

UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO
CENTRO DE CIÊNCIAS HUMANAS E NATURAIS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

**Comportamento reprodutivo de *Hetaerina auripennis*
(Odonata, Zygoptera: Calopterygidae): fatores
determinantes de estratégias reprodutivas**

Josiane Barboza dos Santos

Vitória, ES
Agosto, 2005

UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO
CENTRO DE CIÊNCIAS HUMANAS E NATURAIS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

**Comportamento reprodutivo de *Hetaerina auripennis*
(Odonata, Zygoptera: Calopterygidae): fatores
determinantes de estratégias reprodutivas**

Josiane Barboza dos Santos

Paulo De Marco Júnior
Orientador

**Dissertação submetida ao Programa de Pós-Graduação
em Ciências Biológicas (Biologia Animal) da
Universidade Federal do Espírito Santo como requisito
parcial para a obtenção do grau de Mestre em Biologia
Animal**

Vitória, ES
Agosto, 2005

Dados Internacionais de Catalogação-na-publicação (CIP)
(Biblioteca Central da Universidade Federal do Espírito Santo, ES, Brasil)

- S237c Santos, Josiane Barboza dos, 1976-
Comportamento reprodutivo de *Hetaerina auripennis* (Odonata, Zygoptera: Calopterygidae) : fatores determinantes de estratégias reprodutivas / Josiane Barboza dos Santos. – 2005.
66 f. : il.
- Orientador: Paulo De Marco Júnior.
Dissertação (Mestrado em Biologia Animal) – Universidade Federal do Espírito Santo, Centro de Ciências Humanas e Naturais.
1. Libélula - Comportamento. 2. Libélula - Reprodução. I. De Marco Júnior, Paulo. II. Universidade Federal do Espírito Santo. Centro de Ciências Humanas e Naturais. III. Título.

CDU: 57

**Às pessoas que eu amo e que fazem
a vida ter algum significado.**

AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador e amigo, Prof. Paulo De Marco Jr., pela confiança e por estar sempre por perto, apesar de alguns quilômetros entre nós, mas sobretudo agradeço pelo seu otimismo e por sua alegria que fazem um bem enorme a quem está próximo.

Ao Prof. Sérgio Lucena Mendes por sua amizade e pela oportunidade de ter trabalhado em seu laboratório.

À minha mãe, Nizerina, por TUDO, até coletar libélulas.

Ao meu pai, Josenir, por ter participado de 95% das minhas idas a Viana, se transformando no mais hábil coletor de libélulas que eu conheço.

Aos meus irmãos Angelita e José Nilton pelo apoio e estímulo.

Ao meu marido Gilson pelo carinho e incentivo e por estar presente em vários momentos desse processo.

À tia Lili pelo carinho e por me ajudar a ter tempo.

A Savana, minha super amiga de todas as horas, que esteve presente em muitos momentos deste projeto e da minha vida nos últimos sete anos, que bom!

E também, à amiga Daniela, que foi várias vezes a campo comigo, mesmo ficando com “bolotas” enormes pelo corpo por causa da alergia a borrachudos.

Ao Geovanni pela ajuda e companhia em Santa Teresa e Viana e pela amizade que construímos ao longo desses dois anos.

Aos meus amigos Karina e Francisco pela ajuda e por me receberem em Viçosa sempre com muito carinho, e, especialmente, a Karina pelo apoio durante as primeiras idas a campo.

Ao senhor José Molino por tornar minhas tardes em Santa Teresa muito agradáveis, sinto saudade das nossas conversas.

Ao pessoal do Laboratório de Ecologia Quantitativa da Universidade Federal de Viçosa, sempre dispostos a ajudar.

A Philipe Souza Müller por conseguir autorização para que eu pudesse trabalhar em Viana e também pelos dados climatológicos do local.

Aos amigos do mestrado Manuella, Lucyane, Elizandra, Sandra, Marcela, Haydêe, Tathiana e Andressa com quem compartilhei muitas alegrias e aflições.

Ao Museu de Biologia Prof. Mello Leitão que deu condições para a realização do trabalho na Estação Biológica de Santa Lúcia.

A CAPES pela concessão da bolsa de mestrado.

E a todos que colaboraram de alguma forma para a conclusão deste trabalho, obrigada.

SUMÁRIO

LISTA DE TABELAS	10
LISTA DE FIGURAS.....	11
RESUMO.....	13
ABSTRACT	14
INTRODUÇÃO	15
ÁREA DE ESTUDO	22
METODOLOGIA.....	27
Descrição do comportamento reprodutivo	27
Padrão de atividade diária	27
Orçamento Temporal.....	28
Determinação da estratégia reprodutiva.....	28
Estratégia reprodutiva vs. Tamanho corporal	29
Estratégia reprodutiva vs. Sinalização	30
Caracterização dos poleiros.....	30
RESULTADOS	31
Descrição do comportamento reprodutivo de <i>Hetaerina auripennis</i>	31
Padrão de atividade diária	37
Orçamento temporal do comportamento no horário de pico de atividade.....	41

Determinação da estratégia reprodutiva.....	41
Estratégia reprodutiva vs. Tamanho	44
Estratégia reprodutiva vs. Sinalização	44
Caracterização do poleiro.....	46
Descrição do comportamento reprodutivo	51
Padrão de atividade diária e orçamento temporal.....	54
Fatores determinantes da estratégia reprodutiva	57
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	60

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Média dos pesos (g) de 65 machos de *H. auripennis* (33 residentes e 32 vagantes) capturados no município de Viana (ES) nos meses de agosto, outubro e novembro de 2004 e janeiro de 2005. Precisão da pesagem de 0,001g (Dp= desvio padrão; gl=grau de liberdade; A significância foi calculada com $\alpha=0,05$).....45

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1. Macho de *Hetaerina auripennis* pousado em seu habitat natural no rio Santo Agostinho, no município de Viana, ES.....16**
- Figura 2. Fêmea de *Hetaerina auripennis* pousada sobre gramínea no rio Santo Agostinho, no município de Viana, ES.....16**
- Figura 3. Localização do Estado do Espírito Santo e dos municípios de Santa Teresa e Viana, indicados pelas setas em vermelho. Fonte: IPES.....24**
- Figura 4. Aspecto geral do local de coleta no rio Timbuí, Santa Teresa, ES.....25**
- Figura 5. Aspecto geral do local de coleta no rio Santo Agostinho, Viana, ES.....26**
- Figura 6. Casal de *H. auripennis* em tandem pré-cópula. Macho segura a fêmea pela parte posterior da cabeça com os apêndices terminais do abdômen. Rio Santo Agostinho, Viana, ES.....34**
- Figura 7. Macho e fêmea de *H. auripennis* iniciando a cópula. Macho dobra seu abdômen conduzindo a cabeça da fêmea em direção ao seu aparelho genital. Rio Santo Agostinho, Viana, ES.....34**
- Figura 8. Casal de *H. auripennis* em cópula. O macho levanta a fêmea que prende seu aparelho genital ao do macho. Rio Santo Agostinho, Viana, ES.....35**
- Figura 9. Casal de *H. auripennis* em tandem, iniciando a postura e outro macho pousado próximo ao local de oviposição. Uma fêmea desprotegida pode ser interrompida enquanto coloca os ovos. Rio Santo Agostinho, Viana, ES.....35**
- Figura 10. Macho de *H. auripennis* pousado próximo à fêmea, que está totalmente submersa para a oviposição (guarda pós-cópula sem contato). Rio Santo Agostinho, Viana, ES.....36**
- Figura 11. Fêmea de *H. auripennis* saindo da água após postura, sem auxílio do macho. Rio Santo Agostinho, Viana, ES.....36**
- Figura 12. Padrão de atividade diária de machos (A) e fêmeas (B) de *H. auripennis*, no rio Santo Agostinho, Viana (ES), durante três dias do mês de maio de 2005. As barras representam o erro padrão. A linha tracejada representa a abundância de indivíduos e a linha cheia a temperatura.....38**
- Figura 13. Proporção de tempo gasto com comportamento de vôo (A) e de pouso (B) para machos de *H. auripennis* ao longo do dia, no rio Santo Agostinho em Viana (ES), durante três dias do mês de maio de 2005. As barras representam o erro padrão. N=326.....39**
- Figura 14. Proporção de tempo gasto em comportamento de patrulha (A) e em defesa de território (B) em machos de *H. auripennis*, no rio Santo Agostinho em**

Viana, durante três dias do mês de maio de 2005. As barras representam o erro padrão. N=326.....40

Figura 15. Orçamento temporal para as principais atividades comportamentais de *Hetaerina auripennis*, excluindo o pouso, no rio Timbuí, em Santa Teresa, ES (A), e no rio Santo Agostinho, em Viana, ES (B), no horário de pico de atividade. As barras representam o erro padrão. N = 475.....42

Figura 16. Macho de *Hetaerina auripennis*, número 521, encontrado morto preso em uma teia de aranha, no rio Santo Agostinho em Viana (ES).....43

Figura 17. Distribuição dos machos de *Hetaerina auripennis* em relação à altura dos poleiros, no rio Timbuí, em Santa Teresa (ES) e no Rio Santo Agostinho, em Viana (ES). N=345.....48

Figura 18. Distribuição das fêmeas de *Hetaerina auripennis* em relação à altura dos poleiros, no rio Timbuí, em Santa Teresa (ES) e no Rio Santo Agostinho, em Viana (ES). N=345.....49

Figura 19. Distribuição dos poleiros de machos de *Hetaerina auripennis* em relação à distância da margem, no rio Timbuí, em Santa Teresa (ES) e no Rio Santo Agostinho, em Viana (ES). N=345.....50

RESUMO

A descrição do comportamento reprodutivo da espécie *Hetaerina auripennis* e de como o tamanho corporal, o tamanho da mancha presente na asa e a escolha do poleiro podem interferir na dinâmica entre machos residentes e vagantes, foi realizada na Estação Biológica de Santa Lúcia, no município de Santa Teresa e em uma área de pastagem no município de Viana, ambas no Espírito Santo (Brasil). Através do método de varredura com áreas fixas, foram obtidas informações sobre a abundância populacional, sobre a organização dos indivíduos ao longo da área de estudo e sobre seu comportamento. Os machos que tiveram sua estratégia reprodutiva identificada foram pesados e suas manchas nas asas foram medidas. O comportamento reprodutivo ocorre em três etapas: encontro, cópula e oviposição. O macho guarda a fêmea durante a postura. O pico de atividade esteve entre 10:00 e 14:00 horas, coincidindo com o horário mais quente do dia. O comportamento mais freqüente foi o pouso, indicando que essa espécie poderia ser classificada no grupo dos pousadores. A dependência da luminosidade para a realização de suas atividades sugere também que a espécie possa ser classificada como heliotérmica. Não houve relação entre o tamanho do corpo e o tamanho da mancha com a estratégia reprodutiva utilizada. Talvez, a idade seja o diferencial para que um macho torne-se residente e as manchas sirvam como um indicador de ocupação de território. O tipo de poleiro mais usado pelos machos foram as gramíneas, com altura entre 0 e 40cm e a uma distância da margem entre 0 a 60 cm. Essa preferência pode estar relacionada com a visualização das fêmeas, já que as mesmas costumam ir ao rio apenas para acasalar e ovipôr.

Palavras-chave: *Hetaerina*, comportamento, reprodução, territorialismo.

ABSTRACT

The description of the reproductive behavior of the dragonfly species *Hetaerina auripennis* and as body size, spot size on the wings and choice of perch can be interfering with the dynamics of resident and satellite males were carried out in the Biological Station of Santa Lucia, in the city of Santa Teresa, and an area of pasture in the city of Viana, both in Espírito Santo State (Brazil). Through the scan method with fixed areas, were collected information about the population abundance, distribution of individuals in the study area and behavior. The males employing reproductive strategy were weighed and its spots were measured. The reproductive behavior consists of an encounter, copulation and oviposition. The oviposition is accompanied by mate-guardin. The peak of activity was between 10:00 and 14:00 hours, coinciding with the hottest period of the day. The most frequently observed behavior was perched. This suggests that species belongs to the group of perchers and its dependence on luminosity for the accomplishment of its activities suggests that it is heliothermic. There was no significant relation between body size, spot size with the reproductive strategy employed. Perhaps age is the differential in order to a male becomes resident and the spots serve as a pointer of territory occupation. The type of perch most used by the males were grass stems or leaves, hanging over the river, with a height between 0 to 40cm and a distance from the bank of between 0 to 60 cm. This preference must be related with the ability to visualize females, since they fly to the river for mating and oviposition.

Key-words: *Hetaerina*, behavior, reproduction, territorialism.

INTRODUÇÃO

A família Calopterygidae, da qual *Hetaerina auripennis* Burmeister, 1839 faz parte, é um grupo cosmopolita, amplamente distribuído no Brasil, onde estão registradas 28 espécies classificadas em dois gêneros: *Hetaerina* Selys, 1853 e *Mnesarete* Cowley, 1934. *H. auripennis* é uma espécie conspícua que apresenta dimorfismo sexual. Os machos (Figura 1) apresentam tórax predominantemente vermelho metálico, intercalado com faixas pretas longitudinais, as asas apresentam coloração vermelha em dois locais (uma mancha na região basal e um pequeno ponto na extremidade distal das asas). O restante do corpo é preto. As fêmeas (Figura 2) possuem tórax de coloração marrom, com faixas longitudinais verde metálico. As asas, de cor amarelada, não possuem regiões com coloração diferenciada e o restante do corpo é marrom.

