamanhos corporais comparados entre si. Os resultados mostraram que as fêmeas são possivelmente monogâmicas e maiores que os machos, enquanto os machos são poligâmicos. No total, dez cópulas completas foram descritas, onde se pode identificar todas as fases descritas por Miller (1987) para a cópula de zigópteros, com a conseqüente oviposição que ocorre sempre em tandem, com as fêmeas submergindo às vezes. As cópulas duram $25,6 \pm 10,57$ minutos e se concentram entre 12:00 e 13:00h, com as oviposições durando $43,08 \pm 22,17$ minutos (N=12) e se estendendo até as 15:00h. A manipulação experimental mostrou que os machos interagem entre si agonisticamente e não sexualmente como descrito para outras espécies. Essas interações entre os machos consistem principalmente de perseguições e embates “face a face”. Entretanto, não há diferença entre ganhadores e perdedores

das disputas (Teste t pareado, $p=0.0684$, $t=-2.0199$). Machos que copularam não são menores do que a média geral dos machos (ANOVA, $p=0.5337$, $F \{132,22\} = 0.5498$) e o seu tamanho não se correlaciona com o tamanho de suas fêmeas ($t_{22}=0.1011$; $p=0.9205$; $r_s=0.0226$). Deste modo, pelo fato de os resultados não mostrarem diferenças significativas entre o sucesso reprodutivo de machos maiores e menores, sugere-se que os machos praticam um sistema reprodutivo de “scramble competition” ou “competição por interferência”, onde a seleção sexual pode favorecer machos menores por seres mais ágeis ou sobreviverem por mais tempo, contribuindo para a evolução do dimorfismo nesta espécie.

Palavras-chave: Acanthagrion, Odonata, comportamento reprodutivo, dimorfismo, scramble competition

4.2 Abstract

The Coenagrionidae family is the richest in zygopterans of Brazil, however very few is known about their reproductive behavior. In this study, we described the reproductive behavior of *Acanthagrion truncatum*, evaluating the factors related to sexual selection and sexual size dimorphism on this species. Direct behavioral observations were made to describe mating and ovipositions behavior, as well as the male-male interactions. We made an experimental manipulation with males and females on Field. This manipulation consisted of presenting live males and females tethered to a line to resident males at the pond. To evidence sexual size dimorphism, males and females were collected and measured. To check if male body size is related to reproductive success, we compared the body size of mated males with the mean body size of all captured males. To check if smaller males win more fights, winners and losers of these fights were measured and their body size was compared. The results show that the females are possibly monogamic and larger than males, while the males are polygamic. We described a total of ten complete copulations, where could identify all the phases described by Miller (1987) to mating in zygopterans, with the oviposition occurring always in tandem and sometimes submerged. The copulation lasts As $25,6 \pm 10,57$ minutes and are concentrated between 12:00 and 13:00h, with ovipositions lasting 43.08 ± 22.17 minutes (N=12). The experimental manipulation showed that the male-male interactions consist of chases and “face off”, showing that their behave aggressively and not sexually. However, there was no difference between winners and losers in relation to body size (t test, $p=0.0684$, $t=-2.0199$). Mated males are not smaller than the mean population (ANOVA, $p=0.5337$, $F \{132,22\} = 0.5498$) and their body size do not correlate with their female body size ($t_{22}=0.1011$; $p=0.9205$; $r_s=0.0226$). So, due to the fact that our results do not show any significant difference between smaller and larger male body size, we suggest that the males practice a “scramble competition” mating system, where sexual

selection can favor smaller agile males that live longer, contributing the evolution of sexual size dimorphism in this species.

Keywords: Acanthagrion, Odonata, reproductive behavior, dimorphism, scramble competition

4.3 Introdução

O comportamento reprodutivo é um importante objeto de estudo para a conservação das espécies (Sutherland, 1998) e para a compreensão dos mecanismos por trás da seleção e do dimorfismo sexual (Blanckenhorn, 2005). Em insetos, existe uma gama diversa de sistemas reprodutivos e uma alta variação no dimorfismo sexual (Alcock, 1998). Em muitas espécies, os machos competem entre si pelo acesso às fêmeas através de disputas, da interferência na cópula de outros machos ou tendo maior sucesso na procura por fêmeas (“scramble competition”, traduzido aqui como “competição por interferência”) (Emlen & Oring 1977). A caracterização do sistema reprodutivo de uma espécie pode prover um esclarecimento sobre as forças seletivas que agem em caracteres comportamentais e morfológicos (Thornhill & Alcock, 1983).

Em Odonata, as libélulas da família Coenagrionidae são em sua maioria não territoriais, diferentemente da maioria dos odonatos (Corbet 1999). Nesta família, as fêmeas geralmente são maiores que os machos (Thompson 2000, Serrano-Meneses et al. 2008) e a “competição por interferência” ocorre comumente (e.g. Fincke, 1982; Harvey & Walsh, 1993). Acredita-se que o dimorfismo sexual nessas espécies se deva ao fato da seleção beneficiar machos menores que possuem maiores capacidades de manobra em vôo (Fairbairn & Preziosi, 1994; Blanckenhorn, et al. 1995). A seleção parece agir também sobre a simetria dos machos, um indicador de qualidade, onde machos mais simétricos conseguem mais cópulas (e.g. Córdoba-Aguilar 1995).

Neste grupo, o comportamento reprodutivo se inicia com o macho voando rapidamente em direção à fêmea e a agarrando com seus apêndices anais (Corbet 1999). A cópula se divide em tandem, transferência de esperma e estágios I (remoção de esperma), II (ejaculação) e III (estágio imóvel) (Miller, 1987), com a conseqüente oviposição que pode ocorrer com o macho ainda em tandem ou não, com as fêmeas submergindo às vezes (Corbet 1999). Os machos geralmente interagem entre si com perseguições e sinais de ameaça como o display de asas e o comportamento de “face off”, traduzido aqui como “face a face” (Sirot & Brockmann 2001). Entretanto, estas interações são interpretadas como um erro no reconhecimento sexual, onde os machos interagem com outros machos por confundi-los com fêmeas (Sherrat & Forbes 2001). Neste caso, a cor dos machos parece ter um papel importante na sinalização intrasexual, onde os machos sinalizam entre si a sua sexualidade (Sherrat & Forbes 2001, Schultz et al. 2008).

No presente estudo, procurou-se descrever o comportamento reprodutivo e os fatores envolvidos na seleção sexual de *Acanthagrion truncatum*, um coenagrionídeo (Zygoptera) do sudeste do Brasil, contribuindo para o conhecimento do comportamento deste gênero muito abundante no Brasil, para o qual nada é conhecido além de sua taxonomia (Leonard 1977).

4.4 Material e métodos

Espécie de estudo

Os machos de *A. truncatum* são azuis com manchas pós-oculares e labro verdes, faixas humerais e meio-dorsais negras e permanecem no água procurando por fêmeas. As fêmeas possuem coloração verde-clara, com o mesmo padrão negro dos machos, abdômen amarelo ventralmente, manchas pós-oculares verdes. Elas permanecem na vegetação e só aproximam da água para copular e ovipositar (veja Leonard, 1977 para descrição completa).

Local de estudo

O trabalho de campo foi realizado em uma lagoa de Cerrado na Reserva Ecológica do Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia, Uberlândia, Brasil (CCPIU) (15°57'S, 48°12'W; altitude 863 m; 640 ha). A lagoa possui um formato de trapézio com aproximadamente 50x50m. É circundada por grama alta em dois lados, uma estrada de terra ao sul e suas águas provêm de uma Vereda ao norte. A lagoa é povoada por macrófitas, enquanto as bordas são cheias de grama alagada e caules flutuantes, onde as libélulas geralmente pousam.

Observações comportamentais

Foram realizadas 30 horas de observações comportamentais em oito dias entre 23 de Novembro e quatro de Dezembro de 2007, focadas no comportamento dos machos. Todas as interações entre machos observadas foram quantificadas e qualificadas conforme as seguintes categorias: 1) perseguição; 2) “face a face”; 3) agarrar; 4) inspecionar; 5) sinal de asas; 6) aproximação e; 7) ignorar.

