

A close-up photograph of a dragonfly with a vibrant red abdomen and dark, patterned wings, perched on a green stem. The dragonfly is the central focus, with its wings spread out. The background is a soft-focus green, suggesting a natural habitat.

JORGE BAÑUELOS IRUSTA

ECOLOGIA COMPORTAMENTAL REPRODUTIVA
DE *DIASTATOPS OBSCURA* FABRICIUS
(INSECTA, ODONATA)

Tese apresentada à Universidade
Federal do Rio Grande do Norte,
Paraná, 2000

Livros Grátis

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.

JORGE BAÑUELOS IRUSTA

ECOLOGIA COMPORTAMENTAL REPRODUTIVA
DE *DIASTATOPS OBSCURA* FABRICIUS
(INSECTA, ODONATA)

Tese apresentada à Universidade
Federal do Rio Grande do Norte, para
obtenção do título de Doutor em
Psicobiologia.

Orientador: Dr. ARRILTON ARAÚJO

NATAL / RN
2007

Título: Ecologia comportamental reprodutiva de
Diastatops obscura Fabricius (Insecta, Odonata).

Autor: Jorge Bañuelos Irusta.

Data da defesa: 19 de Março de 2007.

Banca Examinadora:

Prof. Arrilton Araújo
UFRN

Prof^a. Maria Emília Yamamoto
UFRN

Prof^a. Maria de Fátima Arruda
UFRN

Prof^a. Janira Martins Costa
Museu Nacional - UFRJ

Prof. Paulo de Marco Júnior
UFV

A mis padres, de corazón.

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer sinceramente a todos os que de alguma forma me ajudaram e incentivaram para conseguir completar este importante objetivo da minha vida, tanto em nível profissional e acadêmico quanto pessoal.

Muito especialmente ao meu orientador, Prof. Arrilton Araújo, que durante os vários anos de dedicação a esta tese, sempre me mostrou confiança, paciência e sabedoria. Quero fazer extensivo esse agradecimento a todos os professores e colegas do Setor de Psicobiologia, que com sua preparação uns, e com companheirismo os outros, contribuíram a fazer mais interessante e agradável minha passagem pelo Programa de Pós-graduação.

Pela sua colaboração amável e desinteressada na revisão do primeiro manuscrito, estarei sempre agradecido a Sandy Davidson e à sua esposa Wilma.

Pelo incentivo fornecido nos momentos iniciais, pela sua cordial acolhida no Rio de Janeiro e pela sua contribuição na identificação da espécie alvo desta tese, sou muito grato à Professora Janira Martins Costa.

Estou em dívida com o Dr. B.K. Kyagi, quem me convidou para participar de uma iniciativa tão interessante quanto generosa em homenagem ao presidente da Sociedade Odonatologica Internacional, Dr. Kiauta, a qual se concretizou com a edição do livro “Odonata: biology of dragonflies”.

Agradeço ao CNPq, quem forneceu minha bolsa de doutorado durante os anos 2003 e 2004 (bolsa n.140004/03-3).

Finalmente, minha gratidão eterna a Pilar e Ainoa que me deram e me dão a força necessária para levar até o fim esta tese ou qualquer outra missão que surgir na vida.

RESUMO

Nesta tese discutem-se os aspectos ecológicos e comportamentais relativos à reprodução do libelulídeo *Diastatops obscura* Fabricius, 1775, (Insecta: Odonata), em ambiente natural. Foram estudadas populações dessa espécie no trecho médio do rio Pitimbu, no município de Parnamirim, Rio Grande do Norte, Brasil, durante quatro períodos descontínuos entre os anos 2002 e 2004. Entre os objetivos encontram-se a descrição e compreensão das estratégias e comportamentos reprodutivos de ambos os sexos, com especial ênfase na competição entre os machos pelo acesso aos territórios reprodutivos e às fêmeas, a escolha de parceiro pelas fêmeas e a implicação do tamanho e de outros caracteres secundários dos machos no seu sucesso reprodutivo; tudo desde um ponto de vista adaptacionista. Foi observado que os comportamentos de machos e fêmeas nas áreas reprodutivas estão inter-relacionados: os machos chegam antes para competir pelos melhores territórios e as fêmeas aguardam o resultado dessa competição para serem fertilizadas pelos machos dominantes, que ocupam os territórios na margem do rio. O sucesso reprodutivo dos machos que mantêm territórios na margem, estimado a partir do número de cópulas e ovoposições conseguidas pelas suas parceiras, comprovou-se maior do que aquele dos machos defendendo territórios mais afastados ou dos machos satélites. O tamanho corporal dos machos mostrou-se um fator importante na taxa de cópulas e ovoposições conseguidas, e no número de dias atuando como territorial, favorecendo em todos os casos os indivíduos maiores. Discute-se, também, a aparente importância no sucesso reprodutivo do grau de brilho nas asas dos machos e da preservação da integridade das mesmas ao longo do tempo. Sobre as relações intersexuais, comprovamos que as fêmeas maduras participam da escolha de parceiro, rejeitando machos não territoriais ou substituindo seu esperma pelo procedente de machos de mais alta hierarquia.

ABSTRACT

In this thesis I discuss the reproductive behaviour and ecology of the libellulid *Diastatops obscura* Fabricius, 1775, (Insecta: Odonata) in natural conditions. Populations of this species were studied on the middle stretch of the Pitimbu River, Parnamirim municipality, Rio Grande do Norte, Brazil, during four discontinuous periods between 2002 and 2004. The objectives include the description of strategies and behaviors of both sexes, with especial interest in the intra-male competition for territories and females, the mate selection by females and the importance of male body size and other secondary characters on their reproductive success; from an adaptationist point of view. It was observed that the behavior of males and females in the reproductive areas are interrelated : the males came earlier to compete for the best territories and the females waited the result of that competition to be fertilized by dominant males, which preferably occupied areas near the river margin. The reproductive success of males with territories on the margin, estimated by number of copulations, ovipositions and days acting as territorial, was better than obtained by more separated territorial males and by satellite males. The body size of males is an important factor for the copulation and oviposition rates and for the number of territorial days, favoring the biggest individuals. I also discuss the apparent importance of wing brilliance and wing integrity on male reproductive success. On inter-sexual relationships, I proved that females of *D. obscura* participate in mate selection, rejecting non-territorial males or substituting their sperm for other of higher status.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO E OBJETIVOS	09
1.1. COMPORTAMENTO REPRODUTIVO EM ODONATA	11
1.1.1. Estratégias reprodutivas	11
1.1.2. Escolha feita pela fêmea	13
1.1.3. Caracteres secundários e sucesso reprodutivo	16
1.2. OBJETIVOS	19
2. METODOLOGIA	20
2.1. A ESPÉCIE	21
2.1.1. Identificação taxonômica	22
2.2. ÁREA DE ESTUDO	23
2.3. PERÍODO DE ESTUDO	29
2.4. SELEÇÃO DE POPULAÇÕES E MARCAÇÃO DE INDIVÍDUOS ...	30
2.5. ESTUDO DO COMPORTAMENTO REPRODUTIVO	32
2.6. TRATAMENTO DOS DADOS	37
3. RESULTADOS / ARTIGOS	38
3.1. ARTIGO 1º	39
Resumo	40
Publicação: Reproductive behaviour of <i>Diastatops obscura</i> (Fabricius) in a riverine environment (Anoptera, Libellulidae)	41
3.2. ARTIGO 2º	48
Resumo	49
Publicação: Reproductive tactics of sexes and fitness in <i>Diastatops</i> <i>obscura</i> Fabricius (Odonata: Libellulidae)	50
3.3. ARTIGO 3º	60
Resumo	61
Publicação: Adaptationist approach of reproductive behaviour in Libellulidae: a case report on <i>Diastatops obscura</i> Fabricius	62
Cartas de aceitação / publicação	80
4. DISCUSSÃO GERAL E CONCLUSÕES	83
4.1. DISCUSSÃO GERAL	84
4.1.1. Sincronização do comportamento reprodutivo de machos e fêmeas	84
4.1.2. Disputa e seleção de territórios pelos machos	85
4.1.3. Escolha de parceiro pela fêmea	86
4.1.4. Sucesso reprodutivo e caracteres secundários dos machos	89
4.2. CONCLUSÕES	92
5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	94

1. INTRODUÇÃO E OBJETIVOS

As libélulas (Ordem Odonata) estão entre os insetos voadores mais antigos. Seus precursores diretos, incluídos na Ordem Protodonata, já habitavam o planeta no Carbonífero Superior, há 325 milhões de anos; e os verdadeiros Odonata surgiram 250 milhões de anos atrás, já com características morfológicas muito similares às encontradas hoje na Subordem Zygoptera (Corbet 1999).

Atualmente os Odonata estão divididos em duas Sub-ordens: as cosmopolitas e bem diversificadas Zygoptera (*damselflies*) e Anisoptera (*dragonflies*), com mais de 2500 espécies cada uma. Uma discutida terceira Sub-ordem, Anisozygoptera, majoritariamente extinta, com apenas 2 espécies vivas restritas à Cordilheira do Himalaia, é frequentemente incluída dentro dos Anisóptera em nível de Superfamília (Epiophlebioidea) (Pritykina 1980, citado por Corbet 1999).

Contrastando, aparentemente, com sua primitiva morfologia, os Odonata desenvolveram um elaborado e diverso repertório comportamental, que chamou a atenção dos cientistas já nos finais do século XVIII, criando antecedentes que marcariam em muitos casos os modelos para estudos biológicos e comportamentais em outros grupos animais. Assim, foram libélulas os alvos do primeiro estudo que descreveu o comportamento territorial em insetos (Williamson 1900, citado por Corbet 1999) e da primeira caracterização etológica em insetos (St. Quentin 1934, citado por Corbet 1999). Os odonatos também foram objeto do primeiro balanço energético anual para um invertebrado carnívoro (Lawton 1971, citado por Corbet 1999) e da primeira evidência de substituição do esperma durante a cópula (Waage 1979a). Mais recentemente, têm contribuído determinadamente para o desenvolvimento de testes sobre termorregulação em insetos (May 1991) e para estudos de sobrevivência da descendência em condições naturais (Fincke & Hadrys 2001). Todas estas e outras pesquisas tendo as libélulas como modelo animal têm contribuído de maneira fundamental para compreender a evolução do comportamento reprodutivo em vários grupos zoológicos além dos próprios Odonata.

Atualmente, as pesquisas com odonatos continuam sendo pioneiras em vários aspectos, sobretudo naqueles ligados às estratégias reprodutivas, aprofundando questões como seleção sexual *vs.* seleção natural, seleção estabilizante (“stabilizing selection”), escolha de parceiro (“mate choice”), poliandria forçada ou escolhida, competição de esperma, guarda pós-cópula de fêmea, e outras (Sokolovska *et al.* 2000; Thornhill & Alcock 2001; Cordero & Andrés 2002; Thompson & Fincke 2002; Córdoba-Aguilar *et al.* 2003; Uhía & Cordero Rivera 2005). Todos esses assuntos são atuais, e provocam periodicamente debates e discussões abertas nos mais importantes jornais da área

comportamental, além de compor boa parte do conteúdo de várias revistas e publicações estritamente odontológicas.

1.1. COMPORTAMENTO REPRODUTIVO EM ODONATA

O sucesso evolutivo de um ser vivo é condicionado pela sua adaptação ao ambiente. Essa adaptação ao longo da história evolutiva da espécie se manifesta através da seleção natural, a qual seleciona os aspectos que, por um lado favorecem a sobrevivência do indivíduo e, por outro, a propagação da sua dotação genética para as futuras gerações. O próprio Charles Darwin (1859) percebeu esses dois componentes do sucesso evolutivo dos seres vivos na sua famosa obra “A origem das espécies”. Essas duas pressões ambientais passaram a ser conhecidos como seleção natural (*sensu strictu*) e seleção sexual, respectivamente; num sentido mais amplo a segunda pode ser considerada como parte da primeira.

A seleção sexual é ativada, principalmente, pela competição entre machos e pelas preferências das fêmeas em relação a certos atributos dos machos. Dessa forma, no curso da evolução originaram-se estruturas morfológicas e comportamentos nos machos que, embora sejam atraentes para as fêmeas, podem significar desvantagens relativas para a sobrevivência desses indivíduos. Assim, a seleção sexual e suas extravagantes manifestações estão submetidas ou limitadas pela seleção natural, como se essas duas forças evolutivas atuassem em sentidos contrários (Thompson & Fincke 2002).

A seleção sexual, modulada pela seleção natural, é em grande parte responsável pela diversidade de sistemas e estratégias reprodutivas que são encontrados atualmente no reino animal. Ela determina aspectos genéticos, morfológicos e comportamentais de indivíduos, populações e espécies, e a partir dela e das suas implicações irá situar-se o conteúdo fundamental desta tese.

1.1.1. Estratégias reprodutivas

Os Odonata têm sido objeto de uma boa quantidade de trabalhos científicos que têm mostrado diversos detalhes do seu comportamento reprodutivo, revelando-se como uma das Ordens mais fascinantes dentro do mundo dos insetos. Nesse sentido, salientam as táticas reprodutivas de machos e fêmeas, que apresentam uma cópula única entre os insetos e condutas tão interessantes como a escolha seletiva de parceiros, o mimetismo sexual, a seleção de esperma pela fêmea ou a guarda de parceira pelo macho.

Na Família Libellulidae, esse peculiar comportamento reprodutivo vem sendo estudado há várias décadas (Jacobs 1955; Johnson 1962) e pode ser resumido com as seguintes considerações gerais: os machos sexualmente maduros costumam ter um comportamento territorial, permanecendo perto dos corpos de água que apresentam as características de potenciais criadouros. Nessas áreas competem uns com outros, tanto ritualisticamente como com agressões reais, para conquistar e defender um território atrativo para as fêmeas. Dessas brigas podem resultar perseguições, expulsões, ferimentos e, em algumas situações, até a morte de algum dos participantes. As fêmeas podem ser encontradas bastante longe da água, onde geralmente chegam somente para copular (nas espécies com machos territoriais) e desovar. A ovoposição costuma ser por liberação de ovos em massas diretamente na água ou nos substratos adequados e tem mais chances de ser bem sucedida quando um macho dominante guarda a fêmea durante tudo esse processo (Alcock 1979; Waage 1979b; Sherman 1983).

Essas regras gerais, porém, não são universais e à medida que novas pesquisas vão sendo desenvolvidas, maior número de exceções e variações aparece. Assim, também existem espécies e indivíduos que usam estratégias não territoriais, normalmente chamadas de “scrambling dragonflies”, nas quais os machos vão à procura das fêmeas nos mais diversos ambientes, para depois levá-las aos locais apropriados para pôr os ovos (Corbet 1999; Stoks 2000).

Algumas espécies desenvolveram caracteres secundários, sobretudo cores marcantes, e comportamentos associados ao cortejo das fêmeas. Atualmente está em discussão o papel das fêmeas na hora de escolher parceiro, sobretudo em espécies que não mostram comportamento de corte. Diversas opiniões atribuem a maior parte da participação nessa escolha exclusivamente aos machos, que são altamente poligínicos e parecem seguir como único critério o maior número de cópulas, e à qualidade dos locais de ovoposição (Fincke 1988; Siva-Jothy et al. 1995). Outras pesquisas, incluindo esta tese, defendem uma participação mais ativa das fêmeas (Backwell & Passmore 1996; Fincke 1997; Thornhill & Alcock 2001).

As cópulas podem ser longas ou curtas, em função da anatomia da bursa copulatrix das fêmeas e do pênis dos machos adaptados à remoção ou à inutilização do esperma precedente, resultando em diferentes e muito interessantes sistemas de competição espermática (“sperm competition”) e prioridade espermática (“sperm precedence”). A guarda pós-cópula das fêmeas pode ser com contato ou sem contato físico, o que

aparentemente depende das táticas territoriais seguidas pelos machos e de aspectos ambientais como a densidade de competidores e as condições climáticas (Ueda 1979).

Apesar da grande tradição no estudo dos sistemas reprodutivos dos libelulídeos, quase nada foi feito em relação às espécies neotropicais, região que ainda está gerando um maior número de trabalhos direcionados á descrição de novos táxons. Uns poucos estudos comportamentais discorreram sobre alguns dos representantes da Subfamília Palpopleurinae: com a espécie africana *Palpopleura sexmaculata* Fabricius (Miller 1991); com a norte-americana *Perithemis tenera* Say (Montgomery 1937; Jacobs 1955; Hardy 1966; Switzer 1997; Schultz & Switzer 2001; Switzer 2004); com a neotropical *Perithemis mooma* Kirby (Wildermuth 1991, 1992); e com a brasileira *Zenithoptera anceps* Pujol-Luz (Pujol-Luz & Vieira 1998). Mas, apenas um trabalho comportamental foi publicado para alguma das espécies do gênero *Diastatops*: a neotropical *D. intensa* Montgomery (Wildermuth 1994). Assim, a própria escolha deste táxon para pesquisa pode ser considerada como uma novidade no campo da odonatologia.

1.1.2. Escolha feita pela fêmea

Podem ser diferenciados dois componentes que atuam na seleção sexual (Thornhill & Alcock 2001): i. a constante procura e competição, normalmente dos machos, por parceiras susceptíveis de serem fecundadas (seleção intrasexual); ii. o desenvolvimento da capacidade de escolha, normalmente praticada pelas fêmeas, por parceiros melhor dotados (seleção epigâmica ou intersexual). Dessa forma, as bases para a compreensão do conhecido “conflito de interesses” entre os dois sexos, o qual evoluiu até os comportamentos reprodutivos atuais, são explicadas como resultado de uma corrida evolutiva que procura equilibrar esse conflito em favor de ambos os sexos. Os machos maximizam seus esforços reprodutivos tentando fertilizar o maior número de fêmeas, enquanto que as fêmeas o fazem escolhendo um macho que forneça elementos materiais ou genéticos que possibilitem o sucesso da descendência, além de produzindo mais e melhores ovos.

A relação de otimização para os machos é conhecida há tempo. Bateman (1948) demonstrou, num experimento com drosófilas geneticamente marcadas, que a descendência de um macho está positivamente relacionada com o número de fertilizações que ele conseguiu durante a sua vida. Na demonstração da participação ativa das fêmeas na escolha do macho, as coisas não estão tão claras, ao menos para a maioria dos ins

estudados, uma vez que geralmente é difícil discernir entre a sua participação voluntária e a cópula forçada.

O esforço reprodutivo de um organismo, entendido como a proporção de energia disponível que é usada na reprodução (Williams 1966) pode ser dividido em esforço de acasalamento (mating effort) e esforço parental (parental effort) (Low 1978; Alexander & Borgia 1979). Em grande parte dos animais, o primeiro componente é mais típico dos machos, e o segundo mais usual nas fêmeas. Porém, em Odonata o esforço parental é raro, ocorrendo o desenvolvimento dos ovos e das larvas sem nenhum auxílio dos pais, que dirigem praticamente todas as suas energias reprodutivas ao esforço de acasalamento. Dessa forma, as libélulas macho dedicam a maioria dos seus esforços à seleção intrasexual, que se manifesta numa série de atividades pré-cópula e pós-cópula. Antes da cópula, os machos devem tentar estabelecer e defender um território que possibilite a chegada de fêmeas prontas para copular e desovar, ou optar por estratégias reprodutivas alternativas, comportando-se como machos satélites sem território próprio. Ao mesmo tempo em que competem com outros machos pela posse dos melhores locais, devem posicionar-se e mostrar-se para possibilitar a atração de fêmeas receptivas ou para observar a aproximação das fêmeas e, então, competir novamente pelo acesso a elas. Uma vez conseguida a fêmea sexualmente madura, os machos ainda devem evitar outras prováveis fertilizações dessa fêmea por parte de outros adversários, o que os leva a guardá-la. Adicionalmente, os machos podem favorecer a remoção ou o desuso do esperma procedente de anteriores cópulas que poderia estar depositado na espermateca da sua parceira, colocando o seu numa posição mais vantajosa (Corbet 1999).

A escolha das fêmeas vai direcionada, teoricamente, para machos da sua espécie que apresentem uma dotação genética que forneça vantagens competitivas, as quais são habitualmente indicadas por características morfológicas ou comportamentais conhecidas como caracteres sexuais secundários, e para machos que ofereçam algum recurso material interessante para as fêmeas (Thornhill & Alcock 2001).

Na atualidade, no campo da entomologia comportamental, esta escolha de parceiro pela fêmea é ainda uma idéia não totalmente aceita para muitas espécies que desenvolveram sistemas reprodutivos poligâmicos (Fincke 1997; Blanckenhorn *et al.* 2000). Frequentemente, os comportamentos demonstrados por machos e fêmeas nos locais e períodos reprodutivos parecem responder tanto a pressões evolutivas intrasexuais, como, embora de forma menos evidente, intersexuais. Diferenciar essas duas condicionantes comportamentais é sempre difícil e as interpretações pessoais em um e outro sentido

continuam alimentando essa discrepância. Enquanto que alguns estudos dão toda a importância à competição entre machos (Fincke 1988) ou aos territórios que defendem (Tsubaki & Ono 1987; Siva-Jothy et al. 1995), outros reconhecem certos comportamentos da fêmea que influenciam claramente a seleção do parceiro que fertilizará a maior parte dos seus ovos. Nesse sentido, Jennions (1998) observou que machos de *Platycypha caligata* (Odonata: Chlorocyphidae) com uma mancha branca mais extensa nas tíbias copularam mais e por mais tempo, enquanto que Fincke (1997) atribui às fêmeas de Odonata uma participação ativa no controle da duração das cópulas, que está correlacionada com a quantidade de ovos fertilizados, e que variaria em função da qualidade do parceiro.

Entre os critérios que devem ser avaliados por uma fêmea pronta para reproduzir, aqueles associados aos locais e momentos adequados se misturam com os dirigidos à própria escolha de parceiro. Assim, quando um evento reprodutivo é interrompido, resultando em um prejuízo para o macho envolvido, pode ser difícil discriminar se a causa desse insucesso é a própria rejeição do macho pela fêmea ou circunstâncias alheias ao mesmo. Em qualquer caso, as opções de sucesso de um determinado macho não se limitam unicamente à sua condição física, que poderia condicionar a escolha da fêmea, senão que também entram em jogo aspectos extrínsecos como a sua posição hierárquica naquele momento, a densidade de machos na área reprodutiva, as qualidades do território defendido, a sua idade, a climatologia (especialmente os dias de sol) e até o oportunismo e as formas de abordar a fêmea (Tsubaki & Ono 1987; Corbet 1999).

Em qualquer caso, entre os insetos já se demonstraram algumas evidências claras de escolha pela fêmea. Essa opção é mais nítida no caso de espécies nas quais os machos oferecem recursos materiais (“presentes nupciais”) para as fêmeas em troca de cópulas, comprovando-se que aquelas escolhem os parceiros que oferecem melhores, neste caso maiores, recursos (ver exemplos para Mecoptera, Hemiptera e Orthoptera em Thornhill & Alcock 2001).

Nos Odonata territoriais, as fêmeas prontas para ovopositar costumam dirigir-se aos locais adequados para essa tarefa, onde os machos competem intensamente para estabelecer e ocupar os melhores territórios reprodutivos. Quando uma fêmea entra naquela área, os machos competem novamente para segurá-la e copular com ela, transferindo o seu esperma para a fertilização dos ovos que, se não há outra circunstância que a impeça, serão ovopositados seguidamente sob a vigilância do macho, exemplificando um caso de “poliginia de defesa do recurso mais poliginia de defesa da

fêmea” (Borgia 1979). A própria competição entre machos nas áreas reprodutivas faz com que os dominantes se situem nos territórios mais vantajosos, tornando difícil discriminar se as fêmeas escolhem apenas os territórios mais adequados, favorecendo assim ao seu proprietário, ou se exercem algum tipo de escolha de parceiro como critério diferenciado das outras escolhas associadas à reprodução. Essa dificuldade aumenta para espécies cujos machos não mostram comportamento de corte das fêmeas, como acontece em *Diastatops obscura*.

Entre os Odonata são habituais a poliandria das fêmeas e a poliginia dos machos. Essa poliandria, de fêmeas com receptividade cíclica que acasalam em mais de uma ocasião, segundo classificação de Thornhill & Alcock (2001), costuma ser mais intensa em situações de maior densidade de machos nas áreas reprodutivas. Isto pode ser interpretado como uma procura sucessiva por parceiros “de melhor qualidade”, ou como uma seqüência de cópulas forçadas a que as fêmeas se vêm submetidas por parte dos machos, com comportamento mais agressivo. Esta última idéia é defendida e conhecida por vários autores como poliandria de conveniência (“convenience polyandry”) (Thornhill & Alcock 2001; Cordero & Andrés 2002) ou cópulas forçadas (“forced copulations”) (Cordero 1999), de forma que a provável escolha da fêmea ficaria eclipsada pelo comportamento agressivo dos machos.

Porém, desde um ponto de vista teórico, a escolha feita pelas fêmeas deveria ser mais patente e estar mais estendida, uma vez que a capacidade para discriminar entre os possíveis parceiros seria o motor da pressão evolutiva que resultou na aparição dos caracteres secundários tão bizarros que podem ser encontrados em insetos e outros animais. Nesse sentido apontam os modelos desenvolvidos por Deutsch & Reynolds (1995), que mostram maiores vantagens na escolha de parceiro para o sexo que mais recursos investe na descendência, inclusive quando, como em odonatos, não existe cuidado parental.

1.1.3. Caracteres secundários e sucesso reprodutivo

Os caracteres fenotípicos do indivíduo são freqüentemente determinantes para atingir um maior ou menor sucesso reprodutivo, uma vez que costumam indicar vantagens genotípicas susceptíveis de serem transferidas à descendência, tendo assim um importante papel na competição inter e intra-específica. Por outro lado, o investimento em caracteres secundários freqüentemente associados à seleção sexual, como o tamanho avantajado ou a coloração mais intensa, não são acompanhadas indefinidamente pela seleção natural, uma

vez que o formato básico das espécies é conservado geração após geração. Isto sugere que, uma vez atingido certo limiar, a seleção sexual e a seleção natural atuam em sentido contrário, colocando limites a aquelas supostas vantagens fenotípicas. É o conceito de seleção estabilizadora (“stabilizing selection”) estudado em Fincke (1988), Neems et al. (1998), Stoks (2000) e Thompson & Fincke (2002).

Em insetos, o sucesso reprodutivo é habitualmente explicado como função de caracteres fenotípicos como o tamanho (Blanckenhorn et al. 2000; Thornhill & Alcock 2001) e a coloração (Van Dyck et al. 1997). Entre os Odonata, foi descrito que o sucesso de acasalamento dos machos pode variar em função da idade, da agilidade no vôo, da quantidade de reservas energéticas acumuladas, da longevidade, das características do território e do tamanho corporal (Corbet 1999; Sokolovska et al. 2000).

A relação entre o tamanho corporal dos machos e seu sucesso reprodutivo foi estudada anteriormente para vários Odonata, obtendo-se diferentes conclusões. Em pesquisas feitas com Zygoptera, Harvey & Corbet (1985) e Harvey & Walsh (1993) encontraram correlação positiva entre o tamanho corporal e a aptidão dos indivíduos, enquanto que Fincke (1982, 1986), Banks & Thompson (1985), Richardson & Baker (1997), Stoks (2000) e Purse & Thompson (2005) não acharam essa correlação, encontrando maior sucesso reprodutivo para machos de tamanho intermediário. Por sua vez, Andersson (1994) tinha encontrado vantagens para machos de tamanhos menores em zygopteros não territoriais, enquanto Fincke (1988) achou seleção estabilizadora relativa ao tamanho (“size stabilizing selection”) em relação ao sucesso de acasalamento de toda a vida (“lifetime mating success”), mas não para eficiência de acasalamento (“mating efficiency”) ou longevidade.

A coloração das asas em Odonata é habitualmente o fator visual que mais facilmente delata a presença dos in

c o t e r n o p a



apiqi

n

u

tempo em espécies que apresentam competição entre machos, com disputas físicas, não tem sido abordados. Entre os Palpopleurinae, as asas costumam ser pigmentadas e parecem desempenhar uma importante função na comunicação intra-específica (Wildermuth 1991, 1994; Irusta & Araújo 2006). Em asas completamente escuras, como as da espécie alvo deste estudo, rasgaduras ou imperfeições são facilmente visíveis no ambiente natural, onde os machos costumam exhibir-se com as asas estendidas frente aos competidores. Uma vez que o resultado das brigas entre machos resulta, muitas vezes, em rasgar ou arrancar pedaços das asas dos oponentes (observação pessoal), o grau de preservação da integridade das asas pelos machos territoriais poderia transmitir informações honestas sobre a capacidade de um determinado macho, fazendo com que esse caractere possa ter alguma repercussão no sucesso reprodutivo dos mesmos.



Figura 1.1. Exemplos de machos de *Diastatops obscura* com as asas rasgadas, resultado habitual das interações agonísticas intrasexuais.

Assim, em resumo, neste item são discutidas as repercussões de caracteres fenotípicos, como o tamanho corporal, sobre parâmetros que influenciam o sucesso reprodutivo dos machos de um libelulídeo territorial sem comportamento de corte. Também se buscaram evidências da influência do brilho das asas e da integridade das asas nos parâmetros ligados ao sucesso reprodutivo dos machos.

1.2. OBJETIVOS

Nesta tese são discutidos assuntos relativos à ecologia comportamental da reprodução de *Diastatops obscura* (Odonata: Libellulidae). Os diferentes estudos e pesquisas integrados dentro dela têm sido norteados pela procura dos seguintes objetivos:

- Estudar e descrever a ecologia comportamental reprodutiva de *Diastatops obscura* tentando compreender, desde uma ótica evolucionista, os papéis desempenhados por machos e fêmeas.
- Descrever as diferentes estratégias adotadas por machos e fêmeas durante as atividades reprodutivas, tentando esclarecer o valor adaptativo de tais comportamentos.
- Avaliar a influência de caracteres secundários e ambientais no sucesso reprodutivo de machos e fêmeas.
- Levantar questões comportamentais de interesse, que possam estabelecer futuras linhas de pesquisa.
- Disponibilizar as informações e resultados de interesse à comunidade científica, através de publicações em periódicos científicos de aceitação internacional.

Na procura desses objetivos, três questões têm sido abordadas com maior ênfase. Em primeiro lugar foram estudados os aspectos ligados às estratégias e táticas reprodutivas dessa espécie, destacando a competição intrasexual dos machos nas áreas territoriais e a interligação e a sincronia dos comportamentos de ambos os sexos. Dessa pesquisa resultou um manuscrito publicado na revista *Odonatologica* 35(3), em Setembro de 2006.

Em segundo lugar, foi analisada a escolha de parceiro pelas fêmeas, tema de grande atualidade e alvo de acaloradas discussões entre odonatólogos do mundo todo. A partir desse estudo foi elaborado um paper para o *Journal of Insect Science*, publicado em Abril de 2007 (Vol. 7, art. 24).

Finalmente, foi estudada a possível relação dos caracteres secundários dos machos com o seu sucesso reprodutivo. Os aspectos mais significativos dessa pesquisa foram incluídos, em parte, num manuscrito enviado para formar um capítulo do livro “Odonata: Biology of Dragonflies”, editado na Índia em Janeiro de 2007.

Esses três artigos, todos eles já publicados, formam o corpo principal desta tese. Seguidamente deles, é incluída uma discussão geral que pretende integrar as diferentes

questões tratadas de forma mais isolada nos referidos manuscritos, e tirar conclusões gerais considerando a pesquisa como um todo.

2. METODOLOGIA

2.1. A ESPÉCIE

Diastatops obscura Fabricius, 1775, pertence à grande Família Libellulidae. Esta Família, que conta com grande número de gêneros e espécies, tem distribuição cosmopolita, mas apresenta-se com maior diversidade nas regiões tropicais (70% das espécies atuais), onde parece ter tido a sua origem (Sternberg 1994). Entre os Libellulidae se reconhecem, atualmente, para o Brasil 219 espécies repartidas em 36 gêneros (Costa & Oldrini 2007). Para o Nordeste Brasileiro a situação é de grande desconhecimento, pela escassez de estudos regionais sobre esta Família. Faltam, inclusive, dados básicos e inventários das espécies presentes e suas distribuições. No Rio Grande do Norte a ausência de informação é quase absoluta, com apenas uns poucos dados gerais referentes a alguns gêneros, resultantes de levantamentos entomológicos em diversos ambientes aquáticos do Estado (Varela-Freire et al. 1994; Irusta 2003, no prelo).

O gênero *Diastatops* Rambur, 1842, é geralmente incluído na Subfamília Palpopleurinae, junto aos gêneros *Palpopleura* Rambur, 1842, *Zenithoptera* Selys, 1869, e *Perithemis* Hagen, 1861. Em geral, esta Subfamília é formada por libélulas de pequeno tamanho, de asas curtas e pigmentadas e de distribuição tropical e subtropical. *Diastatops* apresenta distribuição exclusivamente neotropical, diferenciando-se oito espécies (Garrison et al. 2006), todas as quais encontram-se no Brasil (Paulson 2006). Até o momento, só uma espécie deste gênero foi encontrada no Estado do Rio Grande do Norte (observação pessoal).

D. obscura é um libelulídeo de pequeno tamanho (comprimento corporal médio dos machos: 26.5mm \pm 1.1, das fêmeas: 24.9mm \pm 1.8) caracterizado por apresentar asas completamente escuras e abdome avermelhado. Macho e fêmea apresentam dimorfismo sexual especialmente patente na intensidade de coloração dessas estruturas (figura 2.1).



Figura 2.1. Macho (esquerda) e fêmea de *Diastatops obscura*. Asas distintas e dimorfismo sexual evidente.

Esta espécie apresenta vários aspectos positivos para seu estudo: rápido reconhecimento visual devido a suas asas escuras; vôo lento e esporádico que permite um seguimento visual individualizado e facilita a sua captura para marcação; comportamento habitual de pousador (“*percher*” *sensu* Corbet 1999) que ajuda a relacionar indivíduos com territórios específicos; territórios de pequenas dimensões e bem delimitados; agrupações territoriais que concentram a atividade reprodutiva; áreas reprodutivas localizadas em torno de pequenos rios, o que permite a aproximação e a observação a curta distância dessas populações.

2.1.1. Identificação taxonômica

A confirmação da identificação da espécie alvo desta tese foi fornecida pela Professora Janira Martins Costa, reconhecida especialista em taxonomia de Odonata, lotada no Setor de Insetos Aquáticos do Museu Nacional, no Rio de Janeiro.

2.2. ÁREA DE ESTUDO

A área de estudo localiza-se no trecho médio do rio Pitimbu-Pium (05°56'04,6" S, 35°10'50" W), que discorre pela faixa oriental do Estado do Rio Grande do Norte, no município de Parnamirim (figura 2.2). Trata-se de um local apropriado para os objetivos desta tese por apresentar trechos ainda bem preservados, com presença de espécies e comunidades ripárias bem caracterizadas. Vale salientar a presença nesse trecho de duas espécies simbólicas que já foram oficialmente catalogadas como ameaçadas de extinção no Brasil (IBAMA 1989): o jacaré-de-papo-amarelo (*Caiman latirostris*) e a lontra (*Lutra longicauda*); ambas puderam ser observadas na área de estudo em algumas ocasiões.

O clima da região é do tipo As', segundo a classificação de Köppen (Jacomine et al. 1971), que corresponde a um clima tropical chuvoso com marcadas estações seca (Agosto-Janeiro) e chuvosa (Fevereiro-Julho). A precipitação média anual, para o período 1971-2000, segundo a estação meteorológica do Ministério da Aeronáutica, a qual dista aproximadamente cinco quilômetros da área de estudo, foi de 1466 mm., com valores médios mensais sempre inferiores a 100 mm. durante toda a estação seca. A temperatura média anual, naquele mesmo período, foi de 26,4°C, com médias mensais pouco afastadas desse valor (entre 24,7°C e 27,4°C).

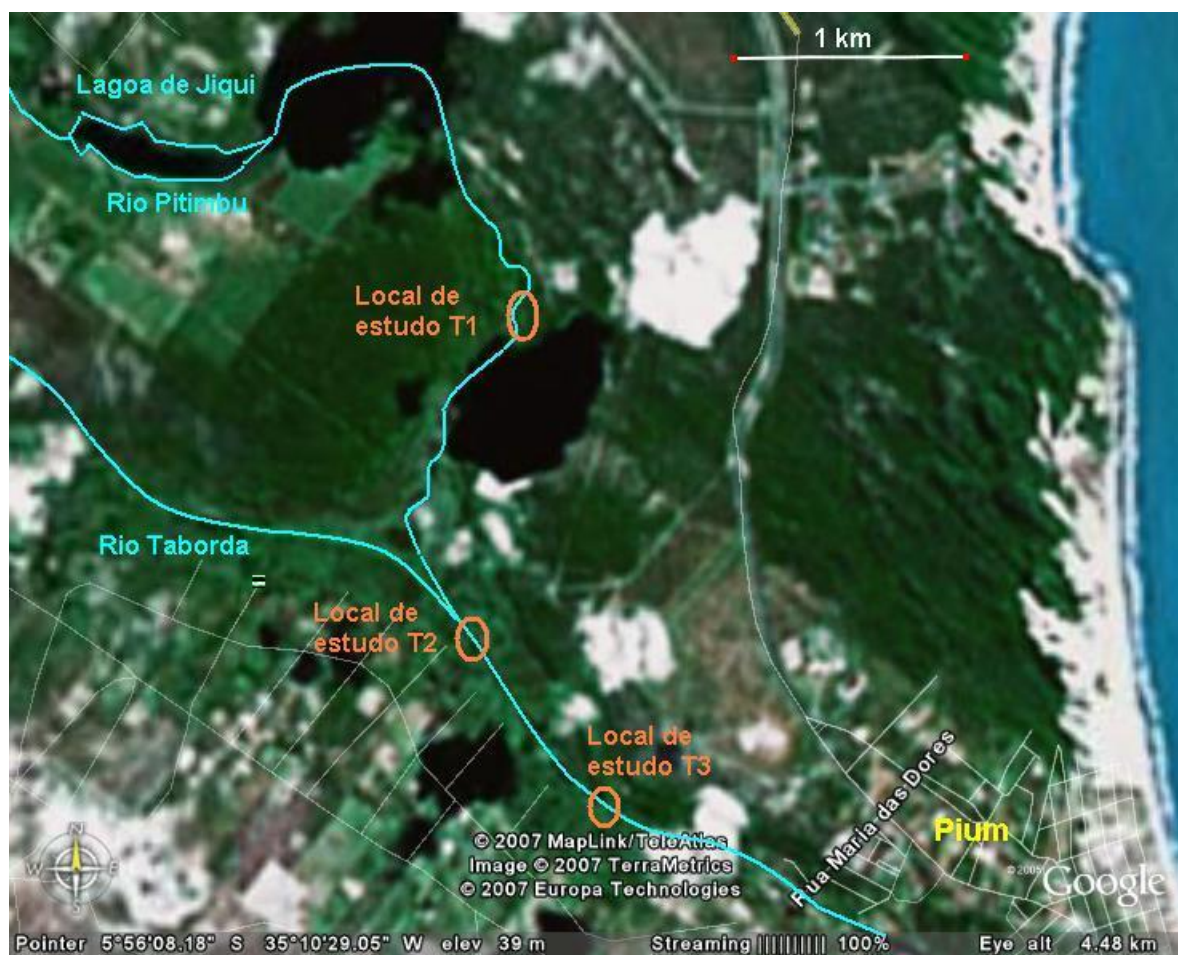
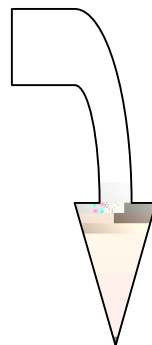
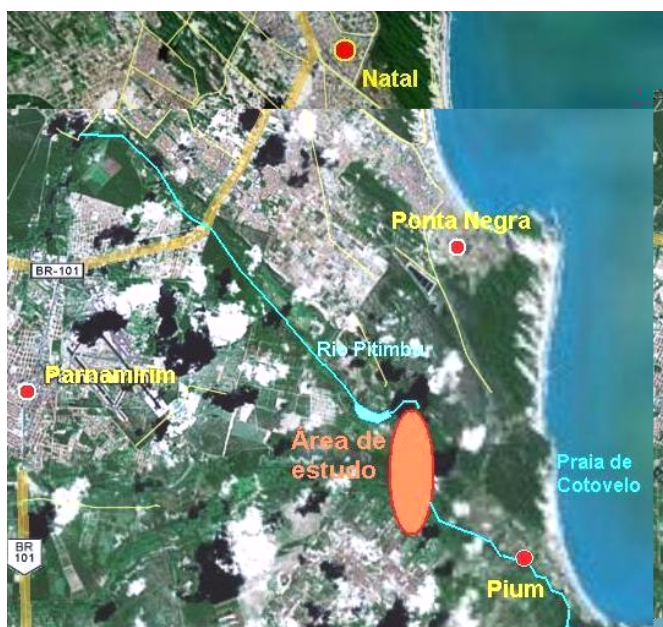


Figura 2.2. Localização das áreas de estudo. Fonte da base cartográfica: Google Earth 2007.

O rio Pitimbu-Pium (figura 2.3) é um curso de água de pequenas dimensões, porém perene, que decorre pela faixa litorânea ao sul da cidade de Natal. Entre os usos dados a suas águas está o abastecimento parcial às cidades de Natal e Parnamirim, razão pela qual o rio vem sendo alvo de campanhas e programas encaminhados à sua preservação e controle da qualidade da água. Entre essas ações destaca-se a proteção conferida pela Lei Estadual 8.426, de 14 de novembro de 2003, que dispõe sobre a faixa de proteção ambiental do Rio Pitimbu, e dá outras providências.

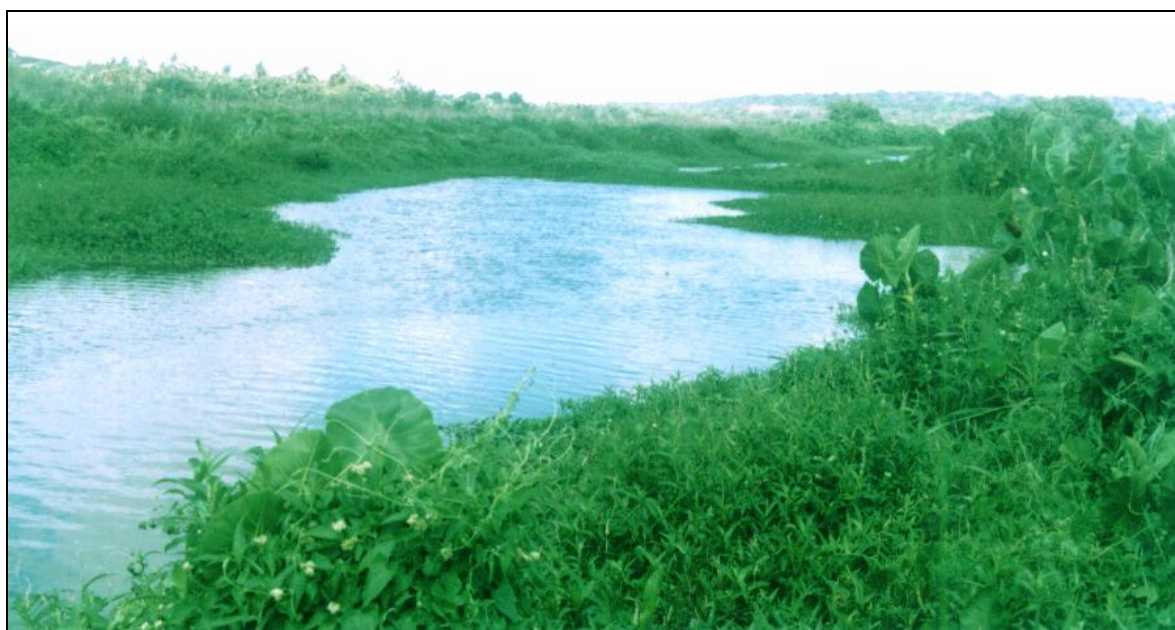


Figura 2.3. Detalhe do trecho médio do rio Pitimbu, após receber os aportes do Riacho Taborda. Nesse setor localizaram-se os locais de estudo T2 e T3.

Após uma primeira etapa de monitoramento dos trechos fluviais que apresentavam abundante atividade reprodutiva de *D. obscura*, e após a comprovação da continuidade e estabilidade das populações reprodutivas naqueles locais, foram definidos os locais de estudo ou estações de observação. Dessa forma, foram estabelecidos três locais de estudo para o desenvolvimento dos pesquisas: chamados de T1, T2 e T3. O primeiro (T1) fica localizado mais a montante, no trecho a jusante da lagoa de Jiqui. Este ponto está caracterizado pelo alto grau de preservação do ecossistema ripário, com variada e abundante vegetação tanto aquática quanto marginal. As águas são aqui de boa qualidade, apresentando, em condições normais, cor clara e aspecto saudável.

Os outros dois locais de estudo (T2 e T3) estão situados mais a jusante

(aproximadamente a um e dois quilômetros do primeiro, respectivamente), num trecho caracterizado por ter incorporado os aportes do riacho Taborda, cujas águas, sem estar altamente poluídas, apresentam um aspecto mais turvo após receber efluentes lançados por diversos bairros de Parnamirim. O ambiente aqui se apresenta, ainda, relativamente preservado; porém, as comunidades de macrófitas aquáticas e a vegetação da várzea sofreram algumas mudanças como consequência de ações de origem antrópica nas redondezas: desmatamento, pequenas culturas, criação de gado, limpezas e dragados do canal fluvial, pesca artesanal, pontos de banho e lazer, etc.

Para cada um dos locais de estudo foram definidas “unidades de trabalho” sobre as quais seriam realizadas a maior parte dos experimentos e observações em relação aos comportamentos investigados. Essas unidades foram concretizadas em uma série de sectores que incluíam a maioria dos territórios reprodutivos, desde a margem proximal até o centro do rio, numa longitude variável (aproximadamente 21m em T1, 18m em T2 e 18m em T3), em função da extensão do complexo territorial encontrado. A seleção das unidades de trabalho foi feita baseando-se nos critérios a seguir:

- Acessibilidade e visibilidade da área, evitando-se aqueles pontos de extrema dificuldade de acesso ou observação, e aqueles que precisariam de alterações na cobertura vegetal para possibilitar a visibilidade;

- Continuidade, nos dias de climatologia apropriada, na formação de complexos territoriais por quantidade significativa de machos da espécie em estudo, o que tornaria mais interessantes e completas as condutas comportamentais pela inclusão das interações intrasexuais.

Cada uma das unidades de trabalho foi dividida em sectores de 3 metros de comprimento para facilitar a localização dos territórios e indivíduos estudados. Assim, a unidade de T1 contou com 7 sectores, enquanto que as de T2 e T3 tiveram 6 sectores cada uma.

Depois dos primeiros meses de pesquisa, e em virtude da necessidade de um monitoramento mais continuado dos mesmos indivíduos, decidiu-se concentrar as observações no trecho mais a montante (T1), abandonando-se os outros dois locais previamente selecionados. O critério seguido para esta escolha foi a menor alteração antrópica que este trecho aparentava (figura 2.4). Nesse local foram realizadas a maior parte das observações e pesquisas que originaram os resultados e conclusões desta tese.

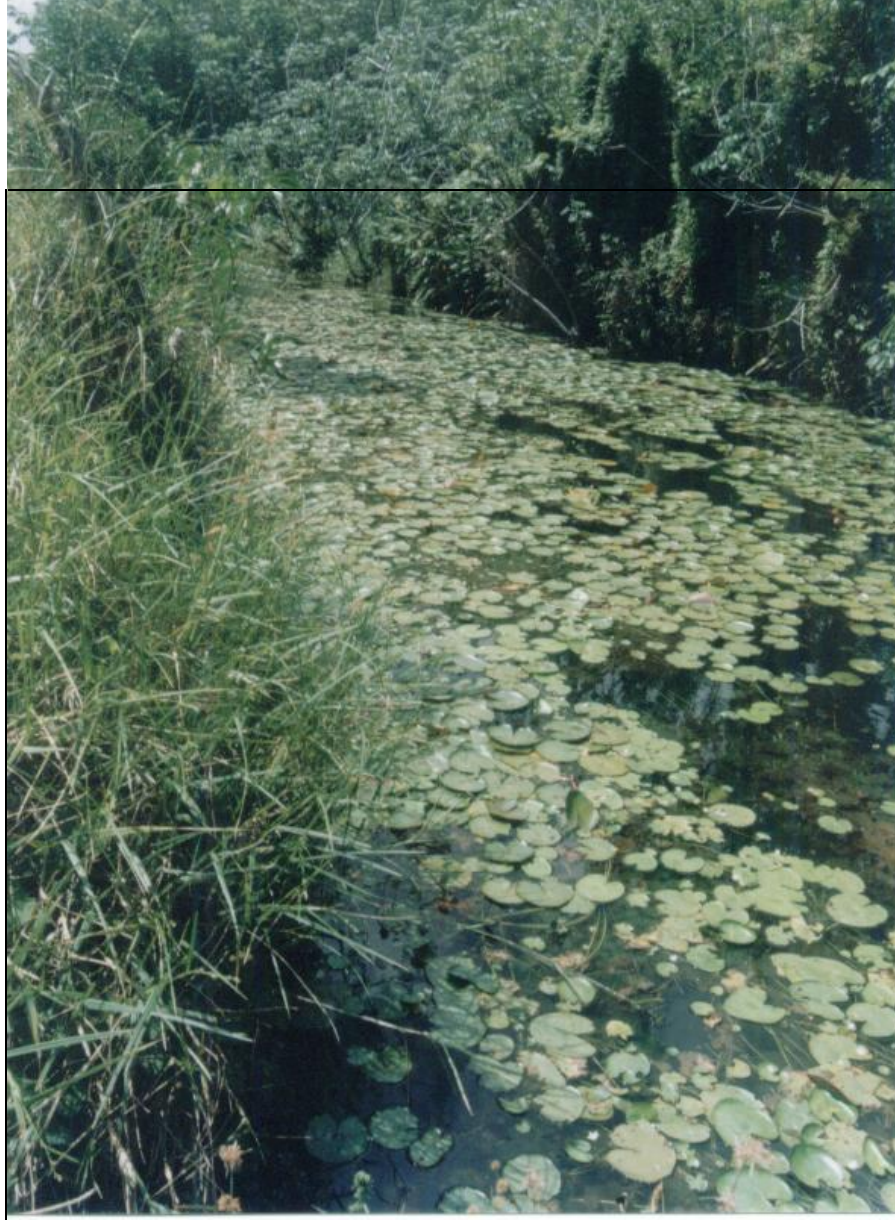


Figura 2.4. Aspecto do trecho do rio Pitimbu onde foi localizado o principal ponto de amostragem (T1) para os estudos comportamentais. Águas limpas, abundante vegetação e pouca influencia antrópica direta.

O trecho do rio Pitimbu escolhido para localizar o ponto de amostragem principal (T1) é caracterizado por atravessar uma área com reminiscências de mata nativa em ambas margens e pela abundante vegetação aquática e marginal. Entre as macrófitas aquáticas dominam as seguintes espécies: *Eichhornia crassipes*, *Nymphoides indica*, *Polygonum sp.*, *Nymphaea sp.*, *Pistia stratiotes*, *Spirodela sp.*. Nas margens semi-alagadas encontram-se outras macrófitas de porte médio, destacando *Monotrichardia sp.* e várias Cyperaceae e Juncaceae. Nos arredores do curso fluvial se sucedem áreas de vegetação herbácea alagada, pequenos ervaçais e fragmentos de mata atlântica.

O canal fluvial, nesse ponto, apresenta uma seção basicamente quadrangular, com uma profundidade que varia de 130 a 170 cm, e uma correnteza sempre moderada,

atenuada pela abundante vegetação aquática: foram medidas velocidades da correnteza em superfície, no centro do canal, variando entre 0,2 e 0,5 m/s. Na época chuvosa o nível das águas cresce, podendo acontecer alagamento das margens por dias ou semanas nos períodos de maior precipitação.

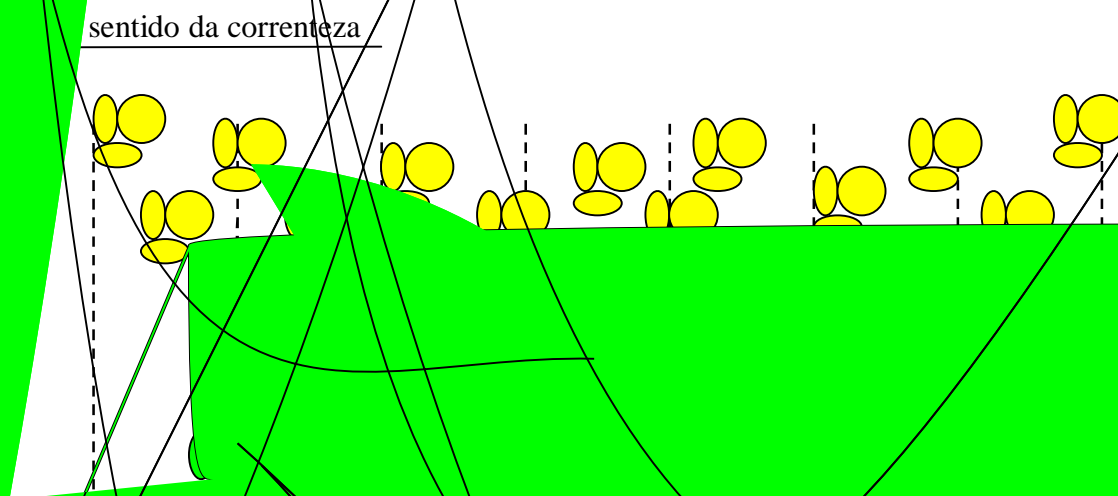
2.3. PERÍODO DE ESTUDO

A maioria dos libelulídeos não migratórios que habitam águas permanentes, como acontece com *Diastatops obscura*, apresenta ciclos de vida anuais, com uma longa fase larvária, um período variável como imago imaturo (pré-reprodutor) e uma terceira fase bem mais curta como imago reprodutor (Corbet 1999). Como a pesquisa ia ser desenvolvida em ambiente natural, foi decidido que o estudo comportamental da espécie alvo deveria incluir as fases reprodutivamente mais ativas de, ao menos, dois ciclos anuais consecutivos. Nos primeiros meses já se demonstrou que a maior atividade sexual de *Diastatops obscura* acontece entre Fevereiro a Julho, coincidindo com o período chuvoso na região. Porém, encontram-se indivíduos durante o ano todo, só que claramente em menor densidade nas imediações das áreas reprodutivas (observação pessoal).

As coletas de dados em campo foram realizadas basicamente em 4 períodos, distribuídos entre os meses de maior auge reprodutivo de dois anos consecutivos: 4 dias (entre 9 e 20 de setembro de 2002), 15 dias (9 de Abril - 28 de Maio de 2003), 5 dias (22 de Julho - 1 de Agosto de 2003), e 8 dias (3 - 20 de Fevereiro de 2004), respectivamente; totalizando-se 92 horas de observação. Além dessas datas de estudo, mais 25 dias foram dedicados aos preparativos da pesquisa no campo: procurar as populações mais estáveis e acessíveis, sinalizar as áreas selecionadas, capturar, marcar e medir indivíduos nas áreas reprodutivas, coletar e analisar os diferentes substratos que servem de hábitat às larvas de *D. obscura*, coletar vegetação aquática e semi-aquática para identificação, coletar e identificar outros odonatos sinantrópicos, e fotografar e filmar as libélulas e seus locais reprodutivos.

MODELO DE POPULAÇÕES E MARCAÇÃO DOS INDIVÍDUOS

foi necessário aplicar algumas técnicas que facilitaram o estudo e a identificação dos indivíduos em liberdade. Assim, para sinalizar o local exato de cada contato, os trechos do rio foram divididos e marcados permanentemente, com estacas, em sectores transversais delimitados mediante eixos virtuais perpendiculares à margem do rio, segundo a metodologia proposta por Switzer (1997). As bases das referidas quadrículas (que coincidiam com a margem fluvial), de três metros de comprimento, foram nomeadas alfanuméricamente (P1 a P7, para o local de estudo T1) e a localização de um indivíduo ou território era dada em função da distância aos eixos que conformavam cada quadrícula (ver Figura 2.5).



Foi adotado um procedimento para a captura em vivo e marcação dos indivíduos nos locais de estudo. Assim, a captura foi realizada com redes entomológicas manuais em dias ou horários diferentes aos destinados para o estudo comportamental. Imediatamente à captura, seguiu a marcação individualizada, realizada com canetas indeléveis, na forma de sinais coloridos no abdome (Convey 1989a) ou, mais frequentemente, códigos alfanuméricos nas asas (Switzer, 1997). A primeira opção foi abandonada rapidamente por oferecer possíveis incômodos aos indivíduos além de não apresentar vantagens na visualização das marcas em campo. Para a segunda opção foi escolhida numa primeira fase a cor prata (figura 2.6) de forma que as marcas poderiam simular os frequentes rasgamentos que os indivíduos desta espécie apresentam nas asas; e numa fase posterior, a cor vermelha, que evita esse efeito de asa rasgada e fica mais discreto por ser a cor do abdome dos machos.



Figura 2.6. Detalhe do processo de marcação de um indivíduo (à esquerda), e o seu resultado com numeração cor-de-prata nas asas.

Antes da sua liberação eram anotadas as características principais de cada indivíduo: data, hora e ponto exato de observação e captura, atividade nesse momento (vôo, cópula, tandem, caça, etc.), comprimento total do abdome e das asas dianteiras e traseiras (até 0,2 mm.), sexo, coloração e brilho das asas e do abdome (seguindo critérios visuais), utilizada como indicador da idade (Van Noordwijk 1978), e estado de conservação das asas.

2.5. ESTUDO DO COMPORTAMENTO REPRODUTIVO

As observações foram feitas a olho nu e com ajuda de binóculos (Nikon Travelite 10x25) para possibilitar a identificação individual e aqueles detalhes que de outra forma seriam de difícil apreciação. Ocasionalmente, certos aspectos comportamentais de curta duração foram gravados com video-câmera VHS (JVC GR-SX877), e diversas posturas fotografadas (Nikon F65 e FujiFilm FinePix S5100); algumas das quais são incluídas nesta tese.

Em relação às descrições comportamentais da espécie em cada ambiente, foram utilizadas as técnicas de *ad libitum* em relação ao grupo de machos observados nas áreas reprodutivas, o qual se transformava em focal contínuo quando um evento de interesse chamava a atenção do pesquisador, especialmente a entrada de uma fêmea na cena e sua repercussão no comportamento dos machos. Com a aparição de uma fêmea na área de estudo, ela passava a ser a referência das observações. A duração das janelas de observação era determinada pelo grau de atividade na unidade de trabalho estudada (sobre tudo pela aparição de outras fêmeas), pela duração de cada uma das interações reprodutivas que iam sendo registradas, e pela permanência da fêmea na área reprodutiva dentro do campo de visão do pesquisador.

Os aspectos comportamentais escolhidos para avaliar as condutas reprodutivas, competitivas e territoriais dessa espécie são enumerados e descritos a seguir:

- Períodos de atividade de machos e fêmeas nas áreas reprodutivas;
- Grau de competição intrasexual (densidade de machos na área reprodutiva);
- Fidelidade territorial e preferência territorial;
- Tempo de permanência no território;
- Territorialidade *vs* comportamento satélite;
- Cópulas primeiras, segundas ou terceiras;
- Guardas da fêmea;
- Comportamento pós-cópula da fêmea;
- Tempo de cópula e de ovoposição.

a) Períodos de atividade de machos e fêmeas nas áreas reprodutivas

Os machos dos libelulídeos territoriais não permanecem o dia todo nos territórios esperando pelas fêmeas, senão que costumam manter suas posições nos períodos mais prováveis de aparição delas. Fora desse período, que depende de cada espécie, os machos

ficam em outras áreas certamente mais seguras e/ou com mais recursos alimentícios. Assim, a cada dia eles devem voltar para as áreas reprodutivas e lutar novamente para ganhar a posse de um território que pareça atraente para as fêmeas. Nesse sentido, e seguindo o modelo de Fretwell e Lucas (1969), os territórios de melhor qualidade serão os mais procurados e, provavelmente os que serão ocupados mais cedo e abandonados mais tarde, enquanto que os machos que não consigam fie

d) Tempo de permanência no território

Tão relevante quanto a fidelidade territorial para avaliar a potencial qualidade de um território é o tempo de permanência diário do seu proprietário ou o grau de ocupação desse território (Alcock 1987). As contagens realizadas a intervalos de 30 minutos nas estações de estudo visavam avaliar esta variável comportamental, tanto desde sua ocupação como do número de machos brigando pelos territórios. Com esses mesmos dados, analisados desde outro ponto de vista, conseguimos ter o tempo de permanência no território gasto por cada macho na área reprodutiva e os diferentes territórios pelos quais ele passou a cada dia, aspectos importantes para estimar a potencialidade de cada indivíduo e sua variação numa escala temporal.

e) Territorialidade *vs* comportamento satélite

Tentou-se diferenciar diariamente os machos que se comportavam como territoriais daqueles que seguiam uma estratégia satélite. Partiu-se da premissa de que essa condição não é permanente para cada indivíduo, senão que pode mudar segundo as circunstâncias e as condições ambientais. Foi considerado macho territorial num dia determinado aquele que conseguiu ter a posse e defender um território por um período continuado de meia hora ou superior. Aqueles machos que ficaram fora deste critério foram considerados machos satélites, quando em vez de ir embora para outras áreas ficavam nas proximidades da margem fluvial, perto dos locais defendidos pelos machos territoriais, tentando copular com as fêmeas entrantes na área reprodutiva.

f) Cópulas primeiras, segundas ou terceiras

Uma vez que a aproximação de uma fêmea à zona reprodutiva provocava a automática mudança das observações para focal contínuo, o seguimento da mesma tentava ser o mais preciso possível, dentro das limitações impostas pelas características físicas da área de estudo. Nesse sentido tentou-se registrar os comportamentos de interação das fêmeas (frequência de cópula, ovoposição, repouso pós-cópula) bem como o comportamento do macho ou machos implicados durante todo esse processo.

As fêmeas que chegam no rio pela primeira vez num determinado dia, o fazem de uma forma característica, aproximando-se aos poucos, a baixa altura, até os locais guardados pelos machos, de uma forma semelhante à definida para *Diastatops intensa* por Wildermuth (1994). Notando a presença dessas fêmeas entrantes é fácil detectar a sua primeira cópula, seja com um macho territorial ou satélite. O comportamento da fêmea

após a cópula tem várias alternativas: imediata fuga para fora do rio, repouso pós-cópula seguido de tentativa de desova ou procura de uma cópula subsequente. Nesse último caso é importante para a obtenção de conclusões relevantes a diferenciação dessa segunda (ou até terceira) cópula consecutiva. Assim, para determinadas análises foram tratadas separadamente as cópulas primeiras das sucessivas em um mesmo evento reprodutivo, não implicando essa diferenciação que as fêmeas envolvidas não pudessem ter participado de outras cópulas em dias (ou até momentos) anteriores, como é conhecido para vários libelulídeos (Miller 1995; Córdoba-Aguilar et al. 2003).

g) Guardas da fêmea

Nos Odonata freqüentemente acontece a guarda da fêmea pelo macho após a cópula, durante o tempo (ou parte dele) que ela se mantém na área reprodutiva. Embora possa ser uma guarda sem contato, como nesta espécie, é claramente percebida pelo observador, inclusive para casais não marcados previamente, pela proximidade do macho à fêmea e por sua disposição agressiva perante outros machos (até de outras espécies). Registrar a existência dessa guarda e sua duração é interessante para conhecer sua influência no alcance do objetivo, que seria a ovoposição imediata dos ovos recentemente fecundados.

h) Comportamento pós-cópula da fêmea

O estudo do comportamento pós-cópula das fêmeas é uma variável importante, uma vez que dele depende em grande medida o sucesso reprodutivo dos machos nas áreas monitoradas. Em princípio três são as alternativas das fêmeas recém fertilizadas: fugir para fora da área reprodutiva, copular novamente com outro macho das proximidades ou desovar, normalmente guardada pelo último macho com quem copulou. Cada uma dessas opções tem origens e implicações diferentes em relação à estratégia seguida pelo macho e à escolha da fêmea, aspectos que são tratados com maior profundidade nos capítulos subsequentes.

Quanto ao seguimento visual das fêmeas, cabe dizer que suas aparições nas áreas reprodutivas quase sempre foram de forma solitária, atingindo uma densidade muito baixa, o que permitiu na maioria das ocasiões um monitoramento individualizado. A marcação das fêmeas foi realizada nos primeiros meses de pesquisa, mas foi abandonada porque as fêmeas manipuladas nunca mais voltavam para esse mesmo trecho do rio (nunca uma fêmea marcada foi vista posteriormente). Numa espécie como esta em que as fêmeas vão

chegando aos poucos e em número baixo, para ficar menos de 15 minutos na área reprodutiva, a perda de uma proporção delas por captura e marcação certamente causaria importantes desequilíbrios no comportamento reprodutivo da amostra estudada. Em razão disto, foi determinada a não manipulação das fêmeas, priorizando o estudo do comportamento natural demonstrado por aquela população.

Diante deste contexto, nos estudos desenvolvidos nesta pesquisa, o sucesso reprodutivo deve ser

2.6. TRATAMENTO DOS DADOS

O tratamento dos dados e os testes estatísticos utilizados em cada caso são descritos no capítulo dedicado à metodologia de cada um dos artigos que formam o corpo de resultados desta tese.

3. RESULTADOS / ARTIGOS

3.1. ARTIGO 1º

TÍTULO: REPRODUCTIVE BEHAVIOUR OF DIASTATOPS OBSCURA (FABRICIUS) IN A RIVERINE ENVIRONMENT (ANISOPTERA, LIBELLULIDAE).

AUTORES: IRUSTA, J.B. & ARAÚJO, A.

Sector de Psicobiologia, Departamento de Fisiologia, Universidade Federal do Rio Grande do Norte.

PERIÓDICO: ODONATOLOGICA.

Qualis: B para área de Biologia I

Fator de Impacto: 0,333 (ano 2001)

STATUS DA PUBLICAÇÃO: PUBLICADO. Vol. 35 (3): 289-295.

COMPORTAMENTO REPRODUTIVO DE *DIASTATOPS OBSCURA*
(FABRICIUS) EM AMBIENTE FLUVIAL (ANISOPTERA, LIBELLULIDAE).

RESUMO

Descreve-se o comportamento reprodutivo dessa libélula neotropical em ambiente fluvial, no Nordeste do Brasil. Nas áreas utilizadas para a reprodução, os machos se comportam como pousadores territoriais, para defender os territórios que serão usados pelas fêmeas durante a ovoposição. As preferências dos machos na seleção de territórios reprodutivos e a variação das suas estratégias reprodutivas são analisadas desde um ponto de vista adaptativo.

SHORT COMMUNICATIONS

REPRODUCTIVE BEHAVIOUR OF *DIASTATOPS OBSCURA*
(FABRICIUS) IN A RIVERINE ENVIRONMENT
(ANISOPTERA, LIBELLULIDAE)

J.B. IRUSTA and A. ARAÚJO

Sector of Psychobiology, Department of Physiology,
Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Caixa Postal 1511,
BR-59072-970 Campus Universitário, Natal-RN, Brazil
banuelos@ufrnet.br; arrilton@cb.ufrn.br*Received August 6, 2004 / Revised and Accepted December 2, 2005*

The reproductive behaviour of this neotropical dragonfly is described in a riverine environment in NE Brazil. In areas used for reproduction, the behave like territorial perchers in order to defend the territories that will be used by during their oviposition. The preferences of the in reproductive territorial selection and the variation of their reproductive strategies are analyzed from an adaptationist point of view.

INTRODUCTION

The genus *Diastatops* Rambur is composed of eight species of neotropical distribution (PAULSON, 1998), characterized by large dark wings and small to medium size. It belongs, with *Perithemis*, *Zenithoptera* and *Palpopleura*, to the subfamily Palpoleurinae.

D. obscura is one of the smallest species of the genus. It presents some sexual dichromatism, in the wings and in the abdomen. Its larvae live as much in lotic environments (CARVALHO & NESSIMIAN, 1998) of moderate flow, as in lentic environments, in clean water with a well developed community of aquatic macrophytes.

Studies of neotropical libellulid reproductive behaviour have only just started (e.g. MAY, 1977; NOVELO-GUTIERREZ & GONZALEZ-SORIANO, 1984; HARVEY & HUBBARD, 1987; CONVEY, 1989; MICHIELS & DHONDT, 1990; DE MARCO *et al.*, 2002.). Among neotropical palpopleurines, reproduction

has been studied only in *Perithemis mooma* Kirby (WILDERMUTH, 1991, 1992) and *Diastatops intensa* (Montg.) (WILDERMUTH, 1994).

The objective of this work is to describe the *D. obscura* reproductive behaviour in a lotic environment, and to compare the most significant aspects with those described for *D. intensa* in lentic waters.

LOCALITY, MATERIAL AND METHODS

The research took place at three points in the middle stretch of the Pitimbu River, Rio Grande do Norte State, Brazil. It is a permanent watercourse of small dimensions (mean width in the stretch 8 m; mean depth in the stretch 90 cm), clean water and abundant aquatic vegetation (*Eichhornia crassipes*, *Nymphoides indica*, *Polygonum* sp., *Nymphaea* sp., *Pistia stratiotes*, *Spirodela* sp.) and semi-aquatic vegetation (*Monotrichardia* sp.) accompanying many Cyperaceae and Juncaceae). Adjacent to the river are inundatory herbaceous vegetation, pastures and small fragments of Atlantic coast rain-forest.

Observations were made by eye or with the aid of binoculars (Nikon Travelite IV 10 x 21). They were accomplished in three stages: 4 days in September 2002, 15 days between April and May 2003 and 5 days in July 2003, in a total 65 hours of observation in a natural environment. While the first stage used the *ad libitum* method (MARTIN & BATESON, 1993), in the two following we preferred to use continuous focal observation (MARTIN & BATESON, 1993) giving special attention to females and couples, with duration undetermined because of the beginning and ending of male-female interactions. A total of 102 males and 6 females of this species were measured and had their wings marked with numeric codes made with permanent pens to make monitoring of individuals possible.

MALE TERRITORIAL BEHAVIOUR

During the months of greatest activity (March-June), *D. obscura* males occupied the river after 07:15 h on sunny days; this time could be one hour later

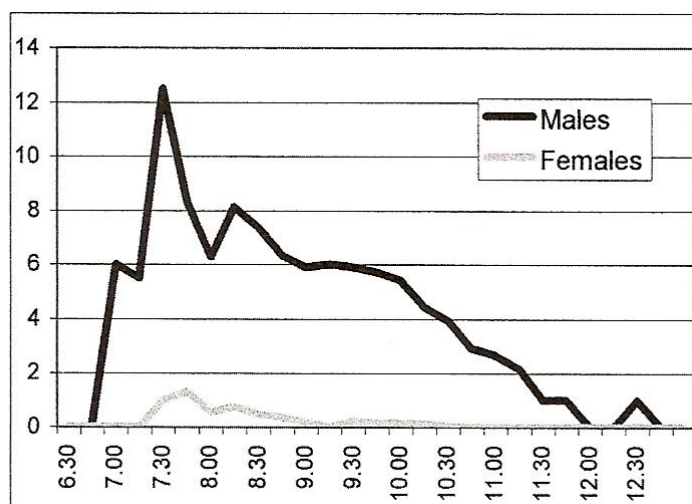


Fig. I. Distribution and frequency of *D. obscura* males and females in reproductive areas: males arrive earlier and in a greater number than females, and they stay longer in the rendezvous.

during the months in which imagos were scarcer. After then, the density of males increased quickly (Fig. 1) and, because of this, they started intense territorial activity trying to win and defend territories, mainly along the edge of the river. In a period of approximately two hours, all kinds of escalated conflicts between males occurred: horizontal pursuits, vertical chases, expulsions, changes in territorial ownership and fights with beating of wings. The greater the density of males in the area, the greater the frequency of fights and persecutions. During this time, three different male strategies could be observed in this area: riverbank territorial strategy; river-centre territorial strategy; and satellite behaviour, localized around the territories, where they tried to catch incoming females. After this highly energetic stage, a calmer phase succeeded in which the territories were defined and both the density of individuals and the agonistic interaction between males decreased. After approximately 11:00 h, the male density in the reproductive area decreased significantly until a few minutes after 12:00 h when no male was keeping territory. When rain appeared, they left the river earlier and this usually happened during the rainy season (March-July). In the afternoons, only sporadic solitary males could be seen at the river. On rainy days no males appeared at the rendezvous.

In the subsequent days, males that won and defended a territory the day before, showed a clear tendency to territorial fidelity.

MALE-FEMALE INTERACTION. SEXUAL BEHAVIOUR

The arrival of the females at the river was quite irregular: on 39% of the days their presence was not recorded in the studied stretch and on other days observations of their presence were concentrated in a few minutes (Fig. 2). The females

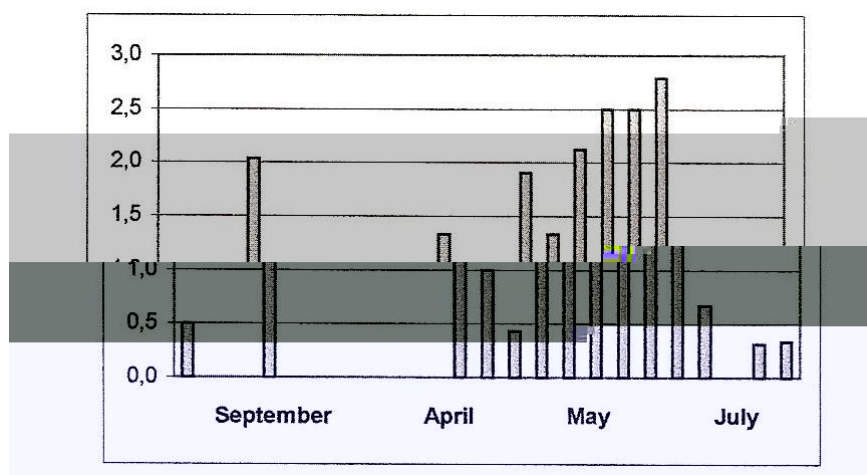


Fig. 2. Distribution of *D. obscura* females per hour of observation: much variation among months.

usually started arriving after 07:45 h. In the first hour, 55.7% of the total observed females arrived, and after 2½ hours this percentage had increased to 90.2%. After 10:30 h no female was recorded in the reproductive territories (Fig. 1).

The females approached the rendezvous flying from the nearby arboreal-bush vegetation, or through the high grass when larger vegetation was far from the riverbank; this resembles what was described for *D. intensa* in a lentic environment (WILDERMUTH, 1994). Before flying over the river, the females made small, characteristic flights of a few centimetres, semi-hidden in the riverside vegetation. These flights are similar to the ones observed in males during hunting activity, characterized by a slow lowering of the four wings followed by a quick raising of the wings.

Once a female crossed over the riverbank and entered the field of vision of any territorial male, he flew after the female and tried to catch her in the air. In a tandem flight the male carried his partner to his territory. They perched on a leaf or an aquatic macrophyte twig and there copulation took place. At other times, copulation started during the tandem flight. The copulation is brief, its duration is between 3 and 7 seconds (mean = 5.23; s = 1.58; n = 25). After copulation, the female stayed on the perch, resting. The male became really agitated around the female for some seconds, then he perched close to his partner. If some other male approached, the guarding male would pursue it aggressively to repulse it, and come back quickly to his female. If not disturbed, the males waited for their female to start oviposition and guarded it while it was within their field of vision. In 18.8% of the observed copulations, the post-copulation rest was not followed by oviposition, but by the female's escape.

OVIPOSITION AND POST-COPULATORY MATE GUARDING

Oviposition occurred in one or, more frequently, two or three bouts, each lasting between a half and two minutes, interrupted by rest intervals. The guarding male repeated the same cadence of 'flight-alight' shown by the female, always really close to the female, except when it had to repel a competitor. The ovipositing female touched semi-decomposed floating or slightly submerged (up to 2 cm) vegetal structures with the tip of her abdomen. In some cases, oviposition occurred in more exposed areas, where the predominant vegetation was developed at a horizontal level; however, in other cases, the females sought shelter between the leaves of *Eichhornia* and other taller aquatic plants, where they oviposited stealthily. In these situations, the guarding males that were flying away from the plants often lost visual contact with their partners, and came back to their territories, where they made a nervous patrol flight before perching on one of their habitual perches.

Once oviposition ended or was disturbed by another male, the female left the river in a straight, fast and ascending characteristic flight, and sought shelter in

the neighbouring forest. When the density of territorial and satellite males was high, a female might copulate again; nevertheless, the general rule was that females clearly avoid the approach of a non-partner male. Males were observed abandoning the guarding of a female to copulate with another which had just arrived, and subsequently trying, at least partially, to guard both ovipositing females. There was evidence of male willingness to copulate repeatedly (a maximum of 5 copulations with different females in 37 min was recorded).

In 10.4% of observed ovipositions, the females approached the river flying fast and high, stopping in a central area of the river and ovipositing immediately without copulation or guarding. Even females that had probably copulated with males in another area tried to avoid males approaching to re-copulate.

DISCUSSION

D. obscura presents a territorial behaviour with some aspects similar to those found in many other libellulids. The males behave as perchers (HEINRICH & CASEY, 1978) in reproductive areas. They approach the river earlier than females and a phase of continuous agonistic interactions starts, trying to establish and defend territories, then a calmer phase occurs, when displays and visual communication between them become predominant.

The males establish their hierarchies and dominance of oviposition areas and the females arrive later in the reproductive area and spend less time there than males. When the females are ready to copulate, they fly down to the river and are intercepted by males still in the air; the males take them to their territories to copulate and oviposit. Apparently the females can choose where they appear in the river; however they do not seem to choose a partner for copulation. Usually, the first male to see a female and pursue it is the one with which she will copulate. Thus, the territories by the riverbank with a wider visibility must be the favourites for dominant males, and most copulations occur there (73.2% of the observed copulations). Weaker males must confine themselves to territories separate from the riverbank, where they have fewer options to catch a receptive female. In this way, the female will be fertilized by a dominant male whenever it approaches slowly and allows itself to be caught by the first male that sees it, because the male has to be strong enough to keep a riverside territory. This explains the strong competition among males to obtain a territory next to the river bank.

The copulation is short, as in the other palpopleurines (*D. intensa*, WILDERMUTH, 1994; *P. mooma*, WILDERMUTH, 1991) and some other libellulids (*Erythrodiplax connata*, DEL CARMEN-PADILLA & GONZALEZ-SORIANO, 1980; *Orthemis ferruginea*, NOVELO-GUTIERREZ & GONZALEZ-SORIANO, 1984). The female presents a post-copulatory rest, behaviour also described for other members of this family (MILLER & MILLER, 1989); oviposition may follow that rest (79.1% of observations). Oviposition can be accomplished in

exposed places, such as on horizontally-growing aquatic vegetation (in that case the female is often guarded by the male which has just inseminated it), or in semi-hidden places, under vertical structures of taller macrophytes. As the male does not enter the dense vegetation it leaves the guarding of the female when it loses visual contact with her and comes back to patrol its territory. In any case, unlike what was described for *D. intensa* (WILDERMUTH, 1994), a second copulation is infrequent in *D. obscura* females. They avoid interaction with other males after being inseminated and, if males persist, the females often stop oviposition and leave the reproductive area. This behaviour can explain the sporadic appearance of non-receptive females ovipositing alone among the floating macrophytes in the centre of the river, far away from the great density of territorial males next to the riverbank.

The males possess a great ability to copulate; they can do it continuously. This is the advantage of non-contact guarding, already cited by other authors (ALCOCK, 1979, 1992; McMILLAN, 1991; CORBET, 1999), to the males of the species that present this behaviour, because they can copulate with a new female while they guard another female and defend their territories. Besides, the risk of losing inseminated females to other males is relatively low because the females often avoid a second copulation, so this behaviour justifies the absence of contact guarding in this species.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank SANDY DAVIDSON for generous and careful proofreading of the manuscript. This work is partly supported by Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico - CNPq (grant no. 140004/03-3).

REFERENCES

- ALCOCK, 1, 1979. Multiple mating in *Calopteryx maculata* (Odonata: Calopterygidae) and the advantage of non-contact guarding by males. *J. nat. Hist.* 13: 439-446.
- ALCOCK, 1, 1992. The duration of strong mate-guarding by males of the libellid dragonfly *Palaethemis lineatipes*: proximate causation. *J. Insect Behav.* 5: 507-515.
- CARVALHO, A.L. & I.L. NESSIMIAN, 1998. Odonata do Estado do Rio de Janeiro, Brasil: habitats e hábitos das larvas. *Series Oecal. brasiliensis* (Eco!. Insetos Aquat.) 5: 73-79, Rio de Janeiro.
- CONVEY, P, 1989. Post-copulatory guarding strategies in the non-territorial dragonfly *Sympetrum sanguineum* (Muller) (Odonata: Libellulidae). *Anim. Behav.* 37: 56-63.
- CORBET, P.S., 1999. *Dragonflies: behaviour and ecology of Odonata*. Harley, Colchester.
- DEL CARMEN-PADILLA, M. & E. GONZALEZ-SORIANO, 1980. Estudio preliminar del comportamiento sexual y territorial de una población de *Erythrodiplax connata* Burmeister (Odonata: Libellulidae). *Folia ent. mex.* 45: 32-33.
- DE MARCO, P., Jr, A.O. LATINI & P.H.E. RIBEIRO, 2002. Behavioural ecology of *Erythemis plebeja* (Burmeister) at a small pond in Southeastern Brazil (Anisoptera: Libellulidae). *Odo-natologica* 31(3): 305-312.
- HARDY, H.T., 1966. The effect of sunlight and temperature on the posture of *Perithemis tenera*

- tenera (Odonata). *Proc. Oklahoma Acad. Sci.* 46: 41-45.
- HARVEY, L.F. & S.P. HUBBARD, 1987. Observations on the reproductive behaviour of *Orthemis ferruginea* (Fabricius) (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica* 16: 1-8.
- HEINRICH, R. & T.M. CASEY, 1978. Heat transfer in dragonflies: "fliers" and "perchers". *J. Exp. Biol.* 74: 17-36.
- JACOBS, M.E., 1955. Studies on territorialism and sexual selection in dragonflies. *Ecology* 36: 566-586.
- MARTIN, P. & P. BATESON, 1993. *Measuring behaviour: an introductory guide*. [2nd edn.]. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- MAY, M.L., 1977. Thermoregulation and reproductive activity in tropical dragonflies of the genus *Micrathyria*. *Ecology* 58: 787-798.
- McMILLAN, V.E., 1991. Variable mate-guarding behaviour in the dragonfly *Plathemis Iydia* (Odonata: Libellulidae). *Anim. Behav.* 41: 979-987.
- MICHIELS, N.K. & A.A. DHONDT, 1990. Costs and benefits associated with oviposition site selection in the dragonfly *Sympetrum danae* (Odonata: Libellulidae). *Anim. Behav.* 40: 668-678.
- MILLER, P.L. & A.K. MILLER, 1989. Postcopulatory "resting" in *Orthetrum coerulescens* (Fabricius) and some other Libellulidae: time for "sperm handling"? (Anisoptera). *Odonatologica* 18: 33-41.
- MONTGOMERY, B.E., 1937. Oviposition of *Perithemis* (Odonata: Libellulidae). *Ent. News* 48: 61-63.
- NOVELO-GUTIERREZ, R. & E. GONZALEZ-SORIANO, 1984. Reproductive behaviour in *Orthemis ferruginea* (Fab.) (Odonata: Libellulidae). *Folia Ent. Mex.* 59: 11-24.
- PAULSON, D.R., 1998 (updated August 2003). *List of the Odonata of South America, by country*. <http://www.ups.edu/home.htm> University of Puget Sound.
- WILDERMUTH, H., 1991. Behaviour of *Perithemis mooma* Kirby at the oviposition site (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica* 20: 471-478.
- WILDERMUTH, H., 1992. Visual and tactile recognition of the oviposition substratum in *Perithemis mooma* Kirby, 1889 (Odonata: Libellulidae). *Odonatologica* 21: 309-321.
- WILDERMUTH, H., 1994. Reproductive behaviour of *Diastatops intensa* Montgomery (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica* 23: 183-191.

3.2. ARTIGO 2º

TÍTULO: REPRODUCTIVE TACTICS OF SEXES AND FITNESS IN *DIASTATOPS OBSCURA* FABRICIUS (ODONATA: LIBELLULIDAE).

AUTORES: IRUSTA, J.B. & ARAÚJO, A.

Sector de Psicobiologia, Departamento de Fisiologia, Universidade Federal do Rio Grande do Norte.

PERIÓDICO: JOURNAL OF INSECT SCIENCE.

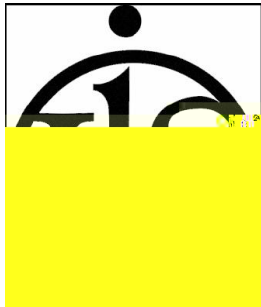
(Periódico novo, ainda não avaliado pela QUALIS nem a ISI);

STATUS DA PUBLICAÇÃO: PUBLICADO. Vol. 7: 24 (Abril de 2007)

TÁTICAS REPRODUTIVAS DOS SEXOS E FITNESS EM *DIASTATOPS
OBSCURA* FABRICIUS (ODONATA: LIBELLULIDAE).

RESUMO

As estratégias de seleção sexual de Odonata territoriais que não apresentam comportamento de corte ainda não foram completamente compreendidas, especialmente o papel das fêmeas. Fêmeas de *Diastatops obscura* participam na escolha de parceiro de uma forma passiva, permitindo a cópula com o primeiro macho que as captura e decidindo depois se ovopositar ou não. Este estudo introduz a idéia de escolha passiva pela fêmea como uma tática adaptativa na seleção intersexual. Também discutimos o valor adaptativo dessa tática e sua flexibilidade de acordo com as condições ambientais e com as estratégias adotadas pelos machos. Observamos uma população natural de *Diastatops obscura* no rio Pitimbu, Nordeste do Brasil. Usamos técnicas de focal contínuo e *ad libitum* para registrar comportamentos de tentativas de cópula, cópulas e ovoposições, além de territorialidade dos machos. Uma estimativa do sucesso reprodutivo individual (IRS) foi obtida a partir de 187 eventos reprodutivos registrados. Os machos territoriais, ocupando principalmente áreas próximas à margem do rio, atingiram maior sucesso de cópulas e ovoposições (IRS = 0,371) do que os machos satélites (IRS = 0,028). As fêmeas que copularam com machos territoriais experimentaram, na sua maioria, apenas um evento de cópula e ovoposição, enquanto que aquelas que copularam com machos satélites fugiram ou possibilitaram uma segunda cópula com um macho territorial. Assim, a melhor tática adotada pelos machos de *D. obscura* foi ocupar um território que forneça o maior acesso às fêmeas, enquanto que as fêmeas utilizaram a escolha passiva para otimizar a sua aptidão.



Reproductive tactics of sexes and fitness in the dragonfly, *Diastatops obscura*

Jorge Bañuelos Irusta and Arrilton Araújo

Sector of Psychobiology, Department of Physiology, Federal University of Rio Grande do Norte (UFRN), Caixa Postal 1511 – Campus Universitário, 59072-970, Natal-RN, Brazil

Abstract

The sexual selection strategies of territorial Odonata that do not present courtship behavior is still not completely understood, especially the role of the females. *Diastatops obscura* Fabricius (Odonata: Libellulidae) females participate in mate selection in a passive manner, allowing copulation with the first male that captures them and afterwards choosing whether to oviposit or not. This study introduces the idea of female passive choice as an adaptative tactic in intersexual selection. Also discussed is the adaptative value of this tactic and its flexibility according to environmental conditions and reproductive strategies adopted by the males. A natural population of *Diastatops obscura* was observed in the Pitimbu River of northeast Brazil. Focal continuous and ad libitum techniques were used to record attempted copulation, copulation, and oviposition behavior, in addition to registering male territoriality. An estimate of individual reproductive success (IRS) was obtained by recording 187 reproductive events. Territorial males, mainly occupying areas near the river margin, achieved greater copulation and oviposition success (IRS = 0.371) than did satellite males (IRS = 0.028). Females that copulated with territorial males experienced, for the most part, only one copulation and oviposition event, while those that copulated with satellite males fled or performed a second copulation with a territorial male. Thus, the best tactic adopted by the *D. obscura* males was to occupy a territory providing the greatest access to females, while the females used passive choice for fitness optimization.

Keywords: sexual selection, female choice, dragonfly, Pitimbu River

Abbreviations: IRS: individual reproductive success

Correspondence: banuelos@ufrnet.br, arrilton@cb.ufrn.br

Received: 7 October 2005 | Accepted: 25 October 2006 | Published: 16 April 2007

Copyright: This is an open access paper. We use the Creative Commons Attribution 2.5 license that permits unrestricted use, provided that the paper is properly attributed.

ISSN: 1536-2442 | Volume 7, Number 24

Cite this paper as:

Irusta J, Araújo A. 2007. Reproductive tactics of sexes and fitness in the dragonfly, *Diastatops obscura*. 10pp.

Journal of Insect Science 7:24, available online: insectscience.org/7.24

Introduction

In animals that do not provide parental care, mates do not actively contribute to the survival of descendants. The main benefit sought after in sexual selection is indirect access to the genetic load and its transmission to descendants, while lost opportunities (Wilcox 1984) and possible injuries suffered in the successive rejections of unfit males (Blanckenhorn et al. 2000; Cartar 1992) are the main costs associated with this choice. If the operational sex ratio is male biased, female choice would minimize the first of these costs by having a large number of males available. This would reduce mate selection waiting time, but the risk of injury could rise as a result of the increased pressure of males attempting to mate, which could cause females to relax their selection criteria, culminating in convenience polyandry (Rowe 1992).

When there is territoriality females must rely on clues that indicate male quality, such as territory characteristics, secondary sexual features or courtship behavior, all of which will influence the mate selection strategies adopted (Gontard-Danek and Möller 1999; Luttbeg 2004). In territorial dragonflies, such as *Diastatops obscura* Fabricius (Odonata: Libellulidae), without courtship behavior, female sexual selection strategies are not yet fully understood. Among the direct benefits that the female derives from finding a dominant male, are oviposition in a high quality territory and postcopulatory guarding by the male during oviposition (Corbet 1999; Sherman 1983; Tsubaki et al. 1994). In regard to the first benefit, Tsubaki and Ono (1987) suggest that territory, rather than male characteristics, defines mate selection. Koenig (1991) showed that females showed a preference for males occupying high quality territories over those from resource-poor territories or satellite males, but that their interest in reproductive sites seemed to be based more on minimizing the time spent in these areas than on optimizing sexual selection. On the other hand, Fincke (1988) discounted the importance of female participation and suggested that differences in male reproductive success are a result of intramale competition. We suggest that there is greater indirect female participation in mate selection among territorial libellulids, indicating passive sexual selection linked to territorial competition among males.

The *D. obscura* mating system was recently described by Irusta and Araújo (2006). The males of this species arrive at the reproductive sites before the females and compete with other conspecific males in an attempt to occupy, defend or conquer a territory. In these interactions, hierarchies and reproductive tactics are established, where dominant territorial, secondary territorial and satellite males are differentiated. When sexually mature females arrive in these areas to mate and lay their eggs, they are captured by either territorial or satellite males as they approach, without their offering any apparent resistance. They are generally captured by the first male in their flight path that then directs her in tandem into his territory where a brief copulation (3–6 seconds) and oviposition occurs under non-contact guarding.

Thus, it is expected that males defending territories near the river margins have a better chance of obtaining females. These highly disputed territories are occupied by males capable of conquering and defending territory and, thereby, offering good reproductive perspectives to their mates. As shown here, these territorial males are also a resource sought by females in the reproductive areas. The selection procedure is performed indirectly when females allow themselves to be captured by one of the territorial males along the river margin and form a tandem. We thereby introduce the concept of female passive choice as an adaptative strategy of intersexual selection in Odonata females.

Three predictions are suggested to explain the preference of males for territories that offer greater access to females and the preference of females for these more successful territorial males:

First prediction: *D. obscura* males will compete to occupy territories near the river margin that provide greater access to females. Since there are no courtship or secondary sexual features indicating female dominance, the males defend a territory in the river margin, the area most sought-after by other males. Mid-river territories are also convenient for egg and larval development, as demonstrated by larvae collecting activities, but only a few females venture there because of the males present at the river margin.



Figure 1. Typical display of *D. obscura* male in territorial behaviour. Photo: J.B. Irusta.

Second prediction: Males that occupy territories at the river margin will have better reproductive success. The preference for margins must be linked to better fitness in the males that conquer these territories. This implies a female preference for this type of territorial male and a higher oviposition rate for females fertilized by them.

Third prediction: Females will more readily accept a second copulation when the first has occurred with a satellite male. When there is no courtship, female libellulids do not seem to be able to discern *a priori* among the qualities of different mates. This occurs only after tandem formation when they are taken to a territory of greater or lesser quality to complete copulation (Convey 1989; McVey 1988). The prediction is that females that copulate with satellite males will more often accept second copulations, while females that mate with territorial males will avoid subsequent copulations, and opt more frequently for immediate oviposition.

Materials and Methods

D. obscura is a small neotropical Libellulid with wing characteristics that partially determine its behavior. Its short, wide wings make impossible the rapid and powerful flight that is typical of other members of the Odonata order. Males have bright dark-blue wings that seem to perform thermoregulation and intraspecific visual communication functions (Irusta and Araújo 2006; Wildermuth 1994, for *Diastatops intensa*), and a bright-red abdomen (Figure 1).

Females have darker wings and a chestnut colored abdomen. Contrary to other Palpopleurinae, there is no male courtship of the female.

The observations were made in natural populations of the Pitimbu River (S: 05°56'04,6", W: 35°10'50,0") (Parnamirim-RN, Northeast Brazil) in four study periods: September, 2002 (4 days), April-May, 2003 (15 days), July, 2003 (5 days) and February, 2004 (8 days), totaling 92 hours of observation. The Pitimbu River is a small permanent waterway (7 to 9 meters wide at the study site), with a quadrangular section (0.8–1.0 m. deep from margin to mid-river) and a slow stream; there is abundant natural vegetation, both aquatic (along the entire river-width) and marginal (further details in Irusta and Araújo 2006).

At the study station two perpendicular axes were defined that allowed the determination of the position of each individual or territory at all times. On the axis parallel to the river margin, 7 small flags were placed at 3 meter intervals thus delineating the 7 continuous stretches where most of the observations were made. The perpendicular axis measured the distance to the margin.

To better identify and observe the individuals, 135 males were captured. The wings were marked with a permanent marking pen, and then released immediately at the capture site. Approximately one-third of the males present in the area were captured. The marking of

individuals was performed on different days and/or times from those selected for behavioral observation, thus avoiding influencing the natural behavior of the dragonflies by either manipulating or disturbing them. In the pilot study, females arriving in the reproductive area were also captured, however, this practice was discontinued because marked females fled and did not return to the research area, making it impossible to observe any mating behavior. Females were also marked away from the reproductive site but since none were observed approaching the study area, we decided to proceed without any manipulation whatsoever of the females. In spite of not being marked, the low density of females during rendezvous with males enabled, in most cases, a differentiated observation of individual female reproductive behavior. A total of 161 females were observed entering the study area, resulting in 187 reproductive events (attempts at copulation, copulation and ovipositions).

The *ad libitum* (unconstrained) observation method was used during the first interactions between the males, at which time they competed to establish their daily territories. Continuous focal observation was used to monitor females in the reproductive areas, recording, whenever possible, breeding females' activities until their departure. The duration of observation was determined by the reproductive events themselves and by the dragonfly's remaining within the field of vision of the observer. In most of the observations, low female density and short-duration stay at the reproductive area enabled their individualized monitoring. When this was not possible, the data were disregarded.

Aspects related to the territorial and reproductive activities of individuals were quantified in the stretch of river studied: level of occupation of the rendezvous (*sensu* Corbet 1999), density of the territorial males, interactions between individuals and activities linked to reproductive behavior such as copulations and attempts at copulation, postcopulatory oviposition, second copulations and attempts at second copulation, oviposition after second copulation and third copulations. Second copula

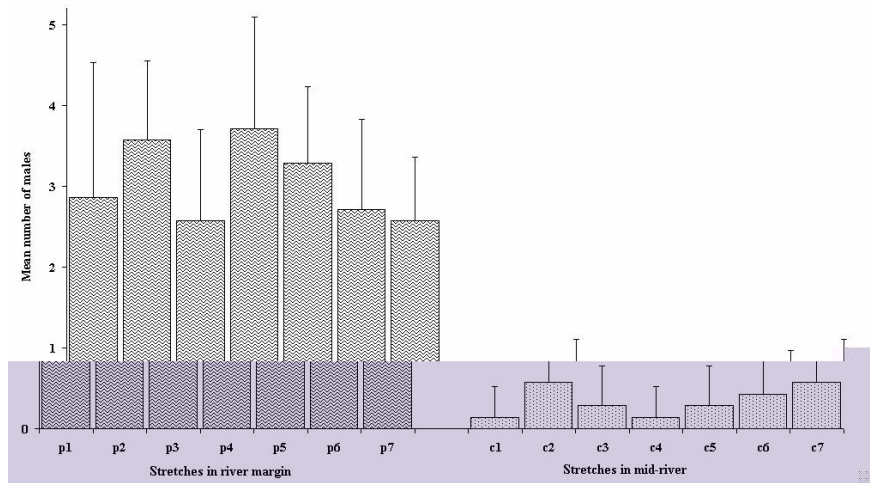


Figure 2. Male occupation (mean \pm SD) per stretch in river margin and mid-river. p1–p7: stretches in rivermargin; c1–c7: stretches in mid-river.

We estimate that single copulations followed by immediate oviposition fertilize all the eggs (100% fertilization rate) and that later copulations followed by oviposition fertilize 95% of the eggs. The remaining 5% of the eggs are likely fertilized by males responsible for earlier copulations. These percentages are based on the data of previous studies dealing with libellulids (Corbet 1999; McVey and Smittle 1984; Siva-Jothy and Tsubaki 1994; Córdoba-Aguilar et al. 2003). These values demonstrate the importance of sperm precedence among libellulids.

