

Universidade Federal do Espírito Santo
Centro de Ciências Humanas e Naturais
Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas

**Influência das características fenotípicas de machos de
Heteragrion consors (Odonata: Megapodagrionidae) sobre
sua permanência em áreas de encontro entre os sexos**

Geovanni Ribeiro Loiola

Vitória, ES
Fevereiro, 2008

**Universidade Federal do Espírito Santo
Centro de Ciências Humanas e Naturais
Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas**

**Influência das características fenotípicas de machos de
Heteragrion consors (Odonata: Megapodagrionidae) sobre
sua permanência em áreas de encontro entre os sexos**

Geovanni Ribeiro Loiola

Orientador: Paulo De Marco Júnior

**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
Fevereiro, 2008**

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

L834i Loiola, Geovanni Ribeiro, 1981-
 Influência das características fenotípicas de machos de
Heteragrion consors (Odonata: Megapodagrionidae) sobre sua
permanência em áreas de encontro entre os sexos / Geovanni
Ribeiro Loiola. – 2008.
60 f. : il.

Orientador: Paulo De Marco Júnior.
Dissertação (Mestrado em Biologia Animal) – Universidade
Federal do Espírito Santo, Centro de Ciências Humanas e
Naturais.

1. Sexo (Biologia). 2. Acasalamento de animais. 3.
Territorialidade (Zoologia). 4. Libélula. 5. Mata Atlântica. I. De
Marco Júnior, Paulo. II. Universidade Federal do Espírito Santo.
Centro de Ciências Humanas e Naturais. III. Título.

CDU: 57



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

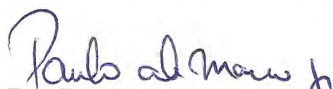
CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO: "Influência das características fenotípicas de machos de *Heteragrion consors* (Odonata: Magapodagrionidae) sobre a sua permanência em áreas de encontro entre os sexos"

AUTOR: GEOVANNI RIBEIRO LOIOLA

ORIENTADOR: Prof. Dr. Paulo de Marco Junior

Aprovada como parte das exigências para obtenção do título de MESTRE EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS, ÁREA DE CONCENTRAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL, pela comissão examinadora:


Dr. Paulo de Marco Junior
Orientador


Dr. Sérgio Lucena Mendes
Membro Interno


Dra. Patrícia Santos Ferreira Peruquetti
Membro Externo

DATA DA REALIZAÇÃO: Vitória, 22 de fevereiro de 2008.

Presidente da Comissão Examinadora
Prof. Dr. Paulo de Marco Junior

A Carolini, pela companhia, não só nos momentos de realizações, mas também nas dificuldades e desafios extremos.

Aos meus pais Gelson e Carmen Wanda, minha irmã Géssica e meu tio Clério, pela convivência e apoio ilimitado.

Aos meus amigos de infância e meio acadêmico, fontes de alegria, suporte emocional e inesquecível convivência.

“Para uma máquina de sobrevivência, outra máquina que não seja o próprio filho ou outro parente próximo é parte de seu meio ambiente, tal como uma rocha, um rio ou um bocado de alimento. Só difere de uma rocha ou um rio em um aspecto importante: quando agredida tende a contra-atacar.”

Richard Dawkins, O gene egoísta, 1976

“Adiante! Pelos caminhos maus, se não houver outros; pelos bons, se for possível. Mas adiante, apesar de todos os obstáculos para conseguir o objetivo.”

Charles Dickens

Agradecimentos

Agradeço ao meu orientador Paulo De Marco Júnior pelas lições científicas, segurança transmitida e críticas construtivas, sempre com muita disposição e bom humor e pela oportunidade de ter conhecido lugares e uma série de pessoas extremamente dedicadas que participaram ou participam de seus trabalhos e vida.

Sou muito grato também aos professores Valéria Fagundes e Sérgio Lucena Mendes, fundamentais pela minha passagem pelos seminários e por outras etapas ao longo do mestrado.

Ao professor Albert David Ditchfield, a quem sou grato pela oportunidade da prática de docência em diversas disciplinas, pela partilha de conhecimento, seja dentro ou fora da sala de aula; e pelo primeiro “convite” para entrar no mundo da evolução biológica.

Aos demais professores do Departamento de Ciências Biológicas e Departamento de Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Federal do Espírito Santo (UFES), pelos ensinamentos passados no Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Biologia Animal).

Agradeço a Karina Schmidt Furieri e a Antônia Van de Koken, pela amizade, por compartilharem a mesma dedicação aos estudos sobre libélulas e pela parceria profissional e pessoal, contrariando os advenços do tempo curto e da distância devido aos seus respectivos trabalhos.

Esse trabalho não teria sido concluído não fosse a minha passagem pela Universidade Federal de Goiás (UFG), possibilitada pelos amigos Dilermando Pereira Lima Júnior, Leandro Juen, Delano Guimarães, Tadeu de Siqueira Barros, Neander Marcel Heming e Flávia Pereira Lima, que me receberam de braços abertos em Goiânia, bem como a Caroline Côrrea Nóbrega e a toda equipe do Laboratório de Ecologia Teórica e Síntese (LETS) pelo auxílio no processamento e análise dos dados.

Estou grandemente endividado com meus amigos Vilacio Caldara Júnior, Sílvia Ramira Lopes Pinto, Juçara Albina da Silva Gomes e Karla Paresque, bem como a todos os integrantes de minha turma no Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Biologia Animal); por terem me ajudado a superar limitações pessoais e emocionais pelas quais também tiveram que ultrapassar.

A Maria Izabel Martins Nascimento, Fabiano Zamprogno Novelli e demais membros da equipe do Departamento de Recursos Naturais Renováveis (DRNRE) do Instituto de Defesa Agropecuária e Florestal do Espírito Santo (IDAF), por possibilitarem o acesso a Reserva Biológica de Duas Bocas, além de suporte logístico fornecido para a coleta de dados.

A passagem pelo mestrado muitas vezes é um processo traumático e de rápido amadurecimento e muitos que vivenciaram essa experiência desenvolveram diferentes métodos para manter a “sanidade”. No meu caso, devo muito a música pelas passagens marcantes e cheias de significado, me tranquilizando e me mantendo acordado nos momentos necessários ao longo desse período. Portanto, agradeço a Leo Fender, Alceu Valença, Alice in Chains, Arctic Monkeys, Audioslave, Bob Marley & The Wailers, Bread, Caetano Veloso, Chico Buarque de Holanda, Chico Science & Nação Zumbi, Clube da Esquina, Cocteau Twins, Creedence Clearwater Revival, Dire Straits, Djavan, Don McLean, Ennio Morricone, Fleetwood Mac, Franz Ferdinand, Geraldo Azevedo, Gilberto Gil, Incubus, INXS, Janis Joplin, Jeff Buckley, Jorge Drexler, Keane, Kings of Leon, Led Zeppelin, Los Hermanos, Luis Bacalov, Metallica, Neil Diamond, Nick Drake, Pearl Jam, Pink Floyd, Placebo, Queen, Radiohead, Rage Against the Machine, Raul Seixas, Red Hot Chili Peppers, Sá, Rodrix & Guarabyra; Secos & Molhados, Soundgarden, Stanley Myers, Stone Temple Pilots, System of a Down, Tears for Fears, Temple of the Dog, The Beatles, The Cranberries, The Cure, The Jackson 5, The Jimi Hendrix Experience, The Killers, The Smashing Pumpkins, The Smiths, The Verve, Travis, Vangelis, Yanni e Zé Ramalho.

Sumário

| | |
|--|----|
| Lista de tabelas..... | 10 |
| Lista de figuras | 11 |
| Resumo | 13 |
| Abstract | 14 |
| Introdução..... | 15 |
| Materiais e métodos..... | 20 |
| Área de estudo | 20 |
| Variação diária na abundância de machos e temperatura ambiental | 21 |
| Orçamento temporal e taxa de forrageio média dos machos | 23 |
| Comportamento reprodutivo e sistema de acasalamento..... | 25 |
| Morfometria dos machos..... | 26 |
| Índices de Permanência (IPs) e Mobilidade (IMs) | 27 |
| Categorização de estratégias territoriais | 27 |
| Distribuição espacial dos machos | 28 |
| Testes de hipóteses..... | 29 |
| a) O comportamento dos machos está associado à sua permanência e mobilidade em determinado ponto do ambiente? | 29 |
| b) O comportamento dos machos define as estratégias territoriais praticadas? | 29 |
| c) O tamanho corporal dos machos está associado à sua permanência e mobilidade no ambiente?..... | 29 |
| d) O tamanho corporal dos machos define as estratégias territoriais praticadas? ... | 29 |
| e) O tamanho corporal dos machos está associado ao seu comportamento? | 30 |
| f) Machos com tamanho corporal relativamente maior permanecem em poleiros mais altos e mais próximos as margens? | 30 |
| Resultados..... | 30 |
| Variação diária na abundância de machos e temperatura ambiental | 30 |
| Orçamento temporal | 32 |
| Comportamento reprodutivo e sistema de acasalamento da espécie..... | 33 |
| Morfometria dos machos..... | 34 |
| Categorização de estratégias territoriais | 36 |
| Distribuição espacial dos machos | 36 |
| Testes de hipóteses..... | 37 |
| a) O comportamento dos machos está associado à sua permanência e mobilidade em determinado ponto do ambiente? | 37 |
| b) O comportamento dos machos define as estratégias territoriais praticadas? | 40 |
| c) O tamanho corporal dos machos está associado à sua permanência e mobilidade em determinado ponto do ambiente? | 43 |
| d) O tamanho corporal dos machos define as estratégias territoriais praticadas? ... | 43 |

| | |
|--|----|
| e) O tamanho corporal dos machos está associado ao seu comportamento? | 44 |
| f) Machos com tamanho corporal relativamente maior permanecem em poleiros mais altos e mais próximos as margens? | 46 |
| Discussão e conclusão | 46 |
| Referências bibliográficas | 55 |

Lista de tabelas

| | |
|--|----|
| Tabela 1. Índices de recaptura de <i>Heteragrion consors</i> . n=total de indivíduos marcados, RE=número de indivíduos reencontrados, %RE=proporção de indivíduos marcados reencontrados. | 30 |
| Tabela 2. Dimensões corporais dos machos de <i>Heteragrion consors</i> . \bar{x} =média e DP=desvio-padrão..... | 35 |

Lista de figuras

- Figura 1. Macho de *Heteragrion consors* pousado, com asas caracteristicamente paralelas ao solo, em poleiro próximo as margens do córrego. 20
- Figura 2. Área de estudo com ponto de localização da população de *Heteragrion consors* monitorada. 22
- Figura 3. Diagrama de fluxo e relação entre os diferentes tipos de sistemas de acasalamento (Conrad & Pritchard, 1992). 26
- Figura 4. Variação diária na abundância de indivíduos machos de *Heteragrion consors* (□) em relação à temperatura ambiental (T_a) em local sombreado (●). Linhas verticais representam o erro padrão. 31
- Figura 5. Valores dos fatores de ordenação da análise de componentes principais utilizando as dimensões corporais dos machos. O Fator 1 apresenta maior contribuição na variância dos dados. 36
- Figura 6. Distribuição espacial dos machos de *Heteragrion consors*: (a) distribuição da altura dos poleiros em relação ao solo; (b) distribuição da altura dos poleiros em relação à margem do córrego mais próxima e (c) distribuição da distância em relação à margem do córrego mais próxima, com os valores negativos da abscissa representando poleiros localizados logo acima da superfície da água. 37
- Figura 7. Regressões lineares simples entre o *Índice de Permanência (IP)* e as proporções do tempo total dedicada à realização das categorias comportamentais (a) *pousado inerte*; (b) *pousado flexionando o abdômen*; (c) *voo de deslocamento*; (d) *voo de forrageio* e (e) *voo agonístico*. Não houve relação significativa entre as variáveis. 38
- Figura 8. Regressões lineares simples entre o *Índice de Mobilidade (IM)* e as proporções do tempo total dedicada à realização das categorias comportamentais (a) *pousado inerte*; (b) *pousado flexionando o abdômen*; (c) *voo de deslocamento*; (d) *voo de forrageio* e (e) *voo agonístico*. Não houve relação significativa entre as variáveis. 39
- Figura 9. As linhas verticais representam os intervalos de confiança de 95% para a média (□), baseados na proporção das categorias comportamentais (a) *pousado inerte*; (b) *pousado flexionando o abdômen*; (c) *voo de deslocamento*; (d) *voo de forrageio* e (e) *voo agonístico* praticadas por machos de *Heteragrion consors* de acordo com as estratégias territoriais satélite (S; $n_S=36$); intermediária (I; $n_I=56$) e residente (R; $n_R=22$) com base no *Índice de Permanência (IP)*. 40

- Figura 10. As linhas verticais representam os intervalos de confiança de 95% para a média (\square), baseados na proporção das categorias comportamentais (a) *pousado inerte*; (b) *pousado flexionando o abdômen*; (c) *voo de deslocamento*; (d) *voo de forrageio* e (e) *voo agonístico* praticadas por machos de *Heteragrion consors* de acordo com as estratégias territoriais *satélite* (S; $n_S=15$); *intermediária* (I; $n_I=54$) e *residente* (R; $n_R=45$) com base no *Índice de Mobilidade (IM)*. 42
- Figura 11. Regressão linear simples entre os (a) *Índices de Permanência (IPs)* e (b) *Índices de Mobilidade (IMs)* em relação ao fator tamanho corporal. Não houve relação significativa entre as variáveis. 43
- Figura 12. As linhas verticais representam os intervalos de confiança de 95% para a média (\square), baseados no *Fator Tamanho Corporal (FTC)* dos machos de *Heteragrion consors* de acordo com as estratégias territoriais *satélite* (S); *intermediária* (I) e *residente* (R) estruturadas a partir dos (a) *Índices de Permanência (IPs)* e (b) *Índices de Mobilidade (IMs)*. 44
- Figura 13. Regressão linear simples entre a proporção do tempo total dedicada a realização das categorias comportamentais (a) *pousado inerte*; (b) *pousado flexionando o abdômen*; (c) *voo de deslocamento*; (d) *voo de forrageio* e (e) *voo agonístico* e o *Fator Tamanho Corporal (FTC)*. Não houve relação significativa entre as variáveis. 45
- Figura 14. Regressões lineares simples relacionadas à distribuição espacial dos machos de *Heteragrion consors*. (a) Regressão linear simples entre a altura dos poleiros em relação à margem mais próxima e o *Fator Tamanho Corporal (FTC)* dos machos. Houve relação significativa entre as variáveis. (b) Regressão linear simples entre a distância perpendicular dos poleiros em relação à margem mais próxima e o fator tamanho corporal dos machos. Os valores negativos na ordenada representam poleiros localizados logo acima da superfície da água, enquanto os valores positivos representam poleiros externos às margens do córrego. Não houve relação significativa entre as variáveis. 46

Resumo

Heteragrion consors Selys (Odonata: Megapodagrionidae) é uma espécie de libélula que habita riachos em matas fechadas. Machos permanecem pousados em poleiros as margens de córregos, enquanto fêmeas adquirem parceiros e visitam locais de oviposição. A variação diária da abundância de machos e da temperatura ambiental, o orçamento temporal dos machos; o comportamento reprodutivo e sistema de acasalamento da espécie, a distribuição espacial dos machos e hipóteses de que o comportamento (pousado inerte, pousado flexionando o abdômen, voo de deslocamento, voo de forrageio e voo agonístico) e tamanho corporal dos machos afetam a permanência e mobilidade em poleiros preferenciais e determinam estratégias territoriais distintas foram investigadas. Para alcance dos objetivos, incluindo testes de hipótese, uma população de *H. consors* foi monitorada por 40 dias na Reserva Biológica de Duas Bocas, Espírito Santo, registrando-se o comportamento de 152 indivíduos, localização no ambiente e tomando-se medidas corporais de 63 indivíduos. A espécie apresenta tolerância térmica limitada a alta incidência de radiação solar e recorre a poleiros sombreados nos horários mais quentes do dia, evitando o aquecimento corporal excessivo. Analisando-se 35 horas de amostragem comportamental, machos permanecem pousados e inertes a maior parte do tempo (\bar{x} = 98,17%, DP = \pm 7,58%), utilizando o mesmo poleiro por vários dias consecutivos (\bar{x} = 4,06 dias; DP = \pm 4,08; amplitude = 1-20 dias), raramente realizando voos de deslocamento (\bar{x} = 0,16%; DP = \pm 0,85%), forrageio (\bar{x} = 0,58%; DP = \pm 1,06%) e agonístico (\bar{x} = 0,34%; DP = \pm 2,48%); ou acasalamentos (0,4 acasalamentos/dia). O macho permanece em contato com a fêmea em tandem pré-copulatório (\bar{x} = 4,55 minutos; DP = \pm 5,13; n = 27,3 minutos), cópula (\bar{x} = 15,98 minutos; DP = \pm 7,13; n = 79,9 minutos) e guarda pós-copulatória com contato (\bar{x} = 10,07 minutos; DP = \pm 7,8; n = 40,3 minutos) de longa duração, evitando a perda do sucesso reprodutivo e competição espermática com rivais. As características comportamentais investigadas e o tamanho corporal não exerceram influência sobre a capacidade de monopolização de pontos específicos no ambiente, embora machos com tamanho corporal menor frequentemente pousados em poleiros mais altos (r = -0,3; P = 0,01; n = 135). Não foi possível dissociar diferentes estratégias territoriais com base nas características comportamentais investigadas e tamanho corporal dos machos, mas conflitos aéreos e permanência no mesmo poleiro por vários dias podem significar territorialidade. A seleção sexual (intrasexual e intersexual) aparentemente opera em intensidade baixa na espécie, que apresenta baixo grau de dimorfismo sexual. O sistema de acasalamento não se baseia na monopolização de recursos pelos machos, consistindo em um sistema de acasalamento por encontro limitado, com encontros raríssimos entre machos e fêmeas e disponibilidade abundante de locais oviposição. O impacto da longevidade dos machos sobre o sucesso reprodutivo merece investigação futura, pois tende a ser característica influente na aquisição de parceiras, havendo maior vantagem para machos que vivam mais e explorem maior número de eventos reprodutivos extremamente raros. A abundância de fêmeas, gordura e simetria corporal dos machos, características do substrato submerso nos segmentos com poleiros e a velocidade da corrente hídrica também são variáveis que podem definir a permanência dos machos em um mesmo poleiro e a visitação de fêmeas, merecendo também futuras pesquisas.

Palavras-chave: controle de recursos, libélula, seleção sexual, sinalização, sistemas de acasalamento, tamanho corporal, termorregulação, territorialidade, valor adaptativo.

Abstract

Heteragrion Consors Selys (Odonata: Megapodagrionidae) is a species of dragonfly inhabits streams in dense forests. Males remain resting perches on the banks of streams, while females acquire partner and visit places of oviposition. The daily variation of the abundance of males and ambient temperature, the time budget of males, the reproductive behavior and mating system of the species, the spatial distribution of males and assumptions that behavior (perching inert, perching flexing the abdomen, transition flight, foraging flight and agonistic flight) and body size of males affect retention and mobility in preferred roosts and determine distinct territorial strategies were investigated. To achieve these goals, including hypothesis tests, a population of *H. Consors* was monitored for 40 days in Duas Bocas Biological Reserve, Espírito Santo, southeastern region of Brazil, registering the behavior of 152 individuals, location in the environment and taking body measurements of 63 individuals. The species has a limited thermal tolerance to high incidence of solar radiation and uses shaded perches in the hottest times of the day, avoiding excessive body heat. Analyzing the 35 hours of sampling behavioral male inert and remain resting most of the time (\bar{x} = 98.17%, SD = \pm 7.58%), using the same perch for several consecutive days (\bar{x} = 4.06 days; SD = \pm 4.08; range = 1-20 days), rarely performing transition flights (\bar{x} = 0.16%, SD = \pm 0.85%), foraging flights (\bar{x} = 0.58%, SD = \pm 1.06%) and agonistic flights (\bar{x} = 0.34%, SD = \pm 2.48%), or mating (0.4 matings/day). The male remains in contact with the female pre-copulatory tandem (\bar{x} = 4.55 minutes, SD = \pm 5.13, n = 27.3 minutes), copulation (\bar{x} = 15.98 minutes, SD = \pm 7.13, n = 79.9 minutes) and contact post-copulatory guarding (\bar{x} = 10.07 minutes, SD = \pm 7.8, n = 40.3 minutes) of long duration, avoiding the loss of reproductive success and sperm competition with rivals. Behavioral characteristics investigated and body size had no influence on the ability to monopolization of specific points in the environment, although males with smaller body size perches attend higher (r = -0.3, P = 0.01, n = 135). It was not possible to separate different spatial strategies based on behavioral characteristics investigated and body size of males, but air conflicts and stay on the same perch for several days can mean territoriality. Sexual selection (intrasexual and intersexual) apparently operates at low intensity in the species, which has a low degree of sexual dimorphism. The mating system is not based on the monopolization of resources by males, consisting of an encounter-limited mating system, with rare encounters between males and females and abundant availability of oviposition sites. The impact on the longevity of male reproductive success deserves further investigation, because it tends to be characteristic influential in acquiring partner, with greater advantage for males to live longer and explore more reproductive events extremely rare. The abundance of females, fat and body symmetry in males, characteristics of the substrate submerged in segments with perches and speed of the water current are also variables that can determine the permanence of males in the same perch and visitation of females, also deserves further research.

Keywords: resource control, damselfly, sexual selection, signaling, mating systems, body size, thermoregulation. territoriality, fitness.

Introdução

Libélulas (Odonata) com porte corporal pequeno e médio parecem ser mais susceptíveis às variações de temperatura do ar e incidência solar direta, uma consequência da razão superfície/volume corporal alta que apresentam. May (1991) demonstrou que a termorregulação entre libélulas pode ser realizada quando os indivíduos adotam comportamentos ativos de ajuste quanto à posição corporal e via respostas fisiológicas, medidas e características que influenciam a produção metabólica de calor; a aquisição de calor disponível no ambiente ou ambos. Se o comportamento dos indivíduos pode amenizar o aquecimento corporal excessivo, é de se esperar que as variações térmicas possam ser reguladas a partir de mecanismos e comportamentos que auxiliem na modulação da temperatura corporal, incluindo a variação quanto à permanência e mobilidade de indivíduos ao longo de pontos específicos do habitat. Consequentemente, esses ajustes podem afetar outras atividades realizadas pela espécie, como a possível defesa de território (De Marco & Resende, 2002).

A territorialidade é evidente em machos adultos de espécies de libélulas (Corbet, 1999), consistindo em uma dominância espacial com a principal função de garantir acesso a parceiros sexuais e/ou recursos escassos, caracterizando uma exclusividade para o detentor de um território (Kaufmann, 1983). Um território, então, consiste em uma área ocupada e defendida por um animal ou grupo de animais, obtida a partir da conquista e mantida mediante a expulsão de indivíduos concorrentes por meios de defesa ativa e/ou advertência (Maher & Lott, 1995). Dessa forma, além das pressões ambientais que restringem a permanência de indivíduos em determinados pontos do habitat, machos e fêmeas também sofrem pressões seletivas para a aquisição de parceiros sexuais e aumento do sucesso reprodutivo, havendo a seleção de adaptações corporais, funcionais e comportamentais tanto em indivíduos do sexo masculino quanto feminino (Thornhill & Alcock, 1983; Andersson, 1994; Shuster & Wade, 2003).

Entretanto, enquanto o sucesso reprodutivo para os machos consiste no número de parceiras adquiridas e consequentemente óvulos fertilizados, o das fêmeas depende da escolha de parceiros sexuais de alta qualidade (Arnqvist & Nilsson, 2000), incluindo os que detêm a posse de territórios com atributos que viabilizem o sucesso da descendência.

Esse padrão diferenciado entre machos e fêmeas, devido às características distintas de seus respectivos gametas; desencadeia um cenário em que machos quase sempre estão aptos a se envolverem com parceiras, enquanto fêmeas permanecem receptivas por curtos períodos de tempo e raramente se acasalam se comparadas aos machos (Trivers, 1972). Machos então consistem em “recursos” mais abundantes que fêmeas dispostas a se acasalarem (Emlen & Oring, 1977), com os primeiros sofrendo forte pressão seletiva no sentido de adquirir parceiras sexuais (Shuster & Wade, 2003).

A territorialidade ocorre e é mantida em situações em que as chances do sucesso reprodutivo aumentam e superam os custos exigidos em tempo, energia e danos potenciais

em disputas territoriais. Os danos prováveis ao repelir adversários, o perigo iminente em ser capturado por estar mais evidente e distraído e uma mobilidade menor ao se associar a uma parceira são alguns dos custos impostos aos machos com posse territorial, custos que devem ser compensados pelos benefícios associados à manutenção da territorialidade.

As etapas reprodutivas características de libélulas consistem em: (1) encontro entre indivíduos sexualmente maduros, (2) reconhecimento entre coespecíficos de sexos opostos, (3) cópula e (4) oviposição. As fêmeas podem necessitar do auxílio de um macho para realizarem a deposição de ovos em locais adequados, com seus parceiros momentâneos adotando a prática da guarda pós-copulatória.

A guarda pós-copulatória consiste em um prolongamento das relações entre os parceiros sexuais visando à superação do tempo necessário para que os gametas masculinos sejam transferidos e fertilizem com sucesso os gametas femininos (Alcock, 1994). A guarda pós-copulatória fornecida pelos machos pode ser praticada a partir do: (1) prolongamento do tempo de cópula antes da inseminação; (2) manutenção do contato físico com a fêmea após a cópula ou (3) monitoramento de uma parceira sem que o macho estabeleça contato físico com a fêmea após o término da cópula (Alcock, 1982; Alcock, 1994).

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

A promiscuidade geralmente é a categoria dentre os sistemas de acasalamento associada às libélulas, presente em machos e fêmeas que se acasalam diversas vezes com parceiros diferentes. Suas espécies apresentam diversificação ampla quanto aos comportamentos territoriais, sexuais e sistemas de acasalamento (Parr, 1983; Watanabe & Taguchi, 1997; Corbet, 1999). Essa amplitude possibilita a ocorrência de estratégias territoriais distintas, até mesmo em machos de uma mesma espécie; sofrendo influência do comportamento, do tamanho corporal e da disponibilidade de parceiras (Tsubaki & Ono, 1987; Watanabe & Taguchi, 1990; Fincke, 1992).

Entretanto, em 1977, Emlen & Oring compilaram e categorizaram informações sobre sistemas de acasalamento até a época em um único contexto teórico. A poliginia foi então um dos padrões emergentes dessa análise, ocorrendo em uma série de grupos animais, sendo caracterizado por machos que conseguem acasalar-se com múltiplas fêmeas, havendo a luta frequente com outros machos para assumir o controle e monopólio das fêmeas, podendo ser observado em diversas espécies de libélulas.

Independente da categoria convencionada para os sistemas de acasalamentos de libélulas, é importante reconhecer que a maioria dos animais estudados não se encaixa perfeitamente em nenhuma das categorias propostas (Ostfeld, 1987), mas na verdade ocupa um “ponto” variável em um contínuo (Shuster & Wade, 2003), com posição que irá depender temporalmente de acordo com as condições de seu ambiente social e/ou físico (Tsukamoto *et al.*, 1994).

Conrad & Pritchard (1992) classificaram os sistemas de acasalamento em libélulas a dois grupos: (1) sistemas baseados em recursos, que incluem: (1a) possibilidade de controle do recurso ou (1b) limitação de acesso recurso; e (2) sistemas não baseados em recursos, que envolvem (2a) livre escolha da fêmea, (2b) controle de fêmeas ou (2c) acasalamento por encontro limitado. O recurso em questão consiste na disponibilidade e monopolização de locais para a deposição de ovos. Segundo Conrad & Pritchard (1992), a classificação dos sistemas de acasalamento põe em evidência o papel funcional e benéfico da territorialidade, podendo caracterizar a monopolização do acesso de parceiras aos locais de oviposição pelo macho detentor da área.

Dentro dos sistemas baseados em recursos, a estruturação conceitual de Emlen & Oring (1977) evidenciou que machos de libélulas podem monopolizar recursos essenciais para o sucesso reprodutivo das fêmeas e conseqüentemente garantirem seu investimento reprodutivo. Então, machos de diversas espécies estão aptos a defenderem o acesso aos locais utilizados para a deposição de ovos contra a tentativa de tomada de machos concorrentes. Dessa forma o acesso defendido possibilita a aquisição de parceiras. Esse conjunto de características foi denominado de sistema de controle de recurso, pertencendo aos sistemas baseados em recursos, evidente em espécies com machos extremamente móveis e capazes de controlar o acesso a todos os locais de deposição de ovos e apresentarem aptidão para transportarem suas parceiras a locais apropriados. Os machos associados às parceiras podem sofrer intervenções frequentes de rivais. As cópulas são breves e ocorrem próximas a locais extremamente agregados para a deposição de ovos.

O sistema de limitação de recurso, por sua vez, é caracterizado por machos incapazes de controlarem todos os acessos aos locais de deposição de ovos, com fêmeas independentemente da guarda com contato físico dos machos proprietários de territórios para finalizarem o processo reprodutivo com sucesso. Nesse sistema, espera-se que os territórios defendidos pelos machos sejam locais vantajosos e atuem como pontos de exibição supervisionados pelas fêmeas, enquanto estas selecionam machos de acordo com características fenotípicas que evidenciem de forma indireta a “qualidade” genética vantajosa para a prole e a “qualidade” satisfatória dos atributos do território defendido (Alcock, 1979). As cópulas são relativamente curtas e acompanhadas de guarda pós-copulatória sem contato, o que permite um retorno rápido dos machos ao ponto onde foram inicialmente visualizados e requisitados (Alcock, 1994).

Quanto aos sistemas não baseados em recursos, o sistema de livre escolha da fêmea é detectado em espécies em que machos e fêmeas apresentam ocorrência

simultânea imprevisível, mas frequente. Machos podem evidenciar sua “qualidade” genética expressada a partir de seu fenótipo, associado a um valor adaptativo alto a partir de características comportamentais ou corporais evidentes, enquanto as fêmeas analisam tais características e posteriormente copulam com os parceiros que as “ostentam”. Os locais de oviposição ou poleiros que facilitam a visualização de parceiros por fêmeas encontram-se dispersos ou abrangem áreas amplas, o que torna o controle do acesso das fêmeas impraticável. A associação baixa com os locais de oviposição possivelmente favorece a prática de cópulas prolongadas (Waage, 1984).

Por outro lado, uma ocorrência simultânea espacial e temporal notavelmente previsível entre sexos opostos aparentemente favorece a prática de um sistema de controle de fêmeas. Neste sistema, machos se posicionam estrategicamente no ambiente com a finalidade de interceptar parceiras potenciais que se dirigem aos locais de oviposição, enquanto esses assumem o controle de uma fêmea por vez. Portanto, as alturas e as distâncias em que machos se posicionam no habitat podem exercer grande influência na visualização e no acesso a fêmeas receptivas (Córdoba-Aguilar, 1994). O encontro entre os sexos ocorre de modo casual, com o casal utilizando locais de oviposição abundantes e distribuídos em uma área limitada. Machos não exibem corte evidente e permanecem em contato com a fêmea até que se finalize o processo de oviposição.

Finalmente, o sistema de acasalamento por encontro limitado envolve espécies com machos incapazes de controlar as visitas das fêmeas aos locais de oviposição devido à raridade de encontro entre sexos. Os locais de oviposição utilizados ocorrem em abundância relativamente alta ou cobrem áreas extensas que superam a capacidade de patrulha potencial que possa ser realizada pelos machos. Espécies que praticam este sistema apresentam densidade populacional baixa e realizam cópulas relativamente longas (Waage, 1984). Neste sistema, a longevidade do indivíduo é a característica que exerce maior influência sobre o sucesso reprodutivo conquistado ao longo da vida, pois machos que vivem por períodos longos provavelmente estabelecem contato com um número maior de parceiras (Banks & Thompson, 1985; Conrad & Pritchard, 1992).

O tamanho corporal pode ser um componente que indica o valor adaptativo dos machos, estando positivamente correlacionado com o resultado de interações agonísticas em muitas espécies animais, com machos com corpos maiores conquistando um número maior de vitórias (Andersson, 1994; Hagelin, 2002; Prenter *et al.*, 2003; Aragón *et al.*, 2006), um padrão também observado em libélulas da subordem Anisoptera (Fincke, 1985; Tsubaki & Ono, 1987; Moore, 1990).

Fêmeas podem selecionar parceiros baseados em critérios ligados as dimensões corporais dos machos devido à obtenção e manutenção de recursos de seu interesse por parceiros em potencial e que apresentam tamanhos corporais maiores (Jonhson, 1988; Simmons, 1988; Andersson, 1994; Sokolovska *et al.*, 2000).

Entretanto, existem espécies de insetos em que o tamanho corporal de machos normalmente é menor do que o de fêmeas (Thornhill & Alcock, 1983; Andersson, 1994), obtendo-se vantagem em disputas aéreas (Andersson, 1994; Hernández & Benson, 1998), um padrão observado em parte das espécies de libélulas da subordem Zygoptera, como em *Ischnura elegans* (Cordero *et al.*, 1997) e *I. graellsii* (Cordero *et al.*, 2002), com o tamanho corporal e o sucesso em disputas territoriais entre os machos mantendo uma correlação negativa. O tamanho corporal de *Enallagma hageni* (Fincke, 1985) e *Pyrrhosoma nymphula* (Gribbin & Thompson, 1991), não estabelece nenhuma correlação entre o tamanho corporal e o resultado das disputas territoriais.

Nesse estudo, foram apresentados os seguintes aspectos da história natural de *H. consors*: (1) variação diária da abundância de machos e temperatura ambiental no local de encontro entre machos e fêmeas; (2) orçamento temporal dos machos; (3) comportamento reprodutivo e sistema de acasalamento da espécie e (4) distribuição espacial dos machos no local de encontro entre machos e fêmeas.

Após a elucidação desses aspectos, adota-se a espécie como modelo para se testar hipóteses relacionadas ao tamanho corporal de machos e suas características comportamentais, uma vez que também pode existir uma diversidade intrasexual em machos de uma mesma população (Gross, 1996), com possível variação descontínua em sua morfologia e comportamento.

Essas diferenças podem ser dependentes da condição física e do comportamento, desencadeando estratégias de obtenção de acasalamento distintas entre os indivíduos de uma mesma espécie, de forma que cada alternativa pode ser mais vantajosa em determinadas circunstâncias ou restrições (Eberhard, 1982), fenômeno recorrente em ambientes em que a competição por fêmeas é intensa (Gadgil, 1972).

As seguintes hipóteses foram testadas: (1) o comportamento dos machos influencia na permanência e mobilidade em pontos específicos do ambiente; (2) o tamanho corporal dos machos influencia a permanência e mobilidade em pontos específicos do ambiente; (3) o comportamento e tamanho corporal dos machos promove a prática de estratégias territoriais distintas na espécie; (4) o tamanho corporal dos machos influencia o comportamento e que (5) machos com tamanho corporal relativamente maior permanecem em poleiros mais altos e mais próximos das margens do córrego possibilitando uma maior chance de oportunidades alimentares e aquisição de parceiras.

Heteragrion consors Hagen in Selys, 1862 (Zygoptera: Megapodagrionidae) (Figura 1) pertence a um gênero composto por mais de 40 espécies descritas (Lencioni, 2005), exclusivas de riachos que percorrem florestas densas, com fêmeas utilizando-os como locais para deposição de ovos, necessários para o desenvolvimento posterior de suas larvas (Machado *et al.*, 1998).



Figura 1. Macho de *Heteragrion consors* pousado, com asas caracteristicamente paralelas ao solo, em poleiro próximo as margens do córrego.

A família Megapodagrionidae demonstra uma diversidade numérica relativamente alta de espécies entre as libélulas, com a maioria dos gêneros estando presente na América do Sul (Novelo-Gutierrez, 1987). Amplamente distribuída no Brasil, apresenta 22 espécies registradas e agrupadas em cinco gêneros: *Allopodagrion* Förster, 1910; *Heteragrion* Selys, 1862; *Megapodagrion* Selys, 1885; *Oxystigma* Williamson; 1919 e *Philogenia* Selys, 1862 (Carvalho & Calil, 2000). As espécies que o compõe recebem atenção de etólogos e ecólogos conservacionistas devido à acelerada destruição dos riachos florestais em que ocorrem (Corbet, 1999).

Materiais e métodos

Área de estudo

Os dados foram obtidos a partir do acompanhamento de uma população de *H. consors* presente na Reserva Biológica de Duas Bocas, localizada nas coordenadas geográficas 40°28'06"W e 20°18'05"S, situada no município de Cariacica, estado do Espírito Santo, distando 27 km da cidade de Vitória, Capital do Estado; e cerca de 20 km do mar,

apresentando uma área total de 2.910 ha (Azevedo & Santos, 2000). O relevo é acidentado e montanhoso, com altitudes variando entre 200 a 800 m em relação ao nível do mar. A área apresenta clima sub-úmido quente, temperatura média anual superior a 22°C e média do mês mais frio superior a 18°C. Com umidade relativa do ar acima de 70%, demonstra média pluviométrica anual de 1500 mm, com o mês de agosto representando o mais seco e meses de novembro e dezembro os mais chuvosos. A área delimitada é predominantemente ocupada por vegetação pertencente à Província Atlântica, caracterizando uma área de Floresta Tropical Baixa Montana, segundo Rizzini (1992).

Variação diária na abundância de machos e temperatura ambiental

A variação diária da abundância dos machos foi obtida registrando-se a presença e posição de machos adultos de *H. consors* ao longo de dois transectos lineares paralelos de 120 m às margens de um córrego permanente em área de vegetação densa no ponto de coordenadas geográficas 40°29'9,8"W e 20°15'46,6"S (Figura 2). Cada transecto foi delimitado a uma margem. A área delimitada pelos transectos foi visitada em duas campanhas de campo de 20 dias consecutivos, com a primeira realizada em maio de 2005 e a última efetuada nos meses de junho e julho de 2007. Os transectos foram divididos em 60 segmentos enumerados e consecutivos com dimensões de 2 m², sendo um metro para o interior do córrego e um metro para fora do córrego, em ambas as margens. Os transectos permitiram a visualização sistematizada dos machos que utilizaram a vegetação adjacente como poleiro.

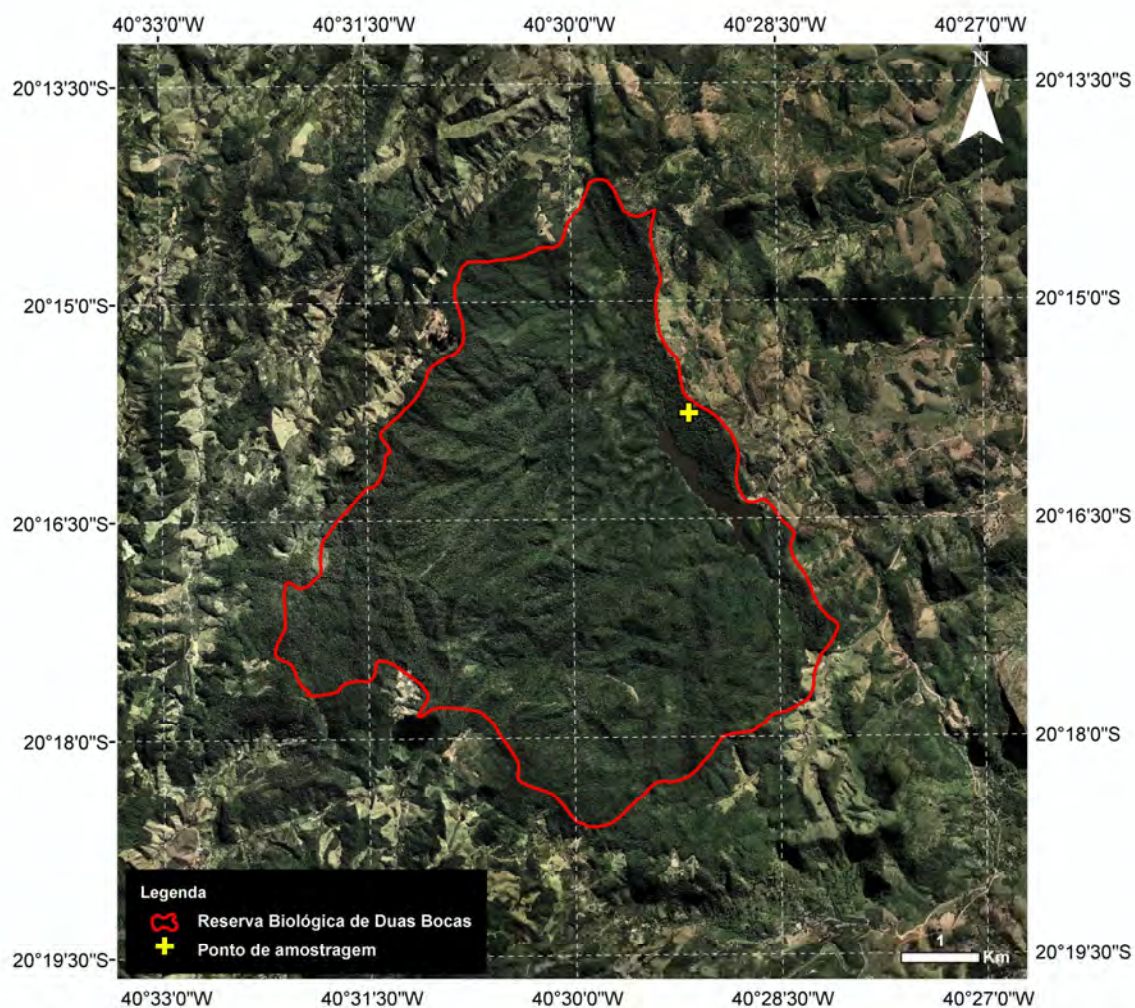


Figura 2. Área de estudo com ponto de localização da população de *Heteragrion consors* monitorada.

Os segmentos foram utilizados como local de encontro entre machos e fêmeas, uma vez que os casais desta espécie se formaram em espaços aéreos associados. As partes submersas próximas às margens do córrego, por sua vez, foram utilizadas como locais para deposição de ovos pelas fêmeas.

A divisão dos transectos em segmentos distintos permitiu a aplicação do método de varredura com áreas fixas como proposto por De Marco & Resende (2002). O método consiste em se caminhar paralelamente aos segmentos componentes dos transectos em velocidade constante, dedicando períodos de investigação visual de mesma duração a cada segmento e registrando a presença e localidade de cada indivíduo da espécie em estudo.

As varreduras foram realizadas durante 40 dias a cada 30 minutos em um período de amostragem diário com início às 9:00 horas e término às 16:30 horas (hora solar). Cada

segmento foi submetido a uma observação de 20 segundos. Cada varredura teve início em um segmento escolhido de forma arbitrária.

A variação diária da temperatura ambiental foi obtida graças à leitura de um termômetro ambiental (°C) no início de cada varredura. O termômetro ambiental foi posicionado a um metro do solo em local sombreado e próximo aos segmentos centrais.

Orçamento temporal e taxa de forrageio média dos machos

Um macho escolhido de modo arbitrário teve seu comportamento observado à distância, após a realização de cada varredura, a partir de uma sessão de observação comportamental com duração de cinco minutos de acordo com categorias comportamentais pré-estabelecidas, para a obtenção do orçamento temporal dos machos das espécies.

O primeiro minuto e meio de cada sessão de observação foi descartado, eliminando a tendência de priorizar involuntariamente apenas uma categoria comportamental em detrimento de outras e anulando o efeito possível da presença do observador.

As categorias comportamentais observadas em indivíduos machos foram:

- (1) *Pousado inerte*, permanência estática sobre o substrato;
- (2) *Pousado flexionando o abdômen*: flexão de abdômen acima do eixo corporal longitudinal quando pousado sobre o substrato;
- (3) *Voo de deslocamento*: deslocamento aéreo de transição entre dois poleiros disponíveis sem qualquer interrupção de percurso em algum ponto (Shelly, 1982);
- (4) *Voo de forrageio*: deslocamento aéreo direcional a um ponto onde se localiza uma presa, retornando frequentemente ao mesmo poleiro (Shelly, 1982);
- (5) *Voo agonístico*: deslocamento aéreo *retilíneo* ou *circular*, empregado em perseguições entre machos coespecíficos (Corbet, 1999). O voo retilíneo caracteriza-se pelo macho inicialmente pousado perseguir outro macho transeunte, enquanto o *circular*, consiste no movimento de dois machos em perseguição mútua descrevendo rotas circulares concêntricas, geralmente iniciadas próximas à superfície do córrego e encerradas próximas à altura de poleiros que foram utilizados antes da disputa entre os machos. Os dois subtipos foram monitorados;
- (6) *Tandem pré-copulatório*: tempo entre o contato físico do macho com a fêmea e início da cópula – contato entre genitálias;
- (7) *Cópula*: tempo em que as genitálias dos parceiros sexuais permaneceram em contato físico;
- (8) *Guarda pós-copulatória*: tempo em que o macho permanece fisicamente associado à fêmea, enquanto esta deposita ovos.

A ocorrência e duração das categorias comportamentais distintas foram registradas através do método de amostragem focal proposto por Altmann (1974) com o uso de um gravador de áudio digital (*Powerpack 880-R*). A aplicação do método consistiu na visualização das ações de um único indivíduo por cinco minutos, desconsiderando-se quaisquer ações praticadas por indivíduos que não permaneceram sob o foco.

A quantidade dos seguintes eventos também foi registrada para auxiliar na caracterização do comportamento da espécie, mas não foi utilizada na estimativa do orçamento temporal:

- (1) *Flexão do abdômen acima do eixo corporal longitudinal*: projeção do abdômen acima do corpo a partir de movimento alternado;
- (2) *Movimento de limpeza*: movimentação do primeiro par de pernas sobre os olhos e antenas;
- (3) *Movimento corporal lateral*: posição do corpo entre esquerda e direita de modo alternado;
- (4) *Flexão de asas acima do eixo corporal longitudinal*: flexão repentina e alternada dos pares de asa acima do corpo.

Nenhum indivíduo teve seu comportamento amostrado por mais de uma vez ao dia, uma vez que machos observados foram capturados após as sessões de observação e receberam números no par de asas anterior com o uso de uma caneta com tinta preta hidrofóbica atóxica, sendo posteriormente liberados no mesmo poleiro. Fêmeas eventualmente visualizadas também foram marcadas.

A estimativa do orçamento temporal dos machos foi obtida através da conversão da duração de cada categoria comportamental em uma porcentagem componente do tempo total da sessão de observação comportamental.

Após o término de cada sessão de observação comportamental, cada macho foi capturado utilizando-se uma rede entomológica. Uma vez capturado, recebeu um número distinto no par de asas anterior. Os machos também foram marcados eventualmente após o término da última varredura diária. Fêmeas visualizadas também receberam marcação.

O método de marcação com tinta é utilizado amplamente em estudos de estimativa populacional de libélulas (Cordero, 1994; Córdoba-Aguilar, 1995), não causando nenhum efeito comportamental adverso ou prejudicial à sobrevivência dos indivíduos (Norma-Rashid, 1999). O número distinto de cada indivíduo possibilitou o reconhecimento de cada macho, o que foi facilitado pelo uso de um binóculo 8x40.

A numeração nos machos também foi utilizada para a obtenção de um orçamento temporