

Universidade de Brasília
Instituto de Ciências Biológicas
Departamento de Ecologia

Seleção intra-sexual na libélula *Homeoura nepos* (Zygoptera: Coenagrionidae): conflito sexual e sistema de acasalamento



Carolina Tavares da Silva Bernardo

Orientadora: Regina H. F. Macedo

Dissertação apresentada ao Departamento de Ecologia da Universidade de Brasília, como requisito parcial à obtenção do grau de Mestre em Ecologia

Brasília, 2007

SUMÁRIO

Agradecimentos	ii
Resumo	iv
Abstract	v
Introdução	1
Capítulo 1: Assimetria em conflitos agonísticos: tamanho ou posse de território?	7
Introdução	7
Métodos	10
Resultados	14
Discussão	16
Referências Bibliográficas	21
Tabelas e Figuras	27
Capítulo 2: Evidências contrárias à hipótese de guarda de parceiras: novas sugestões para espécies tropicais	32
Introdução	32
Métodos	36
Resultados	39
Discussão	41
Referências Bibliográficas	46
Tabela e figuras	51

Agradecimentos

Agradeço à CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior) pela bolsa concedida.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia pelo apoio logístico.

À FINATEC (Fundação de Empreendimentos Científicos e Tecnológicos) e à ABS (Animal Behavior Society) pelo apoio financeiro que possibilitou a apresentação de algumas partes deste trabalho em congressos internacionais.

À banca examinadora pelas críticas para a melhora deste trabalho.

À minha orientadora, Regina Helena Ferraz Macedo, pelas críticas ao trabalho, pelo incentivo e ensinamentos desde os tempos de graduação e pelo apoio em orientar um trabalho com insetos.

Ao professor José Roberto Pujol Luz, por ajudar a despertar meu interesse por esses insetos maravilhosos, pelas conversas sempre produtivas e pelo incentivo.

À professora Janira Costa, do Museu Nacional do Rio de Janeiro, pela identificação das libélulas e por permitir o acesso ao periódico *Odonatologica*.

Ao professor Alejandro Córdoba-Aguilar, pelas conversas sobre sistema sexual de libélulas e pelos artigos cedidos.

Ao Carlos Romero, pela identificação da gramínea utilizada pelas libélulas.

Aos diretores e funcionários da Estação Experimental de Biologia, UnB, pela autorização, pela ajuda logística no trabalho e pela cordialidade nos dias de campo.

Aos funcionários do Departamento de Zoologia pelo apoio e pela cordialidade.

Aos meus queridos ajudantes de campo: Carlos Ferreira, Diana de Faria Albernaz, Débora Masini, Anna Abraão, Isabel Rocha, Marina Sayuri, Radan Teixeira, Camila Damasceno, Simone Rocha, Marcelo Kuhlmann, Marcelo Moraes, Carol Arcanjo, Felipe Brito, João Paulo e Letícia Braga, pela dedicação, companheirismo, bom humor e por serem excelentes companhias.

A Camila Damasceno, por ajudar não somente na coleta de dados, mas por participar em momentos importantes, como na finalização deste trabalho e pelo companheirismo e amizade em todos os momentos.

Aos meus amigos de laboratório: Daniel Paz, Rafael Maia, Raphael Igor, Eduardo Santos, Paula Pinha, Marcos “Roca” e Matheus Andreozzi, pelas conversas animadas sobre comportamento animal e sobre estatística, pelas companhias em congressos e viagens, pelas ajudas nos trabalhos enviados para congressos e pelos divertidos momentos de concentração e descontração.

Aos queridos amigos, Joana Galinkin, Carlos Thadeu e Sérgio Carvalho, pela ajuda logística em vários momentos de necessidade e pela amizade incondicional.

Ao amigo Juliano Carregaro pela ajuda com as estatísticas.

À minha querida amiga Nazle Vêras, pelas correções no resumo e auxílio na tradução do mesmo, pela amizade e pelos momentos de descontração nas fases finais deste trabalho.

Ao querido amigo Pedro de Podestá, pelo esquema ilustrativo desenhado em tão pouco tempo. Obrigada!

Aos meus queridos amigos de curso, de perto e de longe, que não ousei colocar o nome de todos devido ao curto espaço disponível, que participaram de diversas maneiras na construção e finalização deste trabalho. Obrigada pela amizade!

Aos meus pais e irmão pelo apoio incondicional, pelo colo oferecido em momentos difíceis, pelas conversas diversas e pela torcida durante todo o tempo.

Resumo

O dimorfismo sexual, as interações agonísticas e o tipo de associação de machos com suas parceiras sexuais são características submetidas a pressões seletivas que podem determinar o tipo de sistema de acasalamento de uma espécie. Em Odonata, dois tipos de sistemas de acasalamento predominam: a poliginia por defesa de recursos e a poliginia por “scramble competition”. No segundo tipo, existem controvérsias quanto à natureza do dimorfismo sexual, à influência do tamanho em interações agonísticas e quanto às pressões seletivas determinantes para a ocorrência do tandem (guarda pós-cópula). Assim, tendo como modelo a libélula *Homeoura nepos*, as seguintes questões foram avaliadas: 1) tipo de dimorfismo sexual da espécie; 2) efeito das variáveis: temperatura ambiente, tamanho corporal, densidade local de machos, distância destes em relação à margem do lago e da residência na frequência interações agonísticas; 3) influência da densidade de machos e fêmeas relativa ao local de postura, e das variáveis temperatura e vento sobre tempo de tandem e eventos de postura; e 4) efeito do tamanho corporal de machos sobre tempo de tandem. Nessa espécie, fêmeas foram maiores que machos para o comprimento de asa, a densidade de machos no local das interações influenciou nos conflitos agonísticos e machos residentes venceram mais disputas, corroborando a hipótese de assimetria em conflitos. O tempo de tandem foi maior em locais com presença de fêmeas, havendo também uma tendência positiva entre o tempo de tandem e a temperatura. Isso sugere que a temperatura ambiente pode auxiliar a permanência do macho no tandem. Os eventos de postura foram mais frequentes nos locais com maior densidade de machos. Não houve efeito do vento sobre os comportamentos avaliados. Pode-se supor que a espécie apresenta o sistema de poliginia por “scramble competition”, mas algumas predições para a hipótese de associação pós-cópula não se mostraram evidentes, indicando a necessidade de mais estudos com espécies tropicais.

Palavras-chave: “scramble competition”, dimorfismo sexual, conflitos agonísticos, assimetria, guarda pós-cópula.

Abstract

Sexual dimorphism, agonistic interactions and the type of association between males and their sexual partners are characteristics subjected to selective pressures that determine the type of mating system of a species. In Odonata, two types of mating system occur: resource defense polygyny and polygyny through scramble competition. In the latter type, there is no consensus concerning the role of sexual dimorphism, the influence of individual size in agonistic interactions and the type of selective pressures that influence the occurrence of tandem (post copulation guarding). In this study I used the damselfly *Homeoura nepos* as the model species to analyze: 1) type of sexual dimorphism; 2) effect of environmental temperature, body size and local density of males, male distance to the shore, and residency upon agonistic interactions; 3) influence of male and female density at the oviposition site, and the effects of environmental temperature and wind upon tandem duration and upon oviposition events that occur during tandem; and 4) the effect of male body size on tandem duration. In the specie analyzed, females had longer wings than males, male density at the sites where interactions occurred influenced agonistic encounters and resident males won more fights, supporting the hypothesis of asymmetric contest. Tandem duration was longer when other females were abundant in the immediate area and there was also a positive tendency between tandem duration and temperature, which suggests that environmental temperature can contribute to male permanence in tandem. Oviposition events were more abundant in sites with higher male density. The wind had no effect on the behaviors evaluated. It is assumed that *Homeoura nepos* presents scramble competition polygyny. Nevertheless, some predictions of this hypothesis concerning post copulatory association were not met, indicating the necessity of more studies on the behavior of tropical damselflies.

Key words: scramble competition, sexual dimorphism, agonistic conflicts, asymmetric contests, post copulation guarding.

Introdução

A seleção intra-sexual é responsável pela evolução de diversos atributos relacionados à competição por parceiros sexuais e seus gametas (Thornhill & Alcock, 1983; Andersson, 1994). Esses atributos podem ser categorizados em pré-cópula, pós-cópula ou pós-fertilização, dependendo de quando ocorre o efeito sobre o sucesso reprodutivo. Antes da cópula, machos podem empenhar-se em ataques diretos contra outros machos para a posse da fêmea, ou de territórios, que contêm recursos atrativos para a postura. Em espécies em que fêmeas copulam mais de uma vez, machos empenham-se em retirar o esperma do antecessor, exemplificando uma tática de competição pós-cópula. Mesmo após a fertilização dos ovos, machos podem induzir aborto na fêmea ou mesmo causar infanticídio, o que caracteriza competição pós-fertilização (Thornhill & Alcock, 1983; Andersson, 1994).

A evolução de determinado tipo de sistema de acasalamento de uma espécie depende de vários atributos relativos aos recursos necessários para a reprodução, tais como distribuição espacial de recursos alimentares e locais de reprodução, assim como distribuição espacial e temporal de parceiros sexuais (Emlen & Oring, 1977). Como machos, usualmente, aumentam seu sucesso reprodutivo com o ganho de múltiplas cópulas, a distribuição de machos deve ser influenciada fortemente pela dispersão de fêmeas que, por sua vez, deve estar relacionada à distribuição de recursos necessários para a reprodução (Emlen & Oring, 1977).

A ordem Odonata, é subdividida em três subordens, Anisoptera, Zygoptera e Anisozygoptera (Rehn, 2003). Espécies da família Libellulidae (Anisoptera) e espécies das famílias Calopterygidae e Coenagrionidae (Zygoptera) são comumente utilizadas para testar hipóteses em seleção sexual por apresentarem uma ampla diversidade de sistemas de acasalamento e estratégias sexuais (e.g. *Calopteryx maculata*, Waage, 1973;

Coenagrion puella, Banks & Thompson, 1985; *Enallagma hageni*, Fincke, 1985; *Ischnura verticalis*, Fincke, 1987; *Nannophya pygmaea*, Tsubaki & Ono, 1987; *Argia vivida*, Conrad & Pritchard, 1988; *Ischnura elegans*, Cordero *et. al.*, 1997; *Calopteryx haemorrhoidalis austriaca*, Córdoba-Aguilar, 2000).

Dentre os diversos sistemas de acasalamento que ocorrem em insetos (Thornhill & Alcock, 1983; Andersson, 1994), a poliginia por defesa de recursos (locais de alimentação ou de postura de ovos), na qual os recursos normalmente são aglomerados e defensíveis, machos disputam entre si para o acesso e a monopolização desses recursos; e através de “scramble competition”, na qual os recursos são distribuídos de forma homogênea e, portanto, não são defensíveis, machos disputam para o acesso direto a fêmeas, são comuns em espécies de Odonata. Quando machos conseguem defender locais de postura predomina o sistema de poliginia por defesa de recursos (e.g. Libellulidae, McMillan, 1991; Naraoka, 2001; Calopterygidae, Waage, 1983; Córdoba-Aguilar, 2001). Porém, quando os locais de postura são amplamente e/ou homogeneamente distribuídos, o custo para defesa desses recursos é muito alto. Assim, machos ficam pousados em locais que permitem maior visualização das fêmeas que chegam para realizar posturas e a poligina dá-se através de “scramble competition” (Thornhill & Alcock, 1983; Sherrat & Forbes, 2001). Nessas circunstâncias, os machos não são territoriais e as interações entre eles podem ser mais amenas fisicamente do que nas libélulas territoriais (e.g. Coenagrionidae, Conrad & Pritchard, 1988; Cordero, 1989; Córdoba-Aguilar, 1992; Finke, 1997).

Ademais, machos de libélulas apresentam guarda pós-cópula da fêmea e podem manter apenas um contato visual de guarda enquanto a fêmea oviposita (guarda sem contato) (Waage, 1983; Thornhill & Alcock, 1983; Alcock, 1994), ou podem continuar em contato físico com a fêmea, denominado tandem pós-cópula (guarda com contato), e

conduzir a fêmea à postura dos ovos (Cobert, 1980; Thornhill & Alcock, 1983; Alcock, 1994).

A espécie *Homeoura nepos* Selys, 1876 (Zygoptera:Coenagrionidae) foi escolhida como espécie modelo para a investigação de diferentes hipóteses comportamentais, porque existem poucos estudos com espécies da família Coenagrionidae no Brasil. Essa espécie ocorre na região tropical e tem como habitat áreas marginais de corpos de água lânticos (Costa, J., com. pess.). Nessa espécie, as fêmeas são maiores que os machos, e não apresentam dimorfismo sexual de cor. Os machos chegam antes das fêmeas às margens do lago (local de postura dos ovos) e competem com outros machos durante a ocupação de locais de pouso na vegetação (obs. pess.). Fêmeas realizam oviposição endofítica (dentro de tecidos vegetais) em partes vegetais dispostas na superfície da água. Outras espécies da família Coenagrionidae também apresentam esse tipo de postura (Cobert, 1980; Conrad & Pritchard, 1988; Cordero, 1989; Córdoba-Aguilar, 1992).