Entre 26 de Maio e 14 de Junho de 2008 foram totalizadas 60 horas em 14 dias de observações do comportamento reprodutivo. Portanto, assumindo que poucos

indivíduos sobrevivem mais do que duas semanas (obs. pessoais), presume-se que uma amostra significativa do comportamento reprodutivo desta população foi quantificada.

Os indivíduos foram procurados batendo-se na grama com a rede entomológica ou entrando na água, o que faz com que os animais a voem a uma curta distância se tornando visíveis para o observador e podendo ser capturados. Quando uma fêmea era vista sozinha na lagoa, ela era seguida até que um macho a encontrasse e, deste modo, foi possível a descrição das cópulas. Foram capturados 78 machos e 46 fêmeas que foram marcados com um número na asa anterior direita com uma caneta hidrofóbica do tipo pilot. Com a marcação dos indivíduos foi possível estimar a razão sexual e acompanhar o comportamento reprodutivo dos indivíduos. Deste modo, foram descritas todas as cópulas e oviposições possíveis de serem observadas, medindo sua duração e identificando os indivíduos quando possível.

Seleção e dimorfismo

Em 19 dias entre 20 de Março e 15 de Maio de 2009, 132 machos e 35 fêmeas foram marcados, capturados e tiveram suas asas medidas com um paquímetro digital (0,01mm) para evidenciar ou não o dimorfismo sexual. Capturou-se 22 casais em cópula para evidenciar se os machos que copularam eram maiores ou não que a média dos machos da população e se o tamanho dos machos em cópula se correlacionava positiva ou negativamente com o tamanho das suas fêmeas. Também se observou 12 disputas do tipo “face a face” onde foram identificados os perdedores e os ganhadores e comparados os seus tamanhos. O macho perdedor foi considerado o primeiro a desistir da disputa.

Manipulação experimental

Foram apresentados aos machos na lagoa indivíduos vivos colados a uma linha. Estes indivíduos modelo eram apresentados “voando” na frente dos machos na lagoa e permitia-se ao modelo pousar em um local próximo. A resposta do macho foi categorizada em três categorias: (1) aproximar; (2) inspecionar; e (3) agarrar.

Assumindo então que essas categorias mostram uma escala progressiva de resposta sexual.

Observações preliminares mostraram que machos de *A. truncatum* interagem com fêmeas de *Acanthagrion lancea* e *Telebasis carmesina*, que são crípticas e semelhantes a fêmeas de *A. truncatum*, e fêmeas de *Homeoura sp.* que são azuis e semelhantes a machos de *A. truncatum*. Portanto, os modelos apresentados foram fêmeas das espécies citadas, além de machos e fêmeas co-específicos.

Análise estatística

Utilizou-se o teste de ANOVA para comparar o tamanho dos machos com o tamanho das fêmeas, e para comparar o tamanho dos machos que copularam com o tamanho médio dos machos. Utilizou-se o coeficiente de correlação de Spearman para evidenciar uma possível relação entre o tamanho dos machos em cópula com o tamanho de suas respectivas fêmeas. Utilizou-se também o teste t para comparar o tamanho de machos perdedores e ganhadores das disputas.

4.5 Resultados

Comportamento reprodutivo

Assim como ocorre em outros coenagrionídeos, os machos de *A. truncatum* chegam à água e se empoleiram na vegetação nas bordas da lagoa, patrulhando a área em busca de fêmeas. As fêmeas permanecem na grama em torno da lagoa caçando, se aproximando da água apenas para copular. Quando um macho se aproxima, a fêmea pode: a) permitir que o macho a agarre com os apêndices abdominais e forme a posição de tandem (N=10), ou b) ela pode fugir voando (N=7), o encarar face a face em vôo em sinal de recusa (N=5) ou c) realizar um sinal abrindo as asas também em sinal de recusa (N=7) (Figura 7). Nenhum macho insistiu após a recusa. Após a cópula, as fêmeas também podem resistir ao vôo em tandem (N=11) aparentemente tentando se livrar do macho. Mesmo com este comportamento da fêmea, nenhum macho liberou a fêmea do tandem até que ela ovipositou seus ovos.

Foram observadas 10 cópulas completas de 21 totais. Durante a cópula, o casal permanece em tandem pré-copulatório, onde os machos fazem movimentos de convite à cópula (e.g. Cordero 1989), transferem esperma para o pênis e fazem contatos genitais pré-copulatórios (Robertson & Tennessen 1984). A cópula em si consiste de (1) uma fase inicial imóvel que dura 1.6 ± 0.84 minutos; (2) estágio I da cópula (Miller, 1987) que dura 21.7 ± 10.28 minutos (N=10), quando o macho move seus primeiros dois segmentos abdominais verticalmente 15.33 ± 3.26 vezes por minuto (N=6), movimentos envolvidos na remoção de esperma; (3) estágio II da cópula (Miller, 1987) que dura 1.35 ± 0.66 , onde o macho move o abdômen introduzindo o pênis na fêmea; (4) o estágio imóvel III termina a cópula, durando menos de um minuto. Após a cópula, o casal permanece em tandem pós-copulatório por 10.33 ± 4.96 minutos (N=12) antes de ovipositar em tandem. Durante todo o processo reprodutivo, que dura no total 25.6 ± 10.57 minutos (de 13 a 46 minutos), os machos ficam abrindo e fechando as asas alternadamente.

Foram observadas 12 oviposições completas dos 31 casais em oviposição encontrados, todas as oviposições ocorreram em tandem. A oviposição dura 43.08 ± 22.17 minutos (de 19 a 89 minutos) e ocorre em gramas, caules de macrófitas, folhas e restos vegetais flutuando na água. O casal muda de local de oviposição

13.09±7.9 vezes durante a oviposição e é importunado por outros machos que tentam separar o casal e roubar a fêmea (N=28) enquanto voam ou pousados, sendo que apenas um macho conseguiu roubar uma fêmea em tandem. Enquanto trocam de local de oviposição, o macho em tandem pode encarar outros machos (N=5) ou expulsá-los de seus poleiros (N=4). As fêmeas podem submergir até três vezes durante a oviposição (N=8) e permanecer 11.12±10.85 minutos debaixo da água (N=16; de 1 a 37min). Nas oito oviposições subaquáticas observadas, o macho libera a fêmea e pousa em um local próximo aguardando ela sair da água e expulsando outros machos que se aproximam. Apenas um macho conseguiu recapturar sua fêmea, agarrando-a logo que ela saiu da água. Os outros sete machos ou se perderam do local depois de perseguir outro macho ou a fêmea conseguiu escapar depois de sair da água. Nenhuma fêmea morreu enquanto ovipositava submersa, utilizando o substrato para escalar para fora da água sem a ajuda do macho.

As cópulas se concentraram entre 12:00 e 13:00h (15 das 21 observações), com oviposições se estendendo até as 15:00h. Em torno das 14:00h, as libélulas reduzem sua atividade, deixando totalmente a lagoa entre 15:00 e 16:00h, adentrando a mata em torno da lagoa.

Interações entre machos

Quando dois machos se encontram, em 31% dos casos (46/150) um macho persegue o outro e em 35% (52/150) eles se encaram em vôo (face off). Menos frequentemente, um macho agarra o outro (5%), o inspeciona (14%), realiza um sinal de ameaça (4%), aproxima do outro macho (5%) ou o ignora (6%).

Seleção e dimorfismo

As fêmeas são maiores que os machos (Figura 8, ANOVA, $p < 0.001$, $F(132, 35) = 24.662$). Machos que copularam não são menores do que a média geral dos machos (ANOVA, $p = 0.5337$, $F(132, 22) = 0.5498$). Ganhadores das disputas não são menores do que perdedores (Teste t pareado, $p = 0.0684$, $t = -2.0199$). O tamanho dos machos que

copularam não se correlaciona com o tamanho de suas fêmeas ($t_{22}=0.1011$; $p=0.9205$; $r_s=0.0226$).

Manipulação experimental

As fêmeas co-específicas e as fêmeas de *A. lancea* foram agarradas mais freqüentemente, sendo os modelos mais atrativos para machos de *A. truncatum* (Tabela 2). Os machos não responderam sexualmente a outros machos, comparando com as respostas às fêmeas, inclusive à fêmea azul de *Homeoura* sp..

Figura 7. Comportamento de machos e fêmeas de *A. truncatum*: A) fêmea caçando na vegetação em torno da lagoa; B) macho patrulhando a borda da lagoa a procura de fêmeas; C) A fêmea já com ovos maduros se desloca para a lagoa e é encontrada pelo macho; D) a fêmea pode recusar o macho abrindo as asas (24% das vezes); E) encarar o macho e fugir voando (41% das vezes); ou F) copular com o macho (25% das vezes).

Figura 8. A diferença do tamanho corporal (comprimento da asa em centímetros, média $\pm$ DP) de machos e fêmeas de *Acanthagrion truncatum*. ** Significa diferença estatística (ANOVA, $p < 0.001$, $F(132, 35) = 24.662$)

Tabela 2. Resposta dos machos de *Acanthagrion truncatum* aos modelos apresentados.

	Aproximar	Inspecionar	Agarrar	N machos
<i>Acanthagrion truncatum</i> fêmea	10	10	6	26
<i>Acanthagrion lancea</i> fêmea	14	0	6	20
<i>Telebasis carmesina</i> fêmea	17	0	4	21
<i>Homeoura sp.</i> fêmea	9	9	3	21
<i>Acanthagrion truncatum</i> macho	7	13	1	21

4.6 Discussão

Em muitas espécies de insetos os indivíduos copulam apenas uma vez na vida. Já que em uma única cópula uma fêmea pode receber esperma suficiente para fertilizar seus ovos, cópulas adicionais e desnecessárias são energeticamente custosas (Fincke, 1987). As fêmeas de *A. truncatum* aparentemente são monogâmicas. Elas permanecem na vegetação e somente se aproximam da água para copular e ovipositar. Elas pousam em uma determinada área de sua escolha e esperam que um macho se aproxime. Em gêneros como *Ischnura*, por exemplo, onde as fêmeas são poligâmicas, a competição espermática é uma característica comum e as cópulas podem durar várias horas (Waage, 1984). Em *A. truncatum*, também nota-se os movimentos relacionados com a remoção de esperma descritos por Miller (1987). Entretanto, em *A. truncatum* onde as fêmeas rejeitam os machos em 75% dos casos e a cópula dura cerca de 25 minutos, a competição espermática pode ser relativamente reduzida.

As fêmeas são receptivas apenas quando seus ovos estão maduros, e rejeitam os machos antes da maturação dos ovos ou após a oviposição (Fincke, 1986). Quando não estão receptivas, elas utilizam sua localização, sinais visuais ou comportamentais e até submersão na água para evitar os machos (Fincke, 1997). A cooperação dos machos também beneficia ambos os sexos, uma vez que eles não insistindo quando são rejeitados, evitam perdas energéticas com uma tentativa sem sucesso (Gorb, 1992). Observamos que em *A. truncatum* as fêmeas apresentam uma série de comportamentos de recusa, como fuga, “face a face” e sinal de asas, que impede que os machos insistam na cópula.

A duração da cópula (em torno de 25 minutos) se apresenta dentro dos padrões para a família que pode variar desde oito minutos (e.g. *Cercion lindenii*, Utzeri et al. 1983) a 395 minutos (e.g. *Ischnura senegalensis*, Córdoba-Aguilar & Cordero-Rivera 2008). No gênero *Ischnura*, onde as cópulas são mais longas, as fêmeas geralmente ovipositam sozinhas (e.g. Robertson 1985), o que aumenta a competição espermática e conseqüentemente a duração das cópulas, pois os machos precisam gastar mais tempo para remover os esperma de uma macho rival (Uhía & Cordero-Rivera 2005). Em *A. truncatum*, onde a oviposição ocorre em tandem e dura mais do que a cópula em si (em torno de 43 minutos), nos mostra que a oviposição em tandem é uma tática de guarda, que é provavelmente uma resposta evolucionária à competição espermática (Waage, 1979).

Fincke (1986) evidenciou que em *Enallagma hageni*, a oviposição submersa favorece a vigilância do macho que evita a morte da fêmea ajudando-a a emergir da água. Neste estudo, as fêmeas que não eram resgatadas da água pelos machos morriam afogadas. Aqui, foi evidenciado que em *A. truncatum* isto não ocorre, uma vez que todas as fêmeas saíram sozinhas da água. A oviposição submersa ainda leva o macho a se perder da fêmea na maioria das vezes, que não ajuda a fêmea a sair da água. Em um único caso em que o macho recuperou a fêmea após a oviposição submersa, a fêmea saiu da água sozinha e ficou alguns minutos secando as asas. Apenas quando ela alçou vôo que o macho a interceptou e a agarrou, diferentemente de *E. hageni* em que as fêmeas são resgatadas da água pelos machos. Sugere-se, então, que em *A. truncatum* a oviposição submersa é um mecanismo utilizado pelas fêmeas para se livrar do macho em tandem.

Com relação à seleção de múltiplos locais de oviposição, sugere-se que as fêmeas ovipositam em locais espalhados para aumentar a sobrevivência relativa da prole (Buskirk & Sherman, 1985; Schenk et al., 2004), ou para provar o substrato (Martens, 1992). Os movimentos relacionados com a remoção de esperma durante a cópula mostram que a oviposição em tandem provavelmente é uma resposta evolucionária a competição espermática, como é observado em outras espécies (Waage, 1979), o que pode reduzir o número de cópulas de uma fêmea e favorecer a monogamia das fêmeas em *A. truncatum*.

Com a manipulação experimental, evidenciou-se que os machos de *A. truncatum* confundem fêmeas hetero-específicas com fêmeas de sua própria espécie. Isto é mais comum entre espécies do mesmo gênero (Gorb, 1998), como se percebe nos resultados onde as fêmeas de *A. lancea* mostraram-se mais atrativas para os machos. Entretanto, fêmeas de outras espécies também parecem demonstrar uma distração significativa. Sendo que no local podem ser encontradas outras espécies de Coenagrionidae além de *A. truncatum*, essas espécies co-familiares podem significar um engodo visual que geraria um desperdício de tempo e energia com interações inter-específicas. Ainda com a manipulação experimental, vemos que raramente os machos respondem sexualmente a outros machos, mostrando que as interações entre machos, baseadas principalmente em perseguições e sinais de ameaça, podem se tratar de interações agonísticas e não tentativas de copular, como sugerido por outros autores. Entretanto, analisando-se os machos que interagiram entre si no comportamento de “face a face”, vemos que nessas

interações o macho desistente não é significativamente menor. Mesmo que não significativa, a relação entre os machos parece mostrar uma tendência que favorece machos menores. Este fato poderia explicar o dimorfismo sexual na espécie, onde as fêmeas são maiores do que os machos, assim como ocorre na maioria das espécies da família (Serrano-Meneses et al. 2008). Como os machos que copularam não possuem um tamanho corporal acima da média da população, os encontros entre os machos podem ser um fator determinante na competição por interferência. Uma vez que o macho desistente abandona o local, o macho “vencedor” teria maiores chances de copular com uma fêmea que escolhesse este determinado local.

4.7 Referências bibliográficas

Alcock, J. (1998). *Animal Behavior: An Evolutionary Approach*. Sinauer Associates, Sunderland, MA.

Blanckenhorn, W.U., Preziosi, R.F., and Fairbairn, D.J. (1995) Time and energy constraints and the evolution of sexual size dimorphism: to eat or to mate? *Evolutionary Ecology* **9**, 369–381.

Blanckenhorn, W.U. (2005) Behavioral causes and consequences of sexual size dimorphism. *Ethology* **111**, 977–1016.

Buskirk, R.E. & K.J. Sherman. 1985. The influence of larval ecology on oviposition and mating strategies in dragonflies. *Fla. Entomol.* 68: 39-51.

Corbet, P. S. (1999). *Dragonflies: Behaviour and Ecology of Odonata*. Harley Books, Essex.

Cordero, A. (1989) Reproductive behaviour of *Ischnura graellsii* (Rambur) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica*, 18: 237-244.