Esses insetos estão associados a ambientes lóticos (águas correntes), onde as larvas se encontram em raízes, detritos vegetais e macrófitas aquáticas (CARVALHO & CALIL, 2000). O ritmo de atividade dos adultos de Odonata é influenciado diretamente por fatores climáticos, como luminosidade (DE MARCO & RESENDE, 2002) e temperatura do ar (HILFERT-RUPPELL, 1998). A capacidade das libélulas em manter a temperatura do corpo relativamente constante está relacionada ao seu tamanho corporal (CORBET, 1980). Portanto, espera-se uma relação direta entre o tamanho corporal e o padrão de atividade em Odonata (DE MARCO & RESENDE, 2002; MAY, 1977), de tal forma que, comparados com outras libélulas, os Calopterygidae (com tamanho pequeno ou médio) sejam mais afetados pela temperatura e umidade, devido a forma com que trocam calor com o meio. Os processos de troca de calor com o ambiente são: troca de calor por convecção, que depende da razão superfície volume, e troca de calor por irradiação, que depende da superfície diretamente exposta ao Sol (DE MARCO, 1998). Assim, como a troca de calor por convecção decresce com o aumento



Figura 1. Macho de *Hetaerina auripennis* pousado em seu habitat natural no rio Santo Agostinho, no município de Viana, ES.



Figura 2. Fêmea de *Hetaerina auripennis* pousada sobre gramínea no rio Santo Agostinho, no município de Viana, ES.

do tamanho corporal, é esperado que espécies com tamanho pequeno ou médio sejam mais afetados pelas mudanças da temperatura do ar (DE MARCO, 1998).

Baseado no comportamento termorregulatório, CORBET (1962) classificou as espécies de Odonata em voadoras, indivíduos geralmente endotérmicos que controlam a temperatura torácica modulando a perda e a geração de calor interno; e pousadoras, indivíduos ectotérmicos que regulam sua temperatura através das trocas feitas com o ambiente. Essas diferenças fisiológicas podem estar afetando a disponibilidade de tempo para as atividades de defesa de território e, por isso, afetando as estratégias reprodutivas em espécies de Odonata.

As libélulas da família Calopterygidae têm sido utilizadas em inúmeras pesquisas, freqüentemente, relacionadas aos aspectos biológicos de sua reprodução (JOHNSON, 1962; WAAGE, 1988; ALCOCK, 1982; CÓRDOBA-AGUILAR, 1994; SIVA-JOTHY *et al.*, 1995; CÓRDOBA-AGUILAR, 1995, GREYER, 1996, PLAISTOW, 1997; HIGASHI & NOMAKUCHI, 1997; BEUKEMA, 2004). Esse interesse pode estar vinculado às diferentes estratégias reprodutivas adotadas pelos machos das espécies que a compõem e podem dar informações importantes para a compreensão dos mecanismos evolutivos envolvidos no processo de seleção sexual e nos sistemas de acasalamento (EMLEN & ORING, 1977; CONRAD & PRITCHARD, 1992).

De acordo com a classificação de CONRAD & PRITCHARD (1992), o sistema de acasalamento em Odonata pode ser definido a partir da necessidade de recursos para oviposição. Estudos realizados por EMLEN & ORING (1977) demonstram que, quando um recurso é necessário para as fêmeas, os machos tentam monopolizá-lo, visando garantir vários acasalamentos. Muitas vezes, porém, os machos não são capazes de defender tais recursos e esta incapacidade leva a três tipos de

sistemas de acasalamento. No primeiro, os machos são escolhidos pelas fêmeas a partir de suas características comportamentais e morfológicas; no segundo, os machos capturam as fêmeas assim que elas chegam ao local de oviposição, coagindo-as a acasalar. O terceiro tipo de sistema de acasalamento ocorre quando os encontros entre machos e fêmeas são raros e ambos acasalam com o primeiro indivíduo do sexo oposto encontrado, garantindo, assim, a fecundação dos ovos (CONRAD & PRITCHARD, 1992).

Quando os machos são capazes de defender os recursos necessários à fêmea para a reprodução, dois tipos de sistemas de acasalamento são sugeridos: o controle do recurso e a limitação do recurso (CONRAD & PRITCHARD, 1992). No sistema onde o recurso é controlado, os machos controlam o acesso das fêmeas aos locais de oviposição através da defesa de território e as fêmeas acabam se acasalando com o macho que detêm o território com maior disponibilidade de recursos, promovendo uma intensa competição entre os machos pelos territórios (CONRAD & PRITCHARD, 1992). A seleção sexual parece favorecer os machos com características que permitam conquistar e manter um território. Desta forma, machos maiores ou com melhor desempenho no vôo podem ser favorecidos nas batalhas por territórios (MARDEN, 1989) e a seleção intra-sexual parece ser mais forte que a inter-sexual (CONRAD & PRITCHARD, 1992).

No sistema de acasalamento com limitação de recursos, os machos não são capazes de defender todos os acessos aos locais de oviposição (CONRAD & PRITCHARD, 1992). Isso pode ocorrer porque alguns territórios, apesar de serem bons locais para a postura, são pequenos e atraem poucas fêmeas, tornando alto o custo da defesa. Além disso, alguns locais podem ser bons para a postura, mas não tão bons como território, como quando não permitem uma boa visualização das redondezas

(WALTZ & WOLF, 1984). O acesso das fêmeas a locais de oviposição desprotegidos permite que elas não precisem acasalar com machos que possuam território (CONRAD & PRITCHARD, 1992). Com isso, tanto a seleção intra-sexual (quando os machos competem por territórios) quanto a seleção inter-sexual (quando as fêmeas escolhem o macho para acasalar) estão presentes nesse sistema, que é característico de alguns representantes da família Calopterygidae, como por exemplo *H. americana* (JOHNSON, 1962).

Diferenças morfológicas intraespecíficas freqüentemente têm um importante papel na habilidade de um macho defender um território ou adquirir acasalamentos (CRNOKARAK & ROFF, 1995). Em muitas espécies de animais, especialmente em espécies territoriais, o sucesso reprodutivo dos machos está relacionado com o tamanho do corpo (CLUTTON-BROCK, 1988). Estudos com espécies territoriais de insetos têm mostrado que machos maiores têm uma clara vantagem em obter e defender territórios (SEVERINGHAUS *et al.*, 1981; CRESPI, 1986). Em muitas espécies de Odonata, machos adultos defendem territórios contra outros machos da mesma espécie (BEUKEMA, 2002) e alguns estudos têm demonstrado que o tamanho do corpo e/ou a idade de um indivíduo podem influenciar nas interações agressivas e nas táticas para conseguir acasalamentos (TSUBAKI & ONO, 1987 e FORSYTH & MONTGOMERIE, 1987).

Em *Hetaerina americana*, alguns machos perseguem qualquer outro macho coespecífico que voa próximo ao seu poleiro e permanecem num mesmo território por vários dias. Esses machos são denominados residentes (JOHNSON, 1962). Entretanto, alguns machos são encontrados em diferentes poleiros dentro da área de reprodução, e neste estudo serão denominados vagantes. Geralmente, machos defendem locais de oviposição que são atrativos para as fêmeas e conseqüentemente conseguem mais

acasalamentos que aqueles que não defendem territórios (WAAGE, 1979a). Em *H. vulnerata* machos residentes conseguiram mais cópulas que os machos que não defenderam território. Das 36 cópulas observadas durante o estudo, 32 ocorreram com machos residentes (ALCOCK, 1982).

Outro fator que pode influenciar no sucesso reprodutivo dos machos de Odonata é a comunicação intraespecífica. Em Calopterygidae, a pigmentação das asas parece ter um papel no reconhecimento de indivíduos da mesma espécie, e servir como um estímulo para a manifestação de comportamentos sexuais e agressivos (BEUKEMA, 2004). A coloração das asas dos machos pode influenciar também o comportamento das fêmeas: em *Calopteryx xanthostoma* as fêmeas recusam machos com pequena pigmentação nas asas (SIVA-JOTHY, 1999), e em *Calopteryx haemorrhoidalis* machos com asas bem pigmentadas obtêm mais acasalamentos que aqueles com pouca pigmentação (CÓRDOBA-AGUILAR, 2002).

Porém, a competição entre os machos para fecundar as fêmeas não ocorre apenas antes da cópula. Como em Odonata machos e fêmeas são livres do cuidado parental, ambos os sexos têm um alto potencial para a poligamia, o que pode levar à competição espermática (CONRAD & PRITCHARD, 1992). A guarda da fêmea após a cópula, comumente observada em muitas espécies de libélulas, pode impedir que outros machos copulem com uma fêmea que tenha acasalado recentemente e permite que os ovos depositados sejam apenas fertilizados pelo macho em guarda, evitando a competição espermática (SHERMAN, 1983), uma vez que, se uma fêmea copula novamente, o número de ovos fertilizados pelo primeiro macho diminui (PARKER, 1970).

Esse trabalho tem como objetivo contribuir com informações descritivas sobre o comportamento reprodutivo da espécie *Hetaerina auripennis*, e testar a hipótese de

que machos residentes e vagantes diferem em suas estratégias devido a características bionômicas que afetam a capacidade de adquirir e manter um território. As principais características associadas seriam o tamanho corporal e a mancha presente nas asas dos machos.

ÁREA DE ESTUDO

O projeto foi desenvolvido principalmente em uma área de pastagem no município de Viana onde a espécie apresentou uma abundância que permitia as análises comportamentais planejadas. Além dessa área de estudo, dados comportamentais gerais, também foram obtidos na Estação Biológica de Santa Lúcia (EBSL) localizada no município de Santa Teresa, na região serrana do estado do Espírito Santo (Figura 3).

A Estação Biológica de Santa Lúcia (EBSL) compreende um remanescente de Mata Atlântica, com cerca de 440 ha. Situa-se na Borda Montanhosa do Planalto, entre as coordenadas de 19°57'10" a 19°59'00" S e 40°31'30" a 40°32'25" W, com variação altimétrica de 500 a 950m de altitude (MENDES & PADOVAN, 2000). Segundo a classificação de Köppen, o clima da Estação é do tipo Cfa, com uma média pluviométrica anual de 1.868mm, sendo novembro o mês mais chuvoso e junho o único mês do ano com uma precipitação média inferior a 60mm (MENDES & PADOVAN, 2000). A temperatura média anual, de acordo com THOMAZ & MONTEIRO (1997) é de 19,9°C, sendo a média das máximas de 26,2° C e a média das mínimas de 14,3°C. As observações comportamentais foram feitas no rio Rio Timbuí que corta a reserva (Figura 4).

O município de Viana situa-se na região metropolitana do Estado do Espírito Santo. De acordo com os dados coletados na estação climatológica de Viana no período de 1982 a 2004, a precipitação média anual é de 1.445,9 mm, sendo novembro o mês mais chuvoso e junho o mês mais seco, a temperatura média anual é de 23,5°C, sendo a média das máximas do mês mais quente de 26,3 °C e a média das mínimas do mês mais frio de 20,7 °C. O estudo foi realizado em uma propriedade particular, onde é desenvolvida a pecuária. Essa propriedade é cortada pelo rio Santo Agostinho, que até o

ponto de estudo não recebe influência de resíduos provenientes de esgoto doméstico, mas sofre com a erosão de suas margens, que são cobertas sobretudo por gramíneas, dentre elas capim-napiê e capim brachiaria (Figura 5).

