

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO  
FACULDADE DE FILOSOFIA, CIÊNCIAS E LETRAS DE RIBEIRÃO PRETO  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ENTOMOLOGIA

Ampliando o conhecimento sobre o comportamento de agregação em voo de libélulas  
(Insecta: Odonata: Anisoptera): história natural de odonatos do Nordeste do Brasil

Bruna dos Santos

Dissertação apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ciências, obtido no Programa de Pós-Graduação em Entomologia

Ribeirão Preto - SP

(2023)

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO  
FACULDADE DE FILOSOFIA, CIÊNCIAS E LETRAS DE RIBEIRÃO PRETO  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ENTOMOLOGIA

Ampliando o conhecimento sobre o comportamento de agregação em voo de libélulas  
(Insecta: Odonata: Anisoptera): história natural de odonatos do Nordeste do Brasil

Bruna dos Santos

Dissertação apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ciências, obtido no Programa de Pós-Graduação em Entomologia.

Orientador: Prof. Dr. Jean Carlos Santos

VERSÃO CORRIGIDA

Ribeirão Preto - SP

(2023)

Autorizo a reprodução e divulgação total ou parcial deste trabalho, por qualquer meio convencional ou eletrônico,  
para fins de estudo e pesquisa, desde que citada a fonte.

Santos, Bruna

Ampliando o conhecimento sobre o comportamento de  
agregação em voo de libélulas (Insecta: Odonata: Anisoptera): história  
natural de odonatos do Nordeste do Brasil

. Ribeirão Preto, 2024.

59 p.

Dissertação apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras  
de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo, como parte das exigências  
para obtenção do título de Mestre em Ciências, obtido no Programa de Pós-  
Graduação. Área: Entomologia.

Os meus pensamentos ficavam logo paralisados  
se eu tentava forçá-los em uma única direção  
contra a sua inclinação natural (...)

*Rubem Alves*

## RESUMO

Santos, B. **Ampliando o conhecimento sobre o comportamento de agregação em voo de libélulas (Insecta: Odonata: Anisoptera): história natural de odonatos do Nordeste do Brasil**. Dissertação - Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo, 2023, 59 folhas.

Inúmeras espécies de animais vertebrados e invertebrados, apresentam períodos de seus ciclos de vida nos quais se encontram em agregações, que pode estar presente desde a fase juvenil ou até a fase de maturidade. O comportamento de agregação pode estar associado com estratégias de forrageamento, reprodução e defesa contra predação. Nas libélulas o comportamento de agregação é relacionado com a alimentação, reprodução e principalmente com a migração. Diante disso, o objetivo deste estudo foi descrever o comportamento de agregação em voo em espécies de libélulas observadas em uma região de ecótono, no estado de Sergipe, que de acordo com observações preliminares, possui uma grande ocorrência de registro de formação de agregações de libélulas. O estudo foi desenvolvido em duas áreas da região da Serra de Itabaiana, Sergipe. Nessas áreas, foram selecionados pontos, nomeados de “fixos”, onde observações preliminares mostraram que os agrupamentos das libélulas ocorriam com frequência, e pontos esporádicos, onde eventualmente ocorriam agregações. As observações iniciais ocorreram no formato “*ad libitum*” e posteriormente de forma padronizada, dentro do período de 06 meses (março, abril, maio e dezembro de 2022 e Abril e maio de 2023), e foram divididas entre período seco e período chuvoso. Além disso, os espécimes foram coletados por meio de busca ativa, usando uma rede entomológica. Como resultado, foram coletados 119 indivíduos nas agregações de libélulas, distribuídos em duas famílias (Aeshnidae e Libellulidae), sete gêneros e 7 espécies e 4 morfoespécies. Os resultados mostraram que as agregações foram formadas por até cinco espécies, e que na maioria das agregações observadas os indivíduos formavam agregações mistas. Apenas duas espécies, *Brechmorhoga nubecula* e *Pantalla flavescens*, foram observadas formando agregações únicas. Também foi observado que as agregações foram formadas por espécies predominantes (*Tauriphila australis*, *Miathyria simplex*, e *Miathyria marcella*), minoritárias (*Pantala flavescens* e *Tramea* sp.) e por espécies visitantes esporádicas (*Macrothemis griseofrons*, *Macrothemis* sp. e *Brechmorhoga* sp.). Observou-se que o número de indivíduos nas agregações variou entre 5 e 516 indivíduos, com uma predominância geral de mais fêmeas do que machos nas agregações e as agregações ocorreram em diversos locais, principalmente, em áreas mais conservadas. Além disso, também foi possível observar que não existiu interações agonísticas entre as espécies formadoras de agregação, e que o apenas em dois momentos foram observadas a ocorrência deste tipo de interação, mas para duas espécies não formadoras de agregações, e.g., *Orthemis aequilibris* e *Aphylla theodorina*. Finalmente, os resultados mostraram que as espécies predominantes e minoritárias das agregações, apresentaram uma relação filogenética próxima, onde todas pertencentes à família Libellulidae, sub-família Libellulinae e a tribo Trameinae, indicando que o comportamento de agregação pode ter surgido em representantes mais basais do grupo. Os dados obtidos aqui trouxeram mais luz sobre o comportamento de agregação em libélulas, ao mesmo tempo que levanta novos questionamentos sobre a origem e motivações deste comportamento.

**PALAVRAS CHAVES:** 1. Comportamento de Inseto. 2. Estratégias. 3. Aglomeração. 4. Nuvem de insetos.

## ABSTRACT

Santos, B. **Expanding upon the knowledge about the behavior of aggregation in flight of dragonflies (Insect: Odonata: Anisoptera): natural history of dragonflies of Northeast of Brazil.** Dissertação - Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo, 2023, 59 folhas.

Countless species of animals, vertebrates and invertebrates, present a period in the circle of life in which they are found in aggregations, which can be present from the juvenile stage to the maturity stage. Aggregation behavior can be associated with foraging, reproduction, and predator defense strategies. In Dragonflies, behavioral aggregation is related to alimentation, reproduction, and mainly migration. However, this behavior in odonata is still under-described and has several limitations. Therefore, the aim of this study was to describe the aggregation behavior during flight in dragonfly species observed in the state of Sergipe, which has a significant occurrence of dragonfly cluster formation records. The study was conducted in two areas of the Serra de Itabaiana region, Sergipe. In these areas, fixed points were selected, named "fixed," where preliminary observations showed that dragonfly aggregation occurred frequently, and sporadic points occurred occasionally. Initial observation occurred in "ad libitum" format and subsequently in a standardized form, within a period of six months (March, April, May, and December 2022, and April and May 2023). Additionally, specimens were collected through active searching using an entomological network. As a result, 119 individuals were collected in dragonfly aggregations, distributed across two families (Aeshnidae and Libellulidae), seven genera, seven species, and four morphospecies. The results showed that the aggregations were formed by up to five species, and that in most observed aggregations, individuals formed mixed aggregations. Only two species, *Brechmorhoga nubecula* and *Pantalla flavescens*, were observed to form unique aggregations. It was also observed that the aggregations were composed of predominant species (*Tauriphila australis*, *Miathyria simplex*, and *Miathyria marcella*), minority species (*Pantala flavescens* and *Tamea* sp.), and sporadic visiting species (*Macrothemis griseofrons*, *Macrothemis* sp., and *Brechmorhoga* sp.). It was observed that the number of individuals in the aggregations varied between 5 and 516, with a general predominance of females than males in the aggregations, and the aggregations occurred in various locations, mainly in more conserved areas. In addition, it was also possible to observe that there were no agonistic interactions between the aggregation-forming species, and that only in two instances was the occurrence of this type of interaction observed, but for two non-aggregation-forming species, for example, *Orthemis aequilibris* and *Aphylla theodorina*. Finally, the results showed that the predominant and minority species of aggregations were closely related phylogenetically, all belonging to the family Libellulidae, subfamily Libellulinae, and tribe Tameinae, indicating that aggregation behavior may have arisen in more basal representatives of the group. The data obtained here shed more light on aggregation behavior in dragonflies while raising new questions about the origin and motivations of this behavior.

**KEYWORDS:** 1. Insect behavioral. 2. Strategies. 3. Agglomeration. 4. Insect swarm

Dedico este trabalho a minha família e amigos, que caminharam comigo em todos os momentos, me apoiando, incentivando e inspirando sempre.

## AGRADECIMENTOS

Agradeço,

Primeiramente a força superior que eu acredito que rege nosso caminho (Deus);

aos meus pais Maria José dos Santos filha e Luís Carlos Balbino dos Santos por todo esforço e investimento que fizeram por mim, e por serem sempre as pessoas que mais acreditaram em mim, me apoiando e me motivando a mergulhar na biologia e sempre ir atrás do que eu sonho;

a minha família por terem sido sempre o alicerce e o meu suporte para que tudo isso se tornasse possível, em especial aos meus irmãos Gabriel Balbino dos Santos, Luís Vitor Balbino dos Santos e Overlany dos Santos, aos meus sobrinhos Ana Clara, Ana Mara e Noriel Junior, que sempre estiveram presentes sendo motivo de amor e alegria, amo vocês;

aos meus amigos de caminhada, fontes de inspiração diária, que me ensinam tanto todos os dias, em especial Anderson Eduardo, Luís Felipe Santos Silva, Marina Verissimo, Tissiane Almeida e Matheus Dantas, e aos demais, amo vocês;

aos amigos de caminhada que de uma forma ou de outra foram cruciais em diversos momentos da minha vida formação, em especial, Adriene Santos, Ariene Santos, José Anderson, Juliana Menezes e Kelly Moura, que estiveram sempre comigo tornando a caminhada acadêmica muito mais leve;

a todos os amigos que o mestrado me proporcionou conhecer, em especial a Antônio, Danilo, Sávio, Isabela, Josy, Esaú, Péricles, Matheus e Lepeco, com os quais tive diversas conversas muito boas e que trouxeram muitas alegrias em diversos momentos, amo vocês;

aos meus amigos e colegas do Lebio, Bruno, Guilherme, Caie e Stefany que me ajudaram no desenvolvimento do meu trabalho, me acompanhando em idas a campo e nas demais atividades, muito obrigada;

ao meu orientador Jean Carlos Santos por ter acreditado em mim e em meu potencial desde o primeiro momento que cheguei no laboratório, e por ter aceitado me orientar nessa etapa importante, por tudo muito obrigada;

a Marina e a Lenize, por terem aceitado participar da banca e por confiarem no meu trabalho;

a USP e ao PPG em entomologia pela oportunidade e a UFS pelo espaço cedido e pelos transportes disponibilizados para realização do trabalho;

a Renata, secretária do PPG, por todo suporte durante esses dois anos, pela paciência e competência sempre, muito obrigada;

a Capes pela bolsa que tornou possível a realização deste trabalho;

ao Parque Nacional da Serra de Itabaiana pelo espaço cedido, pelo alojamento e por todos os trabalhadores do Parque que auxiliaram na realização deste trabalho;



## SUMÁRIO

<b>1. INTRODUÇÃO</b>	<b>10</b>
<b>2. MATERIAL E MÉTODOS</b>	<b>13</b>
2.1 Área de estudo	13
2.3 Observações de campo	16
2.4 Coleta, preparação e identificação dos espécimes	17
2.5 Inventário preliminar dos registros de ocorrência de aglomerações das libélulas	18
2.6 Análises estatísticas	19
<b>3 RESULTADOS.</b>	<b>19</b>
3.1 Quais são as espécies de libélulas envolvidas na formação das aglomerações?	19
3.2 Descrição da formação das aglomerações	25
3.3 Estrutura das aglomerações	27
3.3.1 Estimando a quantidade de indivíduos nas aglomerações	27
3.3.2 Razão sexual das espécies	29
3.3.4 Localização e distribuição espacial das aglomerações na área de estudo	31
3.3.5 Localização e distribuição espacial das aglomerações em Sergipe e Alagoas	32
3.3.6 Inventário preliminar das espécies de libélulas que formam aglomerações em voo	33
<b>4. DISCUSSÃO</b>	
394.1 Relação filogenética das espécies de libélulas envolvidas na formação das aglomerações em voo	40
4.2 Entendendo o comportamento de agregações em libélulas	42
4.3 Entendendo a estrutura das agregações em libélulas	47
4.3.1 Sobre a magnitude das aglomerações	47
4.3.2 Hipótese da aglomeração de libélulas mediada por reprodução?	47
4.3.3 Entendendo as interações entre as libélulas: o papel da cooperação e da competição	48
4.4 Entendendo a distribuição espacial e temporal das aglomerações em libélulas	50
<b>5. CONCLUSÃO</b>	<b>496.</b>
<b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b>	<b>50</b>

## 1. INTRODUÇÃO

Na maioria das vezes o comportamento cooperativo entre as espécies animais está relacionado com a forma de vida em sociedade (Wilson, 1971, 1974; Fowler, 1992; Reid et al., 1995; Fonseca, 2022). No entanto, existe uma diferença entre comportamento social e comportamento em grupo (Santana, 2012). No comportamento social, a sociedade é um grupo de indivíduos pertencentes à mesma espécie e organizado de maneira cooperativa (Wilson, 1971, 1974; Fonseca, 2022). Essa organização em sociedade abrange uma maior complexidade na forma de organização em relação às agregações (comportamento em grupo). Por exemplo, para os insetos serem considerados sociais, as espécies precisam apresentar cuidado cooperativo com a prole, divisão do trabalho em função do status reprodutivo, e sobreposição de geração (Batra, 1966; Michener, 1969; Wilson, 1971). No caso do comportamento em grupo, os indivíduos formam agregações por diversas razões. Portanto, este comportamento de agregação pode ser definido, segundo Vulinec (1990), como a tendência de um animal em agregar-se com outros de maneira que estejam em contato ou próximos uns dos outros. Gallo et al. (2002) define agregação como uma associação de indivíduos de uma espécie onde há individualismo, ou seja, cada indivíduo trabalha por si, exemplo, nuvem de gafanhoto, agrupamentos de lagartas, entre outros organismos. Para nosso conhecimento, há na literatura diversos sinônimos de agregação, são eles: enxame (swarm), nuvem (cloud), agrupado, aglomeração, etc. Todos eles se referindo ao conjunto de indivíduos no mesmo espaço e tempo, e por normatização, adotaremos o termo “agregação” para representar este comportamento. As agregações podem ser organizadas de duas formas: (a) intraespecífica: grupos de indivíduos da mesma espécie ou (b) interespecífica: em grupos de indivíduos de diferentes espécies (GALLO et al., 2002).

Diversas espécies animais; e.g., aves, mamíferos, peixes, alguns anfíbios, diferentes grupos de invertebrados, incluindo insetos; apresentam períodos de seus ciclos de vida nos quais se encontram em agregações (Carvalho, 2001; Reiczigel et al., 2008), desde juvenis ou até atingirem a maturidade (Galliard et al., 2003; Ronce et al., 2001). Em adultos, os indivíduos se agregam principalmente para forragear (Beauchamp; Giraldeau, 1997; Giraldeau; Caraco, 2000; Rypstra, 1979), para reproduzir e/ou cuidar da prole (Danchin et al., 2008, 2004; Doligez et al., 2004; Valone; Templeton, 2002), e defesa contra predação (Silveira, 2020). Em geral, as agregações estão relacionadas com diversos fatores e a manutenção deste comportamento está associada com o balanço entre os custos e os benefícios de se viver em grupo (Danchin et al., 2008; Krause; Ruxton, 2002). Entre os custos, existem os riscos de transmissão de patógenos e parasitas (Brown; Brown, 1996, 1987), parasitismo de ninho (Birkhead; Moller, 1993; Westneat; Sherman, 1997) e altas taxas de competição intraespecífica (Moller, 1987). No entanto, em agregações, os benefícios podem superar os custos, portanto, favorecendo, por exemplo, a sobrevivência dos indivíduos (Prokopy;

Roitberg, 2001), a proteção contra predadores (Amorim, 2001; Darling, 1938; Endler, 1995) e o sucesso no forrageamento (Artiss et al., 1999; Fernández-Juricic et al., 2004).

Nos vertebrados, diversos grupos apresentam a estratégia do comportamento de agregação. Em peixes, por exemplo, cerca de 50% das espécies apresentam vantagens anti-predatórias de nadar em cardumes na fase juvenil (Correia, 2020; Del-Claro; Prezoto, 2003; Silveira, 2020), e 25% dessas espécies ainda usam essa estratégia como defesa na fase adulta (Alcok, 2011; Del-Claro; Prezoto, 2003). Em mamíferos, muitas espécies de primatas vivem em sociedades e agrupamento de famílias (Ribeiro, 2018; Casanova, 2006, Boyd; Silk, 2009), permitindo maior eficiência na proteção contra predadores, defesa dos recursos e na procura de alimentos (Amorim, 2001). Tal comportamento também pode ser observado em espécies de carnívoros (e.g., leões, lobos e cães selvagens) (Amorim, 2001; Carvalho, 2002). Em aves, existem diversas espécies migratórias que buscam, principalmente, melhorar a eficiência de forrageamento e a ingestão de alimentos (Carvalho, 2002; Duffy, 1989; González et al., 2018; González et al., 2022; Huang et al., 2021; Master, 1992). Por fim, em anfíbios, os girinos podem apresentar diferentes tipos de mecanismos de defesa, incluindo o comportamento de agregação (Heyer, 1975; Watt et al., 1997; Relyea, 2001a, 2001b; Santana, 2011).

Como foi apresentado, as agregações não são exclusivas dos vertebrados e em invertebrados, em insetos, as agregações foram relatados em representantes de dípteros (Abernathy et al., 1994; Bravo et al., 2021; Chess et al., 1990; Hilker, 1989; Prokopy; Bush, 1973; Weldon, 2007), que quando estão em grupos, os machos conseguem atrair mais fêmeas do que sozinhos (Bravo et al., 2021; Weldon, 2007). Em tesourinhas (Dermaptera), indivíduos se agregam tanto na fase adulta, como na fase de ninfa, para proteção contra predadores e para alimentação (Guerreiro, 2005). Nos lepidópteros, machos de borboletas se agrupam para o descanso noturno e defesa de território (Mallet, 1986; Mielke et al., 2005), e na borboleta-monarca *Danaus plexippus* (Linnaeus, 1758), os indivíduos se agregam para migração (Ferreira, 2023). Em libélulas (Odonata), a ocorrência de agregações está relacionada majoritariamente com a alimentação, reprodução (Corbet, 1999), mas, principalmente, com a migração (Anderson, 2009; Arnaud, 1972; Calvert, 1893; Feng et al., 2006; González et al., 2022; Hailman, 1962; Jaramillo, 1993; Koken, 2010; Knoblauch et al., 2021; Mesquite, 1991; Macy, 1949; Russell et al., 2009; Van De Koken, 2007), onde os indivíduos formam grandes aglomerados em diversas regiões ao redor do mundo (Carvalho; Calil, 2000; Costa et al., 2002; Russell et al., 2009). Além disso, os representantes de Odonata apresentam diversos requisitos ecológicos necessários para manutenção, incluindo variadas estratégias termorregulatórias (May, 1976; May, 2013; Oliveira-Junior, 2015), na alimentação e na reprodução (Corbet, 1999)

Com relação às agregações de libélulas para a alimentação, as espécies apresentam um repertório comportamental variado de estratégias de predação (Córdoba-Aguillar; Cordero-Rivera, 2005). Por exemplo, os adultos se alimentam de presas vivas, que podem ser capturadas no ar (*midair*) ou em substratos (*gleaning*) (Corbet, 1999). O modo *midair* é subdividido em dois: *midair-flier* (MF) e o *midair-percher* (MPe), sendo o MF mais diverso e variável do que MPe. Geralmente, o forrageio ocorre durante o patrulhamento dos adultos, em torno de copas de árvores, onde o indivíduo utiliza correntes de ar para planar (Koken, 2010). O voo do modo MPe consiste em uma decolagem repentina, em direção à presa, e, após a captura da presa, o indivíduo retorna ao poleiro de origem (Koken, 2010). Além disso, dentro dessas estratégias apresentadas, existe uma categoria utilizada para um grupo restrito, denominado de planadoras (*gliders*) (Koken, 2010), que no geral, inclui espécies migratórias, que possuem a capacidade de planar utilizando correntes de ar, o que permite que voem por longas distâncias com gasto mínimo de energia (Corbet 1999). Esses indivíduos são encontrados formando agregações em voo para alimentação, podendo ter espécies em fase de maturação sexual (Corbet, 1962).

Em muitas espécies de Odonata, o sucesso reprodutivo está relacionado à capacidade dos machos em defender territórios, controlar o acesso das fêmeas, e as condições e recursos necessários para a postura dos ovos (Corbet, 1999). Por consequência, as libélulas apresentam uma diversidade de sistemas de acasalamento, os quais supostamente surgiram em decorrência da alta competição espermática existente em algumas espécies (Artiss, 2001; Corbet, 1999; Koken, 2010; Waage, 1979). Dentro desses mecanismos, estão a defesa de território, que pode ser pré ou pós-cópula (Corbet, 1999). No primeiro tipo, os machos defendem o território até conseguirem conquistar uma fêmea e o acasalamento é finalizado com a cópula. No segundo tipo, pode haver a guarda da fêmea pelo macho, tanto por contato físico (guarda por contato), quanto apenas visualmente, em que o macho monitora a fêmea sobrevoando próximo (Alcock, 2016), garantindo que seu esperma não seja removido por outro macho até a oviposição pela fêmea (Koken, 2010). Além disso, essa competição entre machos pelo acesso a fêmeas levou à evolução de atributos sexualmente dimórficos (dimorfismo sexual), que consiste principalmente em padrões de coloração mais conspicuas, geralmente na região das asas, e tórax dos machos (Córdoba-Aguilar, 2008). Estes atributos podem sinalizar a qualidade fisiológica do indivíduo, seja para rivais em interações agonísticas ou para fêmeas na escolha de parceiros sexuais (Andersson, 1994). Ademais, essas características relacionadas ao sucesso reprodutivo das libélulas podem levar principalmente à agregação de vários machos em torno dos locais com alta disponibilidade de recursos utilizados pelas fêmeas (Resende; De Marco, 2010).

Finalmente, com relação às agregações de libélulas para a migração, tal característica comportamental é derivada dos Libellulidae, que evoluiu diversas vezes (Suárez-Tovar, 2016), com indícios de ser um comportamento herdado de ancestrais mais primitivos do grupo (Fleck et al., 1999; Jongerius;

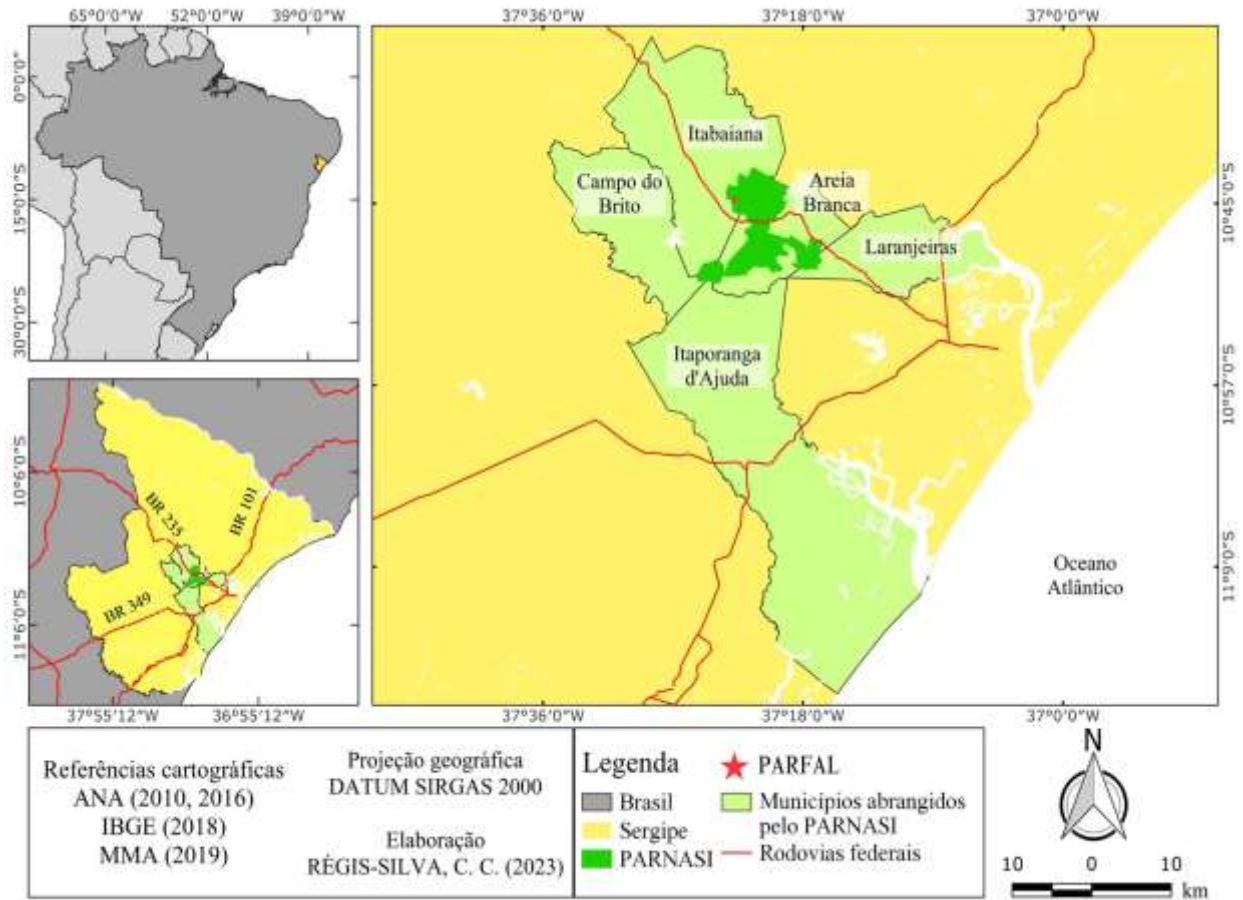
Lentink, 2010). A migração é um comportamento ainda pouco compreendido para as diversas espécies de libélulas (Russell et al., 2009), com poucas informações disponíveis na literatura sobre quais são as espécies migratórias, sobre história natural destas espécies e os mecanismos ecológicos/evolutivos que envolvem estas migrações (May, 2013; Paulson, 2022; Russell et al., 2009; Suárez-Tovar, 2016).

Pelo que foi descrito acima, percebe-se que ainda existe uma lacuna de conhecimento sobre o comportamento gregário em libélulas. Nesse contexto, considerando a necessidade de entender os mecanismos que regem as agregações em libélulas e considerando a falta de informações sobre este assunto, o objetivo principal deste estudo foi descrever o comportamento de aglomeração em voo em espécies de libélulas observadas no estado de Sergipe, que possui uma grande ocorrência de registro de formação de aglomerações de libélulas. Especificamente, este estudo focou nos seguintes objetivos: (a) identificar as espécies libélulas que formam as agregações durante o voo; (b) descrever como estas agregações de libélulas são formadas; (c) descrever onde e quando estas agregações ocorrem na área de estudo; (d) descrever a organização estrutural das agregações (e.g., número de indivíduos, razão sexual, relações intra e interespecíficas, etc.); (e) analisar se há relação entre alguns fatores ambientais e as aglomerações; (f) analisar se existe variação na formação das agregações entre o período seco e o período chuvoso; (g) avaliar a formação das agregações por horário; e por fim, (f) realizar um inventário preliminar das espécies gregárias de libélulas no mundo.

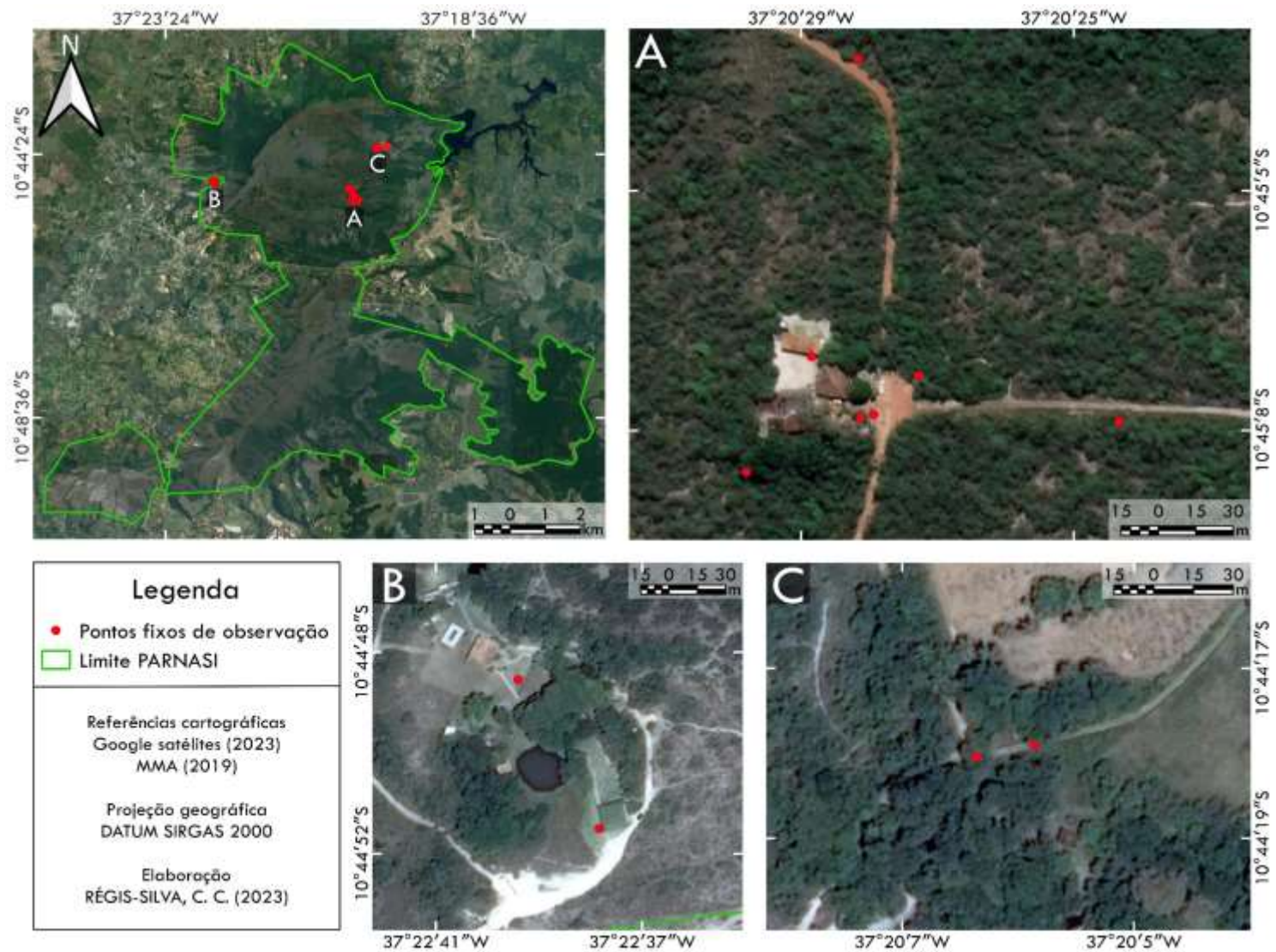
## **2. MATERIAL E MÉTODOS**

### **2.1 Área de estudo**

Este estudo foi desenvolvido em duas áreas da região da Serra de Itabaiana, Sergipe: (1) Parque Nacional da Serra de Itabaiana (PARNASI) (10°40'S e 37°25'O); e (2) Parque dos Falcões (PARFAL) (10° 44' 51" S, 37° 22' 37"), adjacente ao PARNASI. O PARNASI possui cerca de 670 m de altitude máxima, compreende uma área de 7.966 ha, localizado entre os municípios de Areia Branca, Itabaiana, Laranjeiras, Itaporanga D'ajuda e Campo do Brito (Figura 1), todos municípios no Estado de Sergipe, Nordeste do Brasil (Dantas; Ribeiro, 2010). A região é um ecótono entre Mata Atlântica e Caatinga, em uma zona de transição denominada de agreste (Dantas et al., 2010). O clima da região é classificado segundo Köppen (Köppen; Geiger, 1928) como As' – clima tropical com verão seco e moderado excedente hídrico no inverno, com índice pluviométrico de Thorntwaite (Im) entre - 1,3 e 8,8 (Dantas; Ribeiro, 2010), e com precipitação média anual entre 1.100 e 1.300 mm e evapotranspiração anual média de 800 mm (Vicente, 1999). Por estar adjacente ao PARNASI, o PARFAL possui os mesmos padrões climáticos descritos acima. Nas áreas de estudo, foram selecionados pontos, nomeados de "fixos", onde observações preliminares mostraram que os agrupamentos das libélulas ocorriam sem nestes mesmos pontos (Figura 2). Além desses pontos "fixos", foram observados pontos esporádicos, onde eventualmente ocorriam agregações.



**Fig.1** Localização das áreas de estudo, Parque Nacional Serra de Itabaiana (PARNASI) e Parque dos Falcões (PARFAL), ambas áreas em Sergipe, Nordeste do Brasil.



**Fig.2** Pontos “fixos” de observação das agregações nas áreas de estudo: (A) Parque Nacional Serra de Itabaiana (PARNASI), (B) Parque dos Falcões (PARFAL) e (C) Parque Nacional Serra de Itabaiana (PARNASI)

### 2.3 Observações de campo

As observações ocorreram em duas etapas: (1) inicialmente, durante um período de três meses entre março e maio de 2022, e, posteriormente, (2) no período de dezembro de 2022, abril e maio de 2023. Na fase inicial, as observações foram realizadas no formato “*ad libitum*” (Del-Claro et al., 2004; Teixeira, 2018), com intuito de pré-estabelecer um protocolo de observação para a etapa seguinte. Estas observações foram realizadas entre 09:00h e 14:00h, no período de maior atividade da maior parte das libélulas (Resende; DeMarco, 2010). Com isso, foi estabelecido um protocolo que consistia em 20 minutos de observação fixa em cada ponto, 5 minutos registrando os comportamentos observados, e 5 minutos filmando, fotografando, e/ou coletando dos espécimes (quando possível); totalizando 30 minutos para cada ponto (Figura 3). Nessa etapa foram feitas 48 horas de observação no total. Na fase posterior, foi seguindo o protocolo pré-estabelecido anteriormente, e padronizadamente, foram incluídas e analisadas novas categorias comportamentais. As observações foram divididas entre período seco e chuvoso, entre 05:20h e 18:00h, divididos em intervalos de 30 minutos em diferentes pontos fixos, onde eram realizadas inspeções únicas ao longo do dia, totalizando 37 horas de observação (18 horas no período seco e 19 no período chuvoso). Durante as observações foram coletadas as seguintes variáveis: (a) número indivíduo em cada agregação, estimado através de uma fotografia mais ampla das aglomerações, (b) comportamento interespecífico e intraespecífica, (c) altura estimada das agregações, e (d) variáveis ambientais (temperatura, umidade, e velocidade do vento no momento). No geral, somando as observações *ad libitum* e as padronizadas, foram feitas 74 observações de campo (38 na estação seca e 36 na chuvosa), perfazendo 85 horas de observação.





**Fig.3** Observação do comportamento das libélulas no Parque Nacional da Serra de Itabaiana (PARNASI): (A) observação do comportamento das libélulas usando um celular para registro fotográficos das aglomerações, (B) exemplo de um registro fotográfico no momento da observação, e (C) anotações do comportamento dos indivíduos.

#### 2.4 Coleta, preparação e identificação dos espécimes

Os espécimes foram coletados por meio de busca ativa, usando uma rede entomológica (puçá) (Figura 4) (40 cm de diâmetro, 65 cm de profundidade, 90 cm de comprimento), seguindo metodologia descrita por Cezário et al. (2021). Os indivíduos capturados, ainda em campo, foram acondicionados cuidadosamente em envelopes de papel manteiga (Santos; Fernandes, 2021). Em seguida guardados em congelador  $-4^{\circ}\text{C}$  no Laboratório de Ecologia e Biodiversidade (LEBIO) na Universidade Federal de Sergipe (UFS). Posteriormente, mergulhados em acetona por um período mínimo de 24 horas, secos ao ar livre, de preferência no sol forte, passando por mais 24 horas em temperatura ambiente, e postos de volta em envelopes de papel manteiga para serem devidamente identificados (Santos; Fernandes, 2021). Os espécimes foram identificados por meio de chaves taxonômicas para odonatos (Garrison, 2006, 2010), por meio de consultas às coleções de registros de Odonatas no estado de Sergipe, e por consultas a artigos de descrição de espécies (Koroiva et al., 2021; Beckemeyer, 2009).



**Fig.4** Método de coleta ativa utilizando rede entomológica (puçá) para captura dos espécimes nas aglomerações em voo de libélulas.

## **2.5 Inventário preliminar dos registros de ocorrência de aglomerações das libélulas**

Os dados sobre as libélulas que formam agregações em voo foram obtidos a partir de literatura publicada. Procuramos por estudos potenciais usando bases acadêmicas online: ISI Web of Knowledge, Google Scholar, Scielo, Scopus e JStor. Os termos de busca utilizados foram: "swarms of dragonfly", "aglomerações em libélulas", "comportamento de libélulas", "enxames de libélulas", "migração em libélulas",

“behavior agglomerations in dragonfly” e “comportamiento de aglomeraciones en libélulas”, que foram combinados de diferentes maneiras de forma aleatória, utilizando principalmente os operadores booleanos "OR" (ou) e "AND" (e). Para melhor eficiência na busca bibliográfica, a palavra aglomerações foi substituída pelos seus sinônimos: exame, agregação e nuvem. As buscas foram conduzidas em inglês, português e espanhol, e foram considerados apenas artigos publicados.

## 2.6 Análises estatísticas

A partir dos dados obtidos do número de indivíduos machos e fêmeas, foi calculada a razão sexual para cada espécie, e calculada a razão sexual média para as espécies (teste binomial,  $p=0,001$ ) (De Carvalho et al., 2018). Para testar se as variáveis ambientais (temperatura, umidade, e velocidade do vento) tiveram alguma relação com o número de indivíduos nas aglomerações, foi realizada uma análise de GLM. Todas as análises foram feitas com auxílio do software R (versão 4.3.1).

## 3 RESULTADOS.

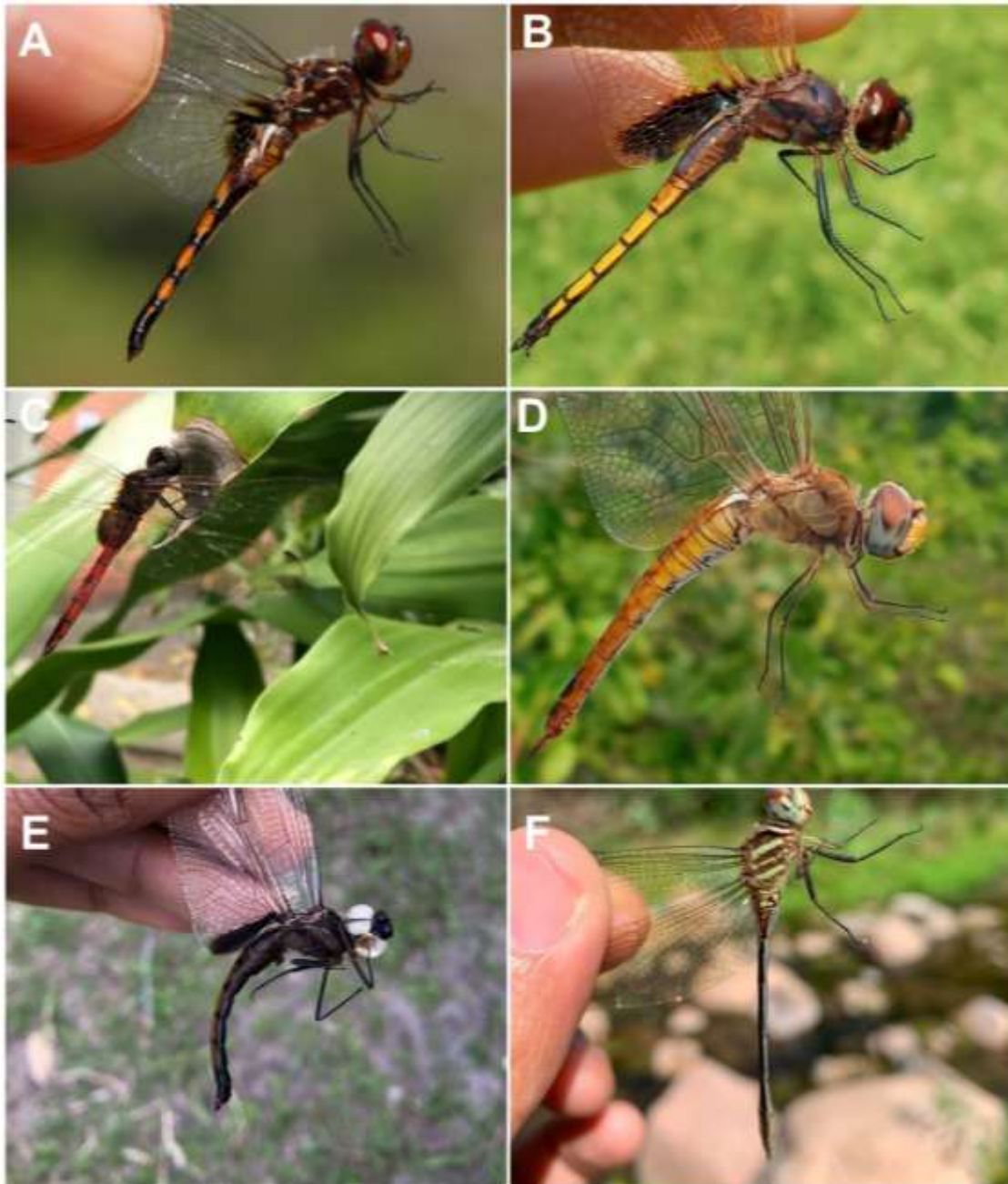
### 3.1 Quais são as espécies de libélulas envolvidas na formação das aglomerações?

No total, foram coletados 119 indivíduos nas agregações de libélulas, distribuídos em duas famílias (Aeshnidae e Libellulidae), sete gêneros, 7 espécies e quatro morfoespécies (Tabela 1). Entre as espécies amostradas, foram registradas seis espécies de Libellulidae (Anisoptera) formando agregações em voo, são elas: *Tauriphila australis* (Hagen, 1867), *Miathyria simplex* (Rambur, 1842), *Miathyria marcella* (Selys in Sagra, 1857), *Pantalla flavescens* (Fabricius, 1798), *Tramea* sp. (Hagen, 1861) e *Brechmorhoga nubecula* (Rambur, 1842) (Figura 5). Ainda, para Aeshnidae, observou-se uma agregação crepuscular formada, exclusivamente, por indivíduos pertencentes das espécies *Gynacantha bifida* (Rambur, 1842) e *Gynacantha* sp. (Rambur, 1842) (Figura 6). Importante destacar que as agregações foram constituídas por uma até cinco espécies, mas frequentemente, eram formadas por duas espécies: uma espécie “predominante” e mais abundante (*T. australis*, *M. simplex* ou *M. marcella*), cerca de 90% do total de indivíduos de uma determinada agregação, e por uma espécie “minoritária” e menos abundante (*P. flavescens* ou *Tramea* sp.), cerca de 10% dos indivíduos de uma determinada agregação. É importante salientar que na maioria das agregações observadas neste estudo os indivíduos formaram agregações mistas, com exceção apenas das espécies *Brechmorhoga nubecula* (Rambur, 1842) e *Pantalla flavescens* (Fabricius, 1798), que foram as únicas observadas formando agregações exclusivas. Além das espécies predominantes e minoritárias, foram observadas três espécies [*Macrothemis griseofrons* (Calvert, 1909), *Macrothemis* sp. e *Brechmorhoga* sp.], definidas aqui como “esporádicas” (Figura 7ab). Estas espécies foram definidas assim, pois os indivíduos (um ou dois) foram vistos em quatro eventos de agregações, onde se comportavam como visitantes nas agregações formadas por espécies predominantes/minoritárias por um curto período (cerca de 20-30

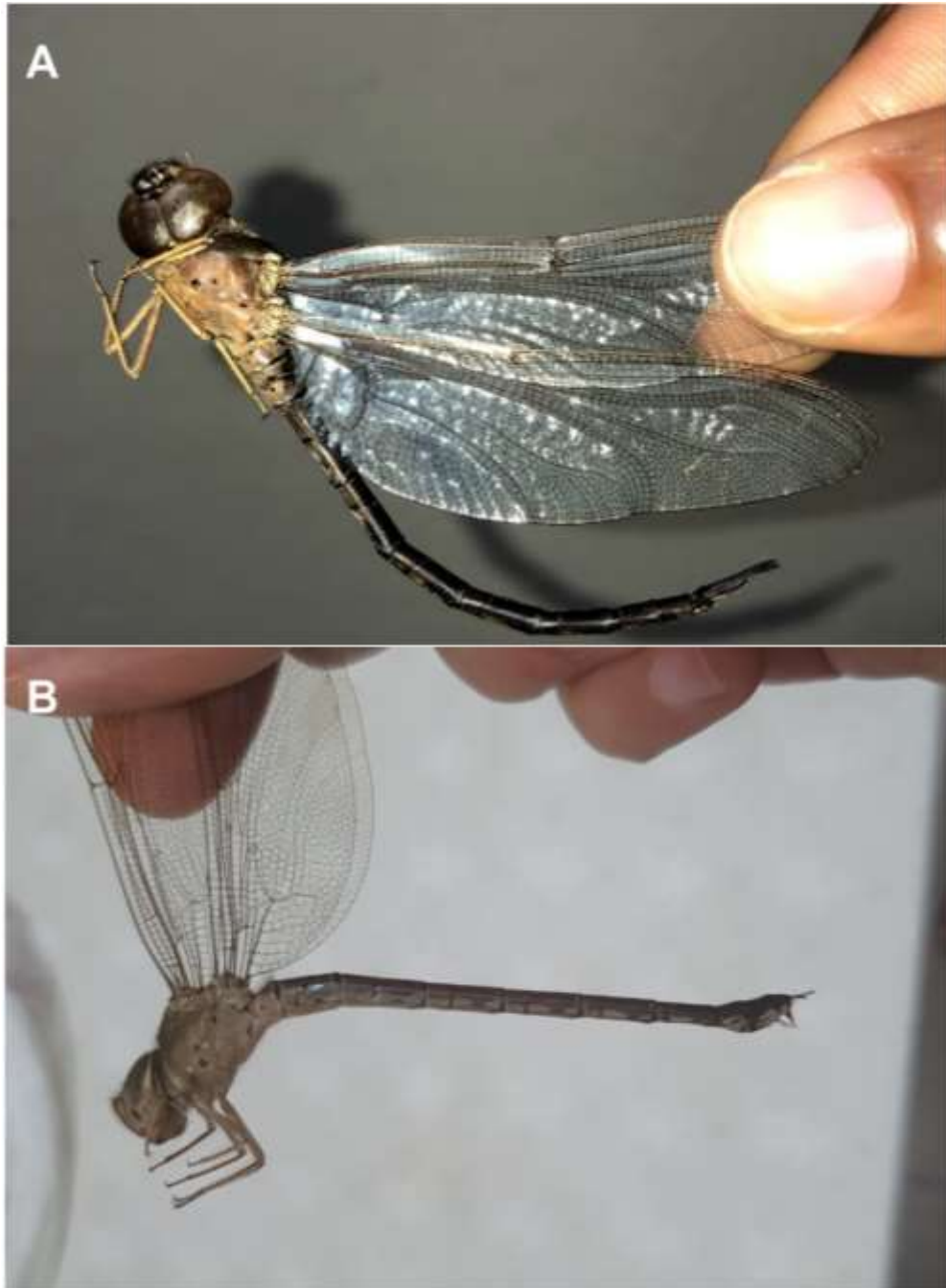
minutos), e depois as abandonavam (veja a Figura 8 para maiores detalhes).

**Tab.1** Tabela das espécies de libélulas que formam agregações em voo, incluindo as espécies visitantes esporádicas. Também são destacados os novos registros de espécies de libélulas para o estado de Sergipe (\*), morfoespécies (sp) e o número e a porcentagem de indivíduos (%). Legenda: espécies predominantes nas agregações (P), espécies minoritárias nas agregações (M), espécies que formavam agregações exclusivas com indivíduos da mesma espécie (Ex), e visitantes esporádicos das agregações (Es).

Família	Subfamília	Tribo	Espécies e morfoespécies	Nº de indivíduos amostrados (%)	Tipo de espécie
Aeshnidae			<i>Gynacantha bifida</i> (Rambur, 1842)	3 (2,52%)	P
			<i>Gynacantha</i> sp. (Rambur, 1842)	5 (4,20%)	P
Libellulidae	Libellulinae		<i>Macrothemis griseofrons</i> (Calvert, 1909)*	3 (2,52%)	Es
			<i>Macrothemis</i> sp. (Hagen, 1868)	1 (0,84%)	Es
	Libellulinae	Trameinae	<i>Miathyria marcella</i> (Selys in Sagra, 1857)	6 (5,04%)	P
	Libellulinae	Trameinae	<i>Miathyria simplex</i> (Rambur, 1842)	31 (26,05%)	P
	Libellulinae	Trameinae	<i>Pantala flavescens</i> (Fabricius, 1798)	6 (5,04%)	Ex,M
	Libellulinae	Trameinae	<i>Tauriphila australis</i> (Hagen, 1867)	53 (44,54%)	P
	Libellulinae	Trameinae	<i>Tramea</i> sp. (Hagen, 1861)	5 (4,20%)	M
	Trithemistinae		<i>Brechmorhoga</i> sp. (Kirby, 1894)	1 (0,84%)	Es
	Trithemistinae		<i>Brechmorhoga nubecula</i> (Rambur, 1842) *	5 (4,20%)	Ex
<b>Total</b>				<b>119 (100%)</b>	



**Fig.5** Espécies e morfoespécies de libélulas (Odonata) que formam as aglomerações em voo: (A) *Miathyria simplex* (Rambur, 1842), (B) *Miathyria marcella* (Selys in Sagra, 1857), (C) *Tauriphila australis* (Hagen, 1867), (D) *Pantala flavescens* (Fabricius, 1798), (E) *Tamea* sp. (Hagen, 1861) e (F) *Brechmorhoga nubecula* (Rambur, 1842).

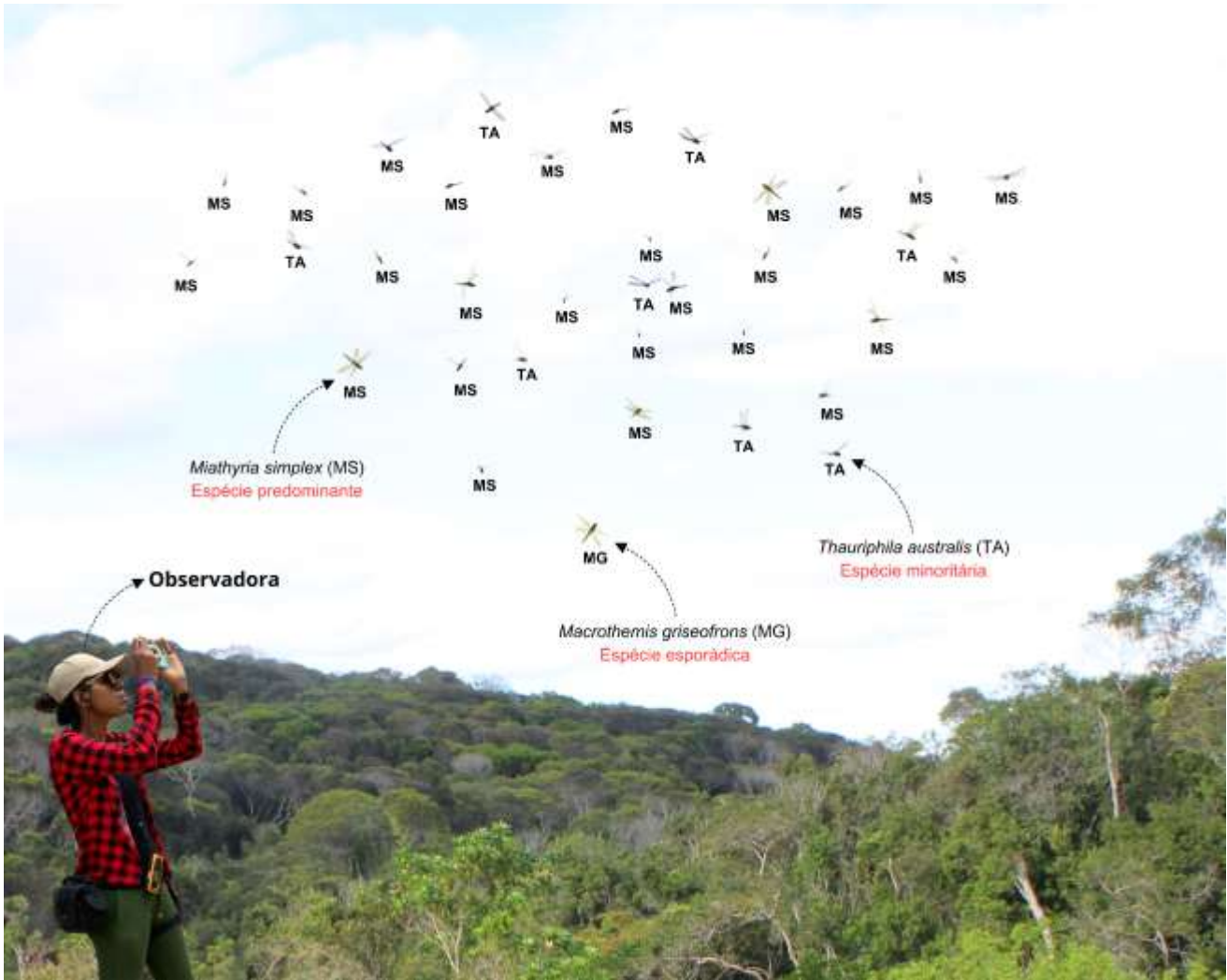


**Fig.6** Espécie e morfoespécie de libélula (Odonata: Aeshnidae) [(A) *Gynacantha bifida* (Rambur, 1842) e (B) *Gynacantha* sp. (Rambur, 1842)] identificadas formando aglomeração mista em voo no Parque Nacional da Serra de Itabaiana. Neste registro único, a aglomeração era formada por espécies que pertenciam ao mesmo gênero *Gynacantha*.



**Fig.7** Espécie e morfoespécie de libélulas visitantes esporádicas [(A) *Macrothemis griseofrons* (Calvert, 1909) e (B) *Macrothemis* sp. (Hagen, 1868)] das agregações em voo de libélulas predominantes/minoritárias do Parque Nacional da Serra de Itabaiana (PARNASI).





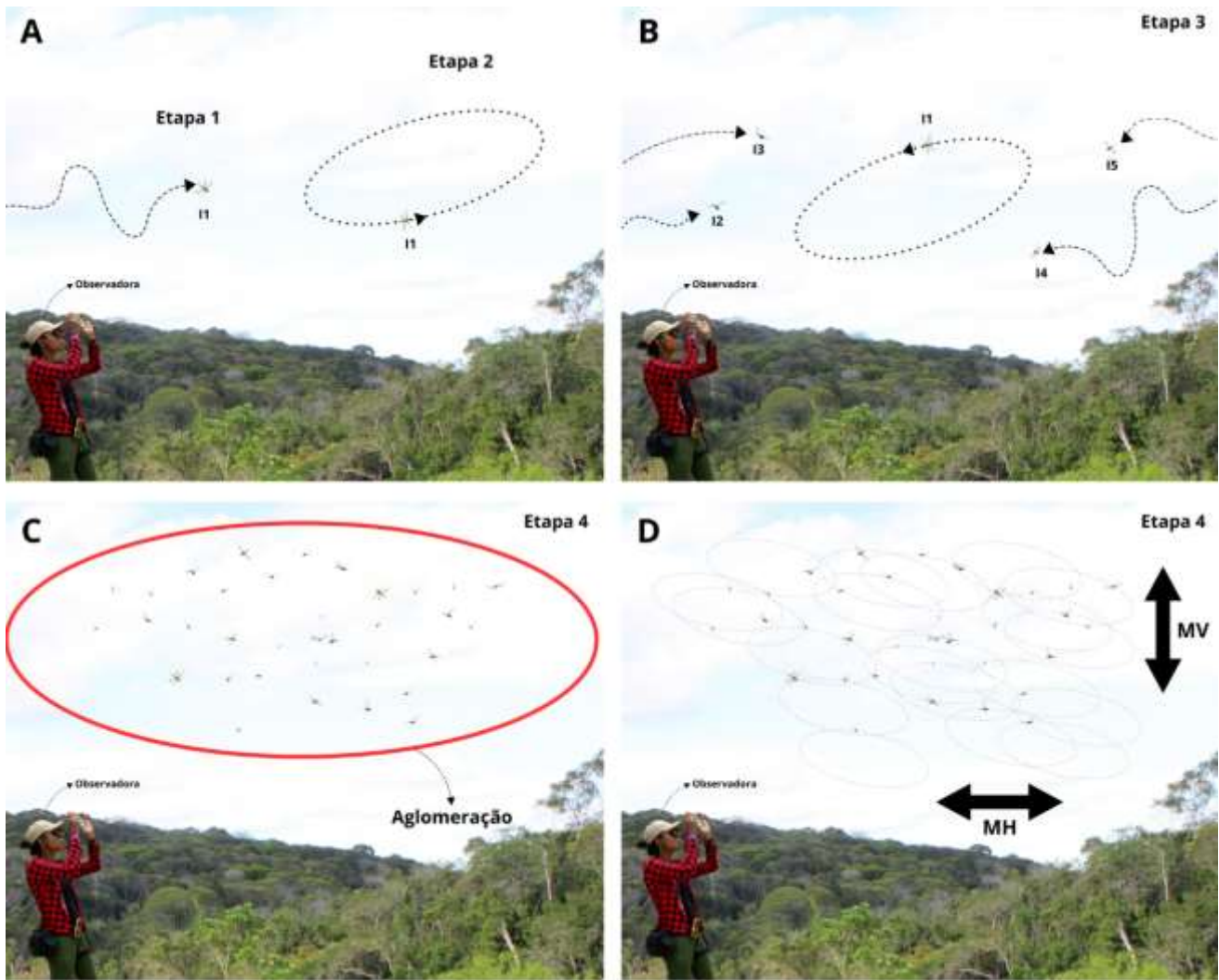
**Fig.8** Ilustração mostrando uma agregação mista de espécies de libélulas em voo, destacando as espécies: predominante, minoritária e esporádica, com uma distância relativa de aproximadamente 1 metro entre a observadora e a agregação. Imagem: J.C. Santos

### 3.2 Descrição da formação das aglomerações

As observações comportamentais realizadas no PARNASI nos permitiu entender melhor o processo de formação das aglomerações. Inicialmente, um indivíduo de uma espécie predominante chegava sozinho ao ponto de formação e então começava a realizar movimentos de voos circulares (Figura 9a). Gradualmente, novos indivíduos desta espécie chegavam para compor a aglomeração (Figura 9bc). Para nosso conhecimento, uma aglomeração é formada a partir de dois indivíduos. Normalmente, a nucleação da aglomeração começa com poucos indivíduos (entre 2 e 5 indivíduos), que aumentavam em abundância ao longo do tempo. No entanto, algumas aglomerações com baixo número de indivíduos, poderiam permanecer, assim, numericamente inalterado, ou ainda, os indivíduos poderiam dispersar daquele ponto, desfazendo a aglomeração. Em alguns dos eventos de observação (cerca de 30%), em aglomerações com mais de 50 indivíduos, poderiam diminuir

numericamente ou se manterem com o mesmo número de indivíduos ao longo do dia. Em um momento raro, observou-se a formação simultânea de duas aglomerações de *M. simplex*, cerca de quatro metros uma da outra. Importante destacar que as aglomerações formadas por *M. simplex* e *T. australis* foram estacionárias espacialmente, sempre se formando no mesmo ponto amostral de um dia para outro. No entanto, não sabemos ao certo se são sempre os mesmos indivíduos que formavam a mesma aglomeração de um dia para o outro em uma determinada localidade.

Uma vez formada a aglomeração, as libélulas participantes voavam, coordenadamente, sempre mantendo uma distância relativa de aproximadamente 15 cm entre elas. Individualmente, cada libélula voa, repetidamente, em movimentos circulares. Os indivíduos, aparentemente, estavam planando no ar, enquanto se deslocam, simultaneamente, em uma direção horizontal e/ou vertical durante o voo, a partir de um ponto de referência espacial formado a partir da aglomeração inicial (Figura 9d). Horizontalmente, a nuvem pode deslocar poucas distâncias, até seis metros. Verticalmente, a nuvem foi vista próximo ao nível do solo, entre meio e um metro, e até uma altura estimada de 13 metros. Em média, as agregações estão a cerca de sete metros de altura (N=15).



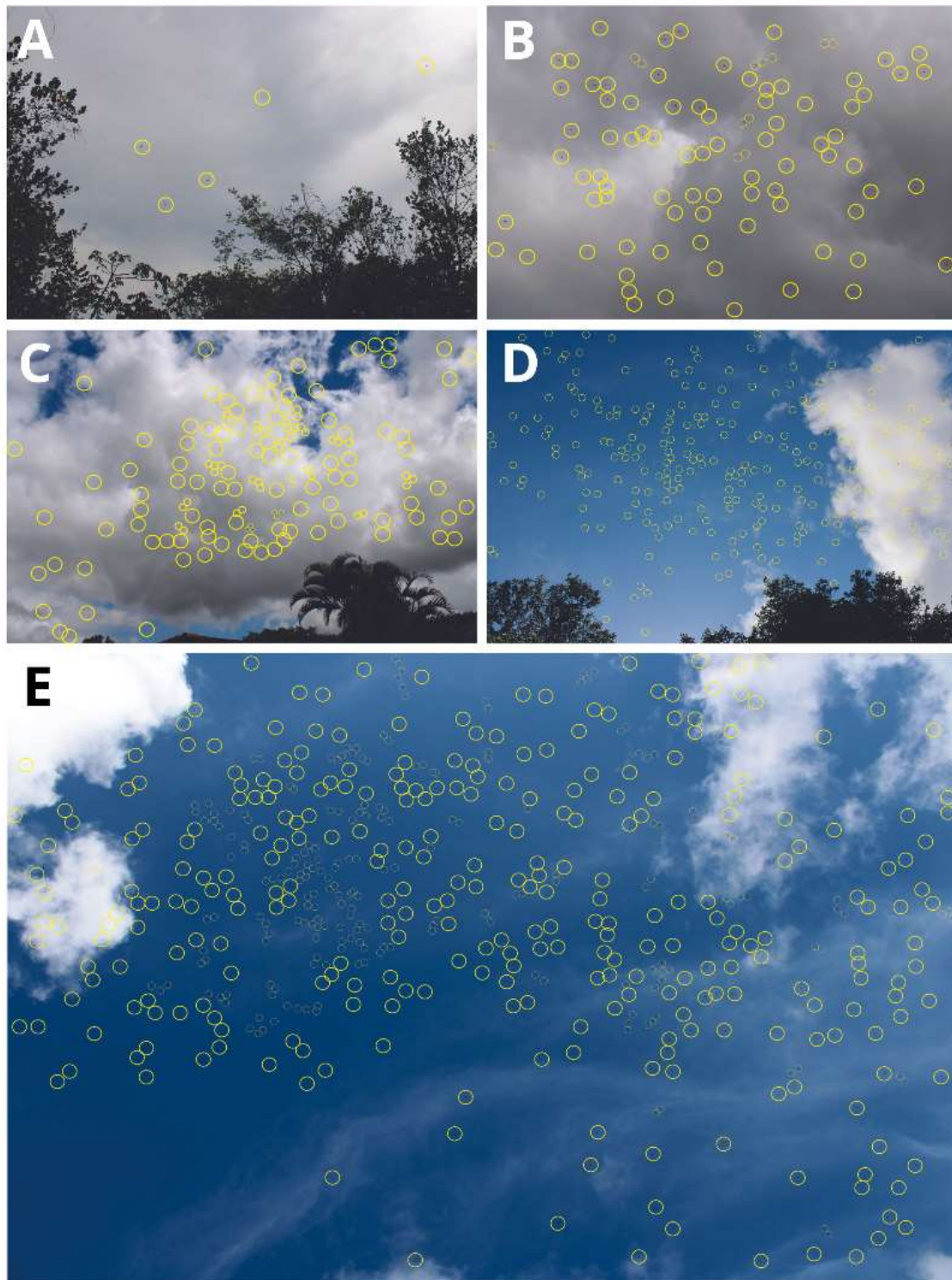
**Fig.9** Ilustração mostrando a formação de uma agregação de espécies de libélulas em voo: (A) etapa 1, um indivíduo chegando no local da formação da agregação; na etapa 2, este indivíduo realiza movimentos circulares, (B) etapa 3, novos indivíduos se juntam a agregação; (C) etapa 4, após um determinado tempo, a agregação está formada; e (D) os indivíduos realizando movimentos circulares (elipses pontilhadas) dentro da agregação, ainda, os indivíduos da agregação pode se movimentar de forma coordenada, e a agregação pode se movimentar horizontalmente (MH) e se movimentar verticalmente (MV) no ar. Imagem: J.C. Santos

### 3.3 Estrutura das aglomerações

#### 3.3.1 Estimando a quantidade de indivíduos nas aglomerações

Foram observadas formações variadas nas aglomerações das libélulas, com aglomerações pequenas e grandes, entre 5 e 516 indivíduos (Figura 10). As nuvens se mantinham formadas ao longo de todo o dia, sendo formadas entre a alvorada (por volta das 05:40h na estação seca e por volta das 07:00h na estação chuvosa) até o crepúsculo (entre 17:30h e 18:30h na estação seca e por volta das 17:00h na estação chuvosa), quando eram desfeitas. Segundo os resultados obtidos no sumário da análise de GLM, o valor de p associado das variáveis foi maior que 0,05, e com isso não houve correlação entre as variáveis ambientais testadas (temperatura do

ambiente, umidade, e velocidade do vento) com o número de indivíduos estimado para cada aglomeração ( $p > 0,05$ ) (Figura 11).



**Fig.10** Formações variadas, em número de indivíduos, das agregações em voo de libélulas observadas no Parque Nacional da Serra de Itabaiana e no Parque dos Falcões, em Sergipe, Nordeste do Brasil. Estas imagens foram registradas através de uma máquina fotográfica e para facilitar a visualização e contagem da população, foi feito um círculo amarelo para cada indivíduo: (A) agregação com 5 indivíduos, (B) 92 indivíduos, (C) 144 indivíduos, (D) 330 indivíduos, e com (E) 516 indivíduos.

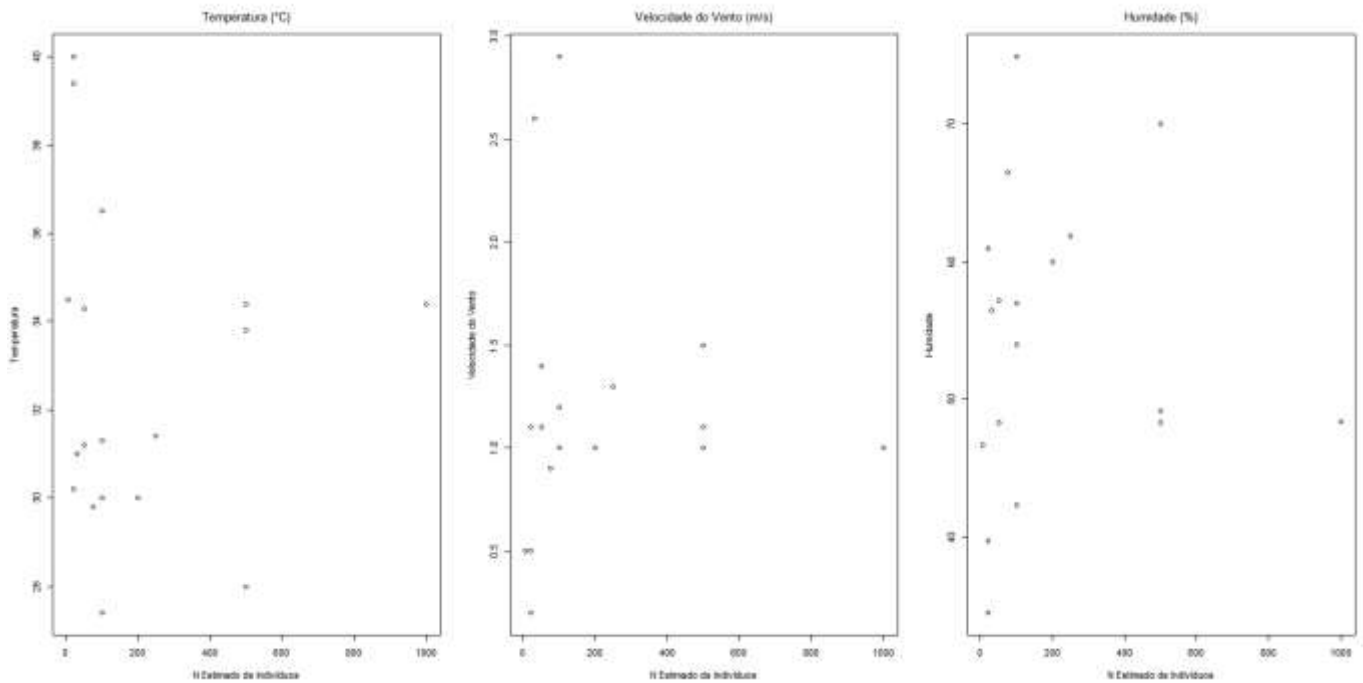


Fig.11 Relação entre as variáveis ambientais e número de indivíduos ( $p>0,05$ ).

### 3.3.2 Razão sexual das espécies

De modo geral, a análise da razão sexual revelou um predomínio de fêmeas nas aglomerações em comparação com os machos, um padrão observado para seis das espécies registradas (Tabela 2). A média da razão sexual foi de 0,9 a favor das fêmeas, corroborando as observações.

**Tab.2** Espécies e morfoespécies de libélulas registradas formando aglomerações em voo no Parque Nacional da Serra de Itabaiana e seus respectivos números de indivíduos (macho e fêmea) amostrados por meio de coleta ativa e a razão sexual (R) de cada uma das espécies de libélulas. Legenda: \*Libellulidae e \*\*Aeshnidae “sp” Morfoespécie.

<b>Espécie e morfoespécie</b>	<b>Machos</b>	<b>Fêmeas</b>	<b>R (M/F)</b>
<i>Brechmorhoga nubecula</i> (Rambur, 1842)*	2 (4,7%)	3 (3,9%)	2:3 (0,7)
<i>Brechmorhoga</i> sp. (Kirby, 1894)*	0 (0,0%)	1 (1,3%)	0:1 (0,0)
<i>Gynacantha bifida</i> (Rambur, 1842)**	2 (4,7%)	1 (1,3%)	2:1 (2,0)
<i>Gynacantha</i> sp. (Rambur, 1842)**	3 (7,1%)	2 (2,6%)	3:2 (1,5)
<i>Macrothemis griseofrons</i> (Calvert, 1909)*	2 (4,7%)	1 (1,3%)	2:1 (2,0)
<i>Macrothemis</i> sp. (Hagen, 1868)*	1 (2,3%)	0 (0,0%)	1:0 (0,0)
<i>Miathyria marcella</i> (Selys in Sagra, 1857)*	2 (4,7%)	4 (5,1%)	2:4 (0,5)
<i>Miathyria simplex</i> (Rambur, 1842)*	9 (21,4%)	22 (28,5%)	1:2 (0,41)
<i>Pantala flavescens</i> (Fabricius, 1798)*	1 (2,3%)	5 (6,4%)	1:5 (0,2)
<i>Tauriphila australis</i> (Hagen, 1867)*	19 (45,2%)	34 (44,1%)	1:2 (0,56)
<i>Tramea</i> sp. (Hagen, 1861)*	1 (2,3%)	4 (5,1%)	1:4 (0,25)
<b>Total</b>	<b>42</b>	<b>77</b>	<b>119</b>

### 3.5.3 Relações intra e interespecíficas nas aglomerações

Não foram observadas, em nenhum momento, interações agonísticas entre os indivíduos que formam as agregações, nem entre os indivíduos da mesma espécie ou entre indivíduos de espécies diferentes que compõem as agregações (espécies predominantes, minoritárias e esporádicas). Comportamentos agonísticos entre espécies de libélulas formadoras (espécies predominantes e minoritárias) e não formadoras de aglomeração (espécies “intimidadora”) foram observados apenas em duas oportunidades. Na primeira, um único indivíduo de *Orthemis aequilibris* (Calvert, 1999) realizou voos em movimentos circulares dentro e em volta da agregação composta por *M. simplex* e *T. australis*, resultando na dispersão de todos os indivíduos da aglomeração (N=20 indivíduos). Após a dispersão, o indivíduo de *O. aequilibris* abandonou o local, permitindo o retorno dos indivíduos de *M. simplex* e *T. australis* ao local e a formação novamente da aglomeração. A segunda situação ocorreu da mesma forma, sendo *Aphylla theodorina* (Navás, 1933) (Gomphidae) a espécie “intimidadora” e *T. australis* a espécie da agregação.

### 3.3.4 Localização e distribuição espacial das aglomerações na área de estudo

No PARNASI e no PARFAL, as aglomerações foram observadas em diversos locais, abrangendo tanto áreas preservadas acima do dossel da floresta e clareiras na Mata Atlântica quanto áreas mais abertas com vegetação rasteira. Além disso, foram registradas em áreas próximas a regiões mais impactadas pela atividade humana, como plantações e telhados de casas na sede. Notavelmente, em cerca de 95% das ocasiões em que as observações foram realizadas, as espécies estavam relativamente distantes de corpos d'água (Figura 10).



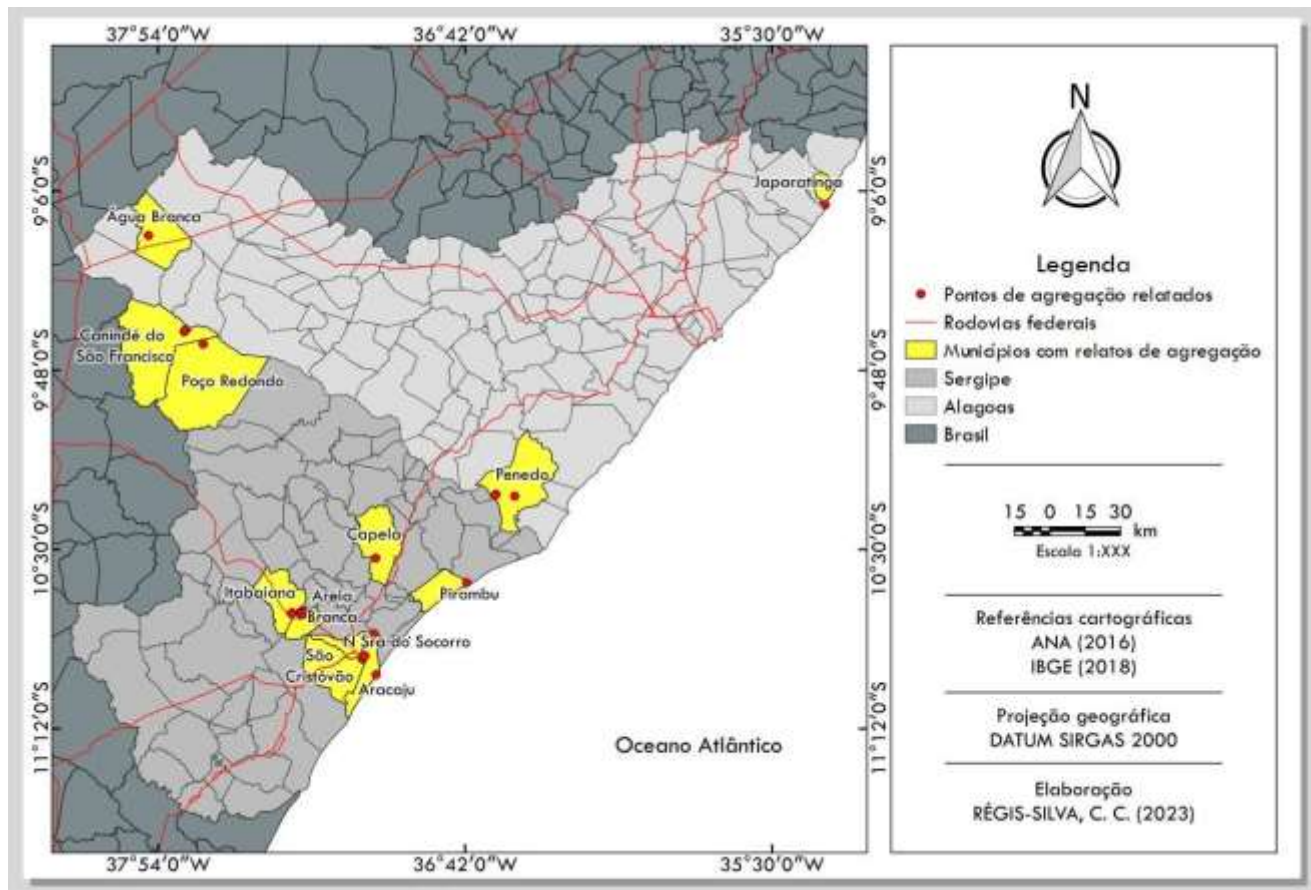
**Fig.12** Exemplo de uma área do Parque Nacional da Serra de Itabaiana onde foram observadas formação das aglomerações em voo de libélulas.

### **3.3.5 Localização e distribuição espacial das aglomerações em Sergipe e Alagoas**

Além das áreas de estudo, foram consideradas as observadas aglomerações de libélulas em voo registradas pelo nosso grupo de pesquisa em diversos municípios do estado de Sergipe (SE) e Alagoas (AL) (Figura 11). No município de Capela (SE), as libélulas foram avistadas na Unidade de Conservação Mata do Junco, voando sobre áreas abertas com vegetação baixa e até mesmo sobre o telhado de uma casa. No povoado Colônia Treze, em Lagarto (SE), elas foram vistas voando sobre plantações de milho. Em Nossa Senhora do Socorro (SE), foram observadas em terrenos baldios, próximos a edifícios, e também em um remanescente de Mata Atlântica próximo a uma área estuarina. Na região de Aracaju (SE), foram avistadas próximas aos telhados de casas em terrenos baldios, bem como, na Orla de Aracaju. Em São Cristóvão (SE), foram encontradas em terrenos baldios, e observadas no Campus São Cristóvão da Universidade Federal de Sergipe, como nos estacionamentos e nas proximidades de edificações. Em Pirambu (SE), os registros ocorreram na Reserva Biológica de Santa Isabel, que compreende uma área de ecossistemas costeiros e estuarinos, compostos por vegetação de restinga, dunas, lagoas temporárias e permanentes e ambientes, enquanto em Poço Redondo (SE) foram observadas agregações no Monumento Natural Grotta do Angico, que compreende uma região de caatinga,



e em áreas urbanas, próximas de edificações e associadas a plantações de milho. Em Canindé do São Francisco (SE), também foram observadas tanto em áreas mais conservadas como em áreas antropizadas. Além desses, houve relatos de aglomerações em Alagoas, nas cidades de Penedo, Maceió, e Água Branca. E por fim, foi conduzida uma coleta de dados na literatura, que incluiu relatos e registros de agregações de libélulas em diversos países.



**Fig.13** Localidades onde foram registradas ocorrências de libélulas em aglomeração em voo para os estados de Sergipe e Alagoas, destacando os pontos onde foram observados em cada região.

### 3.3.6 Inventário preliminar das espécies de libélulas que formam aglomerações em voo

Com base no levantamento bibliográfico preliminar, extraídos de 17 artigos, somados com dados desta dissertação, foram encontradas 69 espécies de libélulas que formam aglomerações em voo em todo o mundo. Conforme indicado por May (2013), os gêneros mais comuns que formam aglomerações em voo, são da família Libellulidae (*Pantala*, *Tramea*, *Sympetrum* e *Libellula*) e da família Aeshnidae (*Anax*, *Aeshna* e *Epiaeschna*). Todos esses gêneros são reconhecidos por apresentar comportamento migratório (May, 2013; Russell et al., 2009). Até o momento, com base na literatura (Anderson, 2009; Arnaud, 1972; Catling et al., 2017; Dumont, 1977;

Dumont; Hinnekint, 1973; Dyatlova; Haritonov; Popova, 2011; Hagen, 1861; Jaramillo, 1993; Kalkman, 2008; Knoblauch et al., 2021; May, 2013; Macy, 2012, May, 2010; Russell et al., 2009; Schilling, 2021; Sprandel, 2001), foram documentadas as seguintes espécies de libélulas (apenas Anisoptera) que formam aglomerações em voo (Tabela 3).

**Tab.3** Inventário preliminar das espécies de libélulas (Odonata: Anisoptera) observadas formando aglomerações em voo em diferentes lugares do mundo. \*Espécies encontradas neste estudo e \*\* Espécies registradas pela primeira vez formando agregações.

Família	Espécie	Referências	Local de ocorrência da aglomeração
Aeshnidae	<i>Aeshna constricta</i> (Say, 1840)	Catling et al., 2017, May, 2013, Russell et al., 2009	América do Norte
	<i>Aeshna eremita</i> (Scudder, 1866)	Catling et al., 2017, May, 2013, Russell et al., 2009	América do Norte
	<i>Anax junius</i> (Drury, 1773)	Catling et al., 2017, May, 2013, May, 2010, Russell et al., 2009, Sprandel, 2001	América do Norte
	<i>Anax guttatus</i> (Burmeister, 1839)	Anderson, 2009, May, 2013	América do Norte
	<i>Anax ephippiger</i> (Burmeister, 1839)	Anderson, 2009, May, 2013	América do Norte
	<i>Epiaeschna heros</i> (Fabricius, 1798)	Catling et al., 2017, Russell et al., 2009	América do Norte
	<i>Anax partenope</i> (Selys, 1839)	Knoblauch et al., 2021	Europa
	<i>Aeshna grandis</i> (Linnaeus, 1758)	Knoblauch et al., 2021	Europa
	<i>Aeshna affinis</i> (Vander Linden, 1820)	Knoblauch et al., 2021, May, 2013	Europa
	<i>Aeshna mixta</i> (Latreille, 1805)	Knoblauch et al., 2021, May, 2013	Europa
	<i>Aeshna bonariensis</i> (Rambur, 1842)	Jaramillo, 1993, May, 2013	América do Sul
	<i>Aeshna sitchensis</i> (Hagen, 1861)	Catling et al., 2017	América do Norte
	<i>Aeshna interrupta</i> (Walker, 1908)	Catling et al., 2017	América do Norte
	<i>Aeshna canadensis</i> (Walker, 1908)	Catling et al., 2017, Schilling, 2021,	América do Norte, Europa
	<i>Aeshna clepsydra</i> (Say, 1840)	Catling et al., 2017	América do Norte
	<i>Aeshna juncea</i> (Linnaeus, 1758)	Catling et al., 2017	América do Norte

	<i>Aeshna septentrionalis</i> (Burmeister, 1839)	Catling et al., 2017	América do Norte
	<i>Aeshna subarctica</i> (Walker, 1908)	Catling et al., 2017	América do Norte
	<i>Aeshna tuberculifera</i> (Walker, 1908)	Catling et al., 2017	América do Norte
	<i>Aeshna umbrosa</i> (Walker, 1908)	Catling et al., 2017	América do Norte
	<i>Aeshna verticalis</i> (Hagen, 1861)	Catling et al., 2017	América do Norte
	<i>Gynacantha</i> sp. (Rambur, 1842)**	Farias, 2022, Santos, 2022	América do Sul
	<i>Gynacantha bifida</i> (Rambur, 1842)**	Farias, 2022, Santos, 2022	América do Sul
	<i>Hemianax ephippiger</i> (Burmeister, 1839)	Dumont, 1977	América do Norte, África do Sul, África Ocidental
Libellulidae	<i>Brechmorhoga nubecula</i> (Rambur, 1842)**	Farias, 2023	América do Sul
	<i>Brechmorhoga</i> sp. (Kirby, 1894)**	Santos, 2022	América do Sul
	<i>Celithemis elisa</i> (Hagen, 1861)	Catling et al., 2017, Russell et al., 2009	América do Norte
	<i>Celithemis eponina</i> (Drury, 1773)	Catling et al., 2017	América do Norte
	<i>Diplacodes trivialis</i> (Rambur, 1842)	Anderson, 2009	Ásia
	<i>Erythrodiplax berenice</i> (Drury, 1773)	Russell et al., 2009	América do Norte
	<i>Erythrodiplax funerea</i> (Hagen, 1861)	Corbet, 1999, May, 2013	América do Norte
	<i>Erythrodiplax umbrata</i> (Linnaeus, 1758)	Corbet, 1999, May, 2013	América do Norte
	<i>Libellula axilena</i> (Westwood, 1837)	Russell et al., 2009	América do Norte
	<i>Libellula pulchella</i> (Drury, 1773)	Catling et al., 2017, Russell et al., 2009	América do Norte
	<i>Libellula quadrimaculata</i> (Linnaeus, 1758)	Dumont; Hinnekint, 1973, May, 2013, Russell et al., 2009	América do Norte
	<i>Libellula semifasciata</i> (Burmeister, 1839)	Catling et al., 2017, Russell et al., 2009	América do Norte
	<i>Libellula vibrans</i> (Fabricius, 1793)	Russell et al., 2009	América do Norte

<i>Leucorrhinia pectoralis</i> (Charpentier, 1825)	Haritonov; Popova, 2011	Ásia, Europa
<i>Leucorrhinia rubicunda</i> (Linnaeus, 1758)	Haritonov; Popova, 2011	Ásia, Europa
<i>Macrothemis griseofrons</i> (Calvert, 1909)**	Santos, 2023	América do Sul
<i>Macrothemis</i> sp. (Hagen, 1868)**	Santos, 2023	América do Sul
<i>Miathyria marcella</i> (Selys in Sagra, 1857)*	Santos, 2022; 2023	América do Sul
<i>Miathyria simplex</i> (Rambur, 1842)**	Santos, 2022;2023; Santos, 2022	
<i>Pachydiplax longipennis</i> (Burmeister, 1839)	Catling et al., 2017, Russell et al., 2009 Anderson, 2009, Catling et al., 2017, May, 2013, Russell et al., 2009	América do Norte Ásia, América do Norte, América do Sul
<i>Pantala flavescens</i> (Fabricius, 1798)*	Catling et al., 2017, May, 2013, Russell et al., 2009	América do Norte, América do Sul
<i>Pantala hymenaea</i> (Say, 1840)	Arnaud, 1972, Catling et al., 2017, Russell et al., 2009	América do Norte, América do Sul
<i>Sympetrum corruptum</i> (Hagen, 1861)	Catling et al., 2017, Russell et al., 2009	América do Norte
<i>Sympetrum rubicundulum</i> (Say, 1840)	May, 2013	Europa
<i>Sympetrum vulgatum</i> (Linnaeus, 1758)	May, 2013	Europa
<i>Sympetrum sanguineum</i> (Müller, 1764)	May, 2013	Europa
<i>Sympetrum flaveolum</i> (Linnaeus, 1758)	Knoblauch et al., 2021	Europa
<i>Sympetrum striolatum</i> (Charpentier, 1840)	Catling et al., 2017, Knoblauch et al., 2021	Europa
<i>Sympetrum danae</i> (Sulzer, 1776)	Holusa, 2011	Europa
<i>Selysiotthemis nigra</i> (Vander Linden, 1825)		
<i>Sympetrum vicinum</i> (Hagen, 1861)	Catling et al., 2017, May, 2013	América do Norte
<i>Sympetrum meridionale</i> (Selys, 1841)	Dyatlova; Kalkman, 2008, May, 2013	América do Norte
<i>Sympetrum depressiusculum</i> (Selys, 1841)	May, 2013	Europa
<i>Sympetrum fonscolombii</i> (Selys, 1840)	May, 2013	América do Norte
<i>Tholymis tillarga</i> (Fabricius, 1798)	Anderson, 2009	Ásia
<i>Tramea limbata</i> (Desjardins, 1835)	Anderson, 2009, May, 2013	América do Norte
<i>Tramea carolina</i> (Linnaeus, 1763)	Catling et al., 2017, May, 2013, Russell et al., 2009, Sprandel,	América do Norte

	2001	
<i>Tramea lacerata</i> (Hagen, 1861)	Catling et al., 2017, Hagen, 1861, Russell et al., 2009	América do Norte
<i>Tramea darwini</i> (Kirby, 1889)	May, 2013	América do Norte
<i>Tramea basilaris</i> (Palisot de Beauvois, 1817)	Dumont, 1977, May, 2013	América do Norte, África do Sul
<i>Tramea claveti</i> (Muttkowski, 1910)	May, 2013	América do Norte
<i>Tramea</i> sp. (Hagen, 1861)*	Santos, 2022; 2023	América do Sul
<i>Tarnetrum corruptum</i> (Hagen, 1861)	Macy, 2012	América do Norte
<i>Tauriphila australis</i> (Hagen, 1867)	Santos, 2022; 2023, Farias, 2023	América do Sul
<b>Total</b>	<b>69 espécies</b>	

## 4. DISCUSSÃO

### 4.1 Relação filogenética das espécies de libélulas envolvidas na formação das aglomerações em voo

Nosso estudo listou 07 espécies e 4 morfoespécies de libélulas que são capazes de formar e/ou participar de aglomerações em voos. Algumas dessas espécies, por exemplo, *Miathyria simplex* (Rambur, 1842), *Miathyria marcella* (Selys in Sagra, 1857), e *Tauriphila australis* (Hagen, 1867), são conhecidas formando aglomerações, no entanto, antes desta dissertação, estas espécies nunca tiveram esse comportamento estudado mais detalhadamente. Além disso, nosso estudo registrou algumas espécies e morfoespécies de libélulas formando e/ou participando, pela primeira vez, de agregações em voo, são elas: *Brechmorhoga nubecula* (Rambur, 1842), *Brechmorhoga* sp. (Kirby, 1894), *Gynacantha bifida* (Rambur, 1842), *Gynacantha* sp. (Rambur, 1842) *Macrothemis griseofrons* (Calvert, 1909), e *Macrothemis* sp. (Hagen, 1868). Além disso, mostramos que as aglomerações não são constituídas apenas por uma única espécie, mas sim de múltiplas espécies, com diferentes proporções de número de indivíduos para cada espécie participante, denominadas aqui neste estudo como: predominantes (aquelas espécies com a maior proporção de indivíduos na aglomeração), minoritárias (aquelas espécies com menor proporção de indivíduos na aglomeração) e esporádicas (aquelas espécies que, eventualmente, participam da aglomeração apenas poucos indivíduos). Portanto, nosso estudo é o pioneiro para o Brasil em descrever as aglomerações em voo de libélulas com mais detalhes.

As espécies, predominantes e minoritárias, [*Pantala flavescens* (Fabricius, 1798), *Tauriphila australis* (Hagen, 1867), *Miathyria simplex* (Rambur, 1842), *Miathyria marcella* (Selys in Sagra, 1857) e, *Tamea* sp. (Hagen, 1861)] encontradas aqui neste estudo formando as aglomerações, apresentam uma relação filogenética próxima, sendo todas pertencentes à família Libellulidae, sub-família Libellulinae e a tribo Tameinae (Pinto, 2005), indicando que o comportamento de aglomeração pode ter origem mais basal no grupo. Os representantes de Tameinae, incluindo as espécies predominantes e minoritárias deste estudo, são denominados de planadoras (*gliders*, em inglês) (Koken, 2010), e são caracterizados por apresentarem tamanho corporal de porte médio a grande, asas anteriores com última veia antenodal incompleta e posteriores com ampla base, e uma envergadura alar maior que o abdômen, com um grande desenvolvimento do campo anal da asa posterior (Koken, 2010; Pinto, 2005). Neste caso, estas adaptações morfológicas das asas e do corpo das libélulas citadas acima podem ser a chave para se entender as aglomerações em voo. Além disso, em geral, as espécies de Tameinae são migratórias e possuem a capacidade de planar utilizando correntes de ventos, o que permite que voem por longas distâncias com gasto mínimo de energia (Corbet, 1999), conseqüentemente, possuem uma ampla distribuição geográfica, com ocorrência em todos os continentes (Pinto, 2005). Diante disso, entre as espécies que foram

identificadas neste trabalho, apenas *Tramea* sp. e *Pantala flavescens* apresentam o comportamento migratório bem descrito e documentado, onde são classificadas como migrantes regulares (May, 2013).

Além de *P. flavescens*, outras espécies também observadas formando aglomerações aqui neste estudo foram *M. marcella*, *M. simplex* e *T. australis*. De acordo com a literatura, os adultos destas espécies são, geralmente, avistados formando aglomerações com milhares de indivíduos e voando por horas e sem repouso (Santos, 1981), a cerca de três metros de altura sobre campos ou estradas, junto de indivíduos de outras espécies dos gêneros *Pantalla*, *Tramea*, e *Tauriphila* (Garrison et al., 2006; Garrison, 2010). De acordo com Mesquita (1991), essa capacidade de voar por horas se deve ao maior desenvolvimento da área anal de suas asas posteriores, o que lhes proporciona a facilidade de planar no ar. Tais características são apomorfias venais das asas atribuídas à tribo dos Trameinae e compartilhadas entre os distintos gêneros (*Pantalla*, *Tauriphila*, *Miathyria*, *Tramea*) (Garrison et al., 2006). Com relação às espécies da família Aeshnidae observadas formando agregações em voo neste estudo (*Gynacantha bifida* (Rambur, 1842) e *Gynacantha* sp. (Rambur, 1842), não existem relatos exclusivamente para essas espécies na literatura. No entanto, vale ressaltar que de acordo com a literatura, são comuns os enxames com diferentes espécies da Aeshnidae, onde tais apresentam comportamento migratório (Knoblauch et al., 2021; Russell et al., 2009; May, 2010; Jaramillo, 1993). Nessas espécies, os indivíduos se agregam e realizam migrações sazonais anuais regulares (verão/outono) (Sprandel, 2001), podendo mover-se centenas de quilômetros desde o seu ponto de origem, ocasionalmente se deslocando até 150 km em um único dia (May, 2010). Devido a este comportamento, as espécies apresentam algumas estratégias no modo de vida, como a estratégia de alternância de períodos de voos curtos com dias de voos de longa distância para paradas de “reabastecimento”, uma estratégia bem conhecida em muitas aves migratórias (May, 2013). Ademais, a espécie *Brechmorhoga nubecula* (Rambur, 1842) também não tinha sido observado voando em agregações, e também não está na lista de gêneros com capacidade migratória (May, 2013).

Em relação às espécies esporádicas, os representantes foram observados fazendo parte das aglomerações de espécies predominantes e minoritárias, no entanto, para nosso conhecimento, não existem registros que estas espécies possam ser migratórias e/ou formando ou fazendo parte de agrupamentos migratórios de outras espécies. Portanto, estes dados inéditos e observacionais mostram que estas espécies participam de aglomerações formados por outras espécies de libélulas. Acreditamos que estas espécies de visitantes esporádicas, são, na verdade, espécies oportunistas, que buscam se beneficiar dos recursos indicados pelas aglomerações de libélulas no local (Jorge, 2019). De acordo com Krebs; Davies (1996), indivíduos em grupos possuem maior probabilidade de encontrar bons locais para alimentação em relação a indivíduos solitários, e, certamente, alguns indivíduos esporádicos observados usam as aglomerações como pista para encontrar novas fontes de recursos. Tal estratégia é definida como predação oportunística, observada em diferentes grupos de animais (Moreira; Barreto, 1996; Silva et al.; 2010). Neste caso, as espécies oportunistas de



libélulas observadas neste estudo, não possuem adaptações para forragear por um longo período, e elas não são capazes de voar por muito tempo sem gastar tanta energia e nem planar em busca de alimentos (May, 2010). Então, estas espécies podem estar atuando como forrageadores sedentários, do tipo senta-e-espera (Jorge, 2019). Primeiramente, elas identificam o objetivo das aglomerações, aguardam o horário de formação das aglomerações para que possam se juntar a elas, e, finalmente, usufruem dos recursos até quando for propício, e depois dispersam (Jorge, 2019).