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

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

Fairbairn, D. J. & Preziosi, R. F. 1994. Sexual selection and evolution of allometry for sexual size dimorphism in the waterstrider, *Aquarius remigis*. *American Naturalist*, 144, 101–108.

Fincke, O.M. (1982) Lifetime mating success in a natural population of the damselfly, *Enallagma hageni* (Walsh) (Odonata, Coenagrionidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **10**, 293–302.

Fincke, O.M. (1986) Lifetime reproductive success and the opportunity for selection in a nonterritorial damselfly (Odonata, Coenagrionidae) *Evolution* **40**, 791–803.

Fincke, O.M. (1987) Female monogamy in the damselfly *Ischnura verticalis* Say (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* **16**, 129–143.

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**, 201–220.

Gorb S. 1992. An experimental study of the refusal display in the damselfly *Platycnemis pennipes* (Pall.) (Zygoptera: Platycnemididae). *Odonatologica* 21: 299–307.

Gorb, S. N. 1998. Visual cues in mate recognition by males of the damselfly *Coenagrion puella* (L) (Odonata: Coenagrionidae). *Journal of Insect Behavior*, 11, 73–92.

Harvey, I.F. and Walsh, K.J. (1993) Fluctuating asymmetry and lifetime mating success are correlated in males of the damselfly *Coenagrion puella* (Odonata: Coenagrionidae). *Ecological Entomology* **18**, 198–202.

Leonard, J. W. 1977. A revisionary study of the genus *Acanthagrion* (Odonata: Zygoptera). *Misc. Publs. Mus. Zool. Univ. Mich.* 153: 1-173.

Martens, A., 1992. Egg deposition rates and duration of oviposition in *Platycnemis pennipes* (Pallas) (Insecta, Odonata). *Hydrobiologia* 230, 63–70.

Miller, P.L. (1987) An examination of the prolonged copulations of *Ischnura elegans* (Vander Linden) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* **16**, 37–56.

Robertson, H.M. & Tennessen, K.J. (1984) Precopulatory genital contact in some Zygoptera. *Odonatologica*, 13: 591-595.

Schenk, K., Suhling, F., and Martens, A. 2004. Relation between egg distribution, mate-guarding intensity, and offspring characteristics in dragonflies (Odonata). *Anim. Behav.* 68: 599–606.

Schultz, T.D.; Anderson, C.N. & Symes, L.B. (2008). The conspicuousness of colour cues in male pond damselflies depends on ambient light and visual system. *Animal Behaviour* 76: 1357-1364.

Serrano-Meneses, M. A., A. Cordoba-Aguilar, & T. Szekely (2008). Sexual size dimorphism: patterns and processes, pp. 231-248. *In* A. Cordoba-Aguilar [ed.], *Dragonflies and damselflies: model organisms for ecological and evolutionary research*. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom.

Sherrat, T. N. & Forbes, M. R. 2001 Sexual differences in coloration of Coenagrionid damselflies (Odonata): a case of intraspecific aposematism?. *Anim. Behav.* 62, 653–660.

Sirot, L. and Brockmann, H.J. (2001) Costs of sexual interactions to females in rambur's forktail damselfly, *Ischnura ramburi* (Zygoptera: Coenagrionidae). *Animal Behaviour* **61**, 415–424.

Sutherland, W.J. (1998). The importance of behavioural studies in conservation biology. *Animal Behaviour* 56:801-809.

Thompson, D.J. 2000. On the biology of the damselfly *Vestalis amabilis* Liefinck (Odonata: Calopterygidae) in Borneo. *Int. J. Odonatol.* 3: 179-190.

Thornhill, R., & Alcock, J. (1983). *The Evolution of Insect Mating Systems*, Harvard University Press, Cambridge, MA.

Waage, J.K. (1979) Reproductive character displacement in *Calopteryx*. *Evolution* **33**, 104–116.

Waage, J. K. 1984 Sperm competition and the evolution of odonate mating systems. In Sperm competition and the evolution of animal mating systems (ed.R.L. Smith), pp.251-290. New York: Academic Press.