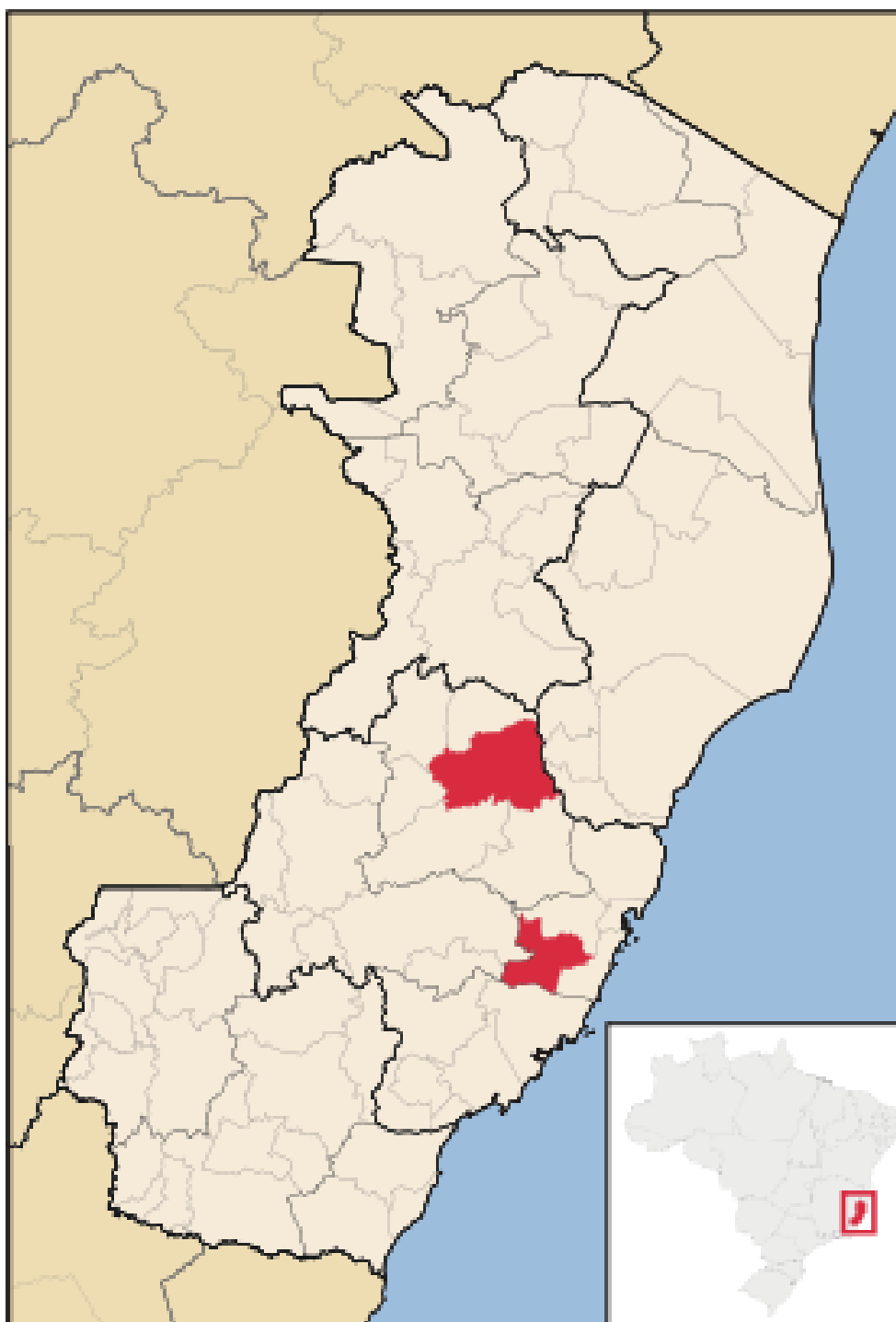


Figura 3. Localização do Estado do Espírito Santo e dos municípios de Santa Teresa e Viana, indicados pelas setas em negrito. Fonte: IBGE



Figura 4. Aspecto geral do local de coleta no rio Timbuí, Santa Teresa, ES.



Figura 5. Aspecto geral do local de coleta no rio Santo Agostinho, Viana, ES.

METODOLOGIA

Descrição do comportamento reprodutivo

As observações para a descrição do comportamento reprodutivo foram feitas em ambiente natural, e sempre que um casal era avistado, a proporção de tempo gasto nos comportamentos de *tandem*, cópula, desova era anotado. A descrição do comportamento reprodutivo ocorreu a partir de casais observados no rio Santo Agostinho em Viana (ES) durante os meses de agosto, outubro e novembro de 2004 e janeiro de 2005.

Padrão de atividade diária

Para o estudo do padrão de atividade diária foi estimado o número de indivíduos em atividade através do método de varredura com áreas fixas (FERREIRA-PERUQUETTI & DE MARCO, 2002; DE MARCO, 1998). Nesse método, o pesquisador percorre o rio, previamente dividido em segmentos de 2m de extensão, a uma velocidade constante que permita a permanência em cada um deles por cerca de 30 segundos e conta os indivíduos presentes em cada segmento. As varreduras eram realizadas em intervalos de 30 minutos das 7:00 às 18:00 h e ocorreram durante três dias do mês de maio de 2005. Um total de 60 segmentos foram estabelecidos no rio Santo Agostinho, em Viana (ES). Ao final de cada varredura a temperatura do ar e a luminosidade foram anotadas.

Orçamento Temporal

Para análise do orçamento temporal, machos de *H. auripennis* foram observados durante um minuto, de acordo com DE MARCO & RESENDE (2002), e anotada a proporção de tempo gasto com cada categoria de comportamento. As principais categorias comportamentais observadas foram: pouso; ondulação do abdômen (dobra do abdômen repetidas vezes enquanto pousado); vôo (deslocamento simples); patrulha (vôo recorrente sobre a mesma área, em geral considerada seu território); forrageio (pequenos vôos direcionais em geral voltando para um poleiro dentro do território); defesa de território (perseguição de intrusos); cópula; *tandem* (macho segura a fêmea pela parte posterior da cabeça ou pelo protórax com os apêndices da parte terminal do abdômen); desova e recusa (fêmea recusa o acasalamento). As categorias comportamentais de vôo, patrulha e forrageio são as únicas que representam alguma dificuldade de discriminação. Apenas foram considerados vôo de patrulha aqueles mais longos com retorno para um local próximo ao que o macho estava pousado anteriormente, enquanto vôos curtos com retorno (patrulha em um pequeno espaço de tempo) foram agrupados junto com os dados de deslocamento simples. Os vôos de forrageio foram apenas aqueles em que alguma presa foi capturada.

A temperatura do ambiente à sombra e a luminosidade foram registradas nos mesmos intervalos de tempo. As observações foram realizadas nos rios Timbuí em Santa Teresa e no rio Santo Agostinho em Viana, ES.

Determinação da estratégia reprodutiva

Para determinar a estratégia reprodutiva (territorial ou vagante) adotada pelos machos da espécie, foi utilizado o método de varredura com áreas fixas da mesma forma

como descrito no tópico “**padrão de atividade diária**”, porém, apenas na área estudada em Viana (ES) o número de machos observados foi suficiente para a identificação da estratégia reprodutiva.

Foram realizadas três varreduras, com intervalo de 60 minutos entre o início de uma varredura e outra, durante 10 dias nos meses de agosto, outubro e novembro de 2004 e janeiro de 2005. Essas amostras eram realizadas entre 10:00 e 14:00h, horário em que a maioria dos machos está em atividade.

Após a terceira varredura, os machos eram capturados com a utilização de puçá, marcados com um número na asa feito com caneta de retro-projetor e, posteriormente, devolvidos ao segmento onde foram capturados. As observações de campo demonstraram que a marcação não altera o comportamento dos indivíduos, que logo após serem marcados e soltos eram observados no mesmo segmento onde foram coletados e em suas atividades normais, como já foi observado em outro estudo (CÓRDOBA-AGUILAR, 1994). Durante as varreduras, foram anotados o número total de indivíduos, o número presente na asa dos machos marcados e o número do segmento no qual ele se encontrava. Para determinar se um macho é territorial ele deve ser encontrado em um mesmo segmento ou um segmento ao lado, no mínimo cinco vezes em dias diferentes, excluindo o dia da marcação.

Estratégia reprodutiva vs. Tamanho corporal

A capacidade de manter o território pode depender de interações agressivas, que privilegiam os indivíduos maiores. Assim, é possível que, os machos maiores apresentem comportamento territorial enquanto os machos menores apresentam comportamento vagante. O efeito do tamanho sobre o comportamento de machos em *H.*

auripennis foi testado através da determinação da estratégia reprodutiva dos machos e, posteriormente, captura e pesagem em balança eletrônica com precisão de 0,001g, FA2104N. Além do peso total do indivíduo, foram pesados também as asas, o abdômen, a cabeça e o tórax (com e sem asas). Essa predição foi testada através de uma análise de variância simples (ANOVA), de acordo com SNEDECOR & COCHRAN (1980).

Estratégia reprodutiva vs. Sinalização

Para testar a hipótese de que indivíduos com manchas maiores na base e/ou ponta da asa sejam residentes, os machos de *H. auripennis* com estratégia reprodutiva conhecida foram capturados e as suas manchas medidas em laboratório. Estas manchas foram medidas em relação à sua área total e posteriormente relacionadas com o tipo de comportamento que o indivíduo coletado apresentava. As análises desta hipótese foram feitas utilizando-se a análise de regressão logística de acordo com HOSMER & LEMESHOW (1989).

Caracterização dos poleiros

Para caracterização do poleiro utilizado pelos machos foram verificados os tipos de vegetação utilizada (gramíneas, arbustos, árvores, galhos de árvores e detritos vegetais), a altura do poleiro em relação à superfície do rio e a distância em relação à margem. Também foi verificada a posição do macho sobre o poleiro, se ele estava com a cabeça voltada para o rio, paralela ao rio ou virada para a margem. As observações foram realizadas nos rios Timbuí em Santa Teresa e no rio Santo Agostinho em Viana, ES.

RESULTADOS

Descrição do comportamento reprodutivo de *Hetaerina auripennis*

Machos de *H. auripennis* foram encontrados com elevada abundância ao longo do rio Santo Agostinho. Alguns desses machos ocuparam um mesmo local por vários dias sendo considerados machos residentes, e foram observados defendendo esses locais de outros machos da mesma espécie. Os machos de *H. auripennis* parecem defender territórios que possibilitem uma melhor visualização das fêmeas que chegam ao rio em busca de um local para ovipôr, já que após capturarem as fêmeas eles deixam seu território e voam as margens do rio a procura de um local para desova. As disputas por territórios consistiram em perseguições aéreas, em que os machos voaram em círculo, até que um deles desistia e deixava o local. Não foi observado contato físico durante as disputas.

Um comportamento freqüentemente visto nas observações qualitativas foi a “recusa de disputa”, em que um macho pousado levantava e abria suas asas num ângulo de aproximadamente 45°, elevando seu abdômen entre elas, quando outro macho se aproximava. O macho que estava se aproximando sempre se afastou após o comportamento descrito. Esse comportamento também foi observado em fêmeas interagindo com outras fêmeas e com outros machos. A freqüência desse comportamento de recusa nas fêmeas, que poderia ser interpretada como recusa de cópula, foi muito baixa para ser avaliada nas amostras quantitativas. No entanto, pode ser que represente um aspecto importante da seleção sexual nessa espécie.

Durante o estudo 17 casais foram observados, mas foi possível realizar a descrição do comportamento reprodutivo de apenas seis deles, pois durante o vôo os casais se confundiam com a vegetação e sua observação era comprometida. Em *H.*

auripennis não foi observado comportamento de corte, e a descrição do comportamento reprodutivo iniciou-se quando os casais já haviam formado o *tandem* (Figura 6). Depois de formar o *tandem*, o casal permanecia pousado ou sobrevoava vários poleiros na margem do rio até encontrar um local para pousar. Durante este período eram várias vezes atacados por outros machos.

Após o pouso o macho dobrava seu abdômen levando a cabeça da fêmea em direção ao seu aparelho genital, o que mantinha a fêmea suspensa no ar (Figura 7). Em seguida, o macho curvava seu abdômen levantando a fêmea enquanto ela também curvava seu abdômen para frente e para baixo em direção ao aparelho genital do macho para formar a posição copulatória. Várias tentativas foram feitas até que a fêmea prendesse seu aparelho genital ao do macho. O casal permaneceu unido, em média por 3,875 minutos (desvio padrão=2,199; N=8) (Figura 8).

Após desfazer a cópula o casal, ainda em *tandem*, voava sobre o rio a procura de um local para ovipôr e durante este vôo foram novamente atacados por outros machos. A oviposição nem sempre é realizada no território defendido pelo macho e, geralmente, o casal utiliza mais de um ponto no rio para realizá-la.

As fêmeas de *H. auripennis* mergulhavam todo o corpo sob a água, utilizando a vegetação submersa tanto para mergulhar quanto para a postura. Em alguns casos, os machos permaneceram em *tandem* com as fêmeas até que elas estivessem totalmente submersas (Figura 9), em outros, as fêmeas submergiram sem auxílio do macho. Durante a oviposição os machos permaneceram pousados próximos ao local, impedindo que outros machos se aproximassem da fêmea (Figura 10). O tempo gasto ovipondo foi, em média, 29 minutos (desvio padrão=13,397; N=4). Estando submersas as fêmeas usavam a extremidade do seu abdômen para explorar o substrato, sendo ele: plantas submersas, raízes, galhos e folhas caídas no rio, e durante este processo colocavam seus

ovos. As fêmeas foram vistas saindo da água sem ajuda do macho seis vezes (Figura 11), uma fêmea foi retirada da água pelo macho com a formação do *tandem* e duas fêmeas foram encontradas mortas boiando no rio.



Figura 6. Casal de *H. auripennis* em *tandem* pré-cópula. Macho segura a fêmea pela parte posterior da cabeça com os apêndices terminais do abdômen. Rio Santo Agostinho, Viana, ES.



Figura 7. Macho e fêmea de *H. auripennis* iniciando a cópula. Macho dobra seu abdômen conduzindo a cabeça da fêmea em direção ao seu aparelho genital. Rio Santo Agostinho, Viana, ES.



Figura 8. Casal de *H. auripennis* em cópula. O macho levanta a fêmea que prende seu aparelho genital ao do macho. Rio Santo Agostinho, Viana, ES.