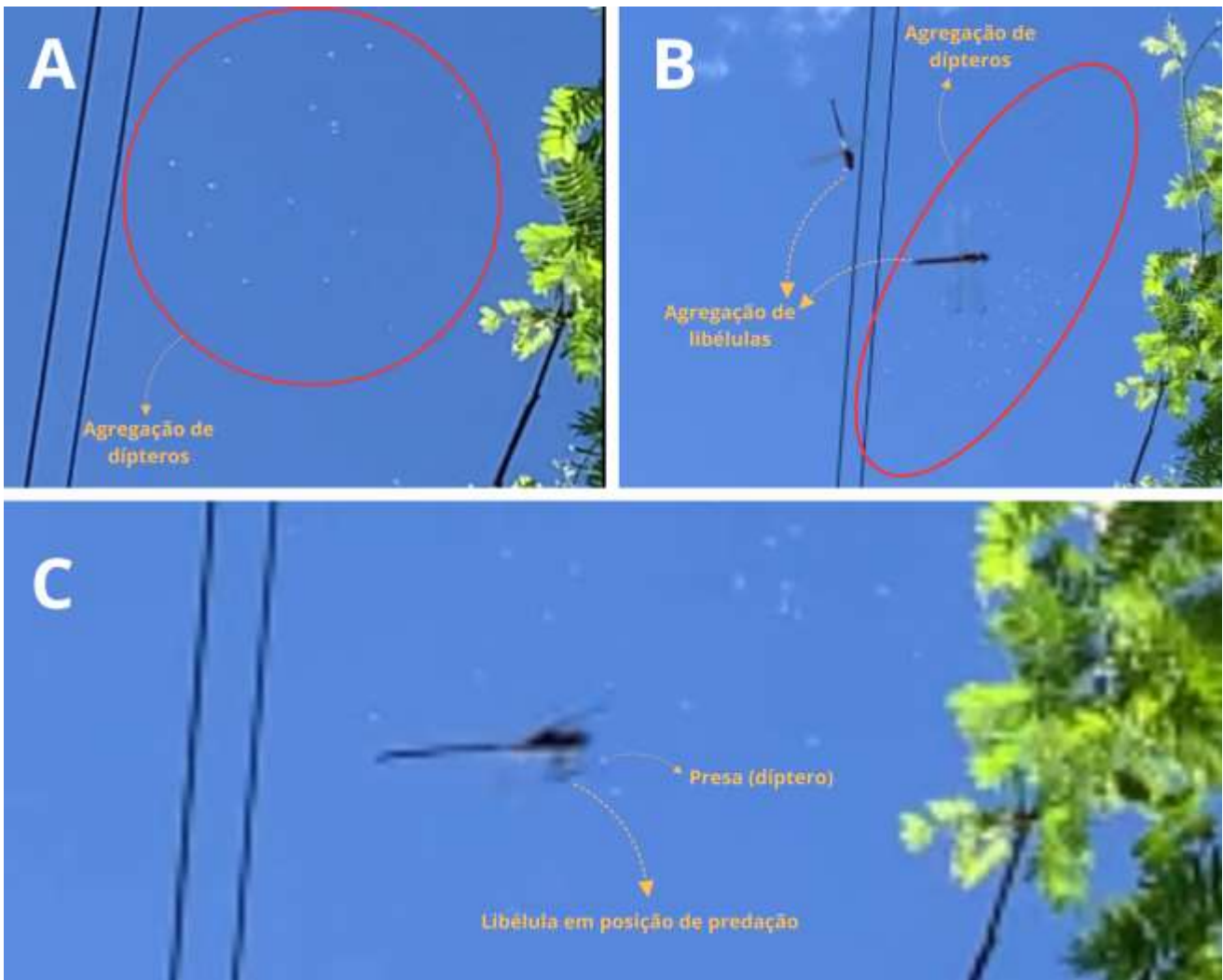
#### **4.2 Entendendo o comportamento de agregações em libélulas**

Este estudo buscou descrever e entender o comportamento de aglomerações em voo de libélulas, e os resultados trouxeram luz sobre tal comportamento. Acompanhamos as formações das aglomerações para entender como elas são formadas e mantidas ao longo do espaço e tempo. Observamos que, inicialmente, as aglomerações parecem ser incitadas por um único indivíduo de libélula, que ao chegar ao ponto de aglomeração, começa a realizar movimentos de voos circulares. A partir deste momento, observamos que outros indivíduos chegam e formam a agregação, que, na maioria das vezes, se mantém ao longo do dia. Nossos dados comportamentais permitiram descrever tal comportamento, no entanto, precisamos entender como e por que essas aglomerações são formadas.

O mecanismo usado pelas libélulas para a formação das aglomerações em voo não está claro até o presente momento e precisa ser investigado. Apresentamos aqui algumas hipóteses que podem ajudar a explicar este mecanismo: (a) hipótese da sinalização visual: libélulas possuem uma grande acuidade visual (Corbet, 1999; Pereira, 2012), com mecanorreceptores bem desenvolvidos e a capacidade de alcance de quase 360° (Pereira, 2012). Diante disso, acreditamos que possa existir algum mecanismo de sinalização visual, onde o primeiro indivíduo usa de diversos movimentos como pista visual para atrair e recrutar novos indivíduos para a aglomeração. Uma vez formada, a quantidade de indivíduos serve como uma pista visual para outras libélulas; (b) hipótese da memória visual do recurso: nesta hipótese, os indivíduos saem para forragear de forma independente, e, quando acham visualmente um determinado recurso, exploram tal recurso de forma coletiva, voltando contínuas vezes ao longo do tempo (por dias e e/ou meses); (c) hipótese da sinalização química: acreditava-se que as libélulas não possuíam muitos receptores químicos e que comunicação química em libélulas não ocorreria de forma eficiente, mas, recentemente, alguns estudos (Rebora et al., 2013) mostraram que as libélulas podem sim ter muitos receptores químicos e que a comunicação química seria plausível. Neste sentido, acreditamos na possibilidade de que o primeiro indivíduo possa liberar substâncias químicas no ar com intuito de atrair novos indivíduos. Novamente, é importante ressaltar que as hipóteses supracitadas precisam ser testadas efetivamente.

De acordo com a literatura, as espécies de libélulas podem formar aglomerações por três motivos: (1)

por recursos (Beatty, 1951; Córdoba-Aguillar; Cordero-Rivera, 2005; Corbet, 1999); (2) migração (Russell et al., 2009; Suárez-Tovar, 2016; Willians, 1929); e (3) display sexual (Artiss, 2001; Andersson, 1994; Córdoba-Aguilar, 2008; Corbet, 1999; Koken, 2010; Resende; De Marco, 2010; Waage, 1979). Em relação à primeira motivação, é esperado que as aglomerações de libélulas em voo em função de determinada quantidade de recursos que esteja disponível no habitat e que seja abundante. Obtivemos um registro em vídeo de uma aglomeração de libélulas atacando e predando uma aglomeração de dípteros (Figura 14). Essa observação nos leva a inferir que o comportamento de aglomeração em voo esteja relacionado com uma estratégia alimentar, uma vez que os dípteros são considerados a principal presa para a maioria dos odonatos (Beatty, 1951).



**Fig.14** Imagens capturadas de um vídeo que mostra o momento exato do ataque de uma agregação em voo de libélulas de *Brechmorhoga nubecula* sobre uma agregação de dípteros na Caatinga, região do Monumento Natural da Grota do Angico, Sergipe, Nordeste do Brasil: (A) destaque para a agregação em voo de dípteros, (B) interação entre as agregações de libélulas e de dípteros, e (C) momento exato que uma libélula ataca um díptero, notem a postura das pernas das libélulas voltadas para parte anterior para serem usadas para capturar e prender os dípteros em voo. Créditos dos vídeos e das imagens: Antonio Bruno Silva Farias.

Em Odonata, a formação de aglomerações em voo para exploração de uma determinada fonte de recursos pode ainda envolver um outro comportamento, neste caso, pode ser apenas uma etapa para a migração, e ser apenas um mecanismo pré-migratório (Drake; Reynolds, 2012; May, 2010). Portanto, não podemos descartar que a motivação das aglomerações em voo observadas neste estudo seja também para a migração. Por exemplo, algumas espécies de libélulas migratórias podem alternar períodos de migração ativa com períodos em que permanecem numa área confinada, por vezes, em grande número, como observado neste estudo, para se alimentar e restabelecer os estoques de gordura corporal (May, 2010). Diante disso, não sabemos se as espécies que formam aglomerações em voo observadas na área de estudo são residentes, ou de espécies migratórias, que estão explorando momentaneamente o habitat em busca de recursos para prosseguir ou iniciar a migração. Tal hipótese é plausível considerando a história de vida das principais espécies destacadas neste

estudo, classificadas como migratórias, e.g., *P. flavescens* e *Tamea* sp. Em geral, os indivíduos de *P. flavescens* demonstram a capacidade de realizar voos ininterruptos por vários dias, abrangendo vastas regiões, inclusive sobre extensões oceânicas onde a obtenção de alimentos se torna desafiadora e a reprodução é inviável (May, 2013). Nesse contexto, sugere-se que essas espécies tenham desenvolvido a habilidade de ajustar sua orientação em relação ao vento, otimizando assim sua velocidade de voo de modo a minimizar os custos energéticos associados (Srygley 2003; Srygley e Dudley 2008). Isso lhes permite preservar sua reserva de energia e, conseqüentemente, viabiliza a possibilidade de realizar voos prolongados sem a necessidade de se alimentar por um longo período, fazendo somente paradas estratégicas em locais onde recursos alimentares estejam disponíveis (Srygley e Dudley 2008; Samways 1998). Com relação a *Tamea* sp., é importante mencionar observações diretas da alimentação de indivíduos migrantes das espécies de *Tamea*, onde foi observado e comparado a alternância de períodos de voos curtos com dias de voos de longa distância para paradas de “reabastecimento” (González et al., 2018; González et al., 2022; Huang et al., 2021; May, 2013). Ainda, foi revelado que as espécies de *Tamea* podem passar mais tempo se alimentando em áreas de “reabastecimento” do que fazendo voos longos por longas distâncias (Wikelski et al., 2006). No mais, o gênero *Tamea* é considerado um dos migrantes mais conhecidos do mundo, ao lado de *Pantala* e algumas espécies dentro da família Aeshnidae (May, 2013; Lorenzo-Carballa, 2020).

Uma outra evidência de que o comportamento de agregação das libélulas esteja ou que foi relacionado com a migração é a característica morfológica das asas para as espécies observadas aqui neste estudo, pois estes traços parecem estar intimamente relacionados com os mecanismos de migração em libélulas (Huang, 2020). De acordo com Huang (2020), as espécies de libélulas com forte capacidade de migração possuem o formato das asas anteriores mais longas e estreitas, e a região anal maior, tal como observado para as espécies deste estudo (*P. flavescens*, *T. australis*, *M. simplex*, *M. marcella* e *Tamea* sp.). Além disso, tal morfologia resulta em asas extremamente leves e possibilita ainda que os indivíduos consigam manter as asas imóveis durante muito tempo (Wakeling & Ellington, 1997; Luo; Sun, 2005), em posição em forma de “V”, permitindo-os planar durante o voo (Wakeling; Ellington, 1997; Russell et al., 1998; Drake; Reynolds, 2012), como foi observado nas espécies predominantes e minoritárias das aglomerações. Portanto, a morfologia das asas das libélulas pode nos dar pistas valiosas sobre a origem e manutenção do comportamento de aglomeração em voo. Neste sentido, considerando que o padrão de venação das asas tem sido relativamente constante desde suas origens (Jongnerius; Lentink, 2010), uma observação dos aspectos da morfologia das asas de espécies primitivas, comparando com os representantes atuais, mostrou uma alta semelhança da espécie primitiva com os representantes atuais da sub-família Libellulinae e tribo Tameinae (Kohli, 2016; Koken, 2010). *Paleolibellula zhrikhini* foi o primeiro registro de Anisoptera da família Libellulidae datado para o Cretáceo superior (entre 100ma e 66ma) do Cazaquistão (Fleck et al., 1999). Essa espécie compartilha diversas sinapomorfias (caráter derivado

compartilhado) com os Trameinae (Nel; Papazian, 1985; Kirby, 1889; Nel; Paicheler, 1993), que são veias antenodais incompletas, Rspl e Mspl bem desenvolvidos, com duas fileiras de células entre Rspl e IR2 e Mspl e MA (Fleck et al., 1999), e no setor denominado de “apical planate” apresentam mais de uma linha de células, com algumas colunas de células alongadas (Garrison et al., 2006). Essa analogia feita com morfologia das características venais das asas de espécies primitivas com as atuais nos auxilia na busca de respostas sobre a motivação e surgimento do comportamento de agregação nas libélulas e sua relação com a migração. Diante disso, podemos inferir que: (a) o comportamento de aglomeração em voo pode ter sido herdado das espécies mais primitivas de libélulas, e mantido/conservado nas espécies atuais, ou (b) sido modificado para algumas espécies (Fleck et al., 1999; Kohli, 2016). Assim, é possível que as espécies observadas em nosso estudo sejam de fato migratórias, ou, não-migratória, onde tal comportamento de agregação foi mantido até os dias atuais. Sugerimos uma análise filogenética para entender melhor a origem deste comportamento.

Com relação aos horários iniciais e finais das aglomerações, a exposição solar é um fator chave que determina a atividade da maioria dos representantes de odonata (De Marco; Resende, 2002). Por isso, existe um padrão de classificação dos indivíduos de acordo com o modo de vida e as necessidades termorregulatórias, e que divide os odonatas em três grupos (May, 1976; May, 2013; Oliveira-Junior, 2015): (a) os heliotérmicos, que são as espécies com maior dependência do sol, que apresentam baixa condutância e necessitam de irradiação solar direta para atingirem temperaturas factíveis para iniciarem suas atividades (De Marco; Resende, 2002; De Marco et al., 2005); (b) conformadores térmicos, que apresentam menor tamanho corporal, alta condutância térmica e a temperatura do corpo varia com a temperatura ambiente, principalmente por transferência de calor através da convecção (Heinrich; Casey, 1978) e os (c) endotérmicos, que possuem a capacidade de controlar a temperatura corporal utilizando o calor produzido pela musculatura do voo (De Marco; Resende, 2002; De Marco et al., 2015). As espécies predominantes e minoritárias das aglomerações são classificadas como endotérmicas (Corbet, 1999), o que explica o fato destas espécies começarem as atividades ainda na alvorada, antes do sol começar a sair e de finalizarem no crepúsculo (May, 1976). Ainda, justifica o fato desses horários não serem muito diferentes e entre o período seco e chuvoso. Explica também o fato de não haver diferença no número de aglomerações observadas entre as diferentes estações do ano (seca e chuvosa) (Figura 16), provavelmente, por conta da história de vida das espécies e por não serem afetadas por essas restrições sazonais (De Marco; Resende, 2002; De Marco et al., 2015). As espécies da tribo dos Trameinae, são, majoritariamente, classificadas como “voadores”, são todas endotérmicas, e possuem a capacidade de produzir calor através do controle da circulação da hemolinfa (May, 1976).

### **4.3 Entendendo a estrutura das agregações em libélulas**

Este estudo trouxe dados inéditos sobre o tamanho das aglomerações, razão sexual, e sobre as

interações entre indivíduos (intraespecíficas) e entre as espécies (interespecíficas). Estes dados são essenciais para entendermos a magnitude das aglomerações para cada espécie, se as aglomerações podem ser motivadas por reprodução, e para entender o papel da cooperação e da competição entre indivíduos e entre espécies na aglomerações.

#### **4.3.1 Sobre a magnitude das aglomerações**

Neste estudo, foram observados e detalhadamente descritos diversos padrões de tamanhos de agregações. E no geral, as agregações podem variar significativamente, incluindo desde grupos compostos por apenas 2 a 5 indivíduos até agregações com mais de 500 representantes. Essa notável diversidade de tamanhos demonstra que não existe um padrão rígido em relação à quantidade de indivíduos necessária para iniciar uma agregação. Assim, é importante destacar que alguns autores que relataram a ocorrência de agregações em diferentes regiões do mundo também observaram essa distinta variação no número de indivíduos nas agregações (Corbet, 1999; Catling et al., 2017; May, 2010; Sprandel, 2001). Alguns estudos, como o de Dumont (1977), May (2013), Russell et al. (2009), documentaram casos em que as agregações chegaram a números impressionantes, com milhões de indivíduos presentes em um único local. Por outro lado, também foram registrados cenários em que as libélulas optam por permanecer em pequenos grupos discretos, que muitas vezes passam despercebidos, atraindo menos atenção (Sprandel 2001).

#### **4.3.2 Hipótese da aglomeração de libélulas mediada por reprodução?**

Dados sobre razão sexual são informações importantes sobre a estrutura populacional nas aglomerações de libélulas (Cetra, 2011), podem nos ajudar a entender se as aglomerações são mediadas por reprodução. De acordo com Resende; De Marco (2010), em aglomerações de libélulas, a proporção de machos tende a ser maior do que a de fêmeas. Isso provavelmente acontece porque em Odonata, o sucesso reprodutivo está relacionado à capacidade dos machos em defender os territórios e controlar o acesso das fêmeas a microhabitats e recursos necessários para a postura dos ovos (Corbet, 1999), levando à agregação de vários machos em torno dos locais com alta disponibilidade de recursos (Resende; De Marco, 2010). No entanto, nossos resultados da razão sexual mostraram que em apenas três espécies (*Gynacantha* sp., *G. bifida*, e *M. griseofrons*), machos foram mais abundantes que fêmeas; em contrapartida, para seis espécies (*B. nubecula*, *P. flavescens*, *T. australis*, *M. simplex*, *M. marcella* e *Tramea* sp.), as fêmeas foram, proporcionalmente, mais abundantes do que os machos. Para todas as espécies onde a razão sexual pendeu para os machos e para maioria das espécies onde a razão sexual pendeu para as fêmeas, o número de indivíduos amostrados para cada espécie foi baixo (entre 3 e 5 indivíduos/espécie para razão sexual para machos e entre 5 e 6 indivíduos/espécie para razão sexual para fêmeas), e portanto, estes resultados devem ser vistos com cautela. No entanto, para duas espécies *M. simplex* (N=31 indivíduos) e *T. australis* (N=53 indivíduos), o número de indivíduos amostrados foram mais expressivos,

e, portanto, é possível inferir que as aglomerações são formadas mais por fêmeas do que por machos. Independente do número amostral inventariado para as espécies, nossos resultados mostraram que as aglomerações não são constituídas unicamente por machos, enfraquecendo parcialmente a hipótese de que as aglomerações são motivadas para reprodução das libélulas. Por outro lado, a presença de machos e fêmeas nas aglomerações reforça a hipótese de aglomeração por alimentação, de alimentação pré-migração ou mesmo durante eventos migratórios onde realizam paradas em pontos estratégicos para se alimentarem, e ainda, esta hipótese pode ser sustentada pelos seguintes argumentos. Segundo De Marco (1998), os machos das espécies de Libellulidae se afastam de corpos d'água somente para o forrageio e nossos resultados mostraram que grande parte das aglomerações foram localizadas longe de corpos d'água. Segundo May (2010) existem especializações únicas para as libélulas com capacidade migratória, que ao contrário de muitos insetos migratórios, podem dar início ao processo de maturação sexual antes de começarem a migrar, e amadurecem sexualmente no caminho (May, 2010). Entre os machos amostrados, encontramos indivíduos de *T. australis* ainda juvenil, indicado pela coloração avermelhada, pois alguns Libellulidae apresentam colorações distintas nos diferentes estágios da vida (Corbet, 1999). Assim é comum observar pares de acasalamento e um grande número de fêmeas ovipositivas em aglomerações migratórias (May, 2010). Tal mecanismo é uma estratégia de reprodução de apostas e resulta em extensa troca de genes em longas distâncias (May, 2010). Esse comportamento é muito comum nas espécies migratórias, e a razão sexual observada aqui neste estudo pode sugerir essa hipótese.

#### **4.3.3 Entendendo as interações entre as libélulas: o papel da cooperação e da competição**

Com relação às interações intra e interespecífica, não existem muitas informações sobre como os indivíduos e as espécies de libélulas se comportam nas aglomerações. A literatura apenas cita a ocorrência de espécies diferentes nas aglomerações por migração, porém não é detalhado como estas espécies interagem (Dumont et al., 1973; May, 2013; Russell et al., 2009; Knoblauch et al., 2021). Considerando que as espécies que formam as aglomerações neste trabalho possuem um grau de parentesco forte, e, portanto, apresentam nichos ecológicos parecidos, estas espécies podem ser potenciais competidoras entre si (Silva et al., 2019). A hipótese da similaridade limitante (Hutchinson, 1959; Macarthur & Levins, 1967) prevê que espécies com características morfológicas similares não podem coexistir no mesmo local devido à competição por limitação de recursos até um limite de similaridade, ultrapassando este limite, a exclusão competitiva passa a ser determinante na segregação das espécies com características ecológicas semelhantes (Winston, 1995). No entanto, apesar de ser esperado alta competitividade entre as espécies, nós não observamos interações agonísticas entre as espécies que formavam aglomerações. É possível que a alta semelhança morfológica entre espécies coexistentes possa resultar em nichos não especializados (Winemiller, 1991), deixando as espécies mais generalistas (May, 2013; Oliveira-Júnior, 2015), assim como as espécies encontradas em nosso estudo (Balzan, 2012).

Segundo Scheffer e Van Nes (2006), as espécies que compartilham recursos similares podem se agrupar como uma estratégia para facilitar, indiretamente, um ao outro, por meio da supressão de um competidor comum. Esse comportamento de aglomerações mistas de espécies (nomeado de “agregações forrageiras de espécies mistas”) foi relatado em diversas espécies de aves migratórias e foi descrito como benéfico para as espécies envolvidas (González et al, 2022). Acredita-se que este comportamento de aglomeração em aves esteja relacionado com estratégias de forrageamento e anti-predação (González et al, 2022). Por analogia, e dadas as semelhanças entre os agrupamentos de aves e libélulas, acreditamos que essa estratégia de coexistência entre espécies diferentes em agrupamentos de aves pode ser usada para explicar a coexistência entre espécies diferentes nas agregações de libélulas observadas neste estudo. Em Odonata, as disputas pela manutenção de territórios, por recurso e parceiros para reprodução, podem resultar em comportamentos agonísticos entre indivíduos de uma mesma espécie (Switzer, 2002) ou entre espécies diferentes (Oliveira-Junior, 2015). Diante disso, nesses casos a boa relação com os “vizinhos” (indivíduos que partilham territórios ou dominam territórios conjuntos) é conveniente para um residente (Oliveira-Júnior, 2015). Espera-se que em territórios já estabelecidos, vizinhos sejam menos propensos a se envolver em disputas e confrontos para assumir o território (Brodsky; Montgomerie, 1987) e, portanto, o custo de defender um território estabelecido contra um vizinho seja baixo. Assim, o aumento da familiaridade com os vizinhos (“efeito querido inimigo”; Temeles, 1994), faz com que alguns indivíduos respondam de forma menos agressiva à entrada de seus vizinhos do que a entrada de não vizinhos em seu território, e isso pode ser um dos fatores que possibilita a co-ocorrência de espécies filogeneticamente similares (Switzer; Eason, 2003). Esse argumento supracitado poderia explicar não apenas a coexistência entre espécies diferentes nas aglomerações, mas também coexistência e tolerância entre indivíduos de uma mesma espécie de libélula encontrados nas aglomerações de nosso estudo.

Quanto às espécies, *O. aequilibris* e *A. theodorina*, que foram observadas interagindo de maneira agonística com as espécies de libélulas que formam aglomerações em voo, tanto as espécies predominantes quanto para as espécies minoritárias. Até o momento, não há informações disponíveis sobre a natureza precisa dessa interação. No entanto, é importante destacar que as espécies migratórias de libélulas tendem a realizar migrações em grupos, e há relatos de agregações envolvendo espécies do gênero *Tramea* (Libellulidae) com representantes do gênero *Anax* (Aeshnidae) (May, 2013). De acordo com Paulson et al. (2022), *A. theodorina* e *O. aequilibris* não são consideradas espécies migratórias. Neste caso, a ausência de comportamento migratório para *A. theodorina* e *O. aequilibris* pode justificar, em partes, as interações agonísticas observadas entre essas espécies e as espécies que formam aglomerações. Considerando que a literatura não fornece informações claras sobre as interações entre as espécies de libélulas na aglomerações, acreditamos na possibilidade de que ambas as espécies podem atuar como predadores daquelas espécies que formam as agregações em voo.



#### 4.4 Entendendo a distribuição espacial e temporal das aglomerações em libélulas

No geral, as espécies identificadas formando as aglomerações apresentam uma alta capacidade de dispersão e adaptação (Corbet, 1999; Goertzen; Suhling, 2013), e são classificadas como cosmopolitas, com ampla distribuição geográfica e com ocorrência em todos os continentes (Corbet, 1999; Goertzen; Suhling, 2013; Carvalho; Calil, 2000; Costa et al., 2002; Pinto, 2005; Russell et al., 1998; Srygley, 2003). Nosso estudo trouxe dados inéditos de novos registros espaciais de espécies que formam aglomerações em voo para Sergipe, Nordeste do Brasil e também para o Brasil. Encontramos registros de espécies formando aglomerações em voo para Sergipe, Alagoas e Bahia. Estes estados são banhados pelo Oceano Atlântico, e, provavelmente, estes inúmeros registros são em função da preparação das espécies de libélulas, usufruindo os recursos locais e regionais, antes de iniciar a migração. Obviamente, é preciso ainda investigar se as espécies observadas neste estudo são, de fato, migratórias. Em uma escala local, a distribuição das aglomerações parece estar relacionada com a distribuição de recursos no ambiente. Em grande parte dos pontos que foram observadas haviam representantes de dípteros voando na área, e, esporadicamente, as libélulas foram observadas predando esses dípteros. Sugerindo que a escolha do ambiente para formação das agregações pode ser feita em função da disponibilidade de recurso alimentar, uma vez que os dípteros são considerados a principal presa para a maioria dos odonatos (Beatty, 1951).

#### 5. CONCLUSÃO

Este estudo revelou muitos aspectos importantes relacionados às aglomerações em voo das espécies de libélulas. Foi possível descobrir quais as principais espécies de libélulas formam as aglomerações e que estas são formadas por diferentes espécies, normalmente, com uma espécie predominante em número de indivíduos. Descrevemos como as aglomerações em voo são formadas, mas ainda existem questionamentos sobre quais o mecanismo usado para a formação das aglomerações. Descobrimos que as espécies que formam as aglomerações coexistem e se toleram, no entanto, ainda não está claro como ocorre o forrageamento sem exclusão competitiva entre as espécies predominantes, minoritárias e os visitantes esporádicos das aglomerações. Conseguimos evidências de que a motivação das aglomerações pode estar relacionada à alimentação, não sendo descartada a interação com a migração. Conseguimos informações importantes sobre a história de vida das espécies, tais como os horários de formação e deformação das aglomerações, descrição do habitat, número de indivíduos, e que nas aglomerações existem mais fêmeas do que machos. Obtivemos dados inéditos da distribuição espacial das espécies que formam aglomerações, expandindo o número de registro para determinadas espécies. Por fim, conseguimos inferir ideias sobre o surgimento do comportamento de aglomerações em voo e como este está relacionado a mecanismos migratórios. Diante disso, as perspectivas

futuras são dar continuidade a esse estudo, e incluir novas técnicas de monitoramento dos aglomerados, teste de hipóteses e experimentos, além da aplicação de análises sobre o nicho de todas as espécies que possam ajudar a desvendar a formação das aglomerações. Por fim, sugerimos realizar, futuramente, análises filogenéticas e morfométricas a fim de detalhar características morfológicas do grupo e correlacionar com o comportamento de aglomeração em voo.

## 6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AMORIM, A. N. F. Aspectos do comportamento do chimpanzé. **Universitas- Biociências**, v. 2, n.1, 2001.
- ALLEN, D.; DAVIES, L.; TOBIN, P. The dragonflies of the world: a systematic list of the extant species of Odonata Anisoptera. **Rapid communications**, v. 5, n. 1, p. 8-151, 1985.
- ALCOCK, J. **Comportamento animal: uma abordagem evolutiva**. Artmed editora, 2016.
- ARTISS, T.; HOCHACHKA, W. M.; MARTIN, K. Female foraging and male vigilance in white-tailed ptarmigan (*Lagopus leucurus*): Opportunism or behavioural coordination? **Behavioral Ecology and Sociobiology**. v. 46, n.6, p.429-434, 1999. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s002650050639>. Acesso em: 21 Set. 2023.
- ARNAUD, P.H. Mass movement of *Sympetrum corroutum* (Hagen) (Odonata: Libellulidae) in central California. **Pan-Pacific Entomologist**. v.48, p.75 –76, 1972.
- ALHADAS, E.S. **Crescimento, reprodução e mortalidade de Moluscos da espécie *Leptinaria unilamellata* (d`Orbigny, 1835) (GASTROPODA, PULMONATA, SUBULINIDAE) gerados por fecundação cruzada e autofecundação e o efeito da facilitação social**. Dissertação (mestrado acadêmico). Universidade Federal de Juiz de Fora, Instituto de Ciências Biológicas. Programa de Pós-graduação em ciências biológicas, Mestrado em comportamento e biologia animal. Juiz de Fora – M.G. 2014. (Artigo publicado).
- BRAVO, I. S. J.; CASTRO, V. S. D. D.; CASTELLANI, M. A.; JAPYASSÚ, H. F. **Interações sociais podem alterar o comportamento sexual de *Anastrepha fraterculus* (Diptera: Tephritidae)?**. 2021.
- BEAUCHAMP, G.; GIRALDEAU, L. A. Patch exploitation in a producer-scrounger system: test of a hypothesis using flocks of spice finches (*Lonchura punctulata*). **Behavioral Ecology**. v. 8, p.54 – 59. 1997. Disponível em: <https://doi.org/10.1093/beheco/8.1.54>. Acesso em 21 Set. 2023.
- BECK, J.; MUHLENBERG, E.; FIEDLER, K. Mud-puddling behavior in tropical butterflies: in search of proteins or minerals? **Oecologia**. v. 119, p.140 –148,1999. Disponível em <https://www.jstor.org/stable/4222287>. Acesso em 21 Set. 2023.
- BECKEMEYER, R.J. First Record of the Dragonfly *Miathyria marcella* (Selys) for Kansas (Odonata: Anisoptera: Libellulidae). **Transactions of The Kansas Academy of Science**. v. 112, n.1/2, p. 130-132, 2009. <http://www.jstor.org/stable/40588232>. Acesso em 21 Set. 2023.
- BATRA, S. W. T. Nests and social behavior of halictine bees of India (Hymenoptera: Halictidae). **The Indian Journal of Entomology**, v. 28, p. 375, 1966.
- BRODSKY, L.M.; MONTGOMERIE, R.D. Asymmetrical contests in defence of rock ptarmigan

territories. **Behavioral Ecology and Sociobiology**. v.21, n.4, p. 267-272. 1987.

BROWN, C.R.; BROWN, M.B. Coloniality in the Cliff Swallow: The Effect of Group Size on Social Behavior. University of Chicago Press, 1996.

BROWN, C.R.; BROWN, M.B. Group-living in cliff swallows as an advantage in avoiding predators. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, v. 21, p. 97-107, 1987. Disponível em <https://doi.org/10.1007/BF02395437>. Acesso em 22 set. 2023.

BIRKHEAD, T. R.; MOLLER, A. P. Sexual selection and the temporal separation of reproductive events: sperm storage data from reptiles, birds and mammals. *Biological Journal of the Linnean Society*, v. 50, n. 4, p. 295-311, 1993. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1993.tb00933.x>.

BYBEE, S. M.; OGDEN, T. H.; BRANHAM, M. A. & WHITING, M. F. Molecules, morphology and fossils: a comprehensive approach to odonate phylogeny and the evolution of the odonate wing. *Cladistics*, v. 24, n. 4, p. 477-514, 2008.

BEATTY, G. H. **Odonata bionomics**: Notes on the food of dragonflies. **Bulletin of the Brooklyn Entomological Society**. v. 46, p.29-38, 1951.

CALVERT, P. P. Catalogue of the Odonata, Dragonflies, of the Vicinity of Philadelphia: With an Introduction to the Study of this Group of Insects. **American Entomological Society**, 1893.

CATLING, P. M.; KOSTIUK, B.; KUJA, S.; KUJA, A. Migrations and unidirectional movements of dragonflies in northeastern North America. **Toronto Entomologists' Association, Toronto, ON, Canada**, v. 69, 2017.

COSTA, J. M.; LOURENÇO, A. N.; VIEIRA, L. P. Chave de identificação para imagos dos gêneros de Libellulidae citados para o Brasil-Comentários sobre os gêneros (Odonata: Anisoptera). **Entomología y Vectores**, v. 9, n. 4, p. 477-504, 2002.

CARVALHO, A. L.; CALIL, E. R. Chaves de identificação para as famílias de Odonata (Insecta) ocorrentes no Brasil, adultos e larvas. **Papéis Avulsos de Zoologia**.v. 41, n.15, p.223-241. 2000.

CARVALHO, C. M.; SILVA, J. P.; MENDONÇA, C. L. F.; BESSA, E. C. A.; D'ÁVILA, S. **Life history strategy of Leptinaria unilamellata (d'Orbigny, 1835) (Mollusca, Pulmonata, Subulinidae)**. *Invertebrate Reproduction and Development*, v. 53, n. 4, p. 211-222, 2009.

CARVALHO, J. P. **Custos e benefícios associados à vida em grupo: nos peixes, aves e mamíferos**. Faculdade de Ciências da Saúde, Centro Universitário, 2002.

CEZÁRIO, Rodrigo Roucourt et al. **Sampling methods for dragonflies and damselflies. Measuring arthropod biodiversity**: A handbook of sampling methods, p. 223-240, 2021.

CORBET, P.S. Dragonflies: Behaviour and ecology of Odonata. Essex: Harley Books, 1999.

CETRA, M., RONDINELI, G.R. & SOUZA, U.P. Resource sharing by two nectobenthic freshwater fish species of streams in the Cachoeira river basin (BA). **Biota Neotropica**, v. 11, p. 87-95, 2011.

CORBET, P. S.; MAY, M. L. Fliers and perchers among Odonata: Dichotomy or multidimensional continuum? A provisional reappraisal. **International Journal of Odonatology**, v. 11, n. 2, p. 155–171, 2008.

CORREIA, J.R. M. B. Recrutamento de peixes no Atlântico Sul: experimentação com estruturas de agregação e fatores oceanográficos. 2020.

- CARVALHO, J. I.S. Comportamento Social em Chimpanzés (*Pan troglodytes*): Manutenção de Estatuto Social e Hierarquia Social de Dominância. 2008.
- CÓRDOBA-AGUILAR, A.; CORDERO-RIVERA, A. Evolution and ecology of Calopterygidae (Zygoptera: Odonata): status of knowledge and research perspectives. **Neotropical entomology**, v. 34, p. 861-879, 2005.
- DANCHIN, E.G.J.; GIRALDEAU, L-A.; CÉZILLY, F. **Behavioural ecology**. Oxford University Press, 2008..
- DA SILVA, L. A. M.; DOS SANTOS, E. M.; DE AMORIM, F. O. Predation of *Molossus molossus* (Pallas, 1766)(Chiroptera: Molossidae) by *Rhinella jimi* (Stevaux, 2002)(Anura: Bufonidae) in the Caatinga, Pernambuco, Brazil. 2010.
- DEL-CLARO, K.; PREZOTO, F.; SABINO, J. As distintas faces do comportamento animal. **CEP**, v. 3278, p. 18, 2003.
- DEL-CLARO, K.; PREZOTO, F.; SABINO, J. Comportamento animal. Uma introdução à ecologia comportamental. Jundiaí: Livraria Conceito, p. 11-15, 2004.
- DICKINSON, M. Insect flight. **Current Biology**, v. 16, n. 9, p. R309-R314, 2006.
- DUDLEY, R. **The biomechanics of insect flight: form, function, evolution**. Princeton University Press, 2002.
- DANCHIN, É.; Giraldeau, L.-A.; Valone, T.J.; Wagner, R.H. Public information: from nosy neighbors to cultural evolution. *Science*, v. 305, n. 5683, p. 487-491, 2004. Disponível em: <https://doi.org/10.1126/science.1098254>. Acesso em: 23 Set. 2023..
- DARLING, F. F. Bird flocks and the breeding cycle; a contribution to the study of avian sociality. 1938.
- D'ÁVILA, S.; BESSA, E. C. A. **Influência do substrato sobre a reprodução de *Subulina octona* (Brugüière) (Mollusca, Subulinidae), sob condições de laboratório**. *Revista Brasileira de Zoologia*, v. 22, n. 1, p. 205-211, 2005.
- DE MARCO JÚNIOR, PAULO & RESENDE, D.C. Activity patterns and thermoregulation in a tropical dragonfly assemblage. **Odonatologica**, v.31, p. 129-138. 2002.
- DE CARVALHO SANTOS, Rafael et al. Population structure and fecundity of *Upogebia omissa* (Decapoda: Gebiidea: Upogebiidae) in an estuarine region in Sergipe, northeastern Brazil. *Pesquisa e Ensino em Ciências Exatas e da Natureza*, v. 2, n. 2, 2018.
- DOLIGEZ, B.; PART, T.; DANCHIN, E.; CLOBERT, J.; GUSTAFSSON, L. Availability and use of public information and conspecific density for settlement decisions in the collared flycatcher. *Journal of Animal Ecology*, v. 73, n. 1, p. 75-87, 2004. Disponível em: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2004.00782.x>. Acesso em: 23 Set. 2023.
- DRAKE, V. A.; REYNOLDS, D. R. **Radar entomology: observing insect flight and migration**. Cabi, 2012.
- DUMONT, H. J.; HINNEKINT, B. O. N. Mass migration in dragonflies, especially in *Libellula quadrimaculata* L.: a review, a new ecological approach and a new hypothesis. **Odonatologica**, v. 2, n. 1, p. 1-20, 1973.
- DUFFY, D.C. Seabird foraging aggregations: a comparison of two southern upwellings. *Colonial Waterbirds*, p. 164-175, 1989.

DYATLOVA, E. S.; KALKMAN, V. J. Massive migration of *Aeshna mixta* and *Sympetrum meridionale* in the Ukrainian danube delta (Odonata-Anisoptera: Aeshnidae, libellulidae). **Entomologische berichten**, v. 68, n. 5, p. 188-190, 2008.

ENDLER, J. A. Multiple-trait coevolution and environmental gradients in guppies. **Trends in ecology & evolution**, v. 10, n. 1, p. 22-29, 1995. Disponível em: [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)88956-9](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)88956-9). Acesso em: 23 Set. 2023.

FOWLER, H. G. Social facilitation during foraging in *Agelaia* (Hymenoptera: Vespidae). *Naturwissenschaften*, v. 79, p. 424-424, 1992.

FERNÁNDEZ-JURICIC, E. ; SILLER, S.; KACELNIK, A. Flock density, social foraging, and scanning: an experiment with starlings. **Behavioral ecology**, v. 15, n. 3, p. 371-379, 2004.

FENG, H.; Wu, K.; Ni, Y.; CHENG, D.; GUO, Y. Nocturnal migration of dragonflies over the Bohai Sea in northern China. **Ecological Entomology**, v. 31, n. 5, p. 511-520, 2006.

FLECK, G.; NEL, A.; MARTINEZ-DELCLOS, X. The oldest record of libellulid dragonflies from the Upper Cretaceous of Kazakhstan (Insecta: Odonata, Anisoptera). **Cretaceous Research**, v. 20, n. 5, p. 655-658, 1999. Disponível em: <https://doi.org/10.1006/CRES.1999.0166>. Acesso em: 23 Set. 2023.

VAN DE KOKEN, A. F.; MATOS, F. A. R.; MARTINS, R. L. Comportamento de *Pantala flavescens* (Odonata, Anisoptera, Libellulidae) e perda do investimento reprodutivo em áreas antropizadas. **Boletim Museu Biologia Mello Leitão**, v. 21, p. 7-18, 2007.

FONSECA, A. A. Revisão do conceito da facilitação social ao longo de 30 anos em insetos (Arthropoda: Insecta). 2022.

FERREIRA, C. D. Ecologia das alterações globais. Alterações fenológicas: texto de apoio. 2023.

GARRISON, R.W.; VON, ELLENRIEDER, N.; LOUTON, J.A. **Dragonfly genera of the new world: An illustrated and annotated key to the Anisoptera**. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, 2006.

GOERTZEN, D.; SUHLING, F. Promoting dragonfly diversity in cities: Major determinants and implications for urban pond design. *Journal of Insect Conservation*, v. 17, n. 2, p. 399–409, 2013.

GULLAN, P. J.; CRANSTON, P. S. *Insetos: fundamentos da entomologia*. Editorial ROCA, 5ª Ed., Barcelona. 460 pp, 2017.

GIRALDEAU, L-A.; CARACO, T. **Social foraging theory**. Princeton University Press, 2000. Disponível em: <https://doi.org/10.2307/j.ctv36zrk6>. Acesso em: 23 Set. 2023.

GALLIARD, J. L.; FERRIÈRE.; CLOBERT, J. Mother–offspring interactions affect natal dispersal in a lizard. **Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences**, v. 270, n. 1520, p. 1163-1169, 2003. Disponível em: <https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2360>. Acesso em: 23 Set 2023.

GALLO, D et al. Entomologia agrícola. In: **Entomologia agrícola**, p. 920-920, 2002.

GUERREIRO, J. C. et al. Distribuição espacial do predador *Doru luteipes* (Scudder, 1876)(Dermaptera: Forficulidae) na cultura do milho. **Revista Científica Eletrônica de Agronomia**, v. 4, n. 7, p. 34-45, 2005.

GONZÁLEZ, A et al. Composition and Structure of Mixed-Species Foraging Aggregations of Waterbirds in Las Salinas, Ciénaga de Zapata, Cuba. **Waterbirds**, v. 45, n. 1, p. 29-38, 2022. Disponível em: <https://doi.org/10.1675/063.045.0105>. Acesso em: 23 Set 2023.

HAGEN, H. Uber Insektenzuge. **Stett Entomol Zeit**, v. 22, p. 73-83, 1861.

HARITONOV, Anatoly; POPOVA, Olga. Spatial displacement of Odonata in south-west Siberia. *International journal of odonatology*, v. 14, n. 1, p. 1-10, 2011.

HAILMAN, J.P. Direct evidence for trans-Caribbean migratory flights of swallows and dragonflies. **American Midland Naturalist**, p. 430-433, 1962.

HERNÁNDEZ, Z. et al. The Ardeid assemblages in the south coastal wetlands of Cuba. *Journal of Heron Biology and Conservation*, v. 3, n. 3, p. 2, 2018.

HEINRICH, B.; CASEY, T. M. Heat transfer in dragonflies: 'fliers' and 'perchers'. **Journal of experimental Biology**, v. 74, n. 1, p. 17-36, 1978.

HOLUŠA, O. Observations of swarming behaviour in *Selysiotthemis nigra* on the island of Evia, Greece (Odonata: Libellulidae). **Libellula**, v. 30, p. 233-236, 2011.

HUDSON, W. H. Humblebees and other matters. **The naturalist in La Plata**, p. 154-161, 1892.

HUTCHINSON, G. E. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals?. **The American Naturalist**, v. 93, n. 870, p. 145-159, 1959.

HUANG, C.; LEE, Y.; KUO, Y. Neighborhood effects in mixed-species flocks affect foraging efficiency of intermediate and little egrets. **Zoology**, v. 144, p. 125874, 2021.

JARAMILLO, A. P. Wintering Swainson's Hawks in Argentina: food and age segregation. **Condor**, p. 475-479, 1993.

JONGERIUS, S. R.; LENTINK, D. Structural analysis of a dragonfly wing. **Experimental Mechanics**, v. 50, p. 1323-1334, 2010.

JORGE, J. S. Ecologia comportamental de mabuya agmosticha (MABUYIDAE) na bromeliaceae *encholirium spectabile*: relevância desta associação e da bromélia hospedeira para o semiárido brasileiro. 2019.

KRAFFT, B. Various aspects of the biology of *Agelena consociata* Denis when bred in the laboratory. **American Zoologist**, v. 9, n. 1, p. 201-210, 1969.

KRAUSE, J.; RUXTON, G. D. *Living in Groups*: OUP Oxford. 2002.

KOHLI, M. K.; WARE, J. L.; BECHLY, G. How to date a dragonfly: Fossil calibrations for odonates. *Palaeontologia Electronica*, v. 19, n. 1, p. 1-14, 2016. Disponível em: <https://doi.org/10.26879/576>. Acesso em: 23 Set 2023.

KÖPPEN, W.; GEIGER, R. *Klimate der erde*. Gotha: **verlag justus perthes**, p. 91-102, 1928.

KOKEN, A. F. V. Evolução molecular em Odonata: comportamento de pouso em Zygoptera e tempo de divergência em Libellulidae (Epirocta). 2010.

KNOBLAUCH, A.; MARCO, T.; MYLES, M. Autumn southward migration of dragonflies along the Baltic coast and the influence of weather on flight behaviour. **Animal Behaviour**, v. 176, p. 99-109, 2021.

KIRBY, W. F. A Revision of the Subfamily Libellulinae: With Descriptions of New Genera and Species. *Transactions of the Zoological Society of London*. v.12, p. 249-348. 1889.

KREBS, J. R. et al. **Introdução à ecologia comportamental**. Atheneu Editora, 1996.

- KOROIVA, R.; PEREIRA-COLAVITE, A.; BATISTA, F.R.C.; VILELA, D.S. Checklist and contribution to the knowledge of the odonatofauna of Paraíba state, Brazil. **Biota neotropica**, v. 21, n.3. 2021. Disponível em: <https://doi.org/10.1590/1676-0611-BN-2021-1196>. Acesso em: 23 Set 2023.
- KURTA, A. Social facilitation of foraging behavior by the hermit crab, *Coenobita compressus*, in Costa Rica. **Biotropica**, v.14, n.2, p. 132-136, 1982.
- LORENZO-CARBALLA, M. O.; Garrison, R. W.; ENCALADA, A. C.; CORDERO-RIVERA, A. Darwin returns to the Galapagos: genetic and morphological analyses confirm the presence of *Tramea darwini* at the archipelago (Odonata, Libellulidae). **Insects**, v. 12, n. 1, p. 21, 2020.
- LUO, G.; SUN, M. The effects of corrugation and wing planform on the aerodynamic force production of sweeping model insect wings. **Acta Mechanica Sinica**, v. 21, n. 6, p. 531-541, 2005.
- MARTINS, F.A.; DEL-CLARO, K. História natural nas interações entre libélulas (odonata) da vegetação de cerrado. 2011.
- MACHADO, A.; MESQUITA, H. G.; MACHADO, P. A. R. Contribuição ao conhecimento dos Odonatos da Estação Ecológica de Maracá-Roraima. **Acta amazonica**, v. 21, p. 159-173, 1991.
- MACHADO, G. Anais do VIII Congresso de Ecologia do Brasil, Caxambu – MG. Departamento de Ecologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo. 2007.
- MASTER, T. L. Composition, structure, and dynamics of mixed-species foraging aggregations in a southern New Jersey salt marsh. **Colonial Waterbirds**, p. 66-74, 1992.
- MAY, M.L. A critical overview of progress in studies of migration of dragonflies (Odonata: Anisoptera), with emphasis on North America. **Journal of Insect Conservation**, v. 17, p. 1-15, 2013.
- MAY, M. Continental scale migration by the common green darner dragonfly - mosquito sashimi and mixed genes. 2010.
- MAY, M. L. Thermoregulation and adaptation to temperature in dragonflies (Odonata: Anisoptera). **Ecological Monographs**, v. 46, n. 1, p. 1-32, 1976.
- MARDEN, J. H. Bodybuilding dragonflies: costs and benefits of maximizing flight muscle. **Physiological Zoology**, v. 62, n. 2, p. 505-521, 1989.
- MACARTHUR, R.; LEVINS, R. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. **The american naturalist**, v. 101, n. 921, p. 377-385, 1967.
- MACY, R. W. On a migration of *Tarnetrum corruptum* (Hagen)(Odonata) in western Oregon. **The Canadian Entomologist**, v. 81, n. 2, p. 50-51, 1949.
- MIELKE, C. GC. Papilionoidea e Hesperioidea (Lepidoptera) de Curitiba e seus arredores, Paraná, Brasil, com notas taxonômicas sobre Hesperiidæ. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 11, p. 759-776, 1994.
- MIELKE, H. H. O.; CASAGRANDE, M. M.; PALUCH, M. Male sleeping aggregation behavior of *Actinote surima surima* (Schaus)(Lepidoptera, Heliconiinae, Acraeini). **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 22, p. 410-418, 2005.
- MICHENER, C. D. Comparative social behavior of bees. **Annual review of entomology**, v. 14, n. 1, p. 299-342, 1969.
- MONTEIRO-JUNIOR, CLÁUDIO, S.; JUEN, L.; HAMADA, N. Analysis of urban impacts on aquatic

habitats in the central Amazon basin: Adult odonates as bioindicators of environmental quality. **Ecological Indicators**, n. 48, p.303-311, 2014.

MORTON, Eugene S. Ecology and behavior of some Panamanian Odonata. **Proceedings of the Entomological Society of Washington**, 1977.

MOREIRA, G.; BARRETO, L. Alimentação e variação sazonal na frequência de capturas de anuros em duas localidades do Brasil central. **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 13, p. 313-320, 1996.

NEL, A.; PAICHELER, J. C. Les Libellulidae fossiles. Un inventaire critique (Odon., Anisoptera, Libelluloidea). **Entomologica Gallica**, v. 4, n. 4, p. 166-190, 1993.

NEL, A.; PAPAIZIAN, M. Une nouvelle espèce d'Odonate fossile du stampien d'Aix-en-Provence (BdR)(Odonata Libellulidae). **L'Entomologiste (Paris)**, v. 41, n. 2, p. 55-59, 1985.

OLIVEIRA-JUNIOR J. M. B.; SHIMANO, Y.; GARDNER T. A.; HUGHES R. M.; DE MARCO P. JR.; JUEN L. Neotropical dragonflies (Insecta: Odonata) as indicators of ecological condition of small streams in the eastern Amazon. **Austral Ecology**, v. 40, n. 6, p. 733-744, 2015.

PAULSON, D-R.; LANDEIRA-DABARCA, A.; HAAVE-AUDET, E. First nocturnal roosting aggregations of dragonflies reported from the New World tropics. **Notulae odonatologicae**, v. 9, n. 6, p. 263-268, 2022.

PROKOPY, R. J.; DUAN, J. J. Socially facilitated egg-laying behavior in Mediterranean fruit flies. **Behavioral ecology and sociobiology**, v. 42, p. 117-122, 1998.

PROKOPY, Ronald J.; ROITBERG, Bernard D. Joining and avoidance behavior in nonsocial insects. **Annual review of entomology**, v. 46, n. 1, p. 631-665, 2001.

PINTO, Â. P. Espécies de libellulidae (odonata, anisoptera) ocorrentes no estado do Rio Grande do Sul. I. Trameinae. Salão de iniciação Científica (17.: 2005: Porto Alegre, RS). Livro de resumos. Porto Alegre: UFRGS, 2005., 2005.

PILGRIM, Erik M.; VON DOHLEN, Carol D. Phylogeny of the dragonfly genus *Sympetrum* (Odonata: Libellulidae). **Organisms Diversity & Evolution**, v. 12, p. 281-295, 2012.

REBORA, M.; PIERSANTI, S.; DELL'OTTO, A.; GAINO, E. The gustatory sensilla on the endophytic ovipositor of Odonata. **Arthropod structure & development**, v. 42, n. 2, p. 127-134, 2013.

RESENDE, D.C.; DE MARCO JR.P. First description of reproductive behavior of the Amazonian damselfly *Chalcopteryx rutilans* (Rambur) (Odonata, Polythoridae). **Revista Brasileira de Entomologia**, Curitiba, v. 54, n. 3, p. 436-440, 2010.

RESENDE, D. C.; DEMARCO, P. Activity Patterns and Thermoregulation in a Tropical Dragonfly **Assemblage**. **Odonatologica**, v. 31, n. 2, p. 129–138, 2002.

RUSSELL, R.W.; MAY, M.L.; SOLTESZ, K.L.; FITZPATRICK, J.W. Massive swarm migrations of dragonflies (Odonata) in eastern North America. **The American Midland Naturalist**, v. 140, n. 2, p. 325-342, 1998

RONCE, O.; OLIVIERI, I.; CLOBERT, J.; DANCHIN, E. Perspectives on the Study of Dispersal Evolution, p. 341–357, 2001.

Rypstra, A.L. Foraging flocks of spiders: a study of aggregate behavior in *Cyrtophora citricola* Forskål (Araneae; Araneidae) in West Africa. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, p. 291-300, 1979.



REID, B. L.; MACDONALD, J. F.; ROSS, D. R. Foraging and spatial dispersion in protein-scavenging workers of *Vespula germanica* and *V. maculifrons* (Hymenoptera: Vespidae). **Journal of Insect Behavior**, v. 8, p. 315-330, 1994.

SILVEIRA, DA. L. E. **Estrutura da ictiofauna de uma microbacia neotropical**: diversidade funcional e ecologia trófica. Tese ( Pós-graduação em Zoologia) - Universidade Federal do Paraná, Paraná. 2020.

SUÁREZ-TOVAR, C. M.; SARMIENTO, C. E. Beyond the wing planform: morphological differentiation between migratory and nonmigratory dragonfly species. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 29, n. 4, p. 690-703, 2016.

SILVA, D. M. A. da; OLIVEIRA, W. F. de S.; SANTOS, J. P. dos; OLIVEIRA, F. J. M. de. "Comendo no mesmo prato" : sobreposição de nicho trófico de duas espécies de peixes em riachos da bacia do alto rio Tocantins. **Heringeriana**, [S. l.], v. 13, n. 2, p. 29–39, 2019.

SRYGLEY, R. B. Wind drift compensation in migrating dragonflies *Pantala* (Odonata: Libellulidae). **Journal of Insect Behavior**, v. 16, p. 217-232, 2003.

SWITZER, P. V.; GREYER, G. F. Characteristics and possible functions of traditional night roosting aggregations in rubyspot damselflies. **Behaviour**, p. 401-416, 2000.

SWITZER, P. V.; SCHULTZ, J. K. The male-male tandem: a novel form of mate guarding in *Perithemis tenera* (Say)(Anisoptera: Libellulidae). **Odonatologica**, v. 29, n. 2, p. 157-161, 2000.

SPRANDEL, G. L. Fall dragonfly (Odonata) and butterfly (Lepidoptera) migration at St. Joseph peninsula, gulf county, Florida. **Florida Entomologist**, p. 234-238, 2001.

SCHILLING, E. G.; KARDYNAL, K. J.; KUNDEL, H.; CREWS-ERJAVECK, Z.; ZOBITZ, J. M.; HOBSON, K. A. Phenological and isotopic evidence for migration as a life history strategy in *Aeshna canadensis* (family: Aeshnidae) dragonflies. **Ecological Entomology**, v. 46, n. 2, p. 209-219, 2021.

SCHEFFER, M.; VAN NES, E. H. Self-organized similarity, the evolutionary emergence of groups of similar species. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 103, n. 16, p. 6230-6235, 2006.

TEMELES, E. J. The role of neighbours in territorial systems: when are they'dear enemies'?. **Animal Behaviour**, v. 47, n. 2, p. 339-350, 1994.

TEIXEIRA, C. P.; BARÇANTE, L.; DE AZEVEDO, C.S. **Comportamento animal: uma introdução aos métodos e a ecologia comportamental**. Appris Editora e Livraria Eireli-ME, 2018.

TILLYARD, R. J. **The biology of dragonflies:(Odonata or Paraneuroptera)**. CUP Archive, 1917.

VALONE, T. J.; TEMPLETON, J. J. Public information for the assessment of quality: a widespread social phenomenon. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, v. 357, n. 1427, p. 1549-1557, 2002.

VULINEC, K. Collective security: aggregation by **insects as a defense**. *Insect defenses*, p. 251-288, 1990.

WAAGE, J. K. Dual function of the damselfly penis: sperm removal and transfer. **Science**, v. 203, n. 4383, p. 916-918, 1979.

WATANABE, M.; MATSUOKA, H.; TAGUCHI, M. Habitat selection and population parameters of *Sympetrum infuscatum* (Selys) during sexually mature stages in a cool temperate zone of Japan (Anisoptera: Libellulidae). **Odonatologica**, v. 33, n. 2, p. 169-179, 2004.

WESTNEAT, D. F.; SHERMAN, P. W. Density and extra-pair fertilizations in birds: a comparative analysis. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 41, p. 205-215, 1997.

WINEMILLER, K. O. Comparative ecology of *Serranochromis* species (Teleostei: Cichlidae) in the upper Zambezi River floodplain. **Journal of Fish Biology**, v. 39, n. 5, p. 617-639, 1991.

WELDON, C. W. Influence of male aggregation size on female visitation in *Bactrocera tryoni* (Froggatt)(Diptera: Tephritidae). **Australian Journal of Entomology**, v. 46, n. 1, p. 29-34, 2007.

WIKELSKI, M., MOSKOWITZ, D., ADELMAN, J. S., COCHRAN, J., WILCOVE, D. S., & MAY, M. L. Simple rules guide dragonfly migration. **Biology letters**, v. 2, n. 3, p. 325-329, 2006.

WILSON, E.O. *The insect societies*. Belknap Press, Cambridge, Massachusetts. 1974.

WILSON, Edward O. et al. **The insect societies**. Cambridge, Massachusetts, USA, Harvard University Press [Distributed by Oxford University Press, 1971.

WAKELING, J. M.; ELLINGTON, C. Pt. Dragonfly flight: I. Gliding flight and steady-state aerodynamic forces. **Journal of experimental biology**, v. 200, n. 3, p. 543-556, 1997.

WOOTTON, R. J.; NEWMAN, D. JS. Evolution, diversification, and mechanics of dragonfly wings. *Dragonflies & Damselflies*. **Model organisms for ecological and evolutionary research**, v. 261, p. 274, 2008.