In the third prediction (when females mating with satellite males accept more readily a second copulation with another male, but do not subsequently copulate with territorial males) the percentage of second and third copulations of the females were compared, according to each of the tactics adopted by the males responsible for the first copulation.

Prior to analyzing the reproductive data, the seven continuous river sections into which the study area had been divided were compared. This was done to determine if there were

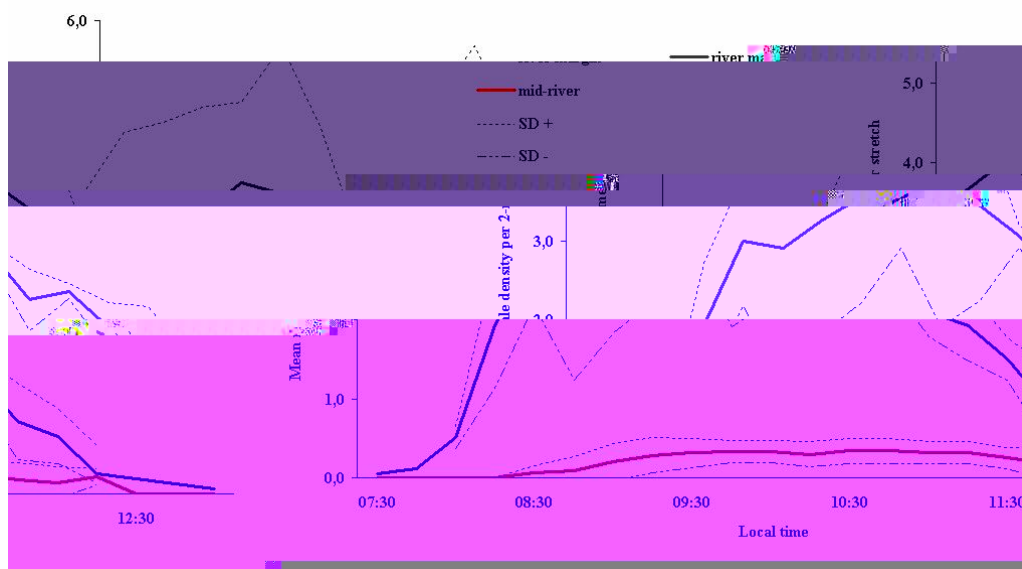


Figure 3. Time variation of male density at river margin and mid-river.

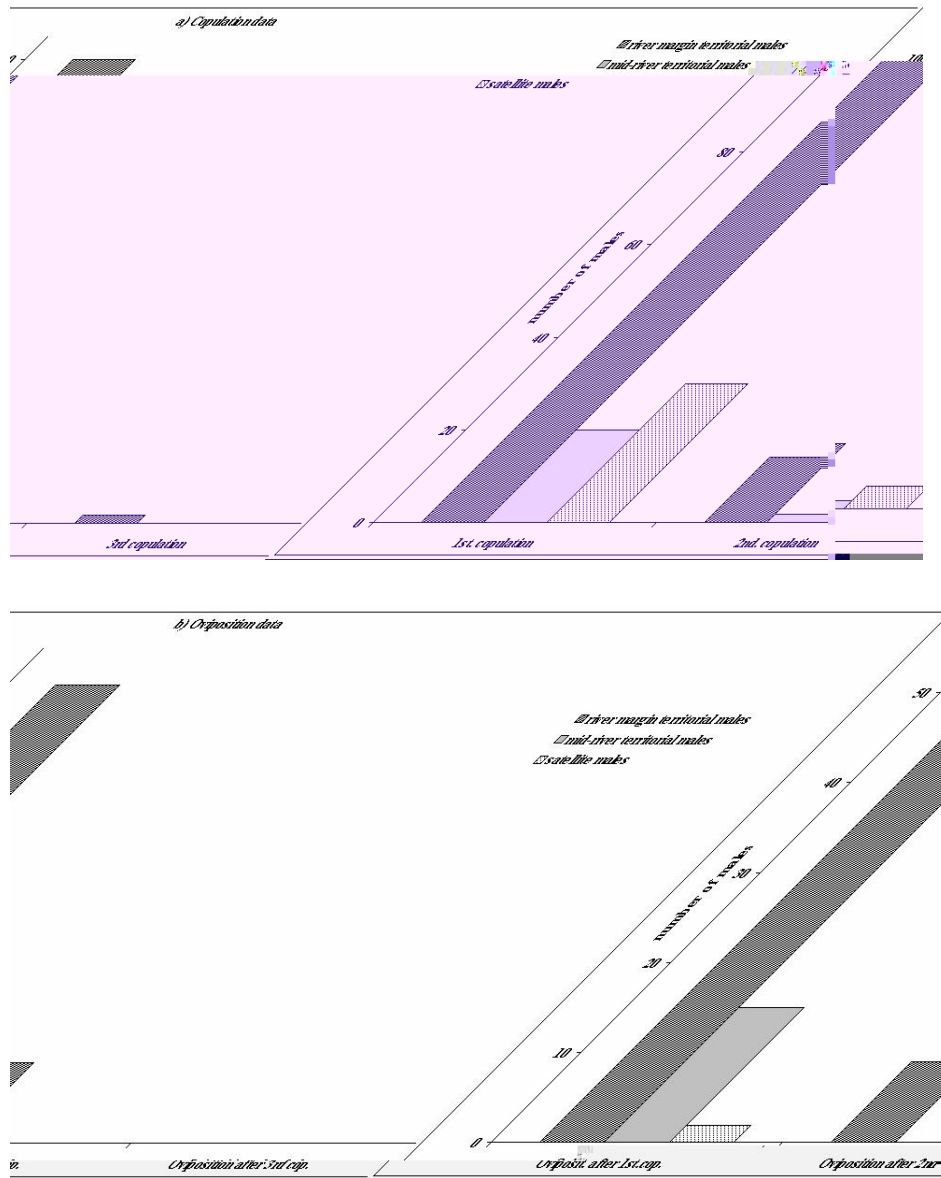


Figure 4. Comparative results of male reproductive tactics: a) Copulation data; b) Ovoposition data. Note the different scale.

environmental differences among them that could produce different occupation responses in the territorial males. Aspects such as the composition and relative abundance of aquatic macrophytes (estimated in %), lamina cover (in %), visibility level at the margin (in %), depth (m) and subsurface current velocity 1m. from the riverbank and at mid-river (m/s) were analyzed for each section at different times.

The degree of male occupation of the marginal and central areas of the river was compared through Student's t-Test for independent variables and bilateral verification. The reproductive success of each of the male tactics was compared using bilateral chi-square test (± 2). The significance level used was 5%.

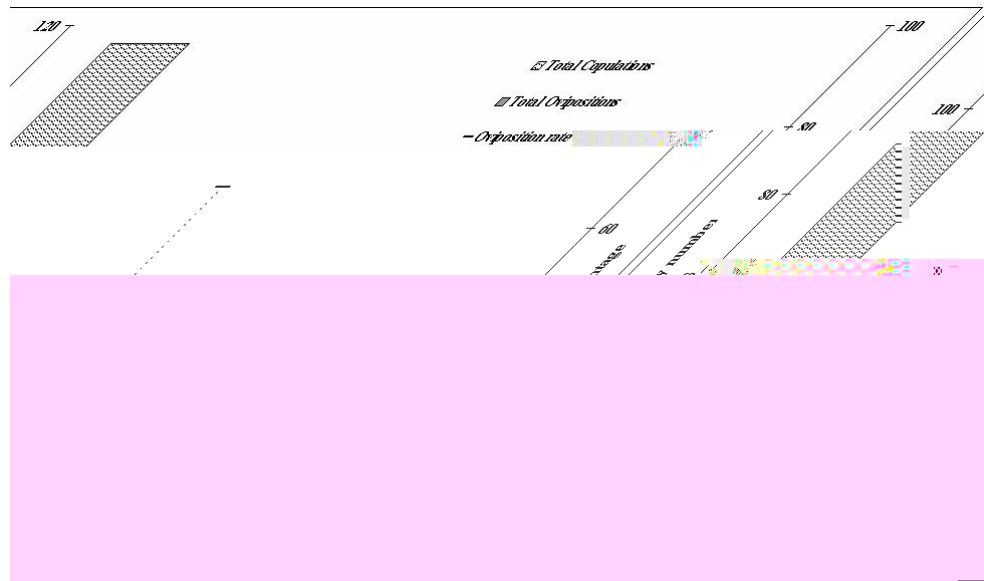


Figure 5. Reproductive success of male tactics.

Results

The sections of both the marginal (ANOVA: $F=1.16$, $df=48$, $p>0.05$) and central areas ($F=1.00$, $df=48$, $p>0.05$) of the studied river section were compared first. No significant differences were found among their components (Figure 2), which agrees with the homogeneity encountered for the environmental parameters analyzed. This allowed the treatment of the margin and the mid-river as two intrinsically homogeneous areas. The degree of occupation of the marginal and central areas was compared and a significant preference for the former was observed in all the sections studied ($t=12.68$, $df=12$, $p<0.05$) (Figure 2), thus confirming the first hypothesis.

In the variation analysis of mean male density in the marginal and central territories, according to the time of day of occupation, the difference between the two groups was verified. The fact that marginal area occupation occurred earlier than it did in the central areas, indicates that the first males to arrive there try to occupy these territories (Fig. 3). In accordance with the second prediction, male sexual activity in marginal territories is much more prevalent than that of males who adopt other tactics. Significantly higher values for the total number of copulations ($\pm 2 = 89.98$; $df = 2$; $p<0.0001$; Figure 4a) and for ovipositions ($\pm 2 = 72.18$; $df = 2$, $p<0.0001$; Figure 4b) were recorded. When compared to territorial males in the central area and satellites, significant differences were

found in the number of ovipositions ($\pm 2 = 9.94$; $df = 1$; $p = 0.0016$), but not in the number of copulations ($\pm 2 = 2.96$; $df = 1$; $p = 0.085$). The density of territorial males at mid-river does not reach high levels (0.13 ± 1.10 males/linear m., mean \pm SD), which leads to 68.0% of the copulations in this area being followed by female guarding and oviposition.

Table 1. Estimate of individual reproductive success (IRS) for each tactic adopted by the males.

MALE STRATEGY	IRS
territorial males at river margin	0.371
territorial males at mid-river	0.252
satellite males	0.028

The number of successful copulations by satellite males, especially in times of high density, surpassed that of territorial males at mid-river. However, this apparent advantage was dispelled when the oviposition rate of recently fertilized females was determined, which is more closely related to the reproductive success associated with each of the tactics adopted by the males. Only two brief ovipositions were observed after copulation with satellite males (which represents 5.7% of the copulations), while a much higher oviposition rate was found for copulations with territorial males, both at the margin (52.0%) and at mid-river (68.0%) (Figure 5). Based on these results, the individual reproductive

success (IRS) associated with each of the three tactics adopted by the males in the study area was estimated (Table 1).

The results of female receptivity to a second copulation support the third hypothesis. Thus, the majority of copulations with satellite males were followed by second copulations (or copulation attempts) of the female by other males (56.7%) or by spontaneous flight from the area when the female was released by the satellite male (36.7%) after copulation; both situations led to failed oviposition. Females that copulated with territorial males at the margin or at mid-river only copulated a second time (or suffered copulation attempts) in 23.0% and 20.0% of the cases, respectively.

It is worth pointing out the different attitude of females after copulating with a satellite male or a territorial male. In the first case, they were poorly guarded by the satellite males, who abandoned them as soon as they encountered territorial males at the river margin in order to avoid being attacked by these usually stronger and more aggressive males. The females appeared to allow a second copulation in the areas defended by territorial males at the river margin. Contrarily, females that initially copulated with territorial males had second copulations at a much reduced rate (9.3%), especially in low male density areas. Their attitude, marked by fleeing and hiding in vegetation in an attempt to avoid further copulations, revealed an obvious resistance to new encounters.

Discussion

The adaptability of a determinate behavior can be analyzed by comparing estimates of the reproductive success of the different strategies adopted. In male dragonflies this success is usually measured directly according to the order of copulation (sperm precedence), the number of copulations and the number of eggs deposited immediately after copulation or indirectly by the duration of copulation, while for the females the genetic quality of the male and the egg-producing capacity of the female herself is what matters most (Corbet 1999).

The adaptative value of the apparent passivity in the sexual selection of the female *Diastatops obscura* must be understood in relation to the reproductive strategies adopted by males. Of special importance are the density of territorial males and the proportion of satellite males near the reproductive areas. Thus, in low male densities, with few or no satellites, females show little resistance to the first copulation,

clearly avoiding subsequent mating (Irusta and Araújo 2006). However, high male densities at the rendezvous favor an increased number of satellites (as described for *Libellula quadrimaculata*, Convey 1989) that manage to copulate with a significant proportion of the females in the reproductive area. In these cases female passive choice tactics, which involves mating with the first male encountered, does not appear advantageous since she may not be captured by a territorial male.

The copulations with satellite males are completed away from the oviposition sites, thus avoiding interactions with territorial males, which seem to indicate the inferior condition of the male (Convey 1989; McVey 1988). This causes the female to change her usual behavior (immediate non-contact-guarding oviposition), in which she escapes and/or seeks a second copulation in an area defended by territorial males. This behavior was suggested for other female libellulids such as: *Leucorrhinia intacta* (Wolf et al. 1989), *Pachydiplax longipennis* (Sherman 1983), *Libellula luctuosa* (Moore 1989) and *Platthehis lydia* (Koenig 1991). Thus, not only do male libellulids exhibit a previously known flexibility in reproductive strategies that vary according to environmental and population conditions, but the females also modify their mate selection strategy according to the density and status of the males.

Territorial males of central river areas maintained a mean IRS rate similar to that of territorial males at the river margin, despite the limited number of females that reach these areas (Table 1). This can be explained by the lower male density at these sites, favoring a high percentage of postcopulatory ovipositions in these territories. Higher densities would decrease this index rapidly, removing adaptativity from this tactic.

Satellite males exhibited a very low reproductive success rate, despite the reasonable number of copulations, since the females usually escaped or sought subsequent mating, significantly limiting the satellite males' egg fertilization rate. Furthermore, the few females guarded by satellite males that managed oviposition, achieved it only for a few seconds, since they were quickly approached by other males who easily dominated the weak mating guard of the satellites. This further minimized the reproductive success of the satellite males, given that the duration of female oviposition is a parameter directly linked to the reproductive success of the males that fertilize them (Corbet 1999; Sherman 1983).

Sperm competition in Odonata, caused by functional and morphologic modifications of the aedeagus, ensures a high fertility rate in recopulations followed by oviposition (around 95% in the libellulids studied: see McVey and Smittle 1984; Michels 1989; Siva-Jothy and Tsubaki 1994). It is likely that for *D. obscura*, the sperm precedence values are similar to those indicated for other species of the family, since their aedeagus has a fourth segment with wide, flat, spiny lobes on the inner surface (Pujol-Luz, Pujol-Luz JR. Department of Zoology, Institute of Biological Sciences, University of Brasilia. Instituto de Ciências Biológicas, Asa Norte. 70910900 - Brasilia, DF, Brazil, personal communication), which is apparently adapted for sperm removal. Sperm precedence seems correlated with the inability of males to differentiate between female virgins and non-virgins (see Uhía and Cordero Rivera 2005, for damselflies). This is not conducive to male satellite success and further justifies the female strategy of allowing copulation with another higher-status mate when the initial mating was with a satellite male.

The differences encountered in estimating reproductive success associated with male strategies explain the female reaction when captured by a satellite male, where she abandons her passive attitude in order to search for another copulation in areas usually defended by territorial males. This behavioral change definitively supports the hypothesis of female selection, demonstrating that females do in fact participate in sexual selection by seeking a quality male to fertilize their eggs. This is done in an indirect and normally passive manner, and favors males victorious in territorial competition in reproductive areas.

Acknowledgements

This work was supported by Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico – CNPq (grant no.140004/03-3).

References

- Blanckenhorn WU, Mühlhäuser C, Morf C, Reusch T, Reuter M. 2000. Female choice, female reluctance to mate and sexual selection on body size in the dung fly *Sepsis cynipsea*. *Ethology* 106: 577-593.
- Cartar R. 1992. Morphological senescence and longevity: an experiment relating wing wear and life span in foraging wild bumble bees. *Journal of Animal Ecology* 61: 225-231.
- Convey P. 1989. Influences on the choice between territorial and satellite behaviour in male *Libellula quadrimaculata* Linn. (Odonata: Libellulidae). *Behaviour* 109: 125-141.

- Corbert PS. 1999. *Dragonflies: Behaviour and Ecology of Odonata*. Harley Books.
- Córdoba-Aguilar A, Uhía E, Cordero Rivera A. 2003. Sperm competition in Odonata (Insecta): the evolution of female sperm storage and rival sperm displacement. *Journal of Zoology* 261: 381-398.
- Fincke OM. 1988. Sources of variation in lifetime reproductive success in a nonterritorial damselfly (Odonata: Coenagrionidae). In: Clutton-Brock TH, editor. *Reproductive success*, pp. 24–43. University of Chicago Press.
- Gontard-Danek MC, Moller AP. 1999. The strength of sexual selection: a meta-analysis of bird studies. *Behavioral Ecology* 10: 476-486.
- Irusta JB, Araújo A. 2006. Reproductive behaviour of *Diastatops obscura* (Fabricius, 1775) in a riverine environment (Anisoptera, Libellulidae). *Odonatologica* 35: 279-285.
- Koenig WD. 1991. Levels of female choice in the white-tailed skimmer *Plathemis Lydia* (Odonata: Libellulidae). *Behaviour* 119: 193-224.
- Luttbeg B. 2004. Female mate assessment and choice behavior affect the frequency of alternative male mating tactics. *Behavioral Ecology* 15: 239-247.
- Matin P, Bateson P. 1993. *Measuring Behaviour. An Introduction Guide*. Second Edition. Cambridge University Press.
- McVey ME. 1988. The opportunity of sexual selection in territorial dragonfly, *Erythemis simplicicollis*. In: Clutton-Brock TH, editor. *Reproductive success*, pp. 44–58. University of Chicago Press.
- McVey ME, Smittle BJ. 1984. Sperm precedence in the dragonfly *Erythemis simplicicollis*. *Journal of Insect Physiology* 30: 619-628.
- Michiels NK. 1989. Morphology of male and female genitalia in *Sympetrum danae* (Sulzer), with special reference to the mechanism of sperm removal during copulation (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica* 18: 21-31.
- Moore AJ. 1989. The behavioral ecology of *Libellula luctuosa* (Burmeister) (Odonata: Libellulidae): III. Male density, OSR, and male and female mating behavior. *Ethology* 80: 120-136.
- Rowe L. 1992. Convenience polyandry in a water strider: foraging conflicts and female control of copulation frequency and guarding duration. *Animal Behaviour* 44: 189-202.
- Sherman KJ. 1983. The adaptive significance of postcopulatory mate guarding in a dragonfly, *Pachydiplax longipennis*. *Animal Behaviour* 31: 1107-1115.
- Siva-Jothy MT, Tsubaki Y. 1994. Sperm competition and sperm precedence in the dragonfly *Nannophya pygmaea*. *Physiological Entomology* 19: 363-366.
- Tsubaki Y, Ono T. 1987. Effects of age and body size on the male territorial system of the dragonfly, *Nannophya pygmaea* Rambur (Odonata: Libellulidae). *Animal Behaviour* 35: 518-525.
- Tsubaki Y, Siva-Jothy MT, Ono T. 1994. Recopulation and postcopulatory mate guarding increase immediate female

reproductive output in the dragonfly *Nannophya pygmaea*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 35: 219-225.

Uhía E, Cordero Rivera A. 2005. Male damselflies detect female mating status: importance for postcopulatory sexual selection. *Animal Behaviour* 69: 797-804.

Wilcox RS. 1984. Male copulatory guarding enhances female foraging in a water strider. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 15: 171-174.

Wildermuth H. 1994. Reproductive behaviour of *Diastatops intensa* Montgomery (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica* 23: 183-191.

Wolf LL, Waltz EC, Wakeley K, Klockowski D. 1989. Copulation duration and sperm competition in white-faced dragonflies (*Leucorrhinia intacta*; Odonata: Libellulidae). *Behavioral Ecology and Soc*

3.3. ARTIGO 3º

TÍTULO: ADAPTATIONIST APPROACH OF REPRODUCTIVE BEHAVIOUR IN LIBELLULIDAE: A CASE REPORT ON *DIASTATOPS OBSCURA* FABRICIUS.

AUTORES: IRUSTA, J.B. & ARAÚJO, A.

Sector de Psicobiologia, Departamento de Fisiologia, Universidade Federal do Rio Grande do Norte.

PUBLICAÇÃO: Em: "ODONATA: BIOLOGY OF DRAGONFLIES" (Ed. por B.K. Tyagi). Jodhpur, Índia: Scientific Publishers (India).

STATUS DA PUBLICAÇÃO: PUBLICADO (Janeiro 2007)

ABORDAGEM ADAPTACIONISTA DO COMPORTAMENTO REPRODUTIVO EM LIBELLULIDAE: O CASO DE *DIASTATOPS OBSCURA* (FABRICIUS, 1775).

RESUMO

Neste capítulo são abordados três assuntos relacionados ao comportamento reprodutivo dos libelulídeos, exemplificando os aspectos teóricos com os dados levantados em pesquisas com a espécie *Diastatops obscura* em ambiente natural do Nordeste do Brasil. Em primeiro lugar foram estudadas as estratégias reprodutivas dessa espécie, destacando a competição intrasexual dos machos nas áreas territoriais e a interligação e sincronia dos comportamentos de ambos os sexos. Em segundo lugar, foi analisada a escolha de parceiro pelas fêmeas, tema de grande atualidade e alvo de acaloradas discussões entre odonatólogos do mundo todo. Finalmente, foi estudada a possível relação do tamanho corporal dos machos com o seu sucesso reprodutivo. Foi comprovado que os machos competem pelas áreas com maior acessibilidade às fêmeas prontas para acasalar, e que as fêmeas selecionam machos em posições dominantes, rejeitando os satélites. Na competição entre machos, observou-se que os de maior tamanho têm maior probabilidade de conseguir cópulas e em maior número que os outros machos, têm maior probabilidade de conseguir ovoposições das fêmeas por eles fecundadas e em maior número, e se apresentam como territoriais maior número de dias que os outros machos. Em função desses resultados, são discutidos aspectos ligados à escolha de parceiro pela fêmea e à seleção estabilizadora.

ADAPTATIONIST APPROACH OF REPRODUCTIVE BEHAVIOUR IN
LIBELLULIDAE: A CASE REPORT ON *DIASTATOPS OBSCURA* FABRICIUS

J.B. IRUSTA and A. ARAÚJO

Programa de Pós-Graduação em Psicobiologia, Departamento de Fisiologia - Centro de
Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Norte.

Caixa Postal 1511 – Campus Universitário, 59078-970 Natal, RN, Brasil.

e-mail: banuelos@ufrnet.br // arrilton@cb.ufrn.br

ABSTRACT

In this chapter we discuss three topics related to reproductive behaviour in Libellulidae, specifically theoretical aspects based on data obtained from the species *Diastatops obscura* (Fabricius 1775) in its natural environment in Northeast Brazil. First, we studied reproductive strategies, with emphasis on intrasexual competition among males in territorial areas and the interconnection and synchronism of the behaviours of both sexes. Second, we analysed the females' choice of mate, a subject of lively discussion today among odonatologists throughout the world. Finally, we studied the possible relation between male body size and reproductive success. It was shown that males compete for areas of greatest access to sexually mature females, and that females select dominant males over the satellites. In competition among males, it was observed that larger individuals are more likely to achieve more copulations than smaller and medium-size males. It was also shown that larger individuals accomplish oviposition of the females inseminated by them more often and in greater numbers, and are territorial for more days than their smaller counterparts. Accordingly, we discuss aspects related to female choice and stabilizing selection.

INTRODUCTION:

The evolutionary success of living beings depends on their adaptation to the environment. This adaptation over the course of their history manifests itself through natural selection, which selects aspects that, on the one hand, favour the survival of individuals and, on the other, the propagation of their genetic endowment to future generations. CHARLES DARWIN (1859) himself described these two components of evolutionary success in his famous treatise, "On the Origin of Species". These two

environmental pressures became known as natural selection (*sensu strictu*) and sexual selection, respectively.