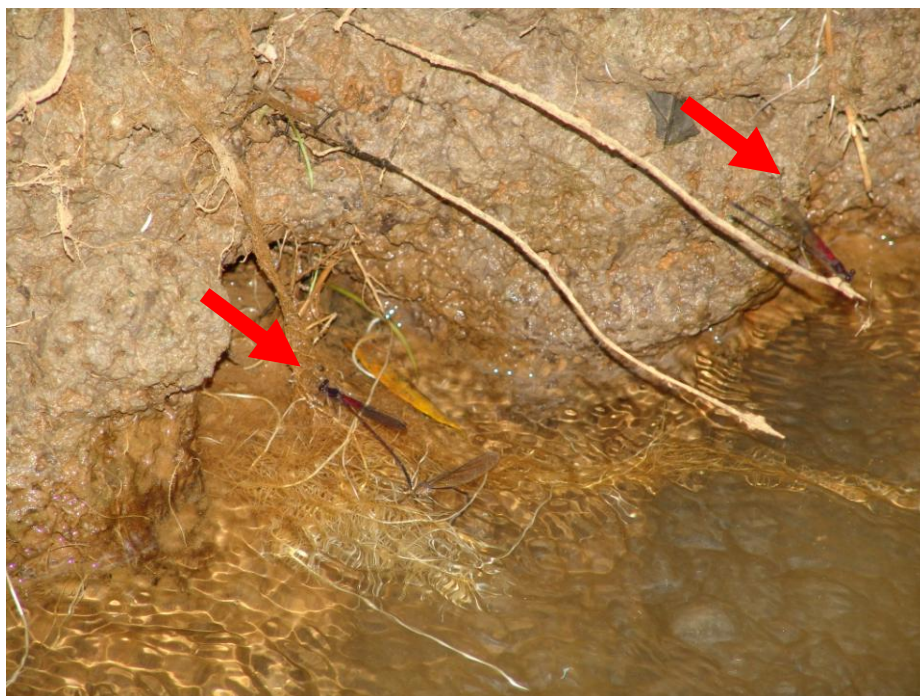


Figura 9. Casal de *H. auripennis* em *tandem*, iniciando a postura e outro macho pousado próximo ao local de oviposição. Uma fêmea desprotegida pode ser interrompida enquanto coloca os ovos. Rio Santo Agostinho, Viana, ES.

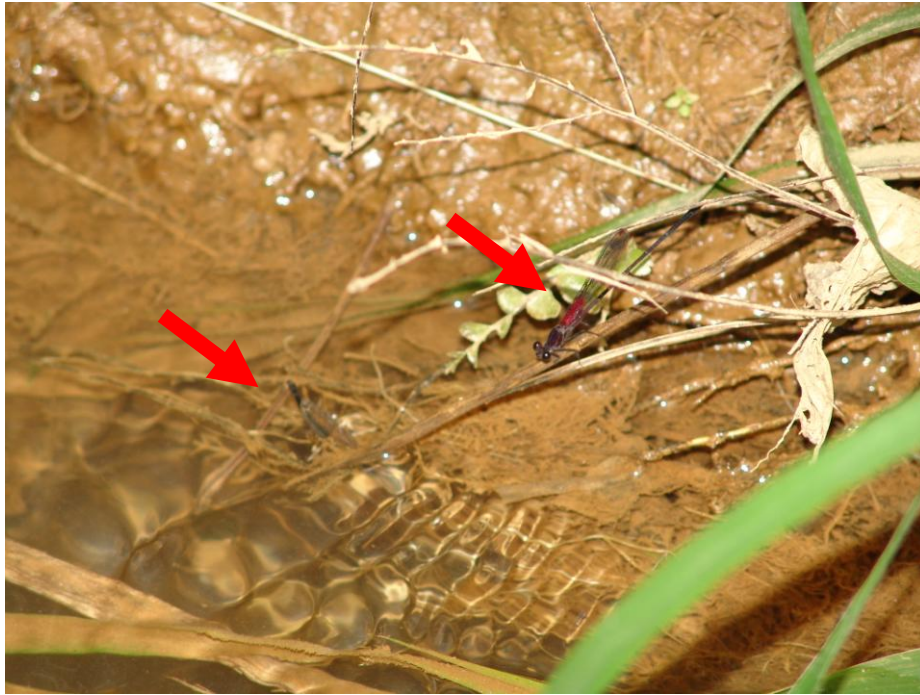


Figura 10. Macho de *H. auripennis* pousado próximo à fêmea, que está totalmente submersa para a oviposição (guarda pós-cópula sem contato). Rio Santo Agostinho, Viana, ES.



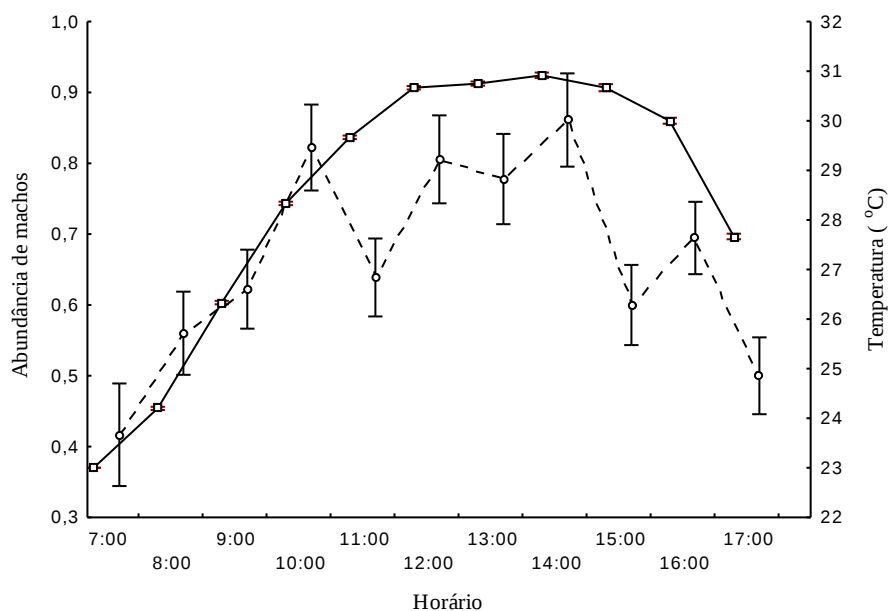
Figura 11. Fêmea de *H. auripennis* saindo da água após postura, sem auxílio do macho. Rio Santo Agostinho, Viana, ES.

Padrão de atividade diária

Às 07:00 h, horário em que a coleta de dados se iniciou, poucos machos de *H. auripennis* estavam presentes na área de estudo. A densidade de machos ativos aumentou continuamente até as 10:00 h permanecendo alta até as 14:00 h, seguindo o aumento da temperatura. A maior abundância de indivíduos ativos ocorreu com o período mais quente do dia (Figura 12A). Após as 14:00 h, o número de machos ativos começou a diminuir e após as 17:00 h, poucos indivíduos permaneceram no rio. As fêmeas começaram a chegar ao rio a partir das 9:00 h e sua densidade se manteve constante até as 14:00 h. A partir desse horário ocorreu um gradativo aumento do número de fêmeas no rio, com um pico de abundância em torno das 16:00 h. Às 17:00 h nenhuma fêmea foi encontrada (Figura 12B). No geral, a abundância de machos ativos seguiu claramente as mudanças de temperatura, inclusive na determinação do horário final de atividade.

Durante esse período, dados sobre o comportamento também foram coletados e demonstraram que os machos de *H. auripennis* passam a maior parte do tempo pousados (Figura 13B). O comportamento de vôo (Figura 13A) também foi constante ao longo do dia, mas em proporções menores quando comparado com o comportamento de pouso. As interações agressivas entre os machos foram mais freqüentes durante as primeiras horas da manhã (Figura 14), os vôos de patrulha foram mais freqüentes no período entre 07:00 e 09:00 h e a defesa de território teve seu pico por volta das 08:00 h.

A)



B)

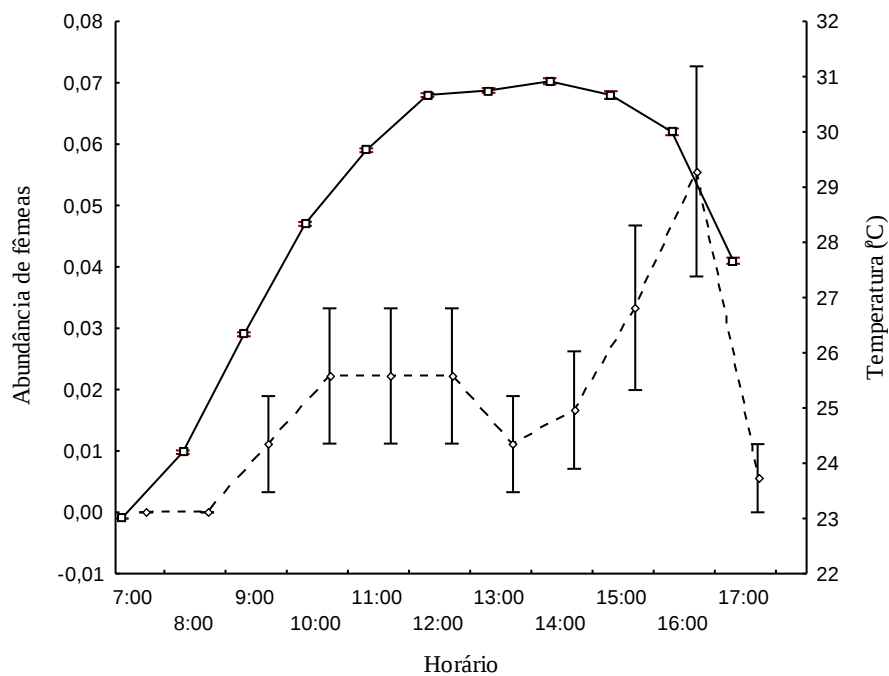
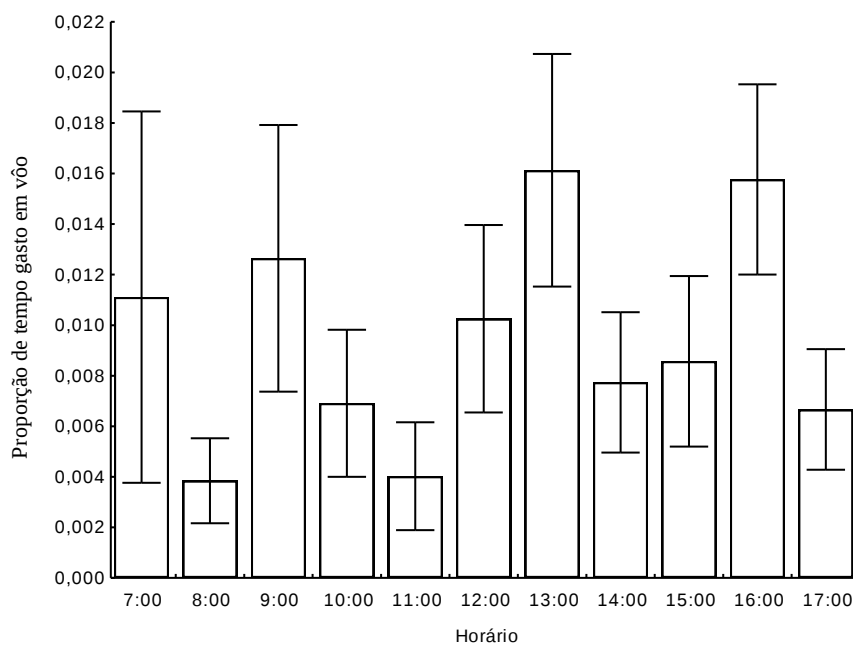


Figura 12. Padrão de atividade diária de machos (A) e fêmeas (B) de *H. auripennis*, no rio Santo Agostinho, Viana (ES), durante três dias do mês de maio de 2005. As barras representam o erro padrão. A linha tracejada representa a abundância de indivíduos e a linha cheia a temperatura.

A)



B)

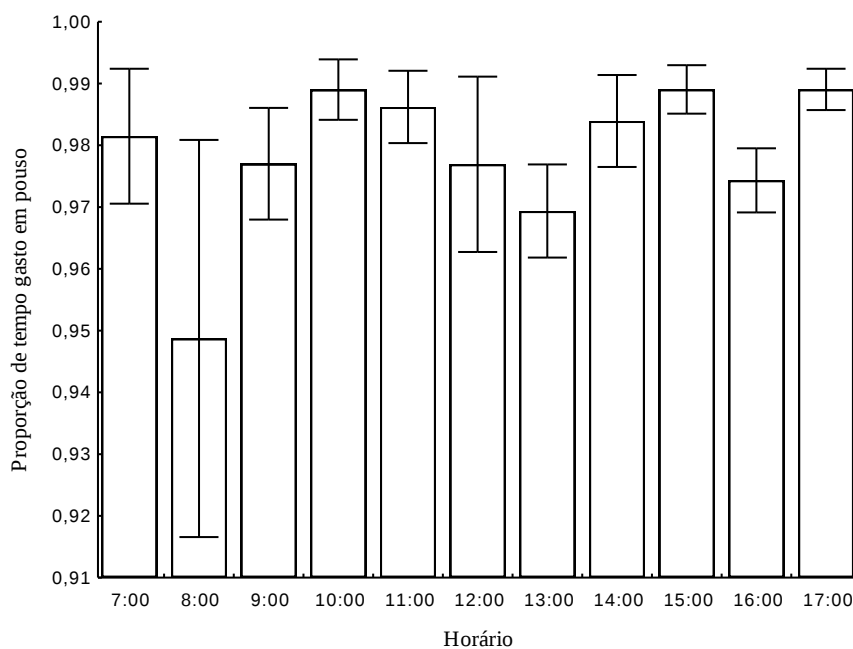
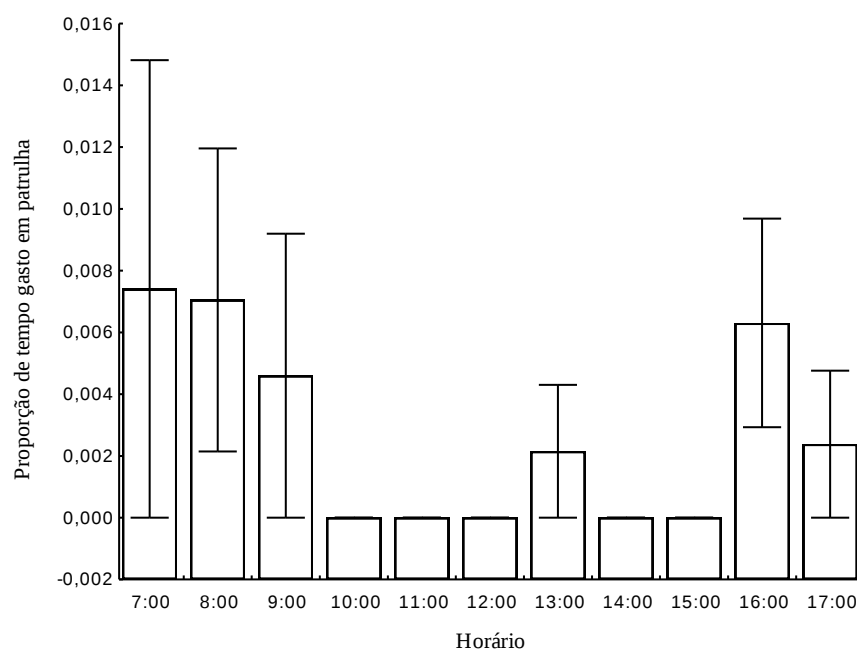


Figura 13. Proporção de tempo gasto com comportamento de vôo (A) e de pouso (B) para machos de *H. auripennis* ao longo do dia, no rio Santo Agostinho em Viana (ES), durante três dias do mês de maio de 2005. As barras representam o erro padrão. N=326.

A)



B)

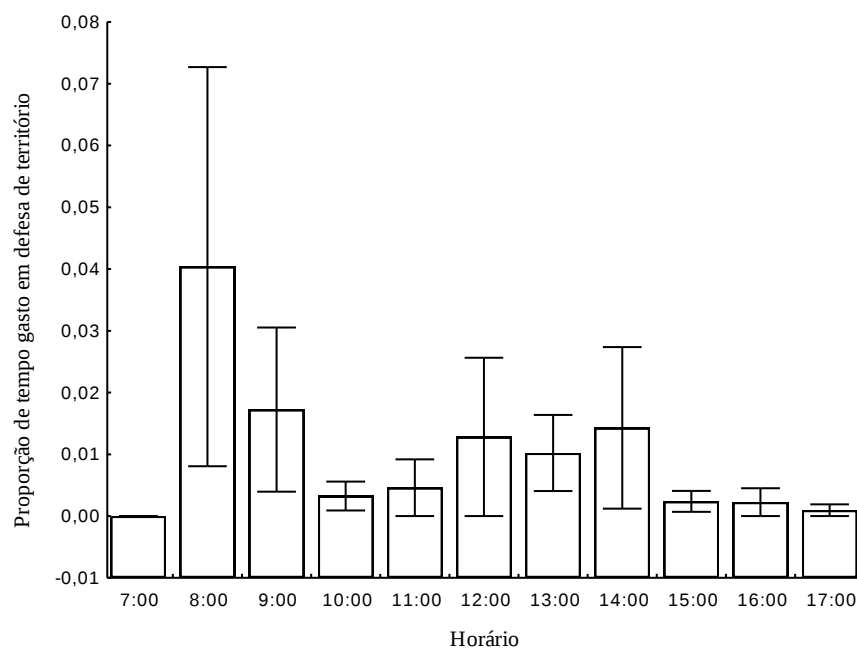


Figura 14. Proporção de tempo gasto em comportamento de patrulha (A) e em defesa de território (B) em machos de *H. auripennis*, no rio Santo Agostinho em Viana, durante três dias do mês de maio de 2005. As barras representam o erro padrão. N=326.

Orçamento temporal do comportamento no horário de pico de atividade

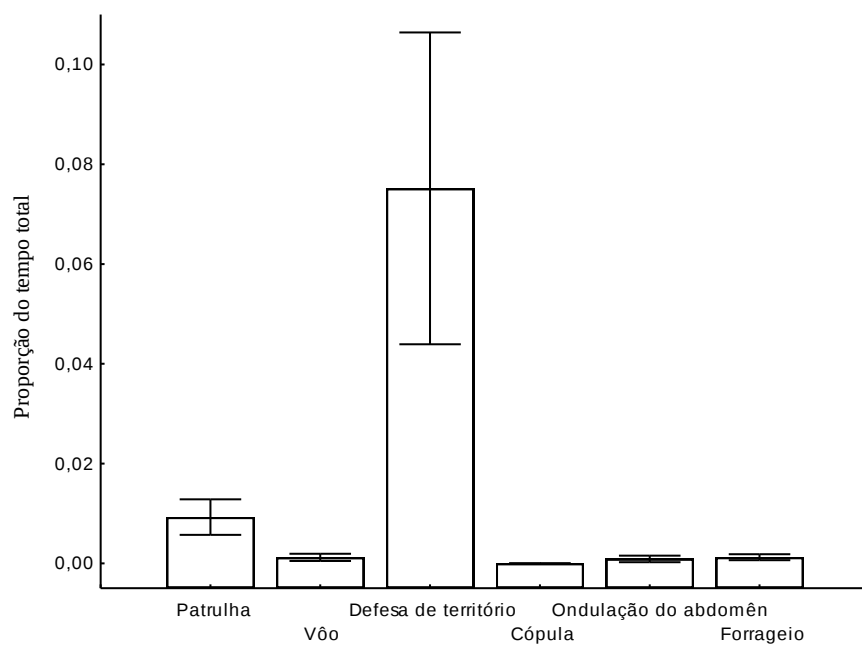
Machos de *H. auripennis* passaram a maior parte do tempo pousados tanto em Santa Teresa (91%) quanto em Viana (98%). Pequena porcentagem do tempo foi gasto com outras atividades como patrulha (0,9% em Santa Teresa; 0,0% em Viana); vôo (0,1% em Santa Teresa; 1,3% em Viana); defesa de território (7,5% em Santa Teresa; 0,3% em Viana); ondulação do abdômen (0,1% em Santa Teresa; 0,0% em Viana), forrageio (0,1% em Santa Teresa; 0,0% em Viana).

A proporção de tempo gasto em cada comportamento está representada na Figura 15 e mostra que não houve diferença no comportamento de *H. auripennis* entre as duas áreas, exceto para o tempo gasto em defesa de território, que em Santa Teresa foi de 7,5% enquanto que em Viana foi de apenas 0,3% (teste t para variâncias heterogêneas: $t=2,3$; $gl=55$; $p=0,025$). A descrição do comportamento reprodutivo durante a realização do orçamento temporal foi rara e por isso os comportamentos de cópula, *tandem*, oviposição e recusa foram excluídos da análise estatística.

Determinação da estratégia reprodutiva

Foram marcados 790 indivíduos, dos quais 607 eram machos e 183 fêmeas. Durante os quatro meses de estudo em Viana, foi possível determinar a estratégia reprodutiva adotada por 176 machos, dos quais 72 foram classificados como residentes (mais de cinco dias de observação no mesmo segmento ou no segmento contíguo) e 104 como vagantes. É possível que a predação seja uma das causas para a baixa recaptura de indivíduos neste estudo, já que foram observados três casos de machos presos em teias de aranha (Figura 16).

A)



B)

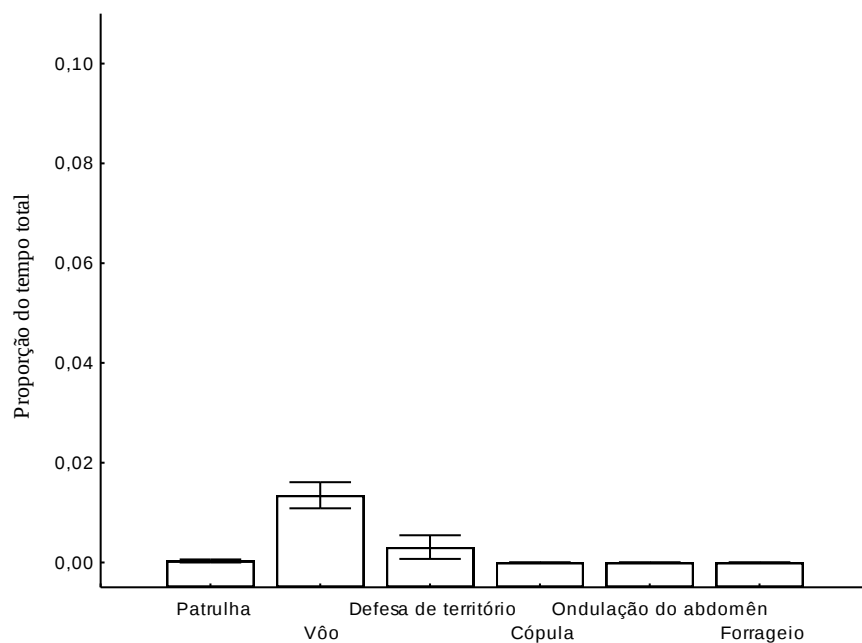


Figura 15. Orçamento temporal para as principais atividades comportamentais de *Hetaerina auripennis*, excluindo o pouso, no rio Timbuí, em Santa Teresa, ES (A), e no rio Santo Agostinho, em Viana, ES (B), no horário de pico de atividade. As barras representam o erro padrão. N = 475.



Figura 16. Macho de *Hetaerina auripennis*, número 521, encontrado morto preso em uma teia de aranha, no rio Santo Agostinho em Viana (ES).

Estratégia reprodutiva vs. Tamanho

Foram pesados 65 machos de *H. auripennis* capturados no município de Viana, dos quais 33 foram considerados residentes e 32 vagantes. Não houve relação significativa entre o peso corporal e a estratégia reprodutiva utilizada pelos machos e também não foi encontrada diferença entre o peso das asas, do abdômen, da cabeça e do tórax (com e sem asas) de machos satélites e vagantes (Tabela 1).

Estratégia reprodutiva vs. Sinalização

Foram medidas as manchas das asas de 38 machos de *H. auripennis* capturados no município de Viana, dos quais 20 foram considerados residentes e 18 vagantes. O tamanho da mancha na extremidade distal da asa (regressão logística $X^2=1.259$, gl=1, $p=0.261$) e o tamanho da mancha na base da asa (regressão logística $X^2=0.001$, gl=1, $p=0.988$) não influenciaram a estratégia reprodutiva utilizada pelos machos. O tamanho da asa não diferiu entre os machos satélites e vagantes (regressão logística $X^2=0.227$, gl=1, $p=0.663$).

Tabela 1. Média dos pesos (g) de 65 machos de *H. auripennis* (33 residentes e 32 vagantes) capturados no município de Viana (ES) nos meses de agosto, outubro e novembro de 2004 e janeiro de 2005. Precisão da pesagem de 0,001g (Dp= desvio padrão; gl=grau de liberdade; A significância foi calculada com $\alpha=0,05$).

Peso	Macho residente		Macho vagante		t	gl	p
	Média	Dp	Média	Dp			
Total	0.041	0.008	0.039	0.006	1.121	63	0.266
Cabeça	0.006	0.001	0.006	0.001	0.538	63	0.591
Abdômen	0.007	0.002	0.007	0.002	1.263	63	0.211
Tórax com asa	0.025	0.005	0.024	0.003	0.894	63	0.374
Tórax sem asa	0.023	0.004	0.022	0.003	0.986	63	0.327
Asa	0.002	0.000	0.022	0.000	-0.131	62	0.895

Caracterização do poleiro

Os machos de *H. auripennis* foram encontrados pousados sobre diferentes tipos de substratos. Em 69% das 345 observações eles estavam pousados sobre gramíneas (capim-napiê e capim brachiaria). Os outros poleiros utilizados foram arbustos (16%), galhos secos (9%), samambaias (3%) e árvores (3%).

A análise da altura demonstrou que 40% dos poleiros utilizados pelos machos possuíam de 0 a 40 cm de altura em relação à superfície da água, 16% variavam de 40 a 60 cm e 31% estavam entre 60 e 120 cm de altura (Figura 17). Apenas 13% dos poleiros tinham mais que 120 cm de altura. As fêmeas, geralmente, pousaram em locais com 140 a 160 cm de altura em relação à superfície da água (43%), os demais poleiros apresentaram alturas entre 60 e 100 cm (15%), 100 e 140 cm (28%) e 180 e 220cm (15%) (Figura 18).

A posição dos machos também foi analisada quanto à distância em que o poleiro estava da margem do rio (Figura 19). 50% dos machos de *H. auripennis* foram encontrados em poleiros localizados até 60 cm da margem para o interior do rio. Apenas 8% dos machos utilizaram poleiros localizados a mais de 1m de distância da margem e 21% entre 0 e 20 cm da margem para fora do rio.

Se os poleiros são usados para detecção da chegada de fêmeas, seria possível esperar uma diferença na altura dos poleiros utilizados por machos residentes e vagantes. Machos vagantes foram observados pousados em poleiros a 0,789m (desvio padrão=0,525; N= 117) enquanto machos territoriais foram encontrados pousados sobre poleiros a 0,787m (desvio padrão= 0,506; N= 111), portanto, não houve diferença entre a média das alturas de poleiros utilizados pelos machos com diferentes estratégias (Teste t para amostras independentes: $t=0,024$; $gl=226$; $p=0,98$).

Os machos de *H. auripennis* foram encontrados pousados em diferentes posições. Entretanto, em 79% das vezes eles permaneceram pousados com a cabeça voltada para o rio. Somente em 19% dos casos eles estavam paralelos ao rio e em 2% com a cabeça voltada para margem.

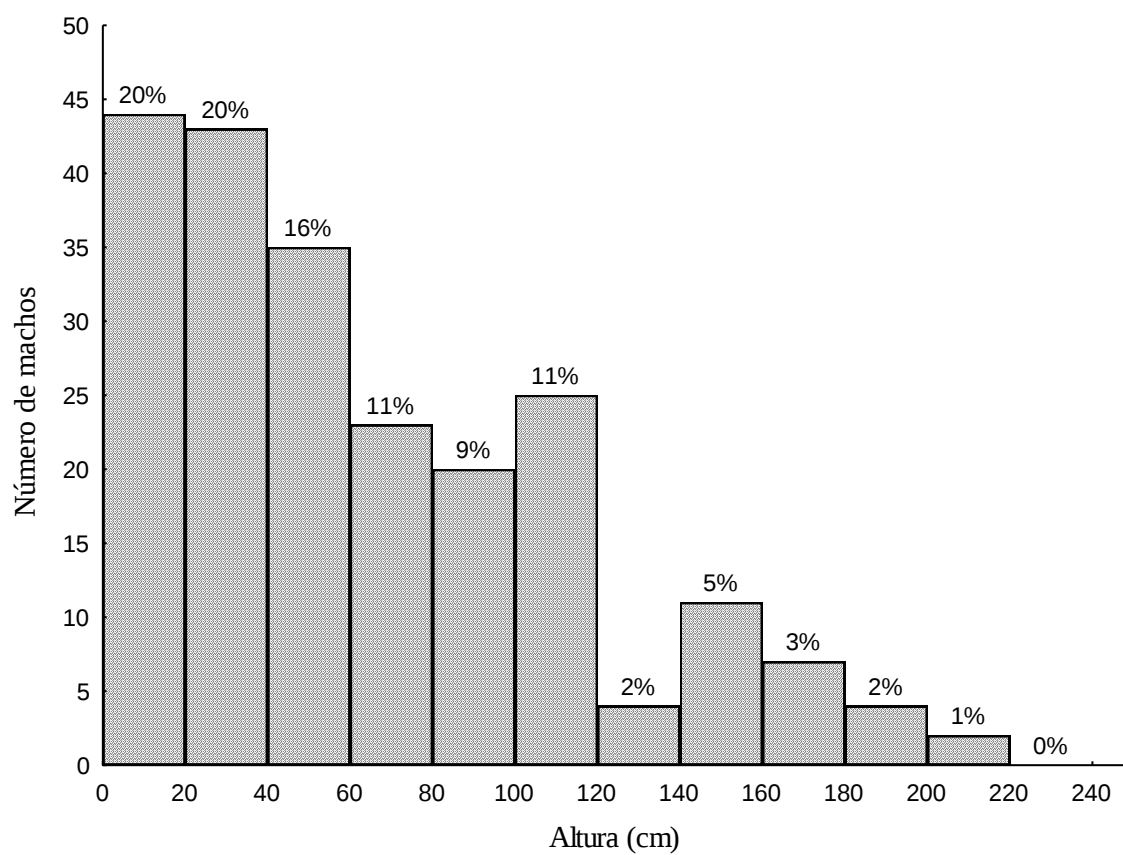


Figura 17. Distribuição dos machos de *Hetaerina auripennis* em relação à altura dos poleiros, no rio Timbuí, em Santa Teresa (ES) e no Rio Santo Agostinho, em Viana (ES). N=345.

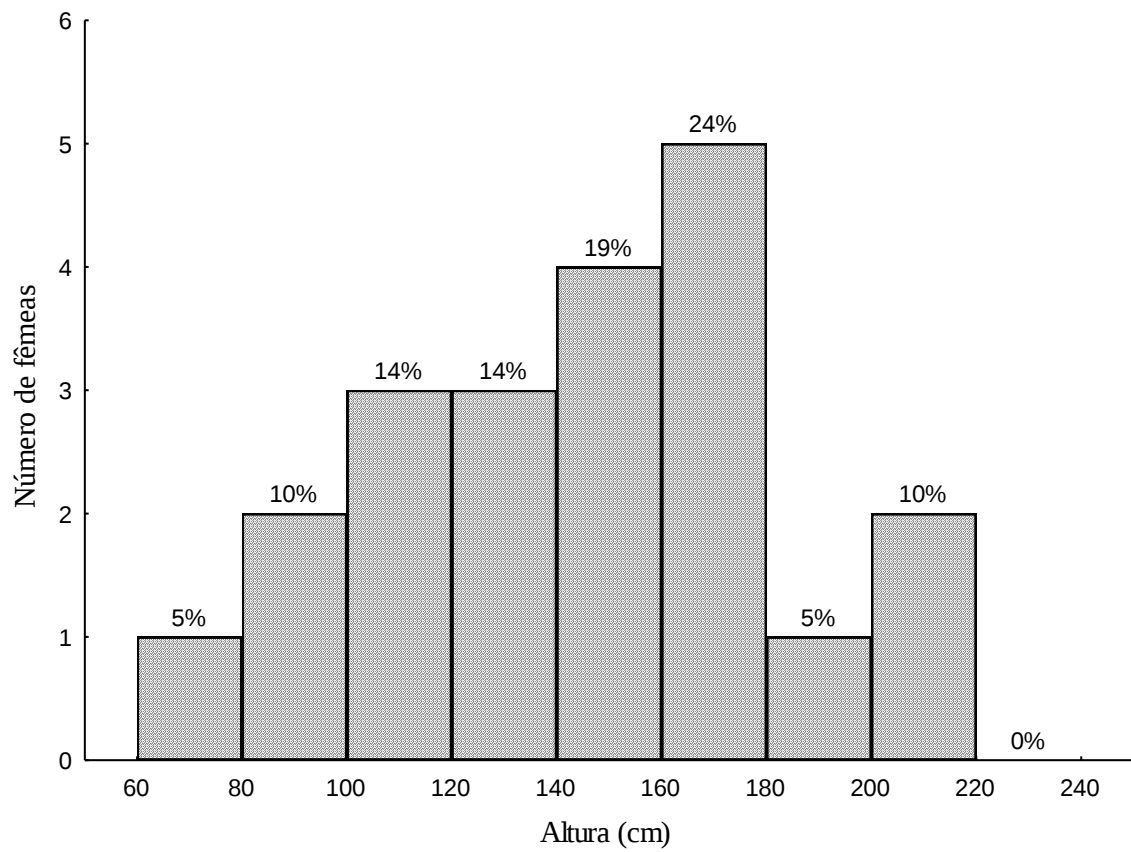


Figura 18. Distribuição das fêmeas de *Hetaerina auripennis* em relação à altura dos poleiros, no rio Timbuí, em Santa Teresa (ES) e no Rio Santo Agostinho, em Viana (ES). N=345.

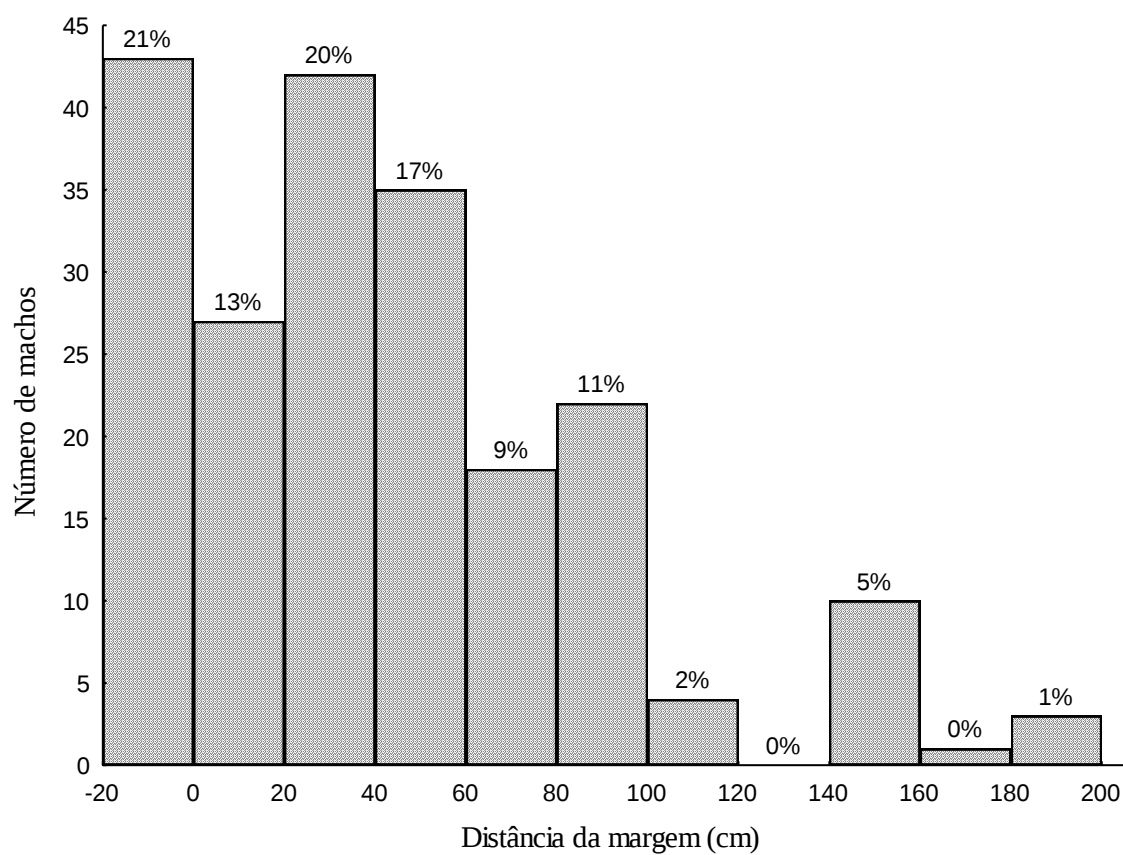


Figura 19. Distribuição dos poleiros de machos de *Hetaerina auripennis* em relação à distância da margem, no rio Timbuí, em Santa Teresa (ES) e no Rio Santo Agostinho, em Viana (ES). N=345.

DISCUSSÃO

Descrição do comportamento reprodutivo

O processo de cópula em Odonata se dá em três etapas de acordo com CORBET (1999). Primeiro, o macho transfere o esperma do póro genital do nono segmento abdominal para a vesícula do pênis localizada na parte ventral do segundo segmento abdominal. Posteriormente, o macho segura a fêmea em *tandem*. E, por último, a fêmea dobra seu abdômen em direção à genitália do macho, efetivando a cópula. As observações realizadas para *H. auripennis* concordam com essa descrição.

O comportamento de corte não foi observado nesse estudo. Trabalhos com *H. titia* e *H. americana* (JOHNSON, 1961) demonstraram que, quando a fêmea está receptiva, o macho voa rapidamente em sua direção e a segura com os apêndices terminais do abdômen, na parte posterior da cabeça da fêmea. Após a formação do *tandem*, o macho encosta a cabeça da fêmea no seu aparelho genital por poucos segundos, o que também foi observado para *H. auripennis* neste trabalho.

A duração da cópula para *H. auripennis* foi muito semelhante ao encontrado para *H. americana* (3,5 minutos), para *H. titia* (3,7 minutos) (JOHNSON, 1961) e para *H. vulnerata*, cujo tempo foi cerca de 3,8 minutos (ALCOCK, 1982). Em todas essas espécies o casal permanece em *tandem* até que a fêmea mergulhe e o macho permanece guardando a fêmea fecundada mesmo quando ela está submersa (JOHNSON, 1961). Com esse comportamento o macho deixa seu território original, uma vez que a fêmea ovipõe em vários locais ao longo do rio e poder ser capturada por outro macho ao sair da água. Um macho que falha em recapturar uma fêmea que sai da água, ainda com ovos para serem fertilizados, aumenta o risco de não fertilizar o restante dos ovos (ALCOCK, 1982). Fêmeas de *H. vulnerata* e *H. americana* podem ovipôr em uma série

de locais. Cada vez que a fêmea emerge da água ela está receptiva e pode acasalar com um novo macho se for capturada por ele (BICK & SULZBACH, 1966). Dessa forma, acompanhar a fêmea durante a postura e evitar que ela seja capturada e acasale com outro macho deve aumentar o sucesso reprodutivo dos machos, pois permite que a maioria dos ovos sejam fecundados por seu esperma.

A guarda pós-cópula é comum em muitas espécies de libélulas, impedindo que outros machos copulem com a fêmea e aumentando o sucesso reprodutivo do macho com esse comportamento (PARKER, 1970; WALKER, 1980). Várias espécies de Odonata são capazes de remover ou deslocar parte ou todo esperma de cópulas anteriores (WAAGE, 1978; MILLER & MILLER, 1981). Em *Calopteryx maculata*, espécie de um gênero próximo a *Hetaerina*, as fêmeas podem acasalar mais de uma vez durante a postura e os machos podem usar seu pênis para remover quase todo esperma armazenado na fêmea, transferindo seu próprio esperma em seguida (WAAGE, 1979 a b). Esse evento torna o último acasalamento bastante vantajoso.

Estudos demonstram que a competição espermática com retirada de esperma pelo macho está associada a tempos de cópula geralmente superiores ao encontrado para *H. auripennis*. Um estudo realizado com duas espécies de *Argia*, cujas cópulas duram entre 10 e 15 minutos, confirma essa relação (WAAGE, 1986). Dessa forma, os dados desse estudo e dos outros com o gênero *Hetaerina* suportam a hipótese de que essas espécies não apresentam mecanismos de retirada de esperma. A postura submersa da fêmea parece não conferir grande vantagem ao comportamento de retirada de esperma. E parece demonstrar que, em algumas espécies, a guarda da fêmea após a cópula, mesmo fora do território, representa a maneira mais eficaz de ter o maior número de ovos fecundados.

Em *Calopteryx maculata* os machos só guardam as fêmeas enquanto elas estão dentro do seu território (WAAGE, 1979b). Esse comportamento pode estar relacionado com a alta probabilidade de adquirir novos acasalamentos (4,7 acasalamentos por dia, enquanto outros indivíduos da mesma família, como *H. vulnerata*, realizam em média 0,3 acasalamentos por dia) e com o risco de perder o território para outro macho ser alto (ALCOCK, 1982).

Machos de *H. auripennis* acompanham as fêmeas durante a oviposição voando para fora de seus territórios. Enquanto acompanha a fêmea, o macho deixa seu território desprotegido, podendo perdê-lo para outro macho e fica impossibilitado de capturar e acasalar com outras fêmeas que passem por seu território. Esse comportamento pode estar associado à possível escassez de fêmeas e ao baixo risco de perda de território. Em *H. vulnerata*, quando um macho deixa seu território ele tem 12% de possibilidade de não recuperá-lo quando volta e as perdas referentes a novos acasalamentos são baixas, já que a chance de que uma nova fêmea receptiva surja no seu território enquanto ele esta ausente são extremamente pequenas (ALCOCK, 1982).

A guarda da fêmea após a cópula pode ocorrer de duas maneiras: o macho pode permanecer em *tandem* durante o período de oviposição (guarda com contato) ou pode pousar próximo ou pairar sobre a fêmea, repelindo outros machos do local onde ela está ovipondo (guarda sem contato) (ALCOCK, 1982). *H. auripennis*, assim como observado para *H. americana*, *H. titia* (JOHNSON, 1961) e *H. vulnerata* (ALCOCK, 1982), realiza guarda sem contato. A guarda sem contato está associada muitas vezes ao aumento da probabilidade de uma nova cópula. ALCOCK (1979) sugeriu que esse comportamento é reprodutivamente vantajoso porque permite que o macho adquira novos acasalamentos enquanto protege seu par, enquanto SHERMAN (1983) sugere que o macho tem vantagens com a guarda sem contato, pois pode defender seu território

e proteger a fêmea ao mesmo tempo. O estudo com *H. auripennis* indica que essa espécie está mais relacionada com a primeira hipótese, já que os machos deixam seus territórios ao acompanhar as fêmeas.

Fêmeas de *H. americana* e *H. titia* observadas ovipondo não foram visualizadas retornando à superfície (JOHNSON, 1961), porém foram encontradas exaustas boiando na água ou mortas presas à vegetação, como ocorreu com duas fêmeas de *H. auripennis*. As fêmeas de *H. auripennis* parecem aptas a sair da água após a oviposição, porém é possível que, em alguns casos, o desgaste seja tamanho que impeça o retorno da fêmea à superfície. Em uma das cópulas observadas, a fêmea foi retirada da água pelo macho e a explicação para esse episódio pode estar na continuidade da desova em outro local do rio, como ocorre em *H. vulnerata* que, ao sair da água, é novamente presa pelo macho e o par sai em busca de um novo local para ovipôr (ALCOCK, 1982).

Padrão de atividade diária e orçamento temporal

MAY (1976) classificou os Odonata em três grupos, de acordo com a relação entre o tamanho do corpo e a troca de calor com o ambiente. Conformadores térmicos: espécies de tamanho pequeno, e conseqüentemente, com alta condutância, que realizam trocas de calor com o meio por convecção, estando sua temperatura suscetível a do ambiente; heliotérmicos: espécies maiores, com baixa condutância, cuja atividade está primariamente determinada pela irradiação solar e, por último, os endotérmicos, que produzem calor endógeno e controlam a circulação da hemolinfa possibilitando a termorregulação (HENRICH & CASEY, 1978; MAY, 1991; HEINRICH, 1993).

A classificação de CORBET (1962) baseada no comportamento está diretamente relacionada com a termorregulação. Em geral, as espécies classificadas

como voadoras são endotérmicas e as espécies classificadas como pousadoras são conformadoras ou heliotérmicas (DE MARCO & RESENDE, 2002). Os machos de espécies de Odonata classificadas como pousadoras são comumente encontrados defendendo território próximo a corpos d'água (CORBET, 1962) e grande parte do seu tempo é gasto em disputas territoriais que incluem vôos rápidos (MAY, 1977; MARDEN, 1989). Outras atividades desempenhadas são a guarda das fêmeas e o acasalamento (ISHIZAWA, 1998).

O comportamento descrito para *H. auripennis* sugere que esta espécie pertença ao grupo dos pousadores, pois apesar de passar grande parte do seu tempo pousado, os machos deixam seus poleiros por vários segundos para realizar outras atividades, como defender seu território de outros machos da mesma espécie. Quanto à relação entre o tamanho e a troca de calor com o meio, *H. auripennis* parece representar um heliotérmico, pois comparado a outros Zygoptera esta espécie é composta de indivíduos grandes, cuja troca de calor por convecção ficaria comprometida pela razão superfície volume. Como dependem da luminosidade, esses indivíduos iniciam suas atividades assim que uma exposição direta ao sol é possível, como se espera para organismos heliotérmicos (DE MARCO & RESENDE, 2002). Os machos de *H. auripennis* apresentaram um padrão de atividade semelhante aos de *H. rosea*, onde os adultos foram mais ativos durante as horas mais quentes do dia e tinham uma forte diminuição na atividade quando o tempo nublava (DE MARCO & PEIXOTO-CARDOSO, 2004).

O processo de troca de calor com o meio realizado pelos indivíduos dessa espécie pode explicar o aumento da sua densidade em locais com forte influência antrópica como a área de pastagem onde foi feito o trabalho. Nessas áreas, a incidência dos raios solares não sofre grande interceptação devido à ausência de árvores e com isso o período de luminosidade no local torna-se maior, o que conseqüentemente aumenta o

período de atividade nessas áreas. FERREIRA-PERUQUETTI & DE MARCO (2002) observaram que indivíduos de *H. rosea* tiveram preferência por áreas sem mata ciliar e que nessas áreas ocorreu maior riqueza de espécies. Além da explicação baseada na termorregulação, uma hipótese alternativa é que as áreas degradadas sejam mais produtivas que as áreas de mata, apresentando maior quantidade de recursos alimentares para os adultos e larvas de Odonata (VANNOTE *et al.*, 1980; GIANI *et al.*, 1980; DE MARCO *et al.*, 2001). Ambientes mais produtivos, em teoria, permitem que as fêmeas produzam mais ovos e que os machos jovens ganhem peso e aumentem sua habilidade de manter um território (DE MARCO, 1998).

O tempo gasto com a defesa de território, que foi maior em Santa Teresa que em Viana, pode estar relacionado a menor disponibilidade de luz no primeiro local, visto que o estudo foi realizado em uma área de Mata Atlântica enquanto em Viana foi realizada em uma área aberta. A atividade dos Odonata em sítios de reprodução é controlada por vários fatores ambientais incluindo luminosidade (DE MARCO & RESENDE, 2002). Em muitas espécies a oportunidade para acasalar está diretamente relacionada ao tempo que se detêm um território (JOHNSON, 1964; ALCOCK, 1987; HILFERT-RÜPPELL, 1998; DE MARCO & RESENDE, 2002) e como as condições climáticas influenciam diretamente na sua atividade (CÓRDOBA-AGUILAR, 1995) a menor disponibilidade de luz poderia levar a uma diminuição do tempo destinado à reprodução e a um aumento nas interações agressivas para manter um território e aumentar as chances de acasalamento.

As interações agressivas entre os machos de *H. auripennis* podem estar relacionadas com o aumento da densidade de machos e com a disputa para adquirir território, já que essas interações foram mais constantes nas primeiras horas da manhã, período em que os machos estão chegando ao sítio de reprodução. Se os machos chegam

cedo ao local de reprodução, têm maiores chances de adquirir e manter um território, o que pode aumentar as oportunidades de acasalamento (DE MARCO & PEIXOTO-CARDOSO, 2004).

Fatores determinantes da estratégia reprodutiva

Diferenças na idade e no tamanho de machos adultos de Odonata têm sido frequentemente relacionados ao comportamento reprodutivo (FORSYTH & MONTGOMERIE, 1987; GRIBBIN & THOMPSON, 1991). A relação entre tamanho do corpo e a estratégia reprodutiva parece variar entre espécies. Em *H. cruentata* (CÓRDOBA-AGUILAR, 1995), assim como em *H. auripennis*, não foi encontrada diferença entre o peso de machos residentes e vagantes. Já os machos territoriais de *Libellula quadrimaculata* L. são menores que aqueles que não ocupam território (CONVEY, 1989), enquanto os machos territoriais de *Melanoprepus coerulatus* (Drury) são maiores (FINCKE, 1984, 1992).

ALCOCK (1982) citou que os indivíduos que não defendem território podem ser jovens demais para ocupar/tomar um território ou velhos demais para mantê-los. Estudos com Calopterygidae sugerem que a habilidade de um macho defender e recuperar um território declina com a idade (FORSYTH & MONTGOMERIE, 1987; MARDEN & WAAGE, 1990) e que machos residentes são frequentemente deslocados por indivíduos jovens (FORSYTH & MONTGOMERIE, 1987; WAAGE, 1988; MARDEN & WAAGE, 1990).

Outro fator que pode estar relacionado ao comportamento reprodutivo é o tamanho da mancha presente nas asas dos machos. Neste estudo descartamos a hipótese de que o tamanho da mancha nas asas ou o peso corporal estejam implicados na

distinção entre o comportamento residente ou vagante de machos de *Hetaerina auripennis*. Essas relações também não foram observadas para *Hetaerina rosea* (CARDOSO-PEIXOTO & DE MARCO, no prelo). A hipótese mais plausível no momento é que existam diferenças de idade entre residentes (mais jovens) e vagantes (mais velhos). Uma outra hipótese alternativa é que ser residente ou vagante esteja relacionado à hora de chegar e monopolizar um território durante o dia. Um aspecto que enfraquece essa hipótese é que como o horário de início de atividade pode estar relacionado ao tamanho corporal, devido à capacidade de termorregulação (DE MARCO & RESENDE, 2002), essa hipótese estaria relacionada à existência de um efeito do tamanho que não foi observado.

Quanto ao tamanho das manchas nas asas é possível que elas sirvam de advertência de qualidade para outros machos ou que afetem a escolha das fêmeas. Os resultados desse estudo sugerem, ao contrário, que as manchas podem ser apenas indicadores de que um determinado local está ocupado. Isso pode ser uma vantagem tanto para o macho que está chegando quanto para o residente, por evitar conflitos que podem diminuir as oportunidades de acasalamento. As manchas podem servir também para facilitar a localização do macho pela fêmea. No entanto, não foi encontrada nenhuma associação entre o tamanho da mancha e a qualidade do macho.