Devido à ausência de trabalhos comportamentais com a espécie modelo, esta dissertação abordou dois estudos comportamentais que possibilitaram o esclarecimento do tipo de sistema de acasalamento e da atuação da seleção intra-sexual sobre alguns atributos morfológicos e comportamentais de *H. nepos*. O capítulo 1 é um estudo sobre dimorfismo sexual que avalia a influência de fatores intrínsecos (associados aos machos) e extrínsecos (ecológicos) sobre encontros agonísticos e aplica a teoria de jogos para a interpretação dos resultados. O capítulo 2 avalia a associação pós-cópula de machos e os possíveis fatores que interferem nessa associação.

Referências Bibliográficas

- Alcock, J. 1994. Postinsemination associations between males and females in insects: the mate-guarding hypothesis. *Annual Review of Entomology*, 39: 1 - 21.
- Andersson, M. 1994. *Sexual Selection*. 1st. ed. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Banks, M. J. & Thompson, D. J. 1985. Lifetime mating success in the damselfly *Coenagrion puella*. *Animal Behaviour*, 33: 1175 - 1183.
- Cobert, P. S. 1980. Biology of Odonata. *Annual Review of Entomology*, 25: 189 - 217.
- Conrad, K. F. & Pritchard, G. 1988. The reproductive behavior of *Argia vivida* Hagen: an example of a female-control mating system (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica*, 17: 179 - 185.
- Cordero, A. 1989. Reproductive behaviour of *Ischnura graellsii* (Rambur) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica*, 18: 237 - 244.
- Cordero, A., Santolamazza-Carbone, S. & Utzeri, C. 1997. Male mating success in a natural population of *Ischnura elegans* (Vander Linden) (Odonata: Coenagrionidae). *Odonatologica*, 26: 459 - 465.
- Córdoba-Aguilar, A. 1992. Comportamiento reproductivo y policromatismo en *Ischnura denticollis* Burmeister (Zygoptera: Coenagrionidae). *Bulletin of American Odonatology*, 1: 57 - 63.
- Córdoba-Aguilar, A. 2000. Reproductive behaviour of the territorial damselfly *Calopterys haemorrhoidalis austriaca* Ochran (Zygoptera: Calopterygidae). *Odonatologica*, 29: 295 - 305.
- Córdoba-Aguilar, A. 2001. Sperm displacement ability in the damselfly *Calopteryx*

- haemorroidalis astrica* Ochran: no effect of male age, territorial status, copulation duration and syn-copulatory behavior (Zygoptera: Calopterygidae). *Odonatologica*, 30: 375 - 380.
- Emlen, S. T. & Oring, L. W. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science*, 197: 215 - 223.
- Fincke, O. M. 1985. Alternative mate-finding tactics in a non-territorial damselfly (Odonata: Coenagrionidae). *Animal Behaviour*, 33: 1124 - 1137.
- Fincke, O. M. 1987. Female monogamy in the damselfly *Ischnura verticalis* Say (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica*, 16: 129 - 143.
- Fincke, O. M. 1992. Consequences of larval ecology for territoriality and reproductive success of a neotropical damselfly. *Ecology*, 73: 449 - 462.
- Fincke, O. M. 1997. Conflict resolution in the Odonata: implications for understanding female mating patterns and female choice. *Biological Journal of the Linnean Society*, 60: 201 - 220.
- McMillan, V. E. 1991. Variable mate-guarding behavior in the dragonfly *Plathemis lydia* (Odonata: Libellulidae). *Animal Behaviour*, 41: 979 - 987.
- Naraoka, H. 2001. Post-copulatory behavior in the dragonfly *Sympetrum parvulum* Bartenev (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica*, 30: 411 - 422.
- Rehn, A. C. 2003. Phylogenetic analysis of higher-level relationships in Odonata. *Systematic Entomology*, 28: 181 - 239.
- Sherrat, T. N. & Forbes, M. R. 2001. Sexual differences in coloration of Coenagrionidae damselflies (Odonata): a case of intraspecific aposematism? *Animal Behaviour*, 62: 653 - 660.
- Thornhill, R. & Alcock, J. 1983. *The Evolution of Insect Mating System*. 1st. ed. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.

- Tsubaki, Y. & Ono, T. 1987. Effects of age and body size on male territorial system of the dragonfly, *Nannophya pygmaea* Rambur (Odonata: Libellulidae). *Animal Behaviour*, 35: 518 - 525.
- Waage, J. 1973. Reproductive behavior and its relation to territoriality in *Calopteryx maculate* (Beauvois) (Odonata: Calopterygidae). *Behaviour*, 47: 240 - 256.
- Waage, J. K. 1983. Sexual selection, EES theory and insect behavior: some examples from damselflies (Odonata). *Florida Entomologist*, 66: 19 - 31.

Capítulo 1 - Assimetria em conflitos agonísticos: tamanho ou posse de território?

Introdução

A seleção sexual algumas vezes atua de forma contrária à seleção natural, promovendo a evolução de características que reduzem a sobrevivência do indivíduo, mas aumentam as chances de deixar mais descendentes, como a evolução de tamanhos corporais maiores e ornamentos conspícuos em machos (veja exemplos em Andersson, 1994). Juntamente com a seleção sexual, as divergências nas histórias de vida de machos e fêmeas (Kozlowisk, 1989, Crowley & Johansson, 2002), em características como tempo de maturação (Anholt *et. al.*, 1991) podem explicar as diferenças existentes no tamanho corporal (Andersson, 1994). O desenvolvimento nos estágios juvenis também determina diferenças no tamanho corporal do adulto, principalmente de insetos holometábolos (Thornhill & Alcock, 1983; Anholt *et. al.* 1991; Andersson, 1994; Crowley & Johansson, 2002).

Na ordem Odonata é possível encontrar dois tipos de sistemas de acasalamento: a poliginia por defesa de recursos (locais de alimentação ou de postura de ovos) e a poliginia por “scramble competition”, na qual machos disputam entre si o acesso às fêmeas. Na poliginia por defesa de recursos, os locais de postura podem ser defendidos por um macho, que são territoriais e, em geral, maiores que as fêmeas (e.g. Libellulidae: Moore, 1990; Mc Millan, 1991; Naraoka, 2001; Calopterygidae: Waage, 1983; Thornhill & Alcock, 1983; Córdoba-Aguilar, 2000, 2001; Pseudostigmatidae: Fincke, 1992). Porém, na poliginia por “scramble competition”, os locais de postura são dispersos, tornando muito custosa a defesa territorial. Nesse sistema, portanto, machos tendem a ser menores que as fêmeas, ficam pousados em locais que permitem maior visualização das fêmeas que chegam para pôr seus ovos, e as interações entre machos

são mais amenas fisicamente (e.g. Coenagrionidae: Thornhill & Alcock, 1983; Conrad & Pritchard, 1988; Cordero, 1989; Córdoba-Aguilar, 1992; Andersson, 1994; Fincke, 1997; Sherrat & Forbes, 2001).

Segundo a teoria de jogos, lutas entre dois indivíduos da mesma espécie são influenciadas dinamicamente pela assimetria entre os rivais, que pode ser na forma de diferenças de tamanho corporal, habilidade do voo ou habilidade em manter um território (Maynard-Smith & Parker, 1976). Cada tipo de assimetria pode ser independente das outras, como observado para algumas espécies de borboletas (Davies, 1978) e libélulas (Waage, 1988; Gribbin & Thompson, 1991), nas quais machos residentes, ou seja, aqueles que conseguem manter um território, vencem disputas agonísticas sem necessariamente serem maiores que seus rivais. Quanto maior a assimetria, menor será a intensidade do conflito. Contudo, quando não é possível avaliar essa assimetria, ou quando há um equívoco quanto à sua existência, os conflitos tendem a ser mais dispendiosos energeticamente (Maynard-Smith & Parker, 1976).

O tamanho corporal é positivamente correlacionado com o resultado de interações agonísticas em muitos animais, nas quais machos maiores vencem mais disputas (Andersson, 1994; aves: Hagelin, 2002; aranhas: Prenter *et.al.*, 2003; lagartos: Aragón *et. al.*, 2006; caranguejos: Gherardi, 2006). Contudo, em alguns insetos, onde o tamanho corporal de machos normalmente é menor do que o de fêmeas (Thornhill & Alcock, 1983; Andersson, 1994), machos menores tendem a ter vantagens em disputas aéreas (Andersson, 1994; borboletas: Hernández & Benson, 1998). Em libélulas da subordem Anisoptera os machos normalmente são territoriais e aqueles que são maiores têm vantagens sobre os outros quanto a disputas territoriais (Fincke, 1985; Tsubaki & Ono, 1987; Moore, 1990). Na subordem Zygoptera, machos são considerados não territoriais (Cobert, 1980) e há uma controvérsia quanto à suposta vantagem do tamanho

corporal, pois os resultados de estudos são conflitantes. Nas espécies *Ischnura elegans* (Cordero, *et. al.*, 1997) e *I. graellsii* (Cordero *et. al.*, 2002) ocorre uma relação negativa entre o tamanho corporal e o sucesso em disputas territoriais entre os machos. Contudo, em *Enallagma hageni* (Fincke, 1985) e *Pyrrhosoma nymphula* (Gribbin & Thompson, 1991), o tamanho corporal não teve nenhuma influência sobre as disputas territoriais.

Neste trabalho, a espécie *Homeoura nepos* (Coenagrionidae) (Figura 1 a e b) foi escolhida como organismo modelo para testar hipóteses comportamentais relacionadas ao dimorfismo sexual em tamanho e dos fatores que influenciam a frequência das interações agonísticas entre machos. A maioria das espécies de Coenagrionidae possui sistema de acasalamento poligínico através de “scramble competition”. Nesse sistema, a teoria prevê que os machos devam ser menores que as fêmeas (Thornhill & Alcock, 1983; Anholt *et. al.*, 1991; Andersson, 1994). Considerando-se que tamanho corporal menor é vantajoso em espécies que entram em conflitos aéreos para adquirir cópulas (Andersson, 1994), a primeira hipótese que testamos é de que machos de *H. nepos* devem ter tamanho corporal menor do que fêmeas, visto que exibem ambas essas características (scramble competition e conflitos aéreos).

A segunda hipótese proposta é de que as interações agonísticas entre machos são influenciadas por vários fatores intrínsecos ao próprio macho e extrínsecos (associados ao meio abiótico). Dentre os possíveis fatores intrínsecos, o de maior importância seria o tamanho corporal de modo que machos maiores possivelmente se envolveriam em conflitos com maior frequência, visto que esses poderiam ter vantagens sobre os outros nas interações. Dentre os fatores extrínsecos, é possível que altas temperaturas, que diminuem os custos fisiológicos do vôo (Singer, 1987; Hilfert-Ruppell, 1998; De Marco & Resende, 2002), alta densidade de machos locais, e a proximidade de machos em relação aos corpos d’água (locais de oviposição de fêmeas) influenciem as frequências

de interações agonísticas. Sendo assim, as seguintes predições foram testadas: 1) ocorre uma correlação inversa entre distância da água e densidade de machos; 2) machos que se posicionam em locais mais próximos da água envolvem-se em interações agonísticas com maior frequência; 3) machos mais próximos da água são maiores; 4) mais interações ocorrem em dias com altas temperaturas; 5) mais interações ocorrem entre animais com maior tamanho corporal; 6) mais interações ocorrem em locais com maior concentração de machos solitários.

Machos residentes (i.e., que conseguem manter um território ou uma área defendida) retornam ao mesmo local após uma disputa. Um macho residente vencedor é aquele que expulsa um intruso para fora do seu território, enquanto um perdedor é aquele que, após uma disputa com um intruso, perde seu pouso, que é tomado pelo intruso vencedor (Davies, 1978; Gribbin & Thompson, 1991). Tendo em vista essas definições e a assimetria em conflitos territoriais, que pode beneficiar residentes (Maynard Smith & Parker, 1976), duas hipóteses adicionais foram testadas: (1) machos que são residentes, independentes de seu tamanho, vencem mais interações territoriais do que machos não residentes e (2) machos residentes e vencedores apresentam maior tamanho corporal do que machos residentes perdedores.

Métodos

Local de estudo

O estudo foi realizado nas imediações da Estação Experimental de Biologia (S 15° 44' 04,9'' S, 47° 52' 57,9'' W), pertencente à Universidade de Brasília, ao longo das margens do Lago Paranoá no período de 09 de novembro de 2005 a 15 de maio de 2006. O Lago possui uma área superficial de 37,50 Km², perímetro de 111,87 Km, é localizado na cidade de Brasília, DF. O Lago foi formado pelo fechamento da barragem

do Rio Paranoá, e se apresenta perene, tendo a função de embelezamento da cidade e formação do microclima ao seu redor (Fonseca, 2001). A vegetação predominante na margem do lago na área de estudo é a gramínea *Brachiaria decumbens* (Fig. 1 c). A espécie de estudo, *Homeoura nepos*, utiliza folhas e ramos dessa gramínea para pouso e para a postura dos ovos onde a vegetação entra em contato com a superfície da água e tende a permanecer na área o ano inteiro (obs. pess.).

Coleta de dados

Para facilitar a observação e captura dos indivíduos, foi estipulado um transecto de 120 m ao longo da margem do lago, o qual foi subdividido em segmentos e marcado com fitas a cada metro. Em observações prévias foi verificado que dentro de uma área de 15 m² foi possível marcar um número suficiente de indivíduos (pelo menos 10) para realizar as observações e, também, dentro dessa área foi possível observar as interações com a menor incidência de perdas visuais durante os focais. Dessa forma, uma área de 15 m² foi escolhida aleatoriamente dentro do transecto e indivíduos de *H. nepos* foram capturados com rede entomológica e marcados com caneta indelével na asa anterior direita usando-se um código individual. Foram tomadas medidas de comprimento da asa anterior direita e do abdome com paquímetro manual (precisão 0,02 cm) e em seguida os animais foram liberados no mesmo local da captura. As capturas e observações foram realizadas no período de maior atividade dos animais, entre 09:30 e 14:30 (obs. pess.).

Após a soltura dos animais, dois observadores esperaram 15 min para iniciarem as observações. Após esse período ambos caminharam juntos pela margem até encontrar dois machos marcados com uma distância de até 1,5 m entre eles sendo um escolhido aleatoriamente para ser observado. As observações foram realizadas utilizando o método de observação focal de um macho por vez (*focal sampling*: Altmann, 1974), com duração média de 36 min (variação de 17 a 51 min). Durante a observação do

macho focal, as seguintes variáveis foram registradas: 1) densidade média de machos solitários por m^2 em torno do macho focal, contando o número de machos solitários em torno do macho focal numa área de, aproximadamente, $4 m^2$; 2) execução de comportamentos agonísticos (exibição de ameaça, face a face e perseguição, Fonseca, 1997, Fig. 2); 3) permanência ou abandono pelo macho focal do local do pouso em que foi observado pela primeira vez após uma interação com outro macho; e 4) deslocamento horizontal do macho focal da margem da água para dentro da vegetação.

Um macho foi considerado como residente quando, após uma interação agonística, voltava para o mesmo pouso e continuava executando exibições agonísticas contra possíveis invasores (Davies, 1978; Gribbin & Thompson, 1991). Uma interação foi classificada como agonística quando ocorreram conflitos consistindo de uma ou mais disputas entre um residente e um não residente (Waage, 1988). Observações anteriores mostraram que machos de *H. nepos* perseguem possíveis invasores após uma disputa até a borda de uma área com 1,6 m de diâmetro, aproximadamente. Portanto, essa área foi considerada como o território ou área defendida do macho focal. Quando um intruso invadia essa área, era perseguido e pousava fora da área, o macho invasor foi considerado perdedor e o focal vencedor. Quando um intruso permanecia pousado dentro da área considerada, depois de ter interagido com o macho focal, foi considerado empate e a interação não entrou nas análises dos resultados das interações. Quando um intruso interagiu com o focal e o expulsava para fora da área com 1,6 m de diâmetro, tomando sua posição no pouso, o focal foi considerado perdedor.

Análises estatísticas

As variáveis, comprimento de asa (*D'agostino- Pearson test*: asa de machos $K2 = 3,75, p = 0,15$; asa de fêmeas $K2 = 1,58, p = 0,45$) e de abdome (abdome de machos $K2 = 4,40, p = 0,11$, abdome de fêmeas $K2 = 0,91, p = 0,64$) assim como temperatura

(temperatura $K2 = 0,88$, $p = 0,64$) apresentaram distribuição normal. As variáveis interação agonística e densidade de machos precisaram ser transformadas para estarem de acordo com os pré-requisitos de normalidade do teste. Foi utilizado o $\log(x + 1)$ para essas variáveis, onde x é o número de interações registradas para cada macho focal e o número de machos por metro quadrado em cada observação focal, respectivamente (*D'agostino - Pearson test* para variáveis após transformação: interação: $K2 = 3,50$, $p = 0,17$; densidade de machos: $K2 = 0,78$, $p = 0,68$). A distância dos indivíduos observados em relação à água não apresentou distribuição normal (*D'agostino - Pearson test*, $K2 = 36,64$, $p < 0,001$), e mesmo após a transformação continuou não apresentando distribuição normal. Portanto, com essa variável foi utilizado testes não paramétricos.

Para testar a primeira hipótese foi utilizado o teste t para duas amostras, no qual as variáveis: comprimento abdominal e comprimento de asa de machos e fêmeas foram comparados.

Para avaliar a interferência de fatores extrínsecos e intrínsecos nas interações agonísticas utilizou-se uma correlação de Spearman para relacionar a distância ocupada pelos machos focais com as variáveis de interação, densidade de machos solitários e comprimento da asa dos machos. Para testar se o número de interações que um macho focal teve é uma função das variáveis de comprimento da asa, densidade de machos e temperatura do ar, foi utilizado o teste de regressão linear múltipla.

Para determinar se machos residentes venceram mais que machos não residentes (hipótese 3) utilizou-se um teste de qui-quadrado, respeitando a independência dos dados. Para avaliar se tamanho corporal é um fator que explica o resultado das interações, foi utilizada uma regressão logística e considerados somente os focais sem empates nas análises. O resultado, vencedor (1) e perdedor (0), foi relacionado com a diferença do comprimento da asa entre vencedor e perdedor (ver Kemp, 2000). Assim,

se o perdedor foi maior que o vencedor numa determinada interação, a diferença foi negativa. Em uma observação não foi possível determinar se o indivíduo focal foi ou não residente. Finalmente, para analisar diferenças entre o tamanho de asa de machos residentes e não residentes foi usado um Teste *t*.

Em cinco observações, machos focais venceram e perderam disputas dentro de uma interação, então, não foi possível qualificar esses machos como vencedores ou perdedores, sendo, portanto, excluídos das análises. Um caso extremo de tamanho corporal foi retirado das análises e cinco casos nos quais o tempo de observação foi considerado insuficiente (< 15 min), também foram excluídos. Os resultados foram analisados usando os pacotes estatísticos SPSS[®] 13.0 (2004) e BioEstat 4 (2005). Os dados são apresentados com médias \pm erro padrão.

Resultados

Morfometria de machos e fêmeas

Nos 75 dias de observação foram capturados e marcados 461 indivíduos, sendo 337 (73,1 %) machos e 124 (26,9%) fêmeas. Dois machos e uma fêmea fugiram antes do término das medidas abdominais. Não houve diferença entre os comprimentos de abdome de machos ($2,19 \pm 0,08$ cm, $N = 335$) e fêmeas ($2,20 \pm 0,09$ cm, $N = 123$) ($t = -0,93$; $p = 0,35$; $N = 458$). Entretanto, fêmeas apresentaram asas maiores ($1,64 \pm 0,08$ cm, $N = 124$) do que os machos ($1,51 \pm 0,06$ cm, $N = 337$) ($t = -19,10$; $p < 0,001$; $N = 461$).

Influências intrínsecas e extrínsecas sobre interações agonísticas entre machos

Dos 75 dias de observação, somente em 44 foi possível realizar observações focais, totalizando 74 machos. Dentre esses, foram registradas interações de 40 (54%) machos sem empates. Seis dos 74 machos (8,1%) interagiram com empate no resultado,

oito (10,8%) só interagiram com machos rivais não marcados, sete (9,5%) somente com fêmeas e 13 (17,6%) não interagiram com co-específicos, sendo, portanto, excluídos das análises dos resultados das interações (Hipótese 3).

A média das distâncias ocupadas pelos machos focais com relação à água variaram de 0 a 2,3 metros. Apesar de os machos diferirem quanto às distâncias que ocuparam em relação à margem da água (Kruskal Wallis test, $\chi^2 = 30,47$; $p < 0,05$; $N = 20$), não houve relação significativa entre a distância e o tamanho da asa ($r_s = 0,11$; $p = 0,64$; $N = 20$). Também não houve associação entre a densidade de machos e a distância desses em relação à água ($r_s = -0,36$; $p = 0,12$; $N = 20$). Não houve correlação entre a distância dos machos à água e a frequência de interações agonísticas ($r_s = -0,37$; $p = 0,11$; $N = 20$).

O modelo de regressão para o número de interações a partir das variáveis comprimento da asa, densidade de machos e temperatura foi significativo ($F_{3,65} = 30,75$; $r^2 = 0,57$; $p < 0,001$; $N = 68$), mas somente a variável densidade foi correlacionada significativamente com o número de interações ($\beta = 0,76$; $p < 0,001$; Fig. 3) (Tabela 1).

Residência, vencedores e tamanho corporal

O modelo de regressão logística aplicado à diferença de tamanho entre vencedores e perdedores não foi significativo ($\chi^2 = 0,33$; $p = 0,84$). Machos residentes ($N = 24$) venceram mais disputas do que machos não residentes ($N = 15$) ($\chi^2 = 15,94$; $p < 0,001$; $N = 39$, Fig. 4). Contudo, não houve diferença significativa entre o tamanho da asa de machos residentes ($1,52 \pm 0,06$, $N = 24$) e não residentes, ($1,53 \pm 0,06$, $N = 14$) ($t = -0,40$; $p = 0,70$). Os machos foram subdivididos em três categorias quanto ao tamanho das asas (pequenos, intermediários, grandes). Ocorreu uma predominância de machos com asas intermediárias. Não houve diferença significativa ao comparar

somente as classes extremas de asas (pequenas vs. grandes) quanto às condições dos machos em termos de residência ($\chi^2 = 3,17$; $p = 0,53$; $N = 39$) e vitória ($\chi^2 = 3,20$; $p = 0,53$; $N = 39$).

Discussão

Em muitas espécies de insetos fêmeas apresentam maior tamanho corporal em relação a machos, como o resultado de pressões seletivas tais como os custos metabólicos para a reprodução. As fêmeas utilizam a energia para a formação dos gametas, tornando-se mais pesadas e/ou maiores que os machos, enquanto esses utilizam a mesma energia em displays ou para procura de fêmeas, tornando-se mais exuberantes e/ou menores (Andersson, 1994). Portanto, o dimorfismo sexual encontrado para *Homeoura nepos*, favorecendo maior tamanho corporal para fêmeas, expresso no tamanho da asa, corroborando a primeira hipótese proposta, pode ser um exemplo da ocorrência da pressão seletiva citada acima. Esses resultados estão de acordo com estudos que identificaram, tanto na fase larval quanto nos estágios maduros, o dimorfismo sexual, no qual os machos são menores no tamanho corporal (asa e abdome) em espécies não territoriais de libélulas (Anholt *et. al.*, 1991; Stoks, 2000; Cordero *et. al.*, 2002; Crowley & Johansson, 2002; Thompson & Fincke, 2002; Johansson *et. al.*, 2005).

Foi possível verificar que em locais mais próximos da margem do lago, onde existe maior concentração de locais para oviposição, não ocorreu uma maior densidade de machos, nem tampouco os machos desses locais apresentaram maior tamanho corporal ou tiveram maior taxa de interação com outros machos. Portanto, foi possível rejeitar algumas predições da hipótese de impacto extrínseco de alguns fatores sobre o comportamento de interação agonística de machos. A localização dos machos nos locais

de postura das fêmeas pode ser influenciada por outros fatores, como densidade de fêmeas, que não foi analisada neste estudo, além de idade do macho. Essa última pode indicar uma experiência prévia, na qual machos escolheriam locais onde teriam maior acesso às fêmeas e aos seus locais de oviposição que, conseqüentemente, poderia estar relacionada ao potencial de manutenção de recursos (Tsubaki & Ono, 1987; e.g. borboletas, Kemp, 2000). Entretanto, houve forte relação entre a densidade de machos e a taxa de interação entre os machos, o que já foi registrado para outras espécies de insetos (Thornhill & Alcock, 1983). No sistema de acasalamento por “scramble competition”, o recurso necessário para que machos tenham sucesso reprodutivo se apresenta na forma de fêmeas livres. Portanto, indivíduos precisam sair vitoriosos de disputas em locais onde há alta concentração de machos solitários para conseguirem cópulas, ocasionando, assim, um aumento nas interações entre rivais nesses locais (Maynard-Smith, 1974; Waage, 1988). Dessa forma, pode-se inferir que há maior freqüência nas interações entre machos solitários em locais onde há maior densidade deles na espécie *H. nepos* porque, essas disputas são necessárias na determinação do sucesso reprodutivo de um indivíduo.

A temperatura do ar não interferiu na freqüência de interação entre machos de *H. nepos*. Apesar de outros estudos com libélulas terem mostrado uma relação positiva entre temperaturas altas e interações entre machos, e também com o sucesso reprodutivo desses (Banks & Thompson, 1985; Tsubaki & Ono, 1987; e.g. borboletas Kemp, 2000), é importante salientar que tais estudos foram realizados em regiões temperadas, onde ocorreu maior variação climática, com registros de temperaturas mais baixas. A temperatura na região Neotropical é menos variável, e na época em que o estudo foi realizado (verão – início outono), rapidamente atingiu um patamar médio elevado, com pouca variação diária. Portanto, pode-se especular que a temperatura teria menos

influência nas interações entre machos de libélulas em regiões tropicais do que em regiões temperadas.

No presente estudo comprovou-se que machos residentes venceram mais disputas do que machos não residentes sem, contudo, ocorrer diferença em tamanho corporal entre machos dos dois grupos. Apesar do tamanho corporal não ser um fator que determinou o resultado de disputas entre machos de *H. nepos*, refutando a hipótese proposta, a residência de machos pode ser um importante fator na determinação do resultado entre conflitos. Segundo a teoria de jogos, existe uma assimetria entre machos residentes e não residentes que deve influenciar o resultado das disputas agonísticas (Maynard-Smith & Parker, 1976). A residência de um território refere-se a um potencial de conseguir manter um recurso, no caso a área defendida, fazendo com que machos que não tenham esse potencial tenham desvantagens em disputas agonísticas (Maynard - Smith & Parker, 1976; Davies, 1978; Kemp, 2000; Gherardi, 2006). Sugere-se que machos residentes podem ter maior estoque energético que machos não residentes, conferindo uma vantagem fisiológica a esses animais, aumentando a assimetria (Parker, 1974; Marden & Rollins, 1994; Gribbin & Thompson, 1991). Em libélulas, por exemplo, machos residentes em territórios podem ter garantidas vantagens reprodutivas e aqueles que permanecem em pousos onde há maior probabilidade de encontro de fêmeas têm maior possibilidade de obterem maior sucesso reprodutivo do que machos que não permaneceram em um local fixo (Lederhouse, 1982; Waage, 1983 Gribbin & Thompson, 1991). Machos de *Coenagrion puella* que permaneceram mais tempo nos locais de oviposição conseguiram maior número de cópulas (Banks & Thompson, 1987) e, em *Enallagma hageni*, machos mais velhos que adotaram a estratégia de permanecer no local para encontrar parceiras também obtiveram maior sucesso de cópulas (Finke, 1985). Apesar de não ter sido avaliado o sucesso de cópulas dos machos de *H. nepos*, é

possível que o alto custo de manter a residência no período de maior atividade dos indivíduos seja compensado com um aumento na possibilidade de cópula. Além disso, como o tamanho corporal não é um fator que gera assimetria nos conflitos pode-se especular que essa característica morfológica não afete outros comportamentos sexuais.

O efeito da seleção sexual sobre o tamanho corporal de espécies de libélulas não territoriais, ou seja, aquelas que apresentam sistema de acasalamento por “scramble competition”, é uma questão ainda polêmica. Alguns autores sugerem que efeitos da seleção natural e sexual estabilizaram o tamanho corpóreo de indivíduos nas populações naturais ao longo do tempo (Banks & Thompson, 1985; Stoks, 2000; Cordero, 2000; Cordero *et al.*, 2002; Thompson & Fincke, 2002). Ou seja, no passado as diferentes distribuições de tamanho de diferentes populações, devido à ação da seleção sexual e natural, deslocaram obtendo uma curva com maior número de indivíduos com tamanho corporal médio. Em libélulas, alguns estudos tentam verificar a atuação da seleção sexual sobre o tamanho corporal de indivíduos. Entretanto, poucos estudos foram conclusivos, gerando controvérsias, como no estudo com *Coenagrion puella* foi observado que machos maiores, apesar de terem maior período de vida na fase madura, apresentaram baixo sucesso de cópula (Banks & Thompson, 1985). Já em outro estudo com a libélula *Lestes sponsa*, o tamanho corporal menor não conferiu maior sucesso de cópula (Stocks, 2000). Na espécie *H. nepos* nenhum extremo de tamanho conferiu vantagens nos comportamentos agonísticos. Como não foi observado o número de cópulas realizadas por esses machos, não é possível afirmar que um tamanho específico confere vantagens reprodutivas aos machos de *H. nepos*.

Devido à homogeneidade de distribuição dos locais de oviposição, baixa taxa de fidelidade do pouso pelos machos (obs. pess.), maior tamanho corporal da fêmea em relação ao macho e nenhuma vantagem corporal conferida aos machos nas disputas

territoriais, pode-se supor que o sistema de acasalamento através de “scramble competition” seja fortemente controlado pela fêmea em *H. nepos*, como observado em outros zigópteros da família Coenagrionidae (Conrad & Pritchard, 1988; Fincke, 1985, 1997; Johansson *et al.*, 2005). Ademais, foi verificado que a concentração de machos solitários num local, onde provavelmente se encontrarão fêmeas, é determinante na frequência das disputas agonísticas e que, aparentemente, não existe atuação da seleção intra-sexual no tamanho corporal de machos, já que essa característica não conferiu vantagens nas disputas agonísticas. Contudo, seria interessante a continuação do estudo a fim de verificar quais vantagens em termos reprodutivos são conferidos aos machos residentes vencedores e se existe uma seleção atuando no tamanho corporal quanto à escolha da fêmea.

Referências Bibliográficas

- Altmann, J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, 48: 227 - 265.
- Andersson, M. 1994. *Sexual Selection*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Anholt, B. R., Marden, J. H. & Jenkins, D. M. 1991. Patterns of mass gain and sexual dimorphism in adult dragonflies (Insecta: Odonata). *Canadian Journal of Zoology*, 69: 1156 - 1163.
- Aragón, P., López, P. & Martín, J. 2006. Roles of male residence and relative size in the social behavior of Iberian rock lizard, *Lacerta monticola*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 59: 762 - 769.
- Banks, M. J. & Thompson, D. J. 1985. Lifetime mating success in the damselfly *Coenagrion puella*. *Animal Behaviour*, 33: 1175 - 1183.
- Carchini, G., Chiarotti, F., Di Domenico, M. & Paganotti, G. 2000. Fluctuating asymmetry, size and mating success in males of *Ischnura elegans* (Vander Linden) (Odonata: Coenagrionidae). *Animal Behaviour*, 59: 177 - 182.
- Cobert, P. S. 1980. Biology of Odonata. *Annual Review of Entomology*, 25: 189 - 217.
- Conrad, K. F. & Pritchard, G. 1988. The reproductive behavior of *Argia vivida* Hagen: an example of a female-control mating system (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica*, 17: 179 - 185.
- Cordero, A. 1989. Reproductive behaviour of *Ischnura graellsii* (Rambur) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica*, 18: 237 - 244.
- Cordero, A., Santolamazza-Carbone, S. & Utzeri, C. 1997. Male mating success in a natural population of *Ischnura elegans* (Vander Linden) (Odonata: Coenagrionidae). *Odonatologica*, 26: 459 - 465.

- Cordero, A. 2000. An analysis of multivariate selection in a non-territorial damselfly (Odonata: Coenagrionidae). *Etología*, 8: 37 - 41.
- Cordero, A., Egidio Pérez, F. J. & Andrés, J. A. 2002. The effect of handling damage, mobility, body size and fluctuating asymmetry on lifetime mating success of *Ischnura graellsii* (Rambur) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica*, 31: 117 - 128.
- Córdoba-Aguilar, A. 1992. Comportamiento reproductivo y policromatismo en *Ischnura denticollis* Burmeister (Zygoptera: Coenagrionidae). *Bulletin of American Odonatology*, 1: 57 - 63.
- Córdoba-Aguilar, A. 2000. Reproductive behaviour of the territorial damselfly *Calopteryx haemorrhoidalis austriaca* Ochran (Zygoptera: Calopterygidae). *Odonatologica*, 29: 295 - 305.
- Córdoba-Aguilar, A. 2001. Sperm displacement ability in the damselfly *Calopteryx haemorrhoidalis austriaca* Ochran: no effect of male age, territorial status, copulation duration and syn-copulatory behavior (Zygoptera: Calopterygidae). *Odonatologica*, 30: 375 - 380.
- Crowley, P. H. & Johansson, F. 2002. Sexual dimorphism in Odonata: age, size and sex ratio at emergence. *Oikos*, 96: 364 - 378.
- Davies, N. B. 1978. Territorial defence in the speckled wood butterfly (*Parage aegeria*): the resident always wins. *Animal Behaviour*, 26: 138 - 147.
- De Marco, P. Jr. & Peixoto, P. E. C. 2004. Population dynamics of *Hetaerina rosea* Selys and its relationship to abiotic conditions (Zygoptera: Calopterygidae). *Odonatologica*, 33: 73 - 81.
- De Marco, P. Jr. & Resende, D. C. 2002. Activity patterns and thermoregulation in a tropical dragonfly assemblage. *Odonatologica*, 31: 129 - 138.

- Fincke, O. M. 1985. Alternative mate-finding tactics in a non-territorial damselfly (Odonata: Coenagrionidae). *Animal Behaviour*, 33: 1124 - 1137.
- Fincke, O. M. 1992. Consequences of larval ecology for territoriality and reproductive success of a neotropical damselfly. *Ecology*, 73: 449 - 462.
- Fincke, O. M. 1997. Conflict resolution in the Odonata: implications for understanding female mating patterns and female choice. *Biological Journal of the Linnean Society*, 60: 201 - 220.
- Fonseca, F. O. (org.). 2001. *Olhares sobre o Lago Paranoá*. 1° ed. Secretaria do Meio Ambiente e Recursos Hídricos, Brasília, DF.
- Fonseca, R. R. 1997. Aspectos do comportamento reprodutivo de *Ischnura fluviatilis*, Selys, 1876 (Odonata: Coenagrionidae). *Tese de Mestrado*, Instituto de Biologia, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, Rio de Janeiro.
- Gherardi, F. 2006. Fighting behavior in hermit crabs: the combined effect of resource-holding potential and resource value in *Pagurus longicarpus*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 59: 500 - 510.
- Grafen, A. 1987. The logic of divisively asymmetric contests: respect for ownership and desperado effect. *Animal Behaviour*, 35: 462 - 467.
- Gribbin, S. & Thompson, D. J. 1991. The effects of body size on territorial disputes and short-term mating success in the damselfly *Pyrrhosoma nymphula* (Sulzer) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Animal Behaviour*, 41: 689 - 695.
- Hagelin, J. C. 2002. The kinds of traits involved in male-male competition: a comparison of plumage, behavior, and body size in quail. *Behavioral Ecology*, 13: 32 - 41.

- Hernández, M. M. & Benson, W. W. 1998. Small-male advantage in the territorial tropical butterfly *Heliconius sara* (Nymphalidae): a paradoxical strategy? *Animal Behaviour*, 56: 533 - 540.
- Hilfert-Ruppell, D. 1998. Temperature dependence of flight activity of Odonata by ponds. *Odonatologica*, 27: 45 - 59.
- Johansson, F., Crowley, P. H. & Brodin, T. 2005. Sexual size dimorphism and sex ratios in dragonflies (Odonata). *Biological Journal of the Linnean Society*, 86: 507 - 513.
- Kozłowski, J. 1989. Sexual size dimorphism: a life history perspective. *Oikos*, 54: 253 - 255.
- Lederhouse, R. C. 1982. Territorial defense and lek behavior of the black swallowtail butterfly, *Papilio polyxenes*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 10: 109 - 118.
- Kemp, D. J. 2000. Contest behavior in territorial male butterflies: does size matter? *Behavioral Ecology*, 11: 591 - 596.
- Marden, J. H. & Rollins, R. A. 1994. Assessment of energy reserves by damselflies engaged in aerial contests for mating territories. *Animal Behaviour*, 48: 1023 - 1030.
- Maynard Smith, J. 1974. The theory of games and the evolution of animal conflicts. *Journal of Theoretical Biology*, 47: 209 - 221.
- Maynard Smith, J. & Parker, G. A. 1976. The logic of asymmetric contests. *Animal Behaviour*, 24: 159 - 175.
- McMillan, V. E. 1991. Variable mate-guarding behavior in the dragonfly *Plathemis Lydia* (Odonata: Libellulidae). *Animal Behaviour*, 41: 979 - 987.
- Moore, A. J. 1990. The evolution of sexual dimorphism by sexual selection: the separate effects of intrasexual selection and intersexual selection. *Evolution*, 44: 315 - 331.

- Naraoka, H. 2001. Post-copulatory behavior in the dragonfly *Sympetrum parvulum* Bartenef (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica*, 30: 411 - 422.
- Parker, G. A. 1974. Assessment strategy and evolution of fighting behaviour. *Journal of Theoretical Biology*, 47: 223 - 243.
- Prenter, J., Elwood, R. W. & Montgomery, I. 2003. Mate guarding, competition and variation in size in male orb-web spiders, *Metellina segmentata*: a field experiment. *Animal Behaviour*, 66: 1053 - 1058.
- Sherrat, T. N. & Forbes, M. R. 2001. Sexual differences in coloration of Coenagrionidae damselflies (Odonata): a case of intraspecific aposematism? *Animal Behaviour*, 62: 653 - 660.
- Singer, F. 1987. A physiological basis of variation in postcopulatory behavior in a dragonfly *Sympetrum obtrusum*. *Animal Behaviour*, 35: 1575 - 1577.
- Sokolovska, N., Rowe, L. & Johansson, F. 2000. Fitness and body size in mature odonates. *Ecological Entomology*, 25: 239 - 248.
- Stoks, R. 2000. Components of lifetime mating success and body size in males of a scrambling damselfly. *Animal Behaviour*, 59: 339 - 348.
- Thompson, D. J. & Fincke, O. M. 2002. Body size and fitness in Odonata, stabilizing selection and a meta-analysis too far? *Ecological Entomology*, 27: 378 - 384.
- Thornhill, R. & Alcock, J. 1983. *The Evolution of Insect Mating System*. 1 ed. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Tsubaki, Y. & Ono, T. 1987. Effects of age and body size on the male territorial system of the dragonfly, *Nannophyla pygmea* Rambur (Odonata: Libellulidae). *Animal Behaviour*, 35: 518 - 525.
- Waage, J. K. 1983. Sexual selection, EES theory and insect behavior: some examples from damselflies (Odonata). *Florida Entomologist*, 66: 19 - 31.

Waage, J. 1988. Confusion over residency and escalation of damselfly territorial disputes. *Animal Behaviour*, 36: 586 - 595.

Tabela 1. Coeficientes parciais da regressão linear múltipla da variável interação de machos com as variáveis: comprimento de asa, densidade de machos e temperatura do meio.

	Coeficiente	p
Asa	- 0,12	= 0,13
Densidade	0,76	< 0,001
Temperatura	- 0,01	= 0,87



Figura 1. (A) Macho e (B) fêmea de *Hoemoura nepos* no local de estudo (C) no Lago Paranoá – Estação Experimental de Biologia - UnB.

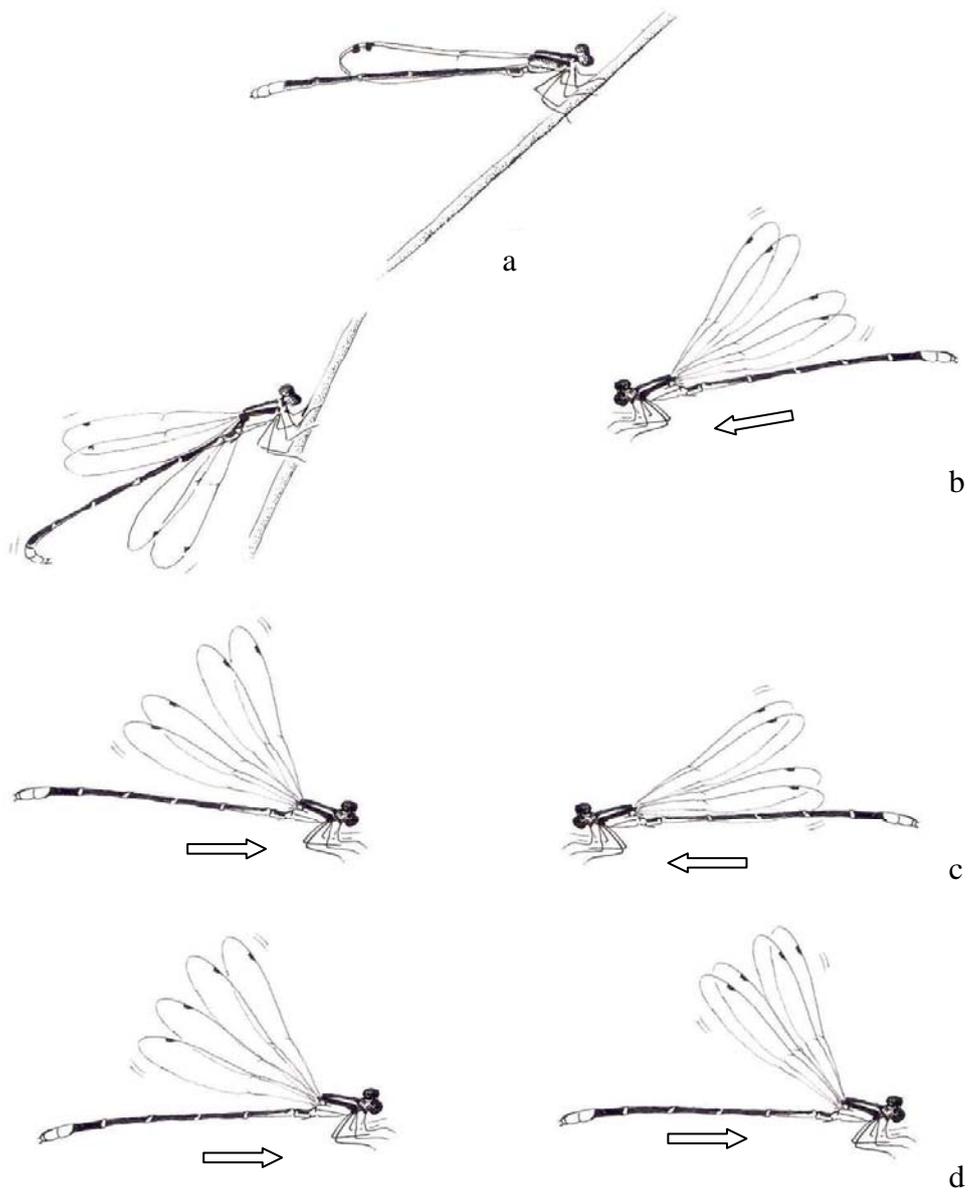


Figura 2. Interações agonísticas entre machos de *Homeoura nepos*. a) Macho pousado; b) macho pousado executa exibição de ameaça com a aproximação de outro macho do seu pouso; c) quando intruso persiste na invasão, macho do pouso voa em direção, executando face a face com o intruso; d) macho vencedor da interação expulsa macho intruso executando perseguição. (Desenhos por Pedro de Podestá)

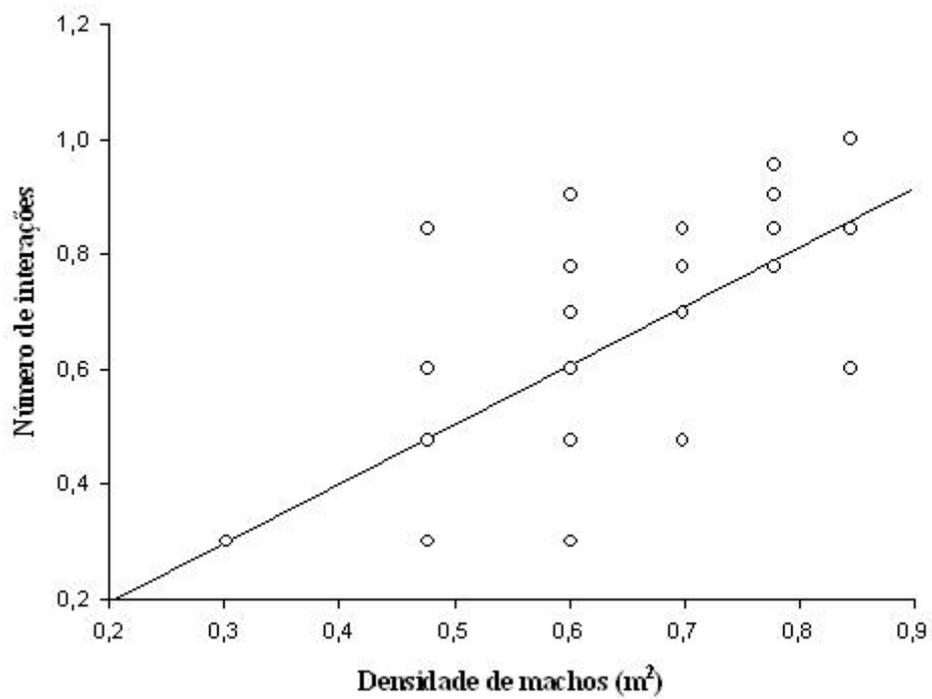


Figura 3. Relação entre o número de interações e a densidade de machos de *Homeoura nepos* no local das observações (variáveis transformadas em $\log(x + 1)$).

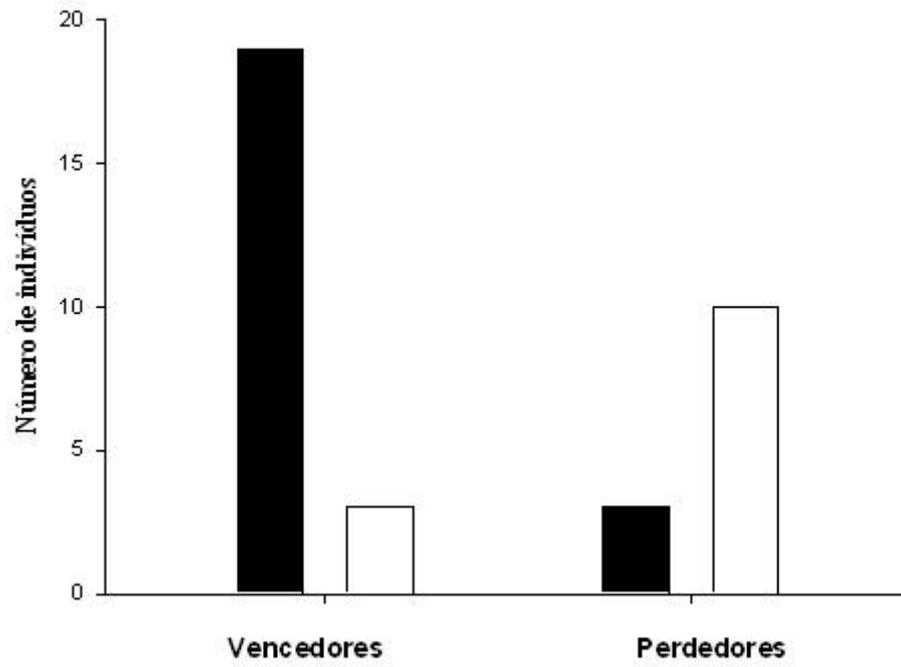


Figura 4. Frequência de residentes (■) e não residentes (□) nas categorias de vencedores e perdedores, resultado das interações entre machos de *H. nepos*.

Capítulo 2 – Evidências contrárias à hipótese de guarda de parceiras: novas sugestões para espécies de libélulas tropicais

Introdução

Na seleção intra-sexual, machos competem entre si para terem acesso a fêmeas ou a recursos utilizados por elas, aumentando assim o número de fêmeas que são atraídas e, conseqüentemente, seu sucesso reprodutivo (Thornhill & Alcock, 1983; Andersson, 1994). Essa competição pode ocorrer antes ou depois da cópula, ou após a fertilização. No primeiro caso, machos empenham-se em ataques diretos contra outros machos para a posse da fêmea ou de territórios que contenham recursos atrativos para a postura. Em espécies nas quais as fêmeas copulam mais de uma vez, machos retiram o esperma do antecessor, exemplificando uma tática de competição pós-cópula. Mesmo após a fertilização dos ovos, machos podem induzir aborto na fêmea ou mesmo causar infanticídio (Thornhill & Alcock, 1983; Andersson, 1994).

Existem duas estratégias pós-cópula para a guarda da fêmea em libélulas e cada uma está relacionada ao status do macho (Alcock, 1994; Shenk *et al.*, 2004). A primeira delas é guarda com contato, também conhecida como tandem, que é uma ligação física mantida desde antes da cópula, durante a cópula e que pode também durar toda (ou parte) da postura de ovos (Corbert, 1980; Cordero *et. al.*, 1995). Esse tipo de guarda é usualmente (mas nem sempre) executado por machos “não territoriais” e ocorre quando o custo fisiológico (energético) e o risco de predação são menos importantes frente à necessidade de garantia de paternidade da maioria dos ovos da fêmea (Thornhill & Alcock, 1983, 1994; Latty, 2006). Machos entram em tandem com a fêmea após a cópula e esta geralmente oviposita em locais que não aqueles onde ocorreu a cópula (Cordero, 1989; Córdoba-Aguilar, 1992; Fincke, 1997). Para machos territoriais, que adotam a estratégia de guarda com tandem, o custo da perda territorial (tanto de

conseguir cópulas adicionais como de perder a dominância sobre o território) deve ser compensado pelo adicional de ovos que conseguirá fertilizar ao manter-se em contato direto com a fêmea (Singer, 1987). O segundo tipo de guarda da fêmea é a guarda sem contato que normalmente ocorre com machos territoriais e tem as seguintes vantagens: os machos podem defender a integridade do seu território e podem também copular com novas fêmeas que chegarem ao seu território, já que o custo da perda do território é muito alto, tanto em termos fisiológicos quanto reprodutivos (Waage, 1983; Alcock, 1994). Contudo, essa estratégia pode ser desvantajosa, porque a eficiência em termos de garantia de paternidade da guarda sem contato é baixa se comparada aos machos que realizam o tandem (Thornhill & Alcock, 1983; Waage, 1983; Alcock, 1994; Shenck *et al.*, 2004).

Outros fatores que influenciam o comportamento de guarda da fêmea são a densidade de machos solitários, de fêmeas solitárias, e, conseqüentemente, a razão sexual operacional da população (McLain, 1989; Alcock, 1994; Knox & Scott, 2005; Latty, 2006). Em locais onde a razão sexual é enviesada para machos e a sua densidade é alta nos locais de postura, machos permanecem e tandem por mais tempo, pois a garantia de sucesso reprodutivo compensa os custos como o de manter o tandem, tais como maior risco de predação e de interferência de machos solitários (McLain, 1989; Alcock, 1994; Radwan & Silva-Jothy, 1996; Naraoka, 2001; Knox & Scott, 2005). Por outro lado, em locais onde a densidade de fêmeas é maior, ou onde há um equilíbrio na razão sexual operacional, espera-se que ocorra guarda sem contato (Knox & Scott, 2005), ou o tandem de duração reduzida, pois o custo do tandem não compensa os ganhos para machos que não o adotam, tais como cópulas adicionais (Latty, 2006; Alcock, 1994). O tamanho corporal de fêmeas e de machos (Knox & Scott, 2005) e o

status reprodutivo (virgem ou não virgem) de uma fêmea podem também influenciar o tempo de guarda após a cópula (Andrés & Cordero, 2000; Uhía & Cordero, 2005).

A guarda do macho, provavelmente, ocorre devido à vantagem de ser o último a inseminar a fêmea antes da postura dos ovos. Essa vantagem denominada de precedência do último esperma (Thornhill & Alcock, 1983; Alcock, 1994; Andersson, 1994; Fincke, 1997) ocorre em espécies nas quais a fêmea copula mais de uma vez, normalmente utilizando o esperma da última cópula para fertilizar uma porcentagem maior dos seus ovos (Thornhill & Alcock, 1983, Eberhard, 1985). Em espécies em que a fêmea tem dois órgãos armazenadores de esperma, como na maioria das libélulas (Eberhard, 1987; Córdoba- Aguilar, 2002; Uhía & Cordero-Riviera, 2005) e nas quais a fertilização é interna, a fêmea tem o controle na escolha do esperma e, conseqüentemente, sobre a fertilização dos ovos. Como não é necessário mais de uma cópula para preencher o estoque espermático, essa escolha conhecida como competição espermática é uma pressão seletiva no desenvolvimento de genitálias com morfologias que favorecem os machos induzir maior fertilização (Eberhard, 1985). A escolha da fêmea pode ocorrer durante a cópula (Andrés & Cordero, 2000; Uhía & Cordero, 2005) ou pode selecionar comportamentos nos machos como a guarda da parceira, em que o tempo que o macho permanece em cópula e/ou em tandem pode determinar a utilização de seu esperma pela fêmea (Eberhard, 1985).

Fatores climáticos, tais como temperatura, velocidade do vento e luminosidade, também exercem grande influência na habilidade de vôo e, conseqüentemente, no comportamento reprodutivo de insetos termo-regulados, incluindo libélulas (May, 1976; Heinrich, 1996; De Marco & Resende, 2002). Em locais onde a temperatura é alta e a velocidade do vento é baixa, esses animais são capazes de atingir alta temperatura torácica, diminuindo os custos fisiológicos do vôo, permitindo vôos prolongados e

comportamentos reprodutivos dependentes do vôo, como o tandem. Baixas temperaturas e muito vento aumentam o custo fisiológico do vôo, fazendo com que esses animais permaneçam mais em pouso do que em atividades de vôo (Singer, 1987; Hilfert-Ruppell, 1998; De Marco & Resende, 2002).

O objetivo geral deste estudo foi determinar quais os possíveis fatores que influenciam o tempo do tandem e os eventos de postura realizados por fêmeas da libélula *Homeoura nepos* (Zygoptera: Coenagrionidae) sob a guarda do macho. Mais especificamente, três hipóteses foram testadas. A primeira hipótese é de que o comportamento de tandem deve sofrer influência da densidade populacional de machos e de fêmeas no local de acasalamento. As seguintes predições foram feitas sobre essa hipótese: 1) o tempo de tandem pós-cópula durante a postura é maior quando há alta densidade de machos no mesmo local; 2) os eventos de postura da fêmea em tandem são mais freqüentes nos locais de baixa densidade de machos, pois esses locais seriam mais propícios devido ao menor número de intervenções de outros machos (Alcock, 1994); 3) o tempo de tandem pós-cópula é menor onde ocorrem outras fêmeas no local da postura; 4) os eventos de postura ocorrem com maior freqüência em locais onde há presença de outras fêmeas. Dado que o tamanho de machos em artrópodes pode ser um indicativo de sua habilidade de permanecer na guarda por mais tempo (Thornhill & Alcock, 1983; Prenter *et. al.*, 2003; Knox & Scott, 2005; Bel-Venner & Venner, 2006), a segunda hipótese testada neste trabalho foi de que o tamanho corporal do macho influencia diretamente o tempo de tandem. A predição é de que existe uma correlação positiva entre tamanho de machos e tempo de tandem. Finalmente, a terceira hipótese testada foi de que o tempo de tandem será maior quando os custos fisiológicos para mantê-lo forem reduzidos em função de fatores climáticos, gerando as seguintes predições: 1) em dias

com alta temperatura o tempo de tandem será maior e, 2) em dias com pouco vento, os machos permanecerão em tandem por mais tempo.

Métodos

Organismo modelo

A espécie estudada foi *Homeoura nepos* Selys 1876, cujos machos são menores que as fêmeas apresentam o tórax preto com manchas azuis, abdome preto na superfície dorsal, com os três últimos segmentos cobertos de azul brilhante. A fêmea apresenta a mesma coloração no tórax, mas os três últimos segmentos abdominais são pretos com manchas azuis. Os machos chegam antes das fêmeas às margens do lago (local de postura dos ovos) e entram em conflito com outros machos para ocupação de pousos na vegetação (obs. pess.). As fêmeas apresentam oviposição endofítica (dentro de tecidos vegetais) em ramos localizados na superfície da água. Essa é uma característica presente em diversas espécies da família Conegrionidae (Cobert, 1980; Conrad & Pritchard, 1988; Cordero, 1989; Córdoba-Aguilar, 1992).

Local de estudo

O estudo foi realizado ao longo das margens do Lago Paranoá, nas imediações da Estação Experimental de Biologia (15° 44' 04,9'' S, 47° 52' 57,9'' W), pertencente à Universidade de Brasília, no período de junho a setembro de 2006. O Lago possui uma área superficial de 37,50 Km², perímetro de 111,87 Km, é localizado na cidade de Brasília, DF. O Lago foi formado pelo fechamento da barragem do Rio Paranoá, e se apresenta perene, tendo a função de embelezamento da cidade e formação do microclima ao seu redor (Fonseca, 2001). A vegetação predominante na margem do lago na área de estudo é a gramínea *Brachiaria decumbens* e a espécie de estudo, *H.*

nepos é também abundante na área e utiliza folhas e ramos de *B. decumbens* para pouso e para a postura dos ovos nas partes em contato com a superfície da água (obs. pess.).

Coleta de dados

Para facilitar a observação e determinar a área de utilização de espaço das libélulas, foi estipulado um transecto de 120 m ao longo da margem do lago, o qual foi subdividido em segmentos e marcado com fitas a cada metro. As observações foram realizadas no período de maior atividade dos animais, entre 09:30 h e 14:30 h (obs. pess.). Indivíduos não foram marcados, pois devido à mobilidade geral dos animais e também do casal durante o tandem pós-cópula, a probabilidade de reencontrar um animal solitário marcado no local era baixa (obs. pess.). Dois observadores caminhavam ao longo do transecto e ao encontrarem uma cópula esta era acompanhada até o momento do início do tandem, no qual os dados começavam a ser coletados até o término desse.

Durante o tandem (período em que ocorre a postura da fêmea sob guarda), o casal foi acompanhado por dois observadores próximos (< 2 m) o que não interferiu no comportamento dos demais (obs. pess.). A duração de tandem variou de 01:52 min a 74:00 min. O primeiro observador monitorou toda a atividade do casal em tandem (utilizando o método de observação focal; Altmann, 1974) e registrou o tempo total de tandem ao final. O segundo observador quantificou os eventos de postura que a fêmea executou enquanto em tandem (veja abaixo), sem quantificar o número de ovos. A partir do primeiro minuto de tandem, esse observador também realizou censos visuais (raio aproximado de 1 m) em intervalos de 3 min, contando o número de machos pousados e registrando presença ou ausência de fêmeas solitárias pousadas no local. Assim, a densidade média local de machos na área utilizada pelo casal foi obtida dividindo-se a

soma da média de machos por metro quadrado obtida em cada censo pelo número total de censos realizados durante o período de observação.

Um evento de postura foi definido como sendo um movimento do abdome da fêmea contra a vegetação (Cordero, 1989). Na maioria das observações foi possível visualizar o arrasto das cerdas do aparelho ovipositor feminino na folha durante a postura dos ovos. A partir do momento que a fêmea levantava o abdome afastando-o da folha, o evento foi considerado encerrado. Se a fêmea iniciava outro movimento de aproximação do abdome contra a mesma folha, após ter erguido seu abdome, essa observação foi considerada como um novo evento de postura.

Durante cada período de observação a temperatura do ar foi obtida com um termo-higrômetro digital. Uma escala utilizando-se um ramo vertical pendente de vegetação foi usada para determinar a ação do vento. Quando o ramo não se movia, permanecendo na posição vertical indicando ausência de vento, o valor adotado na escala foi zero. Quando o ramo pendia entre 0 e 30°, aproximadamente, indicando vento leve, representou-se como um na escala; entre 30 e 60°, representou-se como dois (vento médio) e, quando o ramo pendia entre 60 e 90° foi representado três na escala indicando vento forte. Ao final da observação, a área total utilizada pelo casal foi estimada, somando as marcações na vegetação de um m² de área que o casal percorreu durante o tandem.

Alguns indivíduos foram capturados com puçá após se soltarem do tandem para análises morfométricas. Após serem medidos quanto ao comprimento da asa direita e abdome com paquímetro (precisão de 0,02 cm), os insetos foram coletados e guardados em solução de álcool 70% sendo depositados na Coleção de Insetos Aquáticos, no Departamento de Entomologia do Museu Nacional, da UFRJ, sob curadoria da Prof^a. Dr^a. Janira Costa.

Análises estatísticas

As variáveis, densidade de macho (Shapiro-Wilk test: $W = 0,98, p = 0,65$) e temperatura ($W = 0,98, p = 0,76$), apresentaram distribuição normal. Para atingir os pré-requisitos de normalidade do teste, foram necessárias transformações nas variáveis tempo (raiz quadrada) e eventos de postura ($\log(x + 1)$; $x =$ número posturas para fêmea em tandem) (Shapiro-Wilk test para variáveis após transformação: tempo: $W = 0,96, p = 0,10$; eventos de postura: $W = 0,95, p = 0,07$).

Para testar a hipótese um, foi utilizado o teste de regressão linear para verificar se a duração do tandem (predição 1) e a frequência dos eventos de postura (predição 2) são influenciadas pela densidade de machos e para analisar diferenças entre o tempo de tandem (predição 3) e os eventos de postura (predição 4) em locais com ausência e presença de fêmeas foi usado um Teste t .

Para verificar se o tamanho do macho foi uma influencia na permanência do tandem, foi utilizado o teste de regressão linear entre o tamanho da asa de machos coletados e o tempo de tandem.

O mesmo teste foi usado para testar a primeira predição da terceira hipóteses, a relação entre temperatura e densidade de macho, tempo de guarda e eventos de postura. Utilizou-se uma ANOVA para avaliar a influência do vento sobre a duração do tandem (predição 2). Um caso extremo foi retirado das análises. Os dados foram analisados usando o pacote estatístico SPSS[®] 13.0 (2004) e BioEstat 4 (2005). Os dados são apresentados com médias \pm erro padrão.

Resultados

No período de 28 dias de atividades de campo foi possível monitorar 59 casais em 79 h de observação. Dentre os casais observados, 46 (78%) foram usados nas análises e dos 13 (22%) restantes, seis se perderam de vista dos observadores, quatro

foram observados quando o tandem já tinha se iniciado e não entraram para as análises, uma fêmea de um casal foi predada pela fêmea de *Ischnura fluviatilis* (Zygoptera: Coenagrionidae) durante o tandem pós-cópula, em um casal a fêmea se soltou do tandem e outro casal foi excluído das análises por conter um valor extremo na densidade de machos (Shapiro Wilk test, $p < 0,05$). A área média utilizada pelos casais durante o tandem foi de $4,28 \pm 2,38 \text{ m}^2$ (com variação entre 1,0 a $10,0 \text{ m}^2$).

Influências da densidade de machos e fêmeas

Não houve relação significativa entre o tempo de tandem com a densidade de machos no local de postura das fêmeas durante a guarda ($F_{1,44} = 1,67$; $r^2 = 0,01$; $p = 0,20$; $N = 46$). Contudo, houve uma relação significativa muito fraca entre a frequência dos eventos de postura e a densidade de machos no local ($F_{1,44} = 4,90$; $r^2 = 0,08$; $p < 0,05$; $N = 46$, Fig. 1a). Houve também uma relação positiva entre o tempo de tandem e a frequência dos eventos de postura ($F_{1,44} = 35,95$; $r^2 = 0,44$; $p < 0,001$; $N = 46$, Fig.1b). O tempo de tandem em locais com fêmeas foi maior ($25,71 \pm 3,13 \text{ min}$, $N = 29$) do que em locais sem fêmeas ($16,44 \pm 2,14 \text{ min}$, $N = 17$) ($t = 2,10$, $p < 0,05$). Não houve diferenças significativas nas frequências dos eventos de postura durante a guarda em locais com ou sem fêmeas ($t = 1,52$, $p = 0,14$, $N = 46$, Tabela 1).

Tamanho do macho

O tamanho médio de abdome dos machos foi de $2,20 \pm 0,05 \text{ cm}$ (variando entre 2,09 e 2,27 cm), enquanto que de asa foi de $1,52 \pm 0,04 \text{ cm}$ (variando entre 1,44 e 1,57 cm). Não houve relação significativa entre o tamanho do macho (comprimento de asa) e o tempo de tandem ($F_{2,13} = 0,59$; $r^2 = 0,08$; $p = 0,57$; $N = 16$).

Variação climática

A temperatura nos dias de observação variou de $25,1^\circ\text{C}$ a $36,1^\circ\text{C}$, com temperatura média de $30,5^\circ\text{C}$. Houve uma correlação negativa significativa fraca entre a

densidade de machos e a temperatura ($F_{1,44} = 6,64$; $r^2 = 0.11$; $p < 0,05$; $B = - 0,36$; $N = 46$; Fig. 2). Também houve uma tendência de a temperatura ser maior ($31,41 \pm 2,46^\circ\text{C}$, $N = 17$) em locais onde não foram registradas fêmeas, enquanto em locais com temperaturas mais amenas, ocorreu o registro de fêmeas ($30,08 \pm 1,56^\circ\text{C}$, $N = 29$) ($t = - 2,27$, $p = 0,05$, $N = 46$, Tab. 1). Ocorreu uma tendência positiva, porém não chegando a ser significativa, entre o tempo de tandem e a temperatura ($F_{1,44} = 3,10$; $r^2 = 0.04$; $p = 0,08$; $N = 46$). Não houve influência do vento na duração do tandem ($F_{3, 42} = 0,55$, $p = 0,65$, $N = 45$).

Discussão

No presente estudo foram refutadas várias previsões relativas à influência da densidade local de outros indivíduos sobre o tempo de tandem. Foi verificado que a densidade de machos solitários no local de postura das fêmeas em tandem não interferiu no tempo de tandem. Tal resultado também foi encontrado para a libélula *Sympetrum obtrusum*, que apresenta os dois tipos de guarda (tandem e guarda sem contato). No mesmo estudo verificou-se que machos não permanecem em tandem depois da cópula em baixas temperaturas e alta velocidade do vento (Singer, 1987). Segundo esse autor, o tandem é muito custoso fisiologicamente e fatores fisiológicos são prioritários na determinação de ocorrência de tandem. Outros estresses fisiológicos também podem interferir no tempo de tandem. Machos de *H. nepos* permanecem grande parte do dia defendendo pousos à espera de fêmeas e forrageiam pouco nesses períodos (obs. pess.). É possível que uma baixa reserva calórica possa também afetar diretamente a energia disponível para o vôo, podendo assim influenciar a duração do tandem. Por exemplo, observou-se que machos do besouro japonês, *Popillia japonica*, sob o estresse fisiológico de fome, tenderam a ter menor tempo de guarda que machos alimentados (Saeki *et. al.*, 2005).

Foi verificado que o tempo de tandem interferiu positivamente na frequência dos eventos de postura e, foi registrado que uma maior densidade de machos estava fracamente relacionada com o número de eventos de postura. Então provavelmente o tempo de tandem pode ser um dos fatores avaliados que mais determina a variação na frequência dos eventos de postura. Machos de libélula têm a habilidade de localizar locais de maior qualidade para a postura dos ovos (Cobert, 1980; Wildermuth, 1993), sendo que a oviposição não ocorre necessariamente no local da cópula. É possível que machos de *H. nepos* levem a fêmea para realizar a postura em locais onde há melhor qualidade de áreas para a postura e a procura desses locais faz que o tandem seja prolongado e, conseqüentemente, a frequência dos eventos também. A vantagem de levar fêmeas para que realizem postura em bons locais pode sobrepor aos eventuais custos de interferências realizadas por outros machos e também aos riscos de predação, pois considera-se que a escolha do local de oviposição seja uma forma de cuidado parental e uma maneira de aumentar o sucesso reprodutivo (Thornhill & Alcock, 1983; Rehfeldt, 1990).

Os resultados do atual trabalho contrariam a predição de que o tempo de tandem deva ser menor em locais com mais fêmeas (Alcock, 1994). Na verdade, foi encontrado justamente o padrão contrário: o tempo de tandem foi maior para casais em locais onde havia outras fêmeas nas imediações. O fato de ocorrerem muitas fêmeas em determinados locais pode ser uma indicação da qualidade ambiental para a oviposição e, nesses locais os machos podem permanecer mais tempo em tandem pelos mesmos motivos apresentados anteriormente: aumentar a frequência de postura em um local de alta qualidade para a sobrevivência da prole, e conseqüentemente, aumentar seu sucesso reprodutivo. Vantagens como essas devem compensar os custos em perder cópulas adicionais nas áreas com fêmeas. Locais com baixa ocorrência de fêmeas talvez

indiquem ao macho que o tempo de permanência em tandem seja, portanto, de pouca efetividade, em termos de eficiência de postura em locais de qualidade.

Quando fêmeas ovipositam solitariamente avaliam a presença de outras fêmeas na área para a escolha do local de postura (Rehfeldt, 1990). Contudo, os eventos de postura durante o tandem de *H. nepos* não variaram de acordo com a presença ou ausência de fêmeas nos locais de postura. Como o tempo de tandem determina a variação na frequência dos eventos de postura e como o tempo de tandem variou em áreas com e sem fêmeas, a duração do tandem deve ser o fator principal para garantir o maior sucesso de fertilização devido aos motivos já expostos anteriormente.

Não foi encontrada relação entre o tamanho corporal e o tempo de tandem. Apesar dessa relação ocorrer em outros artrópodes (aranhas: Prenter *et. al.*, 2003, Belvenner & Venner, 2006; besouros: Knox & Scott, 2005; isópodes: Bertin & Cèzilly, 2005), em libélulas outras características físicas e fisiológicas podem afetar o tandem. Um macho com maior quantidade de energia e de massa muscular na região torácica possui maior habilidade de vôo, de vencer disputas agonísticas (Marden & Rollings, 1994) e, conseqüentemente, deve possuir maior capacidade de permanecer por mais tempo em tandem. Por isso, foi encontrada uma relação entre a temperatura torácica e a permanência do tandem na libélula *Sympetrum obtrusum*, pois uma forte relação deve ocorrer entre o aumento de temperatura corporal e quantidade de energia armazenada (Singer, 1987). Assim, em libélulas, nas quais o tandem se realiza em vôo, a seleção intra-sexual deve favorecer o desenvolvimento de estruturas internas, como massa muscular e acúmulo de tecido adiposo, que não estão necessariamente relacionados com caracteres sexuais secundários, como o tamanho corporal (Marden & Rollings, 1994).

A relação negativa da temperatura com a densidade de machos e o fato de altas temperaturas terem sido observadas em locais sem fêmeas pode ser explicada pelo fato

de que o comportamento de vôo em libélulas é determinado, entre outros fatores, pela temperatura (Heinrich, 1995; Hilfert-Ruppell, 1998; De Marco & Resende, 2002). Assim, em locais com maior temperatura há maior quantidade de animais em vôo, diminuindo o número de insetos que permaneceram pousados durante os censos. O tempo de tandem relacionou-se fracamente de forma positiva (beirando a significância) com a temperatura ambiente. Em outro estudo com libélulas, a temperatura apresentou uma relação mais forte com o tempo de tandem (Singer, 1987). O estudo de Singer (1987) foi realizado em regiões temperadas, onde a variação climática é maior que a dos trópicos. Assim, a temperatura pode ter um maior impacto sobre a capacidade fisiológica desses animais em regiões temperadas do que nas regiões tropicais. Por isso, na espécie *H. nepos* a temperatura não foi um fator que determinou a variação no tempo de tandem e pode também não influenciar outros comportamentos reprodutivos. Contudo, a velocidade do vento não interferiu na duração do tandem, diferentemente do encontrado em outro trabalho (Singer, 1987), sugerindo que o vento não exerce influência no vôo e conseqüentemente, na duração do tandem em *H. nepos*. Como essa espécie pertence à família em que as libélulas são consideradas fracos voadores (Bick & Bick, 1978; Cobert, 1980), é possível que, devido a pressões seletivas da ação do vento no passado, indivíduos de *H. nepos* possam ter tido mais sucesso freqüentando áreas mais protegidas do vento, como as áreas ao longo das margens do lago e sobre a lâmina d' água, normalmente mais protegidas pela vegetação (obs. pess.). Assim, na ocupação dessas áreas o possível efeito negativo que o vento exerce na atividade desses insetos tenha se neutralizado, mas esse efeito é comumente observado para espécies que voam em altas alturas e grandes distâncias, como as libélulas dos trabalhos de Singer (1987) e de Latty (2006).

Em conclusão, este trabalho mostrou que algumas predições da hipótese proposta por Alcock (1994) não tiveram apoio quando o comportamento de guarda de machos de *H. nepos* foi estudado em campo. Como praticamente todos os trabalhos a respeito foram realizados com espécies de regiões temperadas, talvez fatores ambientais e fisiológicos podem agir de maneira diferenciada sobre espécies de regiões tropicais, modificando a resposta comportamental frente a esses fatores. Este trabalho indica a necessidade de maiores estudos sobre as espécies tropicais para determinar como os padrões comportamentais reprodutivos existentes em espécies que foram submetidas a diferentes pressões ecológicas quando comparadas às espécies de regiões temperadas.

Referências Bibliográficas

- Alcock, J. 1994. Postinsemination associations between males and females in insects: The mate-guarding hypothesis. *Annual Review of Entomology*, 39: 1 - 21.
- Altmann, J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, 48: 227 - 265.
- Andersson, M. 1994. *Sexual Selection*. 1. ed. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- Andrés, J. A. & Cordero, A. 2000. Copulation duration and fertilization success in a damselfly: an example of cryptic female choice? *Animal Behaviour*, 59: 695 - 703.
- Bel-Venner, M.C. & Venner, S. 2005. Mate-guarding strategies and male competition ability in an orb-weaving spider: results from a field study. *Animal Behaviour*, 71: 1315 - 1322.
- Bertin, A. & Cèzilly, F. 2005. Density-dependent influence of male characters on mate-locating efficiency and pairing success in the waterlouse *Asellus aquaticus*: an experimental study. *Journal of the Zoological Society of London*, 265: 333 - 338.
- Bick, G. H. & Bick, J. C. 1978. The significance of wing clapping in Zygoptera. *Odonatologica*, 7: 5 - 9.
- Cobert, P. S. 1980. Biology of Odonata. *Annual Review of Entomology*, 25: 189 - 217.
- Conrad, K. F. & Pritchard, G. 1988. The reproductive behavior of *Argia vivida* Hagen: an example of a female-control mating system (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica*, 17: 179 - 185.
- Cordero, A. 1989. Reproductive behaviour of *Ischnura graellsii* (Rambur) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica*, 18: 237 - 244.

- Cordero, A., Santolamazza-Carbone, S. & Utzeri, C. 1995. Male disturbance, repeated insemination and sperm competition in the damselfly *Coenagrion scitulum* (Zygoptera: Coenagrionidae). *Animal Behaviour*, 49: 437 - 449.
- Córdoba-Aguilar, A. 1992. Comportamiento reproductivo y policromatismo en *Ischnura denticollis* Burmeister (Zygoptera: Coenagrionidae). *Bulletin of American Odonatology*, 1: 57 - 63.
- Córdoba - Aguilar, A. 2001. Sperm displacement ability in the damselfly *Calopteryx haemorroidalis astrica* Ochran: no effect of male age, territorial status, copulation duration and syn-copulatory behavior (Zygoptera: Calopterygidae). *Odonatologica*, 30: 375 - 380.
- Córdoba - Aguilar, A. 2002. Sensory trap as the mechanism of sexual selection in a damselfly genitalic trait (Insecta: Calopterygidae). *The American Naturalist*, 160: 594 - 601.
- De Marco, P. Jr. & Resende, D. C. 2002. Activity patterns and thermoregulation in a tropical dragonfly assemblage. *Odonatologica*, 31: 129 - 138.
- De Marco, P. Jr. & Peixoto, P. E. C. 2004. Population dynamics of *Hetaerina rosea* Selys and its relationship to abiotic conditions (Zygoptera: Calopterygidae). *Odonatologica*, 33: 73 - 81.
- Eberhard, W. G. 1985. *Sexual Selection and Animal Genitalia*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Fincke, O. M. 1997. Conflict resolution in the Odonata: implications for understanding female mating patterns and female choice. *Biological Journal of the Linnean Society*, 60: 201 - 220.
- Fonseca, F. O. (org.). 2001. *Olhares sobre o Lago Paranoá*. 1º ed. Secretaria do Meio Ambiente e Recursos Hídricos, Brasília, DF.

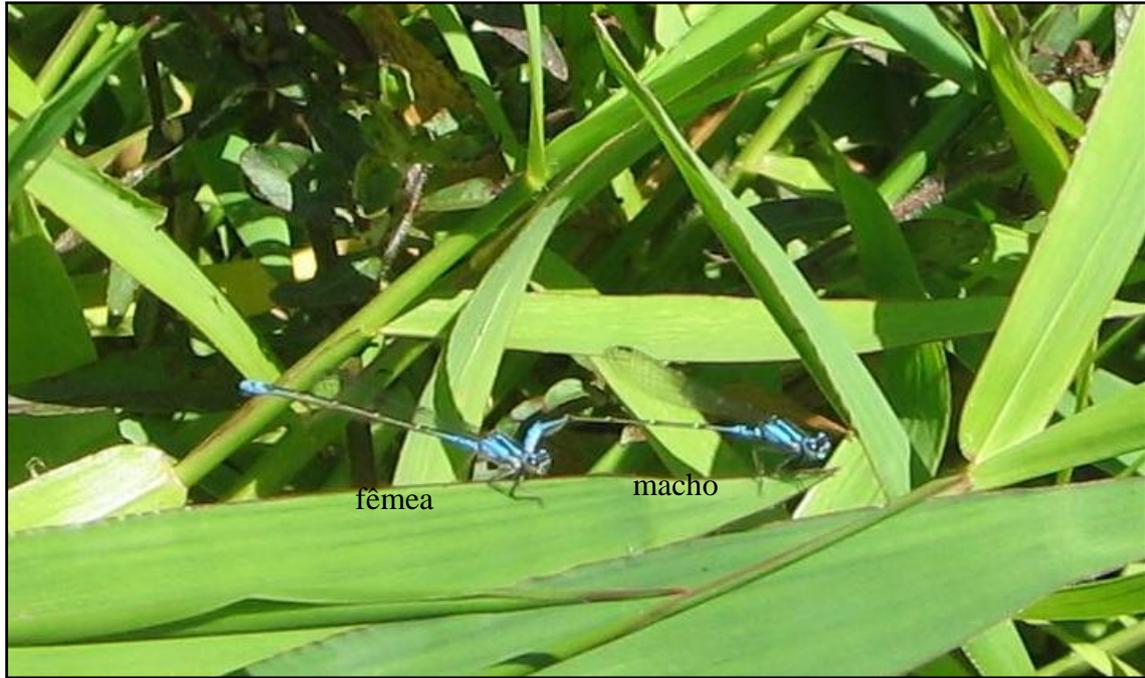
- Fonseca, R. R. 1997. Aspectos do comportamento reprodutivo de *Ischnura fluviatilis*, Selys, 1876 (Odonata: Coenagrionidae). *Tese de Mestrado*, Instituto de Biologia, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica, Rio de Janeiro.
- González-Soriano, E. & Córdoba-Aguilar, A. 2003. Sexual behaviour in *Paraphlebia quinta* Calvert: male dimorphism and a possible example of female control (Zygoptera: Megapodagrionidae). *Odonatologica*, 32: 345 - 353.
- Heinrich, B. 1995. Insect thermoregulation. *Science*, 28 - 33.
- Hilfert-Ruppell, D. 1998. Temperature dependence of flight activity of Odonata by ponds. *Odonatologica*, 27: 45 - 59.
- Knox, T. T. & Scott, M. P. 2005. Size, operational sex ratio, and mate-guarding success of the carrion beetle, *Necrophila americana*. *Behavioral Ecology*, 17: 88 - 96.
- Latty, T. M. 2006. Flexible mate guarding tactics in the dragonfly *Sympetrum internum* (Odonata: Libellulidae). *Journal of Insect Behavior*, 19: 469 - 477.
- Marden, J. H. & Rollins, R. A. 1994. Assessment of energy reserves by damselflies engaged in aerial contests for mating territories. *Animal Behaviour*, 48: 1023 - 1030.
- May, M. L. 1976. Thermoregulation and adaptation to temperature in dragonflies (Odonata: Anisoptera). *Ecological Monographs*, 46: 1 - 32.
- McLain, D.K. 1989. Prolonged copulation as a post-insemination guarding tactic in a natural population of ragwort seed bug. *Animal Behaviour*, 38: 659 - 664.
- Naraoka, H. 2001. Post-copulatory behavior in the dragonfly *Sympetrum parvulum* Bartenev (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica*, 30: 411 - 422.
- Prenter, J., Elwood, R. W. & Montgomery, I. 2003. Mate guarding, competition and variation in size in male orb-web spiders, *Metellina segmentata*: a field experiment. *Animal Behaviour*, 66: 1053 - 1058.

- Radwan, J. & Silva-Jothy, M. T. 1996. The function of post-insemination mate association in the bulb mite, *Rhizoglyphus robini*. *Animal Behaviour*, 52: 651 - 657.
- Rehfeldt, G. E. 1990. Anti-predator strategies in oviposition site selection of *Pyrrhosoma nymphula* (Zygotera: Odonata). *Oecologia*, 85: 233 - 237.
- Saeki, Y., Kruse, K. C. & Switzer, P. V. 2005. Physiological costs of mate guarding in the Japanese beetles (*Popillia japonica* Newman). *Ethology*, 111: 863 - 877.
- Schenk, K., Suhling, F. & Martens, A. 2004. Egg distribution, mate guarding intensity and offspring characteristics in dragonflies (Odonata). *Animal Behaviour*, 68: 599 - 606.
- Singer, F. 1987. A physiological basis of variation in postcopulatory behavior in a dragonfly *Sympetrum obtrusum*. *Animal Behaviour*, 35: 1575 - 1577.
- Thompson, D. J. 1997. Lifetime reproductive success weather and fitness in dragonflies. *Odonatologica*, 26: 89 - 94.
- Thornhill, R. & Alcock, J. 1983. *The Evolution of Insect Mating System*. 1st. ed. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Turchin, P. & Kareiva, P. 1989. Aggregation in *Aphis varians*: an effective strategy for reducing predation risk. *Ecology*, 70: 1008 - 1016.
- Uhía, E. & Cordero, A. 2005. Male damselflies detect female mating status: importance for post-copulatory sexual selection. *Animal Behaviour*, 69: 797 - 804.
- Waage, J. K. 1979. Dual function of the damselfly penis: sperm removal and transfer. *Science*, 203: 916 - 918.
- Waage, J. K. 1983. Sexual selection, EES theory and insect behavior: some examples from damselflies (Odonata). *Florida Entomologist*, 66: 19 - 31.

Wildermuth, H. 1993. Habitat selection and oviposition site recognition by the dragonfly *Aeshna juncea* (L.): an experimental approach in natural habitats (Anisoptera: Aeshnidae). *Odonatologica*, 22: 27 - 44.

Tabela 1. Diferenças nos tempos de tandem de *Homeoura nepos*, nos eventos de postura e na temperatura ambiental com a presença e ausência de fêmeas.

Variáveis	Com fêmeas (N = 29)	Sem fêmeas (N = 17)	Estatística (<i>test t</i>)
Tempo de tandem (min)	25,71 ± 3,13	16,44 ± 2,14	t = 2,10; p < 0,05
Nº de Postura	17,86 ± 16,82	9,94 ± 9,23	t = 1,52; p = 0,14
Temperatura do ar (°C)	30,08 ± 1,56	31,41 ± 2,46	t = 2,27; p = 0,05



Casal de *Homeoura nepos* em tandem num ramo de *Brachiaria decumbens* às margens do Lago Paranoá.

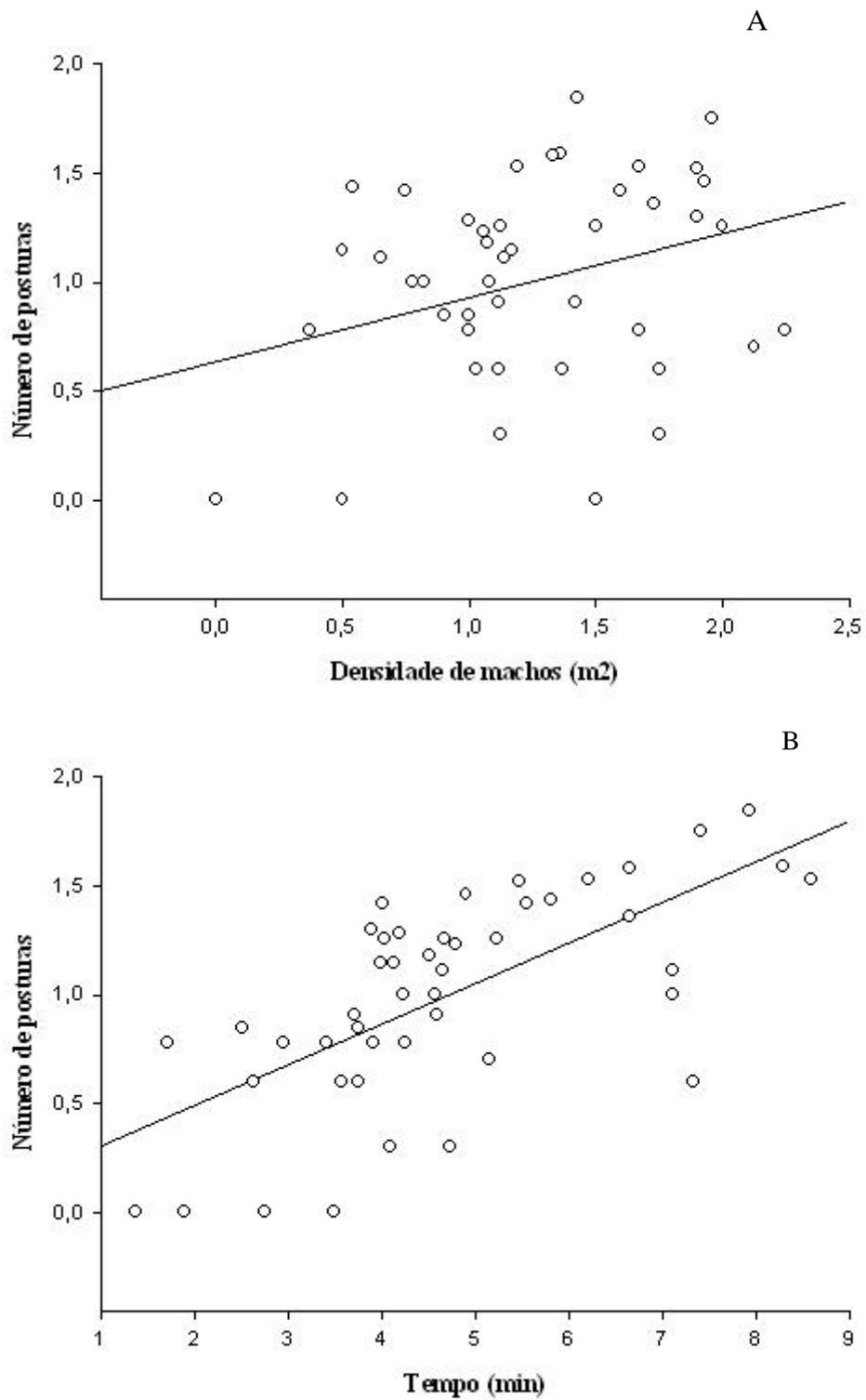


Figura 1. Relação entre a densidade de machos no local oviposição (A) e o tempo de tandem (B) com os eventos de postura durante o tandem da espécie *Homeoura nepos*.

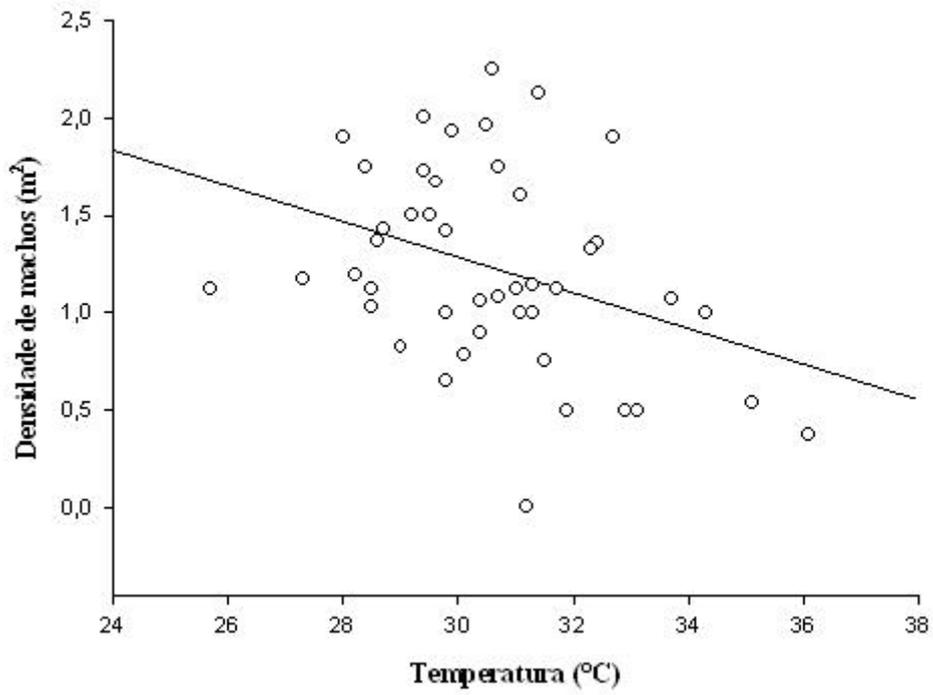


Figura 2. Relação entre a temperatura do ar local com a densidade de machos no local de oviposição de *Hoemoura nepos*.