Sexual selection occurs mainly through the preference of females for certain male attributes. Over the course of its evolution, this female attitude gave rise to morphological structures and behaviours in males who, by being attractive to their mates, may represent relative disadvantages for the survival of these individuals. Thus, sexual selection and its extravagant manifestations are submitted to or limited by natural selection, as if these two evolutionary forces were acting in opposite directions. So, sexual selection, modulated by natural selection, is largely responsible for system diversity and reproductive strategies currently found in the animal kingdom; it determines the genetic, morphological and behavioural aspects of individuals, populations and species.

Reproductive strategies in Libellulidae

Odonata have been the object of a great deal of scientific study to bring to light diverse aspects of their reproductive behaviour and have proved to be one of the most fascinating orders in the insect world. Studies emphasize the reproductive tactics of males and females, whose copulation is unique among insects and who display interesting behaviours such as selective mate choice, sexual mimicry, sperm competition and female guarding.

In the Libellulidae Family, this peculiar reproductive behaviour can be summed up by the following general considerations: sexually mature males are usually territorial, staying near bodies of water that are suitable as breeding grounds. They compete with one another in these areas, both ritualistically and with real aggression, to conquer and defend a territory attractive to females. These fights may result in chasing, expulsion, injury and, in some situations, to the death of some of the participants. These general rules, however, are not universal and new studies have shown an increasing number of exceptions and variations.

The females of species with territorial males only go to reproductive areas to copulate and lay eggs. Oviposition usually occurs by mass release directly into the water or into suitable substrate (CORBET, 1999) and is more successful when a dominant male guards the female during the entire process. Post-copulation guarding of the female may be with or without contact and apparently depends on the territorial strategies adopted and on environmental aspects such as competitor density.

Some species develop secondary characters (distinctive colours, for example) and behaviours associated to female courtship. The role of females in mate choice is currently

under discussion, mainly in species without defined courtship behaviour. Several opinions attribute most of the participation in this selection exclusively to males and to the quality of oviposition sites, while other investigations, including this chapter, opt for more active female participation.

Female choice

Two components that act in sexual selection can be distinguished: on one hand, constant search and competition, normally by males, for mates susceptible to being inseminated (intrasexual selection), and on the other, the development of the capacity to choose, normally practiced by the females, the best suited mates (epigamic or intersexual selection). This is the basis for understanding the “conflict of interests” between the sexes, which has evolved into elaborate reproductive behaviours, as a result of an evolutionary race that seeks to optimize this conflict in favour of both sexes. Males maximize their reproductive efforts by fertilizing the greatest number of females, while females choose a male that provides material or genetic elements that enable offspring success, besides producing more and better eggs.

The optimization relation for males has long been known: BATEMAN (1948), in an experiment with *Drosophila*, showed that male heredity is positively related to the number of fertilizations that is achieved during their life. The active participation of females in mate choice is not as evident for most of the insects that have already been studied.

The reproductive effort of an organism, understood as the proportion of energy available that is used in reproduction, can be divided into mating effort and parental effort (ALEXANDER & BORGIA, 1979). In many animals, the first component is more typical in males, and the second more common in females.

Parental effort is rare in Odonata, with egg and larval development occurring with no assistance from the parents, who channel practically all their reproductive effort to mating. Thus, males dedicate most of their energy to intrasexual selection, which manifests itself in a series of pre and postcopulatory activities. Before coupling, males must search for or attract females while simultaneously competing with other males for potential mates. The copulations may be long or short, depending on the bursa copulatrix of the females and the male penis, which is adapted to remove or put aside the preceding sperm, resulting in different and very interesting sperm competition and sperm precedence systems (WAAGE, 1984; CÓRDOBA-AGUILAR *et al.*, 2003). After coupling, the males must also avoid

other likely fertilizations of this female by other competitors, by practicing mate-guarding behaviours.

For their part, female choice is theoretically guided by males with genetic characteristics that provide competitive advantages, which are usually indicated by morphological or genetic characteristics known as secondary sexual characters, or by males who offer some interesting material resource. In the field of behavioural entomology, female choice is still not totally accepted for many species that develop polygenic reproductive systems. The behaviours shown by males and females at reproductive sites and during reproductive periods often seem to respond both to intrasexual evolutionary pressures and, to a lesser degree, intersexual pressures. It is always difficult to differentiate these two conditioning behaviours and interpretations in both directions continue to feed this discrepancy. While some authors attribute all sexual initiative to males who try to copulate with every female within their reach, others recognise certain female behaviours that would clearly influence the selection of a mate that will fertilise most of its eggs (THORNHILL & ALCOCK, 1983).

Among the criteria that must be evaluated in sexually mature females during the reproductive phase, those related to suitable sites and opportune moments become mixed with those involving mate choice itself. Thus, when a reproductive event is interrupted, resulting in failure for the male involved, it may be difficult to determine if the cause is the male himself (his physical or hierarchical condition) or other circumstances (territorial characteristics, environmental conditions) (THORNHILL & ALCOCK, 1983). In any case, some incontrovertible evidence of female choice has already been shown in other insects. Thus, in species where the males offer material resources (nuptial presents), it was verified that females choose mates that offer better (in this case bigger) resources (THORNHILL & ALCOCK, 1983).

In territorial Odonata, when a female enters the reproductive area, the males compete to grab and hold her to copulate and fertilise the eggs, which will be oviposited and guarded by the male if there is no other impeding circumstance. This competition among males in reproductive areas makes it difficult to determine whether females choose only the most suitable sites (territories), thus favouring their owner, or if they exercise some type of mate choice as a criterion differentiated from other choices associated with reproduction, even when there is no courtship.

This polyandry is usually more intense in reproductive areas with high male density, which could be interpreted as a more difficult choice for females, or as a succession of

forced copulations to which they were submitted by more aggressive males. This last idea, known as convenience polyandry by forced copulations, is defended by various authors (KOENIG, 1991, CONRAD & PRITCHARD, 1992), in that female choice may be eclipsed by male behaviour.

However, from a theoretical point of view, female choice should be universally understood, since this capacity to discriminate among mates is the engine of evolutionary pressure that resulted in the appearance of secondary characters found in insects and other animals.

Size and reproductive success

The phenotype characters of the individual often determine reproductive success, since they usually indicate genotype advantages susceptible to being transferred to offspring, and play an important part in inter and intra-specific competition. On the other hand, investment in secondary characters, such as size advantage or more intense coloration often associated with sexual selection, are not accompanied indefinitely by natural selection, since basic species format is preserved generation after generation. This suggests that, once a certain threshold is reached, sexual selection and natural selection act in opposite directions, setting limits to the supposed advantages. This is the concept of stabilising selection studied by FINCKE (1988), NEEMS *et al.* (1998), STOKS (2000) and THOMPSON & FINCKE (2002).

In insects, reproductive success is usually explained as a function of phenotype characters such as size (THORNHILL & ALCOCK, 1983, BLANCKENHORN *et al.*, 2000) and coloration (VAN DYCK *et al.*, 1997). Among Odonata, it has been described that male mating success may vary with maturity, flying agility, stored fat reserves, longevity, territorial characteristics and body size (CORBET, 1999, SOKOLOVSKA *et al.*, 2000).

The relation between male body size and reproductive success has been previously studied in various Odonata, with different conclusions. In studies with damselflies, HARVEY & WALSH (1993) found a positive correlation between body size and fitness, while FINCKE (1986), RICHARDSON & BAKER (1997), STOKS (2000) and PURSE & THOMPSON (2005) found no correlation. ANDERSSON (1994) found advantages for smaller scrambling damselfly males while FINCKE (1988) found size stabilising selection in relation to lifetime mating success, but not for mating efficiency or life span.

Wing coloration in Odonata seems to be related to sexual selection. The implication of wing pigmentation in reproductive success has been previously studied in diverse species, especially Calopterygid damselflies (CÓRDOBA-AGUILAR, 2002, GREATHER, 1996, SIVA-JOTHY, 1999).

This chapter discusses the repercussion of body size and the parameters that influence reproductive success in male *Diastatops obscura*. We also look for evidence of the influence of wing coloration and degree of wing damage on male fitness.

Despite the long tradition of studying the reprodu



near, but outside the aquatic territorial area, on the side traversed by incoming mature females. For each observation day territorial males were considered to be those that dominated an aquatic territory (suitable for oviposition) in the reproductive area for 30 minutes or more.

The influence of male size on reproductive success was studied. Total body length (head-abdomen) and fore wing length and width (from wing joint to wing tip) were measured to the nearest 0.2 mm. It was verified that the two variables are strong and positively correlated (Pearson: $r_{0.61}=0.98$). Three size categories were established: small (body size < 25.5 mm), medium (25.5 -27.5 mm) and large (>27.5 mm).

Two other phenotype characters were observed: the brilliance and degree of wing damage of males in the reproductive area. These criteria were judged visually and therefore must be interpreted with caution. According to wing brilliance, observed under sunlight at different angles, two categories were established: “very brilliant” and “moderately brilliant” wings. To classify wing damage two categories were created: “clearly torn” (missing one-third or more of the entire distal edge of any of the wings) and “basically preserved” (less deterioration than described above).

Body size and, to a lesser extent, the other two phenotype characters analysed, were contrasted with four variables related to male reproductive success: territorial/satellite behaviour, mating success, oviposition success of the inseminated female and territory tenancy (number of days the male is territorial in the study area).

The following statistical tests were used: Chi-square test (χ^2) (to compare males of different categories with and without reproductive activity), Two-way ANOVA and Student’s t-test (to compare the number of reproductive events among the three size categories), and Pearson’s correlation coefficient (r) (to correlate wing length and body length). The confidence level was set at 95% for all tests.

RESULTS

Reproductive behaviour in *Diastatops obscura*

Males start arriving at the river two hours after dawn (after 7:15h on sunny days) to establish their territories, after an entire repertoire of agonistic interactions lasting around two hours. Three types of strategies were defined during this period: riverside territorial strategy, mid-river territorial strategy and satellite males. After this agitated stage, a calmer phase succeeded in which the territories were defined and both displays and visual communication between them became predominant.

After 11:00 h. male density in the reproductive area decreased significantly until a few minutes after 12:00 h., when no male guarded territory. On rainy days no males appeared at

Higher male density gives rise to a line of satellites on the riverbank, resulting in a significant change in female behaviour. When females approach territorial areas and are grabbed by satellite males, they are taken to a dry area to complete copulation, because these males do not occupy any river territory and try to avoid interaction with other males. This seems to alert the female that her mate is not a dominant male, causing in her a change of attitude. Thus, of the 35 copulations achieved by male satellites, which represent 20.2% of total copulations observed, only on two occasions (5.7%) did females manage to oviposit for a few seconds. This was followed in the vast majority of cases by a second copulation by another male or by spontaneous flight from the reproductive area. On the contrary, females that copulated with territorial males managed to lay their eggs immediately after copulation in 54.3% of the cases (IRUSTA & ARAÚJO, accepted).

Thus, the majority of copulations with satellite males were followed by second copulations (or copulation attempts) of the female with other males (56.7%) or by spontaneous flight from the area when the female was released by the satellite male (36.7%) after copulation; both situations led to failed oviposition. Females that copulated with territorial males only copulated a second time in 22.5% of the cases in high male density areas and 9.3% in low density areas.

Male body size and reproductive success

With respect to the relation between body size and male reproductive strategy (territorial or satellite behaviour), a larger number of small males exhibited satellite behaviour: 33.33% compared to 14.29% and 26.92% for medium-size and large individuals, respectively; however, these differences were not significant ($\chi^2 = 3.23$, $p = 0.199$).

Larger size also resulted in more prolonged territoriality for these males in the reproductive areas: 2.88 ± 2.97 days (mean \pm sd) compared to 1.54 ± 1.65 (mean \pm sd) for the medium-size and 1.70 ± 1.44 (mean \pm sd) for the small ($F_{2,85} = 37.77$, $p < 0.001$); with half of the large males defending a territory in the same area for at least two consecutive days, 26.92% for at least 5 days and 11.54% for 10 or more days (table 1).

The proportion of males that managed to mate was significantly higher for large males than for small ones ($\chi^2 = 6.95$, $p = 0.031$). Medium-size males had slightly more mating success than the small males ($p = 0.138$) (table 2). The number of copulations achieved by large males was significantly higher than those of medium-size and small males (ANOVA, $F_{2,32} = 45.79$, $p < 0.001$) (table 2; figure 2).

Male body size	% of males with territorial behaviour for 2 days.	% of males with territorial behaviour for 5 days.	% of males with territorial behaviour for 10 days.
small	25.9	14.8	0.0
medium	25.7	5.7	2.9
large	50.0	26.9	11.5

Table 1. Relation between male size and territory tenancy. Larger males remained territorial for longer periods than medium-size and small males.

Male body size	% of copulating males	Mean no. of copulations per copulating male
small	22.2	1.3
medium	40.0	1.7
large	57.7	2.5

Table 2. Relation between male size and mating success. Larger and medium-size males had more likelihood of copulation, and larger males achieved a higher mean number of copulations.

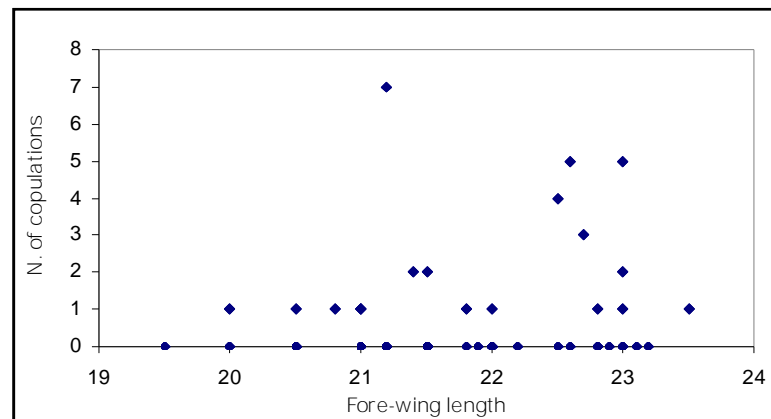


Figure 2. Correlation between number of male copulations and wing size. Among those who achieved copulation, the relation is direct.

Large males were significantly more likely to achieve oviposition of the females they inseminated and guarded ($\chi^2 = 7.18$, $p = 0.028$) (table 3). Larger size also resulted in a significantly higher mean number of ovipositions achieved by their mates ($F_{2,13} = 12.49$, $p = 0.024$) (table 3).

Male body size	% of copulating males that achieved female oviposition	Mean no. of ovipositions achieved by mates
small	7.4	1.0
medium	14.3	1.8
large	34.6	2.1

Table 3. Relation between male size and female ovipositing success. Larger males achieved greater ovipositing success, demonstrating more efficient postcopulatory guarding.

The analysis of wing brilliance, carried out on 100 individuals, showed slight differences in mating probability ($\chi^2 = 2.55$, $p = 0.279$), in favour of the more brilliant males. Their copulations were slightly more frequent and they remained some more days in the study area behaving as territorial males, but in both cases the differences were not significant. Even though these results show a tendency of the possible importance that wing coloration may have in sexual selection, more systematized studies must be conducted to corroborate these findings. Despite the differences in wing pruinosity of males caused by incident light, we verified that wing brilliance remains practically unchanged once males reach sexual maturity.

In regards to wing damage, among a sample of 108 males, those with torn wings had a greater number of copulations (Student's t-test: $t_{34} = 2.083$, $p < 0.001$) with 3.15 ± 0.99 copulations observed compared to 1.83 ± 0.89 for males with well preserved wings. The conclusions of this characteristic are not immediate, since young males who did not take part in many interactions with other competitors showed marks similar to those of dominant males who managed to preserve wing integrity for long periods of time.

DISCUSSION AND CONCLUSIONS

Male strategies:

In order to understand the reproductive behaviours exhibited by *Diastatops obscura* we must analyse simultaneously the strategies adopted by males and females. The males compete daily for suitable territory that allows them to attract and grab females. Other strategies such as stealing females and satellite tactics are used to achieve a greater number of copulations and ensure the siring of most of the eggs. The hierarchical order resulting from male competition for the best territories offers all the information that a receptive female needs and dispenses with the courtship behaviours found in other paired species, such as *Perithemis mooma* (WILDERMUTH, 1991).

The reproductive tactics followed by the males in this study were analysed according to reproductive success, through daily observations of copulations and ovipositions and by the reoccurrence of males in reproductive areas over successive days. Given that this study was undertaken under natural environmental conditions, there were potentially important variables that could not be controlled (climatic conditions, density etc). However, similar methodologies have been used by various authors such as BANKS & THOMPSON (1985), CORBET (1999) and THOMPSON & FINCKE (2002), who also report that individual male reproductive success can be evaluated by the achievement of a combination of longevity and mating success. Longevity is important since it is related to the number of days the male can act territorial.

Daily mating success includes not only copulations, but also intrasexual competitive capacity in reproductive areas, in order to obtain a suitable territory (that is with better access to arriving females), to capture females (grab them first or steal them from another male) and to guard them until their postcopulatory egg-laying, ensuring the siring of most of the eggs.

Female strategies:

The females wait for male hierarchical stratification in the reproductive areas to facilitate an encounter with a high quality mate to fertilize her eggs. There seems to be a combination of tactics among males and females, from precopulatory behaviours to oviposition. The competition itself among territorial males causes the best individuals to locate themselves in areas that enable them to grab the greatest number of females, who, if caught by the best positioned males, are sure to be inseminated by dominant specimens. When other situations arise, such as the capture by a satellite male, the usual female tactic, which involves mating with the first male she encounters, does not seem advantageous. In this case, females change strategy, by fleeing or allowing another copulation that enables sperm displacement by another higher status male (territory owner). Rejection behaviours of satellite males have been suggested for other female dragonflies such as: *Pachydiplax longipennis* (SHERMAN, 1983), *Erythemis simplicicollis* (MCVEY, 1988), *Leucorrhinia intacta* (WOLF *et al.*, 1989), *Libellula luctuosa* (MOORE, 1989) and *Plathehis lydia* (KOENIG, 1991).

Thus, not only do male dragonflies exhibit a previously known flexibility in reproductive strategies that varies according to environmental conditions, but the females also modify their mate selection strategy according to the density and status of the males.

Although other studies must be developed, we can affirm, using THORNHILL & ALCOCK's (1983) argument that *D. obscura* females “ exercise their control of the reproductive process in such as way as to reject the sperm of inferior males and use the sperm of superior ones”, which shows the existence of female choice, albeit in a passive form.

Body size:

SOKOLOVSKA *et al.* (2000), after analysing 33 studies on the relation between Odonata body size and reproductive fitness, concluded that for territorial males, larger size was correlated with greater longevity, higher mating rate, greater lifetime mating success and more efficient territory conquest and defence success. However, none of these studies included South American species, and of the seven Libellulidae investigated, none belonged to the Subfamily Palpopleurinae. In relation to our species, these results should be looked upon with caution, both geographically and phylogenetically. Furthermore, several criticisms of these authors' data have been made by THOMPSON & FINCKE (2002), raising doubts about the fitness advantages for larger male and female Odonata. More accepted are size advantages in species where males are larger than females (THOMPSON & FINCKE, 2002), as occurs, albeit slightly, in *D. obscura*.

Nevertheless, some species of Zygoptera showed that advantages when defending a territory were due to the amount of fat accumulated and not to the weight of the individual (MARDEM & WAAGE, 1990), while other studies with dragonflies found significant positive correlation between body width (but not wing length) and territorial defence (KASUYA *et al.*, 1997).

From the results of this study we can conclude that larger body size is a positive factor for aspects related to daily mating success such as: greater likelihood of copulating, greater number of copulations and a higher rate of immediate ovipositions of the fertilised females. The same is seen for aspects of longevity such as: greater number of days behaving as territorials. The smaller males, despite managing to defend their territories, had lower values in all these parameters, whereas medium-size individuals generally had intermediate values. This indicates a clear sexual selection in favour of larger males, as described by SOKOLOVSKA *et al.*, (2000).

Since the males of this species are not significantly larger in each successive generation, size advantages in adults must have their drawbacks in pre-imago stages, when size increment must generate high ecophysiological costs (late eclosion, higher food

demands, higher predation rate, etc.). A scenario likely exists in which stabilising selection limits growth in the larval stage or makes survival difficult, but not necessarily in adults, whose fitness improves with size.

Observations on coloration intensity of male wings showed that males with little brilliance seldom manage to defend a reproductive territory for more than two consecutive days. This situation suggests, as occurs in other Odonata, that wing coloration reflects the amount of energy reserves accumulated in prematurity stages (HOOPER *et al.*, 1999). If we consider that dark wings in this species have a thermoregulatory function in addition to the intraspecific communication role suggested by IRUSTA & ARAÚJO (2006) and by other authors for other Odonata with distinctive wings (CÓRDOBA-AGUILAR, 2002), wings with little coloration, badly torn or smaller in size may indicate an inferior condition. This could cause more frequent aggressions toward these individuals, resulting in diminished fitness.

In relation to wing damage, although the results cannot be considered conclusive, shorter consecutive territorial occupation was observed in males with wings damaged by agonistic interactions with other congeners. This could indicate that wing deterioration created disadvantages that resulted, in the middle or long term, in shorter longevity or less competitive capacity than that observed in the other males. However, it did not seem to have a negative impact on daily reproductive success.

Obviously, many other extrinsic and intrinsic characters influence reproductive success: genetic load, experience, maturity, amount of stored fat, food ingested during the larval and teneral phases, climactic and environmental conditions, and so on. Other studies will be needed to better understand the complex and fascinating field of reproductive behavioural ecology in dragonflies.

ACKNOWLEDGEMENT

This study was supported by Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico – CNPq (grant no.140004/03-3).

REFERENCES

- ALEXANDER, R.D. & G. BORGIA, 1979. On the origin and basis of the male-female phenomenon. In: M.S. Blum & N.A. Blum, Eds., *Sexual selection and reproductive competition in insects*. New York: Academic Press.

- ANDERSSON, M., 1994. *Sexual selection*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
- BANKS, M.J. & D.J. THOMPSON, 1985. Lifetime mating success in the damselfly *Coenagrion puella*. *Animal Behaviour*, 33: 1175-1183.
- BATEMAN, A.J., 1948. Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity* 2: 349-368.
- BLANCKENHORN, W.U., C. MÜHLHÄUSER, C. MORF, T. REUSCH & M. REUTER, 2000. Female choice, female reluctance to mate and sexual selection on body size in the dung fly *Sepsis cynipsea*. *Ethology* 106: 577-593.
- CONRAD, K.F. & G. PRITCHARD, 1992. An ecological classification of odonate mating systems: the relative influence of natural, inter- and intra-sexual selection on males. *Biological Journal of the Linnean Society* 45: 255-269.
- CORBET, P.S., 1999. *Dragonflies: Behaviour and Ecology of Odonata*. Harley Books, Essex. 830pp.
- CÓRDOBA-AGUILAR, A., 2002. Wing pigmentation in territorial male damselflies, *Calopteryx haemorrhoidalis*: a possible relation to sexual selection. *Animal Behaviour* 63: 759-766.
- CÓRDOBA-AGUILAR, A., E. UHÍA-CASTRO & A. CORDERO RIVERA, 2003. Sperm competition in Odonata (Insecta): the evolution of female multiple matings and rivals' sperm displacement. *Journal of Zoology* 261: 381-398.
- DARWIN, C., 1859. *On the origin of species*. Murray, London.
- FINCKE, O.M., 1986. Lifetime reproductive success and the opportunity for selection in a nonterritorial damselfly (Odonata: Coenagrionidae). *Evolution*, 40: 791-803.
- FINCKE, O.M., 1988. Sources of variation in lifetime reproductive success in a nonterritorial damselfly (Odonata: Coenagrionidae). In: Clutton-Brock, T.H. (Ed.), *Reproductive success*, 3: 24-43. Chicago, Univ. Chicago Press.
- GRETHER, G.F., 1996. Sexual selection and survival selection on wing coloration and body size in the rubyspot damselfly *Hetaerina americana*. *Evolution* 50: 1939-1948.
- HARVEY, I.F. & K.J. WALSH, 1993. Fluctuating asymmetry and lifetime mating success are correlated in males of the damselfly *Coenagrion puella* (Odonata: Coenagrionidae). *Ecological Entomology*, 18: 198-202.
- HOOVER, R.E., Y. TSUBAKI & M.T. SIVA-JOTHY, 1999. Expression of a costly, plastic secondary sexual trait is correlated with age and condition in a damselfly with two male morphs. *Physiological Entomology* 24: 364-369.

IRUSTA, J.B. & A. ARAÚJO, 2006. Reproductive behaviour of *Diastatops obscura* (Fabricius, 1775) in a riverine environment (Anisoptera, Libellulidae). *Odonatologica* 35: 279-285.

IRUSTA, J.B. & A. ARAÚJO, (accepted). Reproductive tactics of sexes and fitness in *Diastatops obscura* Fabricius (Odonata: Libellula

- 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. & O.M. FINCKE, 2002. Body size and fitness in Odonata, stabilising selection and meta-analysis too far?. *Ecological Entomology* 27: 378-384.
- THORNHILL, R. & J. ALCOCK, 1983. *The evolution of insect mating systems*. Harvard University Press, Cambridge.
- VAN DYCK, H., E. MATTHYSEN & A.A. DHONDT, 1997. The effect of wing colour on male behavioural strategies in the speckled wood butterfly. *Animal Behaviour* 53: 39-51.
- WAAGE, J.K., 1984. Sperm competition and the evolution of Odonate mating systems. In: Smith, R.L. (Ed.), *Sperm competition and the evolution of animal mating systems*. Acad. Press, N.Y., London, pp. 251-290.
- WILDERMUTH, H., 1991. Behaviour of *Perithemis mooma* Kirby at the oviposition site (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica* 20: 471-478.
- WILDERMUTH, H., 1992. Visual and tactile recognition of the oviposition substratum in *Perithemis mooma* Kirby, 1889 (Odonata: Libellulidae). *Odonatologica* 21: 309-321.
- WILDERMUTH, H., 1994. Reproductive behaviour of *Diastatops intensa* Montgomery (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica* 23: 183-191.
- WOLF, L.L, E.C. WALTZ, K. WAKELEY & D. KLOCKOWSKI, 1989. Copulation duration and sperm competition in white-faced dragonflies (*Leucorrhinia intacta*; Odonata: Libellulidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 24: 63-68.

CARTAS DE ACEITAÇÃO/PUBLICAÇÃO DO LIVRO "ODONATA: BIOLOGY OF DRAGONFLIES", pelo Editor Dr. B.K. Tyagi.

De: Dr.B.K.Tyagi crmevectcon@icmr.org.in

Data: sábado, 20 de enero de 2007 15:18
 Para: banuelos@ufrnet.br <banuelos@ufrnet.br>;
 Assunto: Festschrift of Dr. B. Kiauta: ODONATA - BIOLOGY OF DRAGONFLIES

Dear Dr. Irusta,

Thank you so much for your e-mail, and I hurrily inform that your manuscript was received well in time and accepted for the publication in the FESTSCHRIFT of Dr. Kiauta.

On 17th November, I have passed on to the Publisher the whole lot of the compilation of manuscripts. I hope everything will go well, and I am ever so grateful to you for your kind encoiragement and cooperation. I will be in touch with you on future developments of the Festschrift.

Please forgive for the delayed response. I am on extensive tour for past several days, that is why this delay in my reply. Thanks.

With kind regards,

Yours sincerely,

Dr. B.K. Tyagi

=====

De: Dr.B.K.Tyagi crmevectcon@icmr.org.in

Data: sábado, 20 de enero de 2007 15:18
 Para: ks-inoue ks-inoue@mx2.nisiq.net
 Cc: Kiauta <mbkiauta@gmail.com>; Henri Dumont <Henri.Dumont@ugent.be>; Milen Marinov <mg_marinov@yahoo.com>; angelo@icb.ufmg.br <angelo@icb.ufmg.br>; Theischinger Gunther <Gunther.Theischinger@environment.nsw.gov.au>; Thomas Brockhaus <t.brockhaus@t-online.de>; pc@eco.nsc.ru <pc@eco.nsc.ru>; Enrique González Soriano <esoriano@ibiologia.unam.mx>; Cannings, Rob RBCM:EX <RCannings@royalbcmuseum.bc.ca>; limola@ege.fcen.uba.ar <limola@ege.fcen.uba.ar>; janb@nioz.nl <janb@nioz.nl>; León Andrés Pérez Gutiérrez <le-perez@uniandes.edu.co>; Jürgen Ott <L.U.P.O.gmbh@t-online.de>; banuelos@ufrnet.br <banuelos@ufrnet.br>; Robby.stoks@bio.kuleuven.be <Robby.stoks@bio.kuleuven.be>; Subramanian K.A <subbu.aqua@gmail.com>; amitodonata@yahoo.com <amitodonata@yahoo.com>; cuongdm@hotmail.com <cuongdm@hotmail.com>; cgkiran@gmail.com <cgkiran@gmail.com>; Francy kakkassery <kakkassery@yahoo.com>; Milos Jovic <milos.jovic@nhmbeo.org.yu>; Daniel Bárta dnlbrt@seznam.cz

Assunto: Festschrift of Dr. B. Kiauta: ODONATA - BIOLOGY OF DRAGONFLIES

Madurai.
20th January, 2007

Dear Authors & Friends,

I am extremely delighted to inform that the book,"ODONATA: BIOLOLGY OF DRAGONFLIES", dedicated as festschrift to prof. Dr. B. Kiauta on his glorious 70th birthday has been today published and presented to Dr. Kiauta, as a humble token of our deep sense of respect and honour for him. Following was the message to Prof. Kiauta on his birthday sent along with the Book (cover):

 "Madurai, TN, India
 20th January, 2007; 00.01 Hrs

To,

Prof. Dr. B. Kiauta,
 Executive Editor,
 Editorial Office of ODONATOLOGICA
 Post Box - 256,
 AG 3720,
 BILTHOVEN, The Netherlands

Very Respected Sir,

Thousands of your friends, colleagues, family members, scholars and students from all over the world are today offering their heartiest best wishes on your glorious 70th birthday. The entire odonatological community is also paying their rich tribute for all that wonderful patronage and fruitful guidance you have offered to both the science of odontology and the odonatologists globally. Many of these, representing truly internationally, have wished to offer you, however, in a way most endearingly significant to us; by presenting a festschrift, containing articles written by expert odonatologists - who respect you, adore you and follow you, all at the same time - from different nooks and corners of the world, as a token of our deep sense of respect and honour for you. Please kindly accept this humble and heartfelt gift, and continue to bless us for many more decades as ever in the past.

With warmest wishes for many more returns of the Day, and with kindest regards, also to the most respected Mrs. Kiauta, from all of us – that is, the whole odonatological family worldwide, particularly the kind, generous and valiant authors of the Festschrift, and also my wife and two daughters (...my three pillars of strength), I remain, as ever in the past, looking forward to hearing from you before very long,

Yours obediently,

Dr. B.K. Tyagi
 Officer in-Charge
 Centre for Research in Medical Entomology
 (Indian Council of Medical Research)
 4 - Sarojini Street, Chinna Chokkikulam
 Madurai - 625 002, TN, India

E-mail: bk_tyagi@sify.com
 Tel: +91-452-2520565 ; Mob.: 9842152595
 Fax: +91-452-2530660

PS: The Book has been couriered expressedly by the publisher in Jodhpur on 17th January and I hope, and pray, it will arrive in your hands sometime today! I hope that you will like it. More details to follow soon, please."

 Dear odonatologists, now I wish to take this opportunity to thank you all very very much for the generosity, kindness, cooperation and support rendered in bringing this book on time. The entire credit for any s

Meanwhile, please do accept, belatedly though, my heartfelt Season's and the New Year Greetings, and thanks once again for everything done for the Festschrift.

With kindest and warmest regards, looking forward to hearing from you before very long, I remain,

Yours sincerely,

Dr. B.K. Tyagi
 Editor: *ODONATA - Biology of Dragonflies*
 &
 Officer in-Charge
 Centre for Research in Medical Entomology
 (Indian Council of Medical Research)
 4 Sarojini Street, Chinna Chokkikulam
 Madurai - 625 002, India

E-mail: bk_tyagi@sify.com
 Tel: +91-452-2520565 ; Mob.: 9842152595
 Fax: +91-452-2530660
 =====



4. DISCUSSÃO GERAL E CONCLUSÕES

4.1. DISCUSSÃO GERAL

Vários aspectos ligados ao comportamento reprodutivo de *Diastatops obscura* foram levantados nos capítulos anteriores, tratando assuntos diversos como a complementação de comportamentos entre machos e fêmeas, a disputa e seleção de territórios reprodutivos, a influência da densidade de competidores no comportamento, as estratégias de ambos sexos na escolha de parceiro, e a influência de caracteres secundários, sobre tudo do tamanho corporal, no sucesso de acasalamento dos machos.

4.1.1. Sincronização do comportamento reprodutivo de machos e fêmeas

A estratégia reprodutiva das fêmeas parte do fundamento básico de fertilizar seus ovos com o esperma de um parceiro que tenha chances de contribuir na sobrevivência da maior parte da descendência. Dessa forma as fêmeas precisam reconhecer características que diferenciem a aptidão dos machos disponíveis. Em algumas espécies, essa diferenciação é rápida e evidente, pela ostentação de caracteres morfológicos chamativos e mensuráveis ou pela exibição de comportamentos mais ou menos elaborados destinados a chamar a atenção das fêmeas sexualmente maduras.

Em outros casos as diferenças morfológicas não são tão evidentes, e as fêmeas precisam seguir outras indicações da qualidade dos possíveis parceiros. No caso de *Diastatops obscura*, e de muitos outros animais que apresentam estratégias similares, as fêmeas aguardam o resultado da competição entre os machos reunidos numa área reprodutiva, para ter maior opção de serem fertilizadas pelos vencedores dessas contendidas. Assim, registramos que as fêmeas só chegam aos locais reprodutivos depois que os machos, mais madrugadores, tenham tido tempo de estabelecer uma hierarquia que resulta evidente pela ordenada ocupação dos territórios mais procurados: aqueles próximos à margem por onde chega a maior parte das fêmeas prontas para acasalar. Um comportamento equivalente foi descrito para as fêmeas do díptero *Plecia nearctica* Hardy, que aguardam ao resultado da forte competição entre os machos para eclodir e, assim, poder ser fecundadas imediatamente pelos machos vencedores (Thornhill 1980).

Pela mesma razão, as fêmeas de *D. obscura* aparecem nas áreas reprodutivas em densidades sempre muito baixas, permitindo que cada uma delas seja apanhada por um macho dominante. Este fato parece extensivo à maioria dos Odonata, que costumam apresentar uma proporção sexual em áreas reprodutivas nitidamente inclinada para os

machos, sendo as visitas das fêmeas muito menos frequentes e duradouras (Corbet 1999). Também Parr (1983), após estudar 30 espécies de 18 gêneros de Libellulidae, afirma que “as fêmeas maduras costumam chegar aos territórios individualmente” (p.50).

Uma aparição das fêmeas em massa daria mais chances aos machos secundários, prejudicando os interesses delas. Assim, a esparsa aparição de fêmeas nas áreas reprodutivas faz com que os machos permaneçam nelas, diariamente, por períodos muito mais longos (aproximadamente 4 horas para os machos territoriais) do que elas, que apenas passam lá o tempo necessário para copular e ovopositar (geralmente, de 5 a 15 minutos).

Comparando o comportamento observado em *D. obscura* com o registrado em *D. intensa* (Wildermuth 1994), pode se dizer que o mecanismo geral é similar, sem diferenças notáveis em aspectos reprodutivos como a duração da cópula (entre 3 e 7 segundos) e a guarda da fêmea sem contacto. Porém, aparecem disparidades na distribuição de atividades na área reprodutiva, onde os machos de *D. intensa* ficam até nove horas diárias, e apresentam densidades máximas no meio dia (e não pela manhã como em *D. obscura*). Também, *D. intensa* prefere águas paradas enquanto *D. obscura* escolhe aquelas moderadamente lóxicas.

4.1.2. Disputa e seleção de territórios pelos machos

Pela própria estratégia reprodutiva seguida pelas fêmeas de *D. obscura*, os machos dessa espécie se juntam em áreas reprodutivas para conseguir atrair fêmeas sexualmente maduras. Não se encontram machos defendendo territórios isolados ao longo do curso aquático, pelo que podemos inferir que essa alternativa, sem brigas intrasexuais, provavelmente não seria eficaz para atrair parceiras. Assim, tudo indica que a presença multitudinária de machos é a indicação que as fêmeas seguem na hora de aproximar-se a um ou outro trecho fluvial para reproduzir. Neste sentido observações em campo mostraram a desistência de fêmeas de *D. obscura* que chegaram à margem do rio quando havia baixa densidade de machos territoriais. Thornhill & Alcock (2001) sugerem que evitando copular com machos isolados, as fêmeas exercem uma modesta forma de escolha de parceiro.

Assim, a densidade de machos competidores na área reprodutiva é um importante fator que condiciona vários aspectos comportamentais. Se por um lado é o dispositivo necessário para disparar o interesse das fêmeas, por outro lado é um fator limitante para o sucesso reprodutivo dos competidores.

Em situações de baixa densidade de machos de *D. obscura* numa determinada área reprodutiva, a extensão superficial dos territórios defendidos é sensivelmente maior. A mesma conclusão foi tirada por Parr (1983) em estudo englobando 30 espécies de Libellulidae.

Contrariamente, em densidades altas, os territórios defendidos ficam mais reduzidos e as interações agonísticas entre machos são muito mais frequentes. Também aumenta o número de indivíduos que passam a comportar-se como machos satélites, à espreita no talude que serve de entrada para as fêmeas à área reprodutiva, como foi descrito para *Libellula quadrimaculata* Linn. (Convey 1989b).

O comportamento territorial ou satélite dos machos nas áreas reprodutivas não foi permanente ao longo de cada dia. As constantes interações que aconteceram entre eles, especialmente nas primeiras horas de atividade na área reprodutiva, provocaram uma frequente mudança de proprietários em boa parte dos territórios estabelecidos, situação que parece habitual entre libelulídeos territoriais: McVey (1988) determinou que 32% dos machos de *Erythemis simplicicollis* Say mudavam seu status ao longo do dia, enquanto que 56% permaneciam como territoriais e 12% como satélites.

4.1.3. Escolha de parceiro pela fêmea

Ainda que, entre os insetos, a participação das fêmeas na escolha do parceiro só vem sendo reconhecida unanimemente nos casos nos quais os machos fornecem algum tipo de presente nupcial (Thornhill & Alcock 2001), existe uma série de evidências que incitam a pensar que essa atitude das fêmeas deve ser mais frequente. Nesse sentido, Koenig (1991) observou que fêmeas do libelulídeo *Plathemis lydia* Drury seguiam algum tipo de critério, não determinado nesse estudo, que as levava a rejeitar ativamente 48,9% das tentativas de acasalamento.

A escolha de parceiro pela fêmea pode acontecer em diferentes momentos, tanto antes, durante ou depois da cópula. No período pré-cópula, fêmeas de vários Libellulidae evitam acasalar com machos isolados ou em baixas densidades, preferindo apresentar-se nos complexos territoriais formados por múltiplos machos nas áreas reprodutivas típicas dessa Ordem, o que é considerado por Thornhill & Alcock (2001) como um primeiro indício de escolha feita pela fêmea.

Uma vez na área reprodutiva, as fêmeas de *D. obscura* podem não aceitar o primeiro macho que as tenta segurar, escondendo-se e permanecendo imóvel na vegetação mais fechada ou fugindo rapidamente da área reprodutiva. O primeiro caso, de ocultação

entre as macrófitas semi-aquáticas foi relatado para Aeshnidae, Cordulidae e Libellulidae (Corbet 1999); o segundo é comum em vários Anisoptera (Corbet 1999), entre eles o também Palpopleurinae *Palpopleura sexmaculata* Fabricius (Miller 1991).

A seleção do macho durante a cópula não está claramente definida em libélulas. A presença generalizada de estruturas de armazenamento do esperma (bursa copulatrix e espermateca) para uma posterior fertilização dos ovos provoca uma competição espermática (*sperm competition*), na qual habitualmente o último macho a inseminar uma fêmea madura leva prioridade na paternidade (*sperm precedence*). Nesse sentido machos de muitas espécies apresentam micro-estruturas no pênis destinadas à remoção ou a provocar o desuso do esperma rival previamente depositado.

Estudos feitos em Libellulidae reforçam o peso dessa prioridade do esperma, dando a máxima importância ao último macho que consegue copular com uma fêmea imediatamente antes dela ovopositar. Nesse sentido, McVey & Smittle (1984) registraram em *Erythemis simplicicollis* que o último macho desloca entre 57-75% do esperma precedente e que a mistura do seu esperma com o colocado anteriormente na espermateca da fêmea só acontece depois de 24 horas; assim, se a fêmea desova imediatamente após a cópula, o que acontece normalmente entre libelulídeos se não há outra causa que o impeça, esse último macho é responsável pela fertilização de praticamente todos os ovos botados nesse evento. Outros autores (McVey & Smittle 1984; Michiels & Dhondt 1988; Michiels 1989, 1992; Siva-Jothy & Tsubaki 1994; Córdoba-Aguilar et al. 2003) também estabelecem valores de fertilização pelo último macho a copular superiores a 95%. Como a estrutura do pênis de *D. obscura* apresenta lobo apical espinhento e inflável (Pujol-Luz et al. 1994) destinado à remoção do conteúdo prévio da espermateca, a assunção desses valores de prioridade do esperma para esta espécie são altamente prováveis.

Por outro lado, a duração da cópula, diretamente relacionada com a quantidade tanto de esperma depositado nos órgãos de armazenamento da fêmea, quanto de esperma alheio removido (Michiels 1992), pode ter influência na escolha de parceiro. Assim, entre os Zygoptera, Fincke (1997) atribui certo controle das fêmeas na duração da cópula, discriminando entre uns machos e outros. Nos Anisóptera foram descritas situações em que a fêmea tenta terminar rapidamente com a postura de tandem: i) com movimentação e luta em *D. obscura* (observação pessoal) ou em *Libellula luctuosa* Burmeister (Moore 1989); ii) utilizando as pernas dianteiras para se livrar dos apêndices anais do macho (Rüppell 1989); iii) encurvando o abdome para cima como sinal de rejeição à cópula, relatado para Aeshnidae (Corbet 1999).

Quanto à situação pós-cópula, vários autores, além deste estudo, documentaram rejeição pós-cópula de machos satélites por fêmeas de Odonata: Moore (1989) destaca para *Libellula luctuosa* uma habitual rejeição das fêmeas para ovopositar após cópula com macho satélite; Convey (1989b) obteve resultados similares para *Libellula quadrimaculata*, sendo que as fêmeas ovopositaram em 86% das ocasiões em que foram fertilizadas por machos territoriais; McVey (1988), em estudo com *Erythemis simplicicollis*, observou uma rejeição de ovoposição após cópula com satélite de 44% frente a 7% resultante após cópula com macho territorial.

Quando machos satélites de *D. obscura* conseguem segurar e formar tandem com as fêmeas que chegam na área reprodutiva, estes as levam para completar a cópula fora da influência dos machos territoriais, sobre poleiros em terra firme próximos ao corpo aquático. Aparentemente, esse afastamento das áreas que contêm os substratos para ovopositar, que são os territórios dos machos dominantes, serve como indicação para as fêmeas reconhecer o status inferior do parceiro, provocando mudanças comportamentais pós-cópula que as levarão, na grande maioria dos casos a desistir da ovoposição ou a procurar uma nova cópula com outro macho. A conclusões similares chegaram McVey (1988), Convey (1989b) e Wolf et al. (1989) após estudar *Erythemis simplicicollis*, *Libellula quadrimaculata* e *Leucorrhinia intacta* Hagen respectivamente. Esta mudança de estratégia foi também sugerida para outras fêmeas de Libellulidae, como *Pachydiplax longipennis* Bannister (Sherman 1983), *Libellula luctuosa* (Moore 1989) e *Platthehis lydia* (Koenig 1991).

Nos Odonata os ovos são fertilizados no momento da ovoposição, através da saída do conteúdo da espermateca pelo poro genital. Nessa hora, as fêmeas parecem ter o controle sobre a retenção ou liberação das reservas de esperma, o que fez sugerir a Thornhill & Alcock (2001) que isso permitiria a utilização do esperma de um ou outro parceiro. Se aceitarmos isso, a presença de espermateca estaria intimamente ligada com a escolha da fêmea, ao menos na fase pós-cópula. Porém, foi sugerido que em certos Zygoptera, os machos podem prolongar a cópula durante várias horas provocando a expulsão do esperma previamente armazenado, e o uso do próprio na fertilização (Uhía & Cordero Rivera 2005), o que deixaria com a fêmea o controle do momento e da quantidade de esperma utilizado na fertilização, mas não a escolha entre espermatozoides diferentes armazenados nas suas bursas ou espermatecas.

No momento da ovoposição, a guarda da fêmea pelo parceiro é de suma importância. Dessa forma, o macho costuma evitar subseqüentes cópulas da fêmea por ele

inseminada, garantindo a paternidade dos ovos (ao menos da sua grande maioria); e a fêmea pode desenvolver suas atividades com menor risco de ser interrompida por machos conespecíficos. Assim, foi publicado que fêmeas de *Calopteryx maculata* Beauvois guardadas por um macho ovopositaram durante 15 minutos, em média, enquanto que as não-guardadas só o fizeram por 2 minutos (Waage 1980). Igualmente, fêmeas guardadas de *Pachydiplax longipennis* ovopositaram por quatro vezes mais tempo do que as fêmeas solitárias (Sherman 1983), pelo que esse autor conclui que a guarda sem contacto é um método efetivo para machos territoriais quando as fêmeas são escassas, sendo mais efetiva a guarda de contacto para as espécies não territoriais. Tal asseveração concorda com as situações observadas em *D. obscura*, que indefectivelmente realiza guarda sem-contacto: os machos são fortemente territoriais e as fêmeas aparecem sempre em muito baixa densidade nas áreas reprodutivas. Por outro lado, a guarda de contacto é mais custosa energeticamente (Singer 1987) o que faz com que algumas espécies possam alternar entre uma ou outra em função das condições ambientais e individuais (Singer 1987).

4.1.4. Sucesso reprodutivo e caracteres secundários do macho

i) Tamanho corporal do macho

Na maioria dos estudos que relacionaram sucesso reprodutivo e tamanho dos machos em Odonata, incluído este, acabaram demonstrando algum tipo de vantagem a favor dos indivíduos maiores, o que levou a Sokolovska et al. (2000) a concluir, após analisar 33 publicações odonatólogicas, que “há benefícios em aptidão para tamanhos grandes em odonatos” (p. 239). Muitas dessas vantagens são patentes nos diferentes aspectos do comportamento reprodutivo. Assim, em *D. obscura* foi observado que machos maiores conseguiam mais cópulas, mais ovoposições das suas parceiras e permaneciam por mais dias como donos de um território. Analogamente, Tsubaki & Ono (1987) encontraram que machos maiores do Libelulídeo *Nannophya pygmaea* Rambur ocuparam os melhores territórios, se mantiveram lá por mais dias, e mostraram um maior sucesso de acasalamento em sua vida do que os menores. Vários outros autores também destacaram uma correlação positiva entre tamanho e número de cópulas conseguidas pelos machos: Miller (1983) em *Orthetrum chrysostygma* Burmeister, Fincke (1988) em *Megaloprepus coerulatus* Drury, e Grether (1996) em *Hetaerina americana* Fabricius. Koenig (1991) registrou que os machos maiores obtiveram mais cópulas, mas também mais rejeições, correlacionando tamanho e atividade sexual.

Em regiões temperadas a data de emergência das ninfas de Odonata parece estar correlacionada com o tamanho do imago, decrescendo a medida que a estação avança (em até 46 espécies, compiladas por Corbet 1999). Alguns estudos relacionam esse maior tamanho dos indivíduos emergidos antes, com um período mais ensolarado, o que provocaria um maior número de dias com atividade reprodutiva (limitada pelos dias chuvosos e a falta de sol), resultando num maior sucesso reprodutivo para os machos que são sexualmente maduros nessas datas; mais pelas condições climáticas que pelo o próprio tamanho corporal (Banks & Thompson 1985; Tsubaki & Ono 1987). No caso de *D. obscura*, a diferença no número de cópulas conseguidas pelos machos não responde a esse condicionante, mostrando-se mais alta em machos maiores inclusive quando são analisados os diferentes períodos isoladamente.

Não existe consenso entre autores na hora de associar o tamanho e a territorialidade. Assim, Tsubaki & Ono (1987) não acharam diferenças de tamanho entre machos territoriais e satélites, coincidindo com o registrado para *D. obscura*. Contrariamente, Miller (1983) e Fincke (1984), trabalhando com as espécies acima indicadas, observaram que os machos territoriais eram, em média, maiores do que os não-territoriais.

Alguns estudos contemplando espécies da Subordem Zygoptera mostraram que machos de tamanho intermédio atingiam maior longevidade e maior sucesso reprodutivo (Fincke 1982; Banks & Thompson 1985; Thompson & Fincke 2002), o que fez que esses autores sugeriram a seleção estabilizadora como motor evolutivo nos odonata.

Após os resultados observados no estudo com *D. obscura*, sugerimos que a seleção estabilizadora deve atuar de forma mais intensa nas fases de crescimento larvário, onde tamanhos maiores podem suportar maiores custos fisiológicos ou riscos de predação. Porém, uma vez alcançado o estágio adulto, um tamanho maior parece trazer mais benefícios do que desvantagens para o indivíduo.

ii) Pigmentação e preservação das asas

Sendo *D. obscura* um libelulídeo de asas escuras e curtas, vôo lento e comportamento de pousador nas áreas reprodutivas, foi sugerido que as asas devem ter uma importante função na comunicação intra-específica. Nesse sentido, diferenças no brilho das asas foram registradas entre os machos observados nos locais de estudo. Machos com asas mais brilhosas atingiram uma taxa maior no número de cópulas e permaneceram por mais dias como territoriais nas áreas reprodutivas. Embora esses resultados mostrem

uma tendência da provável importância do brilho das asas, outros estudos deverão ser desenvolvidos para tirar conclusões mais definitivas.

Apesar das limitações metodológicas na hora de registrar a intensidade de coloração das asas, foi comprovado que ela permanece praticamente constante ao longo da maturidade dos machos, podendo ser considerada como um atributo intrínseco do indivíduo. Essa mesma conclusão foi obtida por Siva-Jothy (1999) para uma espécie de Calopterygidae, para a qual também se registrara menor atividade reprodutiva nos machos menos pigmentados.

Levando em conta a extensão da pigmentação nas asas e não a sua intensidade, Moore (1989) também encontrou correlação positiva entre superfície alar pigmentada e o sucesso de acasalamento dos machos do libelulídeo *Libellula luctuosa*. Estudos concernentes a Calopterygidae, cujos machos mostram uma coloração típica na base das asas, foram contraditórios quanto à sua implicância na escolha de parceiro pela fêmea. Enquanto que Grether (1996) não encontrou evidência de seleção de macho pela extensão da coloração nas asas, Siva-Jothy (1999) afirma que as fêmeas evitaram machos com maiores níveis de heterogeneidade na pigmentação.

Quanto às implicações da preservação das asas durante o período reprodutivo, nenhum estudo foi publicado até o momento, em Odonata, ligando este caráter ao sucesso reprodutivo dos indivíduos. Em espécies como *D. obscura*, em que os machos permanecem em poleiros bem visíveis da área reprodutiva, mostrando nitidamente suas asas escuras aos rivais, as lesões e rasgaduras nas asas ficam bem evidentes, pelo que possivelmente transmitem informação sobre qualidades do seu portador, como as conseqüências das interações com outros competidores ou até a idade.

Porém, nos estudos realizados acabaram-se misturando dados de machos novos com os de machos dominantes mais velhos, ambos com asas bem preservadas mas com histórias de vida bem diferentes. Assim, mais pesquisas específicas sobre este assunto deveriam ser desenvolvidas no futuro para tentar esclarecer estes aspectos importantes da comunicação visual desta espécie.

Em qualquer caso, apesar de que finalmente foram mais a perguntas levantadas do que as questões respondidas, ficou claro que, como escreveu Philip Corbet (1999), “os odonata formam um grupo extremamente interessante para os estudiosos do comportamento reprodutivo” (p.427).

4.2. CONCLUSÕES

- *D. obscura* apresenta, em geral, um comportamento reprodutivo com características similares aos descritos para a maioria dos libelulídeos territoriais e para outros representantes da subfamília Palpopleurinae, porém com algumas peculiaridades específicas em aspectos concretos, como a importância das asas na comunicação intraespecífica.
- Entre as características reprodutivas da espécie destaca-se seu comportamento como pousador, a formação de complexos territoriais, cópulas curtas (3-7 segundos) e guarda da fêmea sem contato.
- Na competição entre os machos, os territórios da margem do rio são os preferidos, por ter uma maior acessibilidade às fêmeas maduras, e são ocupados pelos machos dominantes. Outros machos defendem territórios com menor acesso às fêmeas ou comportam-se como satélites.
- Machos territoriais em pontos próximos à margem, apresentam maior taxa de cópulas e conseguem mais e mais longas ovoposições de suas parceiras.
- Machos territoriais em áreas mais afastadas da margem, apresentam baixo número de cópulas, mas, a quantidade de ovoposições de suas parceiras é relativamente alta, devido à menor competição entre machos nessas áreas.
- Táticas de satélite aparecem nos períodos de alta densidade de machos nas áreas reprodutivas. Machos comportando-se como satélites conseguem uma relativamente alta taxa de cópulas, porém, o número dessas cópulas que resulta em ovoposição é muito baixo (quase desprezível).
- A tática reprodutiva apresentada pelas fêmeas é flexível, em função da hierarquia do macho que a captura para tentar a primeira cópula de um determinado evento reprodutivo. Se o macho é territorial ela tentará evitar acasalamentos sucessivos. Porém, se não é dono de um território, a fêmea fugirá ou procurará outro macho territorial para que fertilize os seus ovos.
- As fêmeas não estão interessadas só nas áreas marginais como locais apropriados para ovopositar, mas também na definição da competição entre machos; senão não aguardariam o resultado dessa competição para aparecer no rio.
- Essa ordem hierárquica resultante da competição entre machos pelos melhores territórios oferece toda a informação que as fêmeas receptivas precisam para escolher um parceiro de

qualidade, dispensando o comportamento de corte encontrado em outros libellulídeos palpopleuríneos.

- As fêmeas de *D. obscura* exercem certo controle do processo reprodutivo rejeitando o esperma de machos inferiores para usar o esperma de machos superiores. Dessa forma, considera-se que sim participam da escolha de parceiro, embora de uma forma relativamente passiva, ou seja, deixando-se capturar por um macho dominante.

- Um tamanho maior favorece o sucesso reprodutivo dos machos, aumentando a probabilidade de copular, o número de cópulas, a taxa de ovoposição imediata das fêmeas fertilizadas e o número de dias atuando como territoriais. Os machos menores, embora tenham conseguido manter territórios, apresentaram valores inferiores em todos esses parâmetros.

- Como as variáveis que medem o sucesso reprodutivo indicam uma clara seleção sexual em favor de machos maiores e os machos desta espécie não crescem significativamente a cada geração, é provável que a seleção estabilizadora atue limitando o crescimento corporal na fase larvária.

- O grau de brilho das asas dos machos está relacionado com o número de dias atuando como territoriais, o que sugere que, como em outros odonata, a coloração das asas é reflexo do teor de reservas energéticas conseguidas pelo indivíduo nas etapas pré-maturidade.

5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alcock, J. 1979. Multiple mating in *Calopteryx maculata* (Odonata: Calopterygidae) and the advantages of non-contact guarding by males. *Journal of Natural History*, 13, 439-446.
- Alcock, J. 1982. "Postcopulatory mate guarding by males of the damselfly *Hetaerina vulnerata* Selys (Odonata: Calopterygidae)". *Animal Behaviour*, 30, 99-107.
- Alcock, J. 1987. "Male reproductive tactics in the libellulid dragonfly *Palltothemis lineatipes*: temporal partitioning of territories". *Behaviour*, 103, 157-173.
- Alexander, R.D. & Borgia, G. 1979. On the origin and basis of the male-female phenomenon. Em: *Sexual selection and reproductive competition in insects* (Ed. por M.S. Blum & N.A. Blum), pp. 417-440. New York: Academic Press.
- Andersson, M. 1994. *Sexual selection*. Princeton: Princeton University Press.
- Backwell, P.R.Y. & Passmore, N.I. 1996. Time constraints and multiple choice criteria in the sampling behaviour and mate choice of the fiddler crab, *Uca annulipes*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 38, 407-416.
- Banks, M.J. & Thompson, D.J. 1985. Lifetime mating success in the damselfly *Coenagrion puella*. *Animal Behaviour*, 33, 1175-1183.
- Bateman, A.J. 1948. Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity*, 2, 349-368.
- Blanckenhorn, W.U., Mühlhäuser, C., Morf, C. Reusch, T. & Reuter, M. 2000. Female choice, female reluctance to mate and sexual selection on body size in the dung fly *Sepsis cynipsea*. *Ethology*, 106, 577-593.
- Borgia, G. 1979. Sexual selection and the evolution of mating systems. Em: *Sexual selection and reproductive competition in insects*. (Ed. por M.S. Blum & N.A. Blum), pp. 19-80. New York: Academic press.
- Convey, P. 1989a. "Post-copulatory guarding strategies in the non-territorial dragonfly *Sympetrum sanguineum* (Müller) (Odonata: Libellulidae)". *Animal Behaviour*, 37, 56-63.
- Convey, P. 1989b. Influences on the choice between territorial and satellite behaviour in male *Libellula quadrimaculata* Linn. (Odonata: Libellulidae). *Behaviour*, 109, 125-141.
- Corbet, P.S. 1999. *Dragonflies: behaviour and ecology of Odonata*. Essex: Harley Books.
- Cordero, A. 1990. The adaptative significance of the prolonged copulations of the damselfly, *Ischnura graellsii* (Odonata: Coenagrionidae). *Animal Behaviour*, 40, 43-48.
- Cordero, A. 1999. Forced copulations and female contact guarding at a high male density in a Calopterygid damselfly. *Journal of Insects Behavior*, 12, 27-37.
- Cordero A. & Andrés, J.A. 2002. Male coercion and convenience polyandry in a Calopterygid damselfly (Odonata). *Journal of Insect Science*, 2.14, 7pp.
- Córdoba-Aguilar, A. 2002. Wing pigmentation in territorial male damselflies, *Calopteryx haemorrhoidalis*: a possible relation to sexual selection. *Animal Behaviour*, 63, 759-766.
- Córdoba-Aguilar, A., Uhía-Castro, E. & Cordero Rivera, A. 2003. Sperm competition in Odonata (Insecta): the evolution of female multiple matings and rivals' sperm displacement. *Journal of Zoology*, 261, 381-398.
- Costa, J.M. & Oldrini, B.B. 2007. Odonata de Brasil. Em: *Insetos do Brasil*. Boletim do Museu Goeldi, (em editoração).
- Darwin, C. 1859. *On the origin of species*. London: Murray.

- Deutsch, J.C. & Reynolds, J.D. 1995. Design and sexual selection: the evolution of sex differences in mate choice. Em: *Perspective in ethology. Behavioral design, Vol. II*. (Ed. por N.S. Thompson), pp.297-323. New York: Plenum Press.
- Fincke, O.M. 1982. Lifetime mating success in a natural population of the damselfly *Enallagma hageni* (Walsh) (Odonata: Coenagrionidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 10, 293-302.
- Fincke, O.M. 1984. Giant damselflies in a tropical forest: reproductive biology of *Megaloprepus coerulatus* with notes on *Mecistogaster* (Odonata: Pseudostigmatidae). *Advances in Odonatology*, 2, 13-27.
- Fincke, O.M. 1986. Lifetime reproductive success and the opportunity for selection in a nonterritorial damselfly (Odonata: Coenagrionidae). *Evolution*, 40, 791-803.
- Fincke, O.M. 1988. Sources of variation in lifetime reproductive success in a nonterritorial damselfly (Odonata: Coenagrionidae). Em: *Reproductive success: studies of individual variation in contrasting breeding systems* (Ed. por T.H. Clutton-Brock), pp: 24-43. Chicago: The University of Chicago Press.
- 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.
- Fincke, O.M. & Hadrys H. 2001. Unpredictable offspring survivorship in the damselfly *Megaloprepus coerulatus* shapes parental behavior, constrains sexual selection, and challenges traditional fitness estimates. *Evolution*, 55, 762-772.
- Fretwell, S.D. & Lucas, H.L. 1969. "On territorial behaviour and others factors influencing habitat distribution in birds. I – Theoretical development". *Acta Biotheoretica.*, 19, 16-36.
- Garrison, R.W., Ellenrieder, N. & Louton, J.A. 2006. *Dragonfly genera of the New World: an illustrated and annotated key to the Anisoptera*. Baltimore: The Johns Hopkins University Press.
- Grether, G.F. 1996. Sexual selection and survival selection on wing coloration and body size in the rubyspot damselfly *Hetaerina americana*. *Evolution*, 50, 1939-1948.
- Hardy, H.T. 1966. The effect of sunlight and temperature on the posture of *Perithemis tenera* (Odonata). *Proceedings of the Oklahoma Academy of Science*, 46, 41-45.
- Harvey, I.F. & Corbet, P.S. 1985. Territorial behaviour of larvae enhances mating success of male dragonflies. *Animal Behaviour*, 33, 561-565.
- Harvey, I.F. & Walsh, K.J. 1993. Fluctuating asymmetry and lifetime mating success are correlated in males of the damselfly *Coenagrion puella* (Odonata: Coenagrionidae). *Ecological Entomology*, 18, 198-202.
- Hooper, R.E., Tsubaki, Y. & Siva-Jothy, M.T. 1999. Expression of a costly, plastic secondary sexual trait is correlated with age and condition in a damselfly with two male morphs. *Physiological Entomology*, 24, 364-369.
- IBAMA 1989. Portaria IBAMA N/ 1.522, de 19 de Dezembro de 1989. Ministério de Meio Ambiente.
- Irusta, J.B. 2003. Biomonitoramento aquático do Rio Açu na área de influência da usina termelétrica "Termoaçu". Aplicação de índices bióticos. Em: *VI Congresso de Ecologia do Brasil. Anais* (Ed. por V. Claudino-Sales, I.M. Tonini & E.W.C. Dantas), (pp. 312-314). Fortaleza: Editora UFCE.
- Irusta, J.B. no prelo. Levantamento dos organismos macrobentônicos bioindicadores da qualidade das águas doces nos rios Potengi e Ceará-Mirim. Adaptação de índices bióticos às condições locais. Em: *Estudo ambiental de ecossistemas aquáticos do Rio Grande do Norte* (Coord. M.P. Durante Ingunza), cap.13. IDEMA.

- Irusta, J.B. & Araújo, A. 2006. Reproductive behaviour of *Diastatops obscura* (Fabricius, 1775) in a riverine environment (Anisoptera, Libellulidae). *Odonatologica*, 35, 279-285.
- Jacobs, M.E. 1955. "Studies on territorialism and sexual selection in dragonflies". *Ecology*, 36, 566-586.
- Jacomine, P.K.T., Silva F.D.R., Formiga, R.A., Almeida, J.C., Beltão, V.de, Pessoa, S.C.P. & Ferreira, R.C. 1971. Levantamento exploratório –reconhecimento de solos do Estado do Rio Grande do Norte. Recife: SUDENE/DRN: Divisão de Pesquisa Pedológica. 531p.
- Jennions, M.D. 1998. Tibial coloration, fluctuating asymmetry and female choice behaviour in the damselfly *Platycypha caligata* (Chlorocyphidae). *Animal Behaviour*, 55, 1517-1528.
- Johnson, C. 1962. A study of territoriality and breeding behaviour in *Pachydiplax longipennis* Burmeister (Odonata: Libellulidae). *Southwestern Naturalist*, 7, 191-197.
- Koenig, W.D. 1991. Levels of female choice in the white-tailed skimmer *Plathemis Lydia* (Odonata: Libellulidae). *Behaviour*, 119, 193-224.
- Low, B.S. 1978. Environmental uncertainties and the parental strategies of marsupials and placentals. *American Naturalist*, 112, 197-213.
- May, M.L. 1991. Thermal adaptations of dragonflies. *Advances in Odonatology*, 5, 71-88.
- McMillan, V.E. 1991. "Variable mate-guarding behaviour in the dragonfly *Plathemis lydia* (Odonata: Libellulidae)". *Animal Behaviour*, 41, 979-987.
- McVey, M.E. & Smittle, B.J. 1984. Sperm precedence in the dragonfly *Erythemis simplicicollis*. *Journal of Insect Physiology*, 30, 619-628.
- McVey, M.E. 1988. The opportunity for sexual selection in a territorial Dragonfly, *Erythemis simplicicollis*. Em: *Reproductive success: studies of individual variation in contrasting breeding systems* (Ed. por T.H. Clutton-Brock), pp. 44-97. Chicago: The University of Chicago Press.
- Michiels, N.K. 1989. Morphology of male and female genitalia in *Sympetrum danae* (Sulzer), with special reference to the mechanism of sperm removal during copulation (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica*, 18, 21-31.
- Michiels, N.K. 1992. Consequences and adaptive significance of variation in copulation duration in the dragonfly *Sympetrum danae*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 29, 429-435.
- Michiels, N.K. & Dhondt, A.A. 1988. Direct and indirect estimates of sperm precedence and displacement in the dragonfly *Sympetrum danae* (Odonata: Libellulidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 23, 257-263.
- Miller, P.L. 1983. The duration of copulation correlates with other aspects of mating behaviour in *Orthetrum chrysostigma* (Burmeister) (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica*, 12, 227-238.
- Miller, P.L. 1991. Pre-tandem courtship in *Palpopleura sexmaculata* (Fabricius) (Anisoptera: Libellulidae). *Notulae Odonatologicae*, 3, 99-101.
- Miller, P.L. 1995. Sperm competition and penis structure in some Libellulid dragonflies. *Odonatologica*, 24, 63-72.
- Montgomery, B.E. 1937. Oviposition of *Perithemis* (Odonata: Libellulidae). *Entomological News*, 48, 61-63.
- Moore, A.J. 1989. The behavioral ecology of *Libellula luctuosa* (Burmeister) (Odonata: Libellulidae): III. Male density, OSR, and male and female mating behavior. *Ethology*, 80, 120-136.

- Neems, R.M., Lazarus, J. & Malachlan, A.J. 1998. Lifetime reproductive success in a swarming midge: trade-offs and stabilizing selection for male body size. *Behavioral Ecology*, 9, 279-286.
- Parr, M.J. 1983. An analysis of territoriality in libellulid dragonflies (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica*, 12, 39-57.
- Paulson, D.R. 2006. *List of the Odonata of South America, by Country*. <http://www.dpaulson.ups.edu>. 15 de Novembro de 2006.
- Pujol-Luz, J.R., Araújo, A.L. & Gomes, M.P. 1994. Morfologia do quarto segmento (distal) do pênis de *Diastatops Rambur*, 1842 (Odonata, Libellulidae, Palpopleurinae). Em: *XX Congresso Brasileiro de Zoologia. Resumos* (Ed. por Sociedade Brasileira de Zoologia), (pp. 54). Rio de Janeiro: UFRJ.
- Pujol-Luz, J.R. & Vieira, F.D. 1998. Observações sobre o comportamento territorial de machos de *Zenithoptera anceps* Pujol-Luz, 1993 (Odonata, Libellulidae). *Revista Universidade Rural, Série Ciências da Vida*, 20, 97-102.
- Purse, B.P. & Thompson, D.J. 2005. Lifetime mating success in a marginal population of a damselfly, *Coenagrion mercuriale*. *Animal Behaviour*, 69, 1303-1315.
- Richardson, J.M. & Baker, R.L. 1997. Effect of body size and feeding on fecundity in the damselfly, *Ischnura verticalis* (Odonata: Coenagrionidae). *Oikos*, 79, 477-483.
- Rüppell, G. 1989. Fore legs of dragonflies used to repel males. *Odonatologica*, 18, 391-396.
- Schultz, J.K. & Switzer, P.V. 2001. Pursuit of heterospecific targets by territorial amberwing dragonflies (*Perithemis tenera* Say): a case of mistaken identity. *Journal of Insect Behavior*, 14, 607-620.
- Sherman, K.J. 1983. The adaptive significance of postcopulatory mate guarding in a dragonfly, *Pachydiplax longipennis* Bannister (Odonata: Libellulidae). *Animal Behaviour*, 31, 1107-1115.
- Singer, F. 1987. "A physiological basis of variation in postcopulatory behaviour in a dragonfly, *Sympetrum obtrusum*". *Animal Behaviour*, 35, 1575-1577.
- Siva-Jothy, M.T. 1999. Male wing pigmentation may affect reproductive success via female choice in a Calopterygid damselfly (Zygoptera). *Behaviour*, 136, 1365-1377.
- Siva-Jothy, M.T., Gibbons, D.W. & Pain, D. 1995. Female oviposition site preference and egg hatching success in the damselfly *Calopteryx splendens xanthosoma*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 37, 39-44.
- Siva-Jothy, M.T. & Tsubaki, Y. 1994. Sperm competition and sperm precedence in the dragonfly *Nannophya pygmaea*. *Physiological Entomology*, 19, 363-366.
- Sokolovska, N., Rowe, L. & Johansson, F. 2000. Fitness and body size in mature odonates. *Ecological Entomology*, 25, 239-348.
- Sternberg, K. 1994. Niche specialisation in dragonflies. *Advances in Odonatology*, 6, 177-198.
- Stoks, R. 2000. Components of lifetime mating success and body size in males of a scrambling damselfly. *Animal Behaviour*, 59, 339-348.
- Switzer, P.V. 1997. "Factors affecting site fidelity in a territorial animal, *Perithemis tenera*". *Animal Behaviour*, 53, 965-877.
- Switzer, P.V. 2004. Fighting behavior and prior residency advantage in the territorial dragonfly, *Perithemis tenera*. *Ethology Ecology & Evolution*, 16, 71-89.
- Thompson, D.J. & Fincke, O.M. 2002. Body size and fitness in Odonata, stabilising selection and meta-analysis too far?. *Ecological Entomology*, 27, 378-384.
- Thornhill, R. 1980. Sexual selection within mating swarms of the lovebug *Plecia nearctica* (Diptera: Bibionidae). *Animal Behaviour*, 28, 405-412.

- Thornhill, R. & Alcock, J. 2001. *The evolution of insect mating systems*. Cambridge: Harvard University Press.
- Tsubaki, Y. & Ono, T. 1987. Effects of age and body size on the male territorial system of the dragonfly, *Nannophya pygmaea* Rambur (Odonata: Libellulidae). *Animal Behaviour*, 35, 518-525.
- Ueda, T. 1979. Plasticity in the reproductive behaviour in a dragonfly *Sympetrum parvulum* Barteneff, with reference to the social relationship of males and the densities of territories. *Researches on Population Ecology*, 21, 135-152.
- Uhía, E & Cordero Rivera, A. 2005. Male damselflies detect female mating status: importance for postcopulatory sexual selection. *Animal Behaviour*, 69, 797-804.
- Van Dyck, H., Matthysen, E. & Dhondt, A.A. 1997. The effect of wing colour on male behavioural strategies in the speckled wood butterfly. *Animal Behaviour*, 53, 39-51.
- Van Noordwijk, M. 1978. "A mark-recapture study of coexisting zygopteran populations". *Odonatologica*, 7, 353-374.
- Varela-Freire, A.A., Andrade, H.T., Rocha Neto, M., Costa, L.V.N. & Oliveira, M.F. 1994. Levantamento entomofaunístico da Estação Ecológica do Seridó, Serra Negra do Norte, RN. *Revista de Biociências*, 1, 35-48.
- Waage, J.K. 1979a. Dual function of the damselfly penis: sperm removal and transfer. *Science*, 203, 916-918.
- Waage, J.K. 1979b. Adaptive significance of postcopulatory guarding of mates and non-mates by male *Calopteryx maculata* (Odonata). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 6, 147-154.
- Waage, J.K. 1980. Adult sex ratios and female reproductive potential in *Calopteryx* (Zygoptera: Calopterygidae). *Odonatologica*, 9, 217-230.
- Wildermuth, H. 1991. Behaviour of *Perithemis mooma* Kirby at the oviposition site (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica*, 20, 471-478.
- Wildermuth, H. 1992. Visual and tactile stimuli in choice of oviposition substrates by the dragonfly *Perithemis mooma* Kirby (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica*, 21, 309-321.
- Wildermuth, H. 1994. "Reproductive behaviour of *Diastatops intensa* Montgomery (Anisoptera: Libellulidae)". *Odonatologica*, 23, 183-191.
- Williams, G.C. 1966. *Adaptation and natural selection*. Princeton: Princeton University Press.
- Wolf, L.L. & Waltz, E.C. 1993. "Alternative mating tactics in male white-faced dragonflies: experimental evidence for a behavioural assessment ESS". *Animal Behaviour*, 46, 325-334.
- Wolf, L.L, Waltz, E.C., Wakeley, K. & Klockowski, D. 1989. Copulation duration and sperm competition in white-faced dragonflies (*Leucorrhinia intacta*; Odonata: Libellulidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 24, 63-68.

Livros Grátis

(<http://www.livrosgratis.com.br>)

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)
[Baixar livros de Matemática](#)
[Baixar livros de Medicina](#)
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)
[Baixar livros de Meteorologia](#)
[Baixar Monografias e TCC](#)
[Baixar livros Multidisciplinar](#)
[Baixar livros de Música](#)
[Baixar livros de Psicologia](#)
[Baixar livros de Química](#)
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)
[Baixar livros de Serviço Social](#)
[Baixar livros de Sociologia](#)
[Baixar livros de Teologia](#)
[Baixar livros de Trabalho](#)
[Baixar livros de Turismo](#)