A localização do poleiro dos machos de *H. auripennis* parece estar relacionada com a visualização de fêmeas que chegam ao local de reprodução, já que a visão é o principal estímulo que orienta os Odonata (JOHNSON, 1962) e, geralmente, as fêmeas só vão até os corpos d'água para acasalar e ovipôr (CORBET, 1962). Outro fator que apóia essa hipótese é que os machos, na maioria das vezes, permaneciam pousados com a cabeça voltada para o rio (79%) e após capturarem uma fêmea deixavam seu território e saíam voando ao longo do rio em busca de um local para iniciar a postura. Em *H.*

americana os poleiros que ofertam uma boa visão dos arredores foram freqüentemente mais escolhidos pelos machos (JOHNSON, 1962).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALCOCK, J., 1979. Multiple mating in *Calopteryx maculate* (Odonata: Calopterygidae) and the advantage of non-contact guarding by males. *J. Nat. Hist.* 13: 439-446.
- ALCOCK, J., 1982. Post-copulatory guarding by males of the damselfly *Hetaerina vulnerata* Selys (Odonata: Calopterygidae). *Anim. Behav.* 30: 99-107.
- ALCOCK, J., 1987. Male reproductive tactics in the libellulid dragonfly *Paltorthemis lineatipes*: temporal partitioning of territories. *Behaviour* 103: 157-173.
- BEUKEMA, J.J., 2002. Survival rates, site fidelity and homing ability in territorial *Calopteryx haemorrhoidalis* (Vander Linden) (Zygoptera: Calopterygidae). *Odonatologica* 31 (1): 9-22.
- BEUKEMA, J.J., 2004. Recognition of conspecific females by males of *Calopteryx haemorrhoidalis* (Vander Linden) (Zygoptera: Calopterygidae). *Odonatologica* 33(2): 147-156.
- BICK, G.H. & D. SULZBACH, 1966. Reproductive behaviour of the damselfly *Hetaerina Americana* (Fabricius) (Odonata: Calopterygidae). *Animal Behaviour* 14(1): 156-158.
- CARVALHO, A.L. & E.R. CALIL, 2000. *Chaves de identificação para as famílias de Odonata (Insecta) ocorrentes no Brasil, adultos e larvas. Papéis Avulsos de Zoologia*, São Paulo 41(15): 223-241.
- CLUTTON-BROCK, T.H., 1988. *Reproductive success: studies in individual variation in contrasting breeding systems*, Chicago: The University of Chicago Press.
- CORBET, P.S., 1962. *A biology of dragonflies*. Witherby, London.

- COBERT, P.S., 1999. *Dragonflies: behaviour and ecology of Odonata*, Ithaca, NY: Comstock Publ. Assoc.
- CONRAD, K.S. & G. PRITCHARD, 1992. An ecological classification of Odonate mating system: The relative influence of natural, inter- and intra-sexual selection on males. *Biological Journal of the Linnean Society* 45: 255-26.
- CONVEY, P., 1989. Influences on the choice between territorial and satellite behavior in male *Libellula quadrimaculata* (Odonata: Libellulidae). *Behaviour* 109: 125-141.
- CÓRDOBA-AGUILAR, A., 1994. Adult survival and movement in males of the damselfly *Hetaerina cruentata* (Odonata: Calopterygidae). *Fl. Ent.* 77: 256-264.
- CÓRDOBA-AGUILAR, A., 1995. Male territorial tactics in the damselfly *Hetaerina cruentata* (Rambur) (Zygoptera: Calopterygidae). *Odonatologica* 24: 441-449.
- CÓRDOBA-AGUILAR, A., 2002. Wing pigmentation in territorial damselfly, *Calopteryx haemorrhoidalis*: a possible relation to sexual selection. *Anim. Behav.* 63: 759-766.
- CRESPI, B.J., 1986. Territoriality and fighting in a colonial thrips, *Hoplothrips pedicularius* and sexual dimorphism in Thysanoptera. *Ecological Entomology* 11(2): 119-130.
- CRNOKARAK, P. & D.A. ROFF, 1995. Fitness differences associated with calling behaviour in the two wing morphs of males sand crickets, *Grillus firmus*. *Anim. Behav.* 50: 1475-1481.
- DE MARCO, P., Jr, 1998. The Amazonian Campina dragonfly assemblage: patterns in microhabitat use and behavior in a foraging habitat. *Odonatologica* 27: 239-248.

DE MARCO, P., Jr, M.A.R. ARAÚJO, M.K. BARCELLOS & M.B.L. SANTOS. 2001.

Aquatic invertebrates associated with the water-hyacinth, *Eichhornia crassipes* in a eutrophic reservoir in tropical Brazil. *Stud. Neotrop. Fauna Environ* 36(1): 73-80.

DE MARCO, P., Jr, & P.E. CARDOSO-PEIXOTO, 2004. Population dynamics of

Hetaerina rosea Selys and its relationship to abiotic conditions (Zygoptera: Calopterygidae). *Odonatologica* 33(1): 73-81.

DE MARCO, P., Jr, & D.C. RESENDE, 2002. Activity patterns and thermoregulation

in a tropical dragonfly assemblage. *Odonatologica* 31:129-138.

GRIBBIN, S.D. & D.J. THOMPSON, 1991. The effects of size and residency on

territorial disputes and short-term mating success in the damselfly *Pyrrosoma nymphula* (Sulzer) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Animal Behaviour* 41: 689-695.

EMLEN, S.T. & L.W. ORING, 1977. Ecology, sexual selection and the evolution of

mating systems. *Science* 197: 215-223.

FERREIRA-PERUQUETTI, P.S. & P. DE MARCO, Jr, 2002. Efeito da alteração

ambiental sobre comunidades de Odonata em riachos de Mata Atlântica de Minas Gerais, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 19:317-327.

FINCKE, O.M., 1984. Giant damselflies in a tropical forest: reproductive biology of

Megaloprepus coerulatus with notes on *Mecistogaster* (Zygoptera: Calopterygidae). *Odonatologica* 15: 51-60.

FINCKE, O.M., 1992. Consequences of larval ecology for territoriality and

reproductive success of a neotropical damselfly. *Ecology* 73: 449-462.

- FORSYTH, A. & R.D. MONTGOMERIE, 1987. Alternative reproductive tactics in the territorial damselfly *Calopteryx maculata*: sneaking by older males. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 21: 73-81.
- GIANI, A., S. PINTO-COELHO, S. OLIVEIRA & A. PELLI, 1988. Ciclo sazonal de parâmetros físico-químicos da água e distribuição horizontal de nitrogênio e fósforo no reservatório da Pampulha (Belo Horizonte, MG, Brasil). *Ci. Cult.* 40: 69-77.
- GRETHER, G.F., 1996. Intrasexual competition alone favors a sexually dimorphic ornament in the rubyspot damselfly *Hetaerina Americana*. *Evolution* 50: 1949-1957.
- HEINRICH, B., 1993. *The hot-blooded insects: strategies and mechanisms of thermoregulation*. Harvard Univ. Press, Cambridge/MA.
- HEINRICH, B. & T.M. CASEY, 1978. Heat transfer in dragonflies: 'flier' and 'perchers'. *J. exp. Biol.* 74: 17-36.
- HIGASHI, S.J. & S. NOMAKUCHI, 1997. Alternative mating tactics and aggressive male interactions in *Mnais nawai* Yamamoto (Zygoptera: Calopterygidae). *Odonatologica* 26(2): 159-169
- HILFERT-RÜPPELL, D., 1998. Temperature dependence of flight activity of Odonata by ponds. *Odonatologica* 27: 45-59.
- HOSMER, D.W. & S. LEMESHOW, 1989. *Applied logistic regression*, New York, Chichester, Brisbane, Toronto, Singapore:Wiley.
- ISHIZAWA, N., 1998. Thermoregulation in *Sympetrum frequens* (Selys), with notes on other *Sympetrum* species (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica* 27: 317-334.

- JOHNSON, C., 1961. Breeding behaviour and oviposition in *Hetaerina americana* (Fabricius) and *Hetaerina titia* (Drury) (Odonata: Agriidae). *Can. Ent.* 93: 260-266.
- JOHNSON, C., 1962. A description of territorial behaviour and a quantitative study of its function in males of *Hetaerina Americana* (Fabricios) (Odonata: Agriidae). *The Canadian Entomologist* 94: 178-190.
- MARDEN, J.H., 1989. Body building dragonflies: costs and benefits of maximizing flight muscle. *Physiol. Zool.* 62: 505-521.
- MARDEN, J.H. & J.K. WAAGE, 1989. Escalated damselfly territorial contests are energetic wars of attrition. *Anim. Behav.* 32: 882- 890.
- MAY, M.L., 1976. Thermoregulation in adaptation to temperature in dragonflies (Odonata: Anisoptera). *Ecol. Monogr.* 46: 1-32.
- MAY, M.L., 1977. Thermoregulation and reproductive activity in tropical dragonflies of the genus *Micrathyria*. *Ecology* 58: 787-798.
- MAY, M.L., 1991. Thermal adaptations of dragonflies, revisited. *Adv. Odonatol.* 5: 71-88.
- MENDES, S.L. & M.P. PADOVAN, 2000. A Estação Biológica de Santa Lúcia, Santa Teresa, Espírito Santo. *Bol. Mus. Biol. Mello Leitão* (N. Sér.) 11/12:7-34.
- MILLER, P.L. & C.A. MILLER, 1981. Field observations on copulatory behaviour in Zygoptera together with an examination of the structure and activity of the male genitalia. *Odonatologica* 10: 201-218.
- PARKER, G.A., 1970. Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. *Biol. Rev.* 45: 525-567.

- PEIXOTO, P.E.C. & P. DE MARCO, JR. Ecologia da população e comportamento de *Hetaerina rosea*. *Odonatologica* (no prelo).
- PLAISTOW, S.J., 1997. Variation in non-territorial behaviour in male *Calopteryx xanthostoma* (Zygoptera: Calopterygidae). *Odonatologica* 26(2): 171-181.
- SEVERINGHAUS, L., B.H. KURTAK & G.G. EICKWORT, 1981. The reproductive behaviour of *Anthidium manicatum* (Hymenoptera: Megachilidae) and the significance of size for territorial males. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 9: 51-58.
- SHERMAN, K.J., 1983. The adaptive significance of post-copulatory mate guarding in a dragonfly, *Pachydiplax longipennis* Bannister (Odonata: Libellulidae). *Animal Behaviour* 31:1107-1115.
- SIVA-JOTHY, M.T., D.W. GIBBONS & D. PAIN, 1995. Female oviposition-site preference and egg hatching success in the damselfly *Calopteryx splendens xanthostoma*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 37(1): 39-44.
- SIVA-JOTHY, M.T., 1999. Male wing pigmentation may affect reproductive success via female choice in a Calopterygidae damselfly (Zygoptera). *Behaviour* 136: 1365-1377.
- SNEDECOR, G.W., & W.G. COCHRAN, 1980. *Statistical methods*. 7th edition. The Iowa State University Press, Ames, Iowa.
- TSUBAKI, Y. & T. ONO, 1987. Effects of age and body size on the male territorial system of the dragonfly, *Nannophya pygmaea* Rambur (Odonata: Libellulidae). *Anim. Behav.* 35: 518-525.

- THOMAZ, L.D. & R. MONTEIRO, 1997. Composição florística da Mata Atlântica de encosta da Estação Biológica de Santa Lúcia, município de Santa Teresa – Espírito Santo. *Bol. Mus. Biol. Mello Leitão* (N. Sér.) 7:3-48.
- VANNOTE, R.L., G.W. MINSHALL, K.W. CUMMINS, J.R. SEDELL & C.E. CUSHING, 1980. The river continuum concept. *Canadian Jour. Fish. Aquatic Sci.* 37: 130- 137.
- WAAGE, J.K., 1978. Oviposition duration and egg deposition rates in *Calopteryx maculata* (Beauvois) (Zygoptera: Calopterygidae). *Odonatologica* 7: 77-88.
- WAAGE, J.K., 1979a. Dual function of the damselfly penis: sperm removal and transfer. *Science* 203: 916-918.
- WAAGE, J.K., 1979b. Adaptative significance of post-copulatory guarding of mates by male *Calopteryx maculata* (Odonata: Calopterygidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 6: 147-154.
- WAAGE, J.K. 1986. Evidence for widespread sperm displacement ability among Zygoptera (Odonata) and means for predicting its presence. *Biological Journal of the Linnean Society.* 28: 285-300.
- WAAGE, J.K. 1988. Confusion over residency and the escalation of damselfly territorial disputes. *Animal Behaviour* 36: 586-595.
- WALKER, W.F., 1980. Sperm utilization strategies in nonsocial insects. *Am. Nat.* 115: 780-799.
- WALTZ, E.C. & L.L. WOLF, 1984. By Jove!! Why do alternative mating tactics assume so many different forms? *American Zoologist.* 24: 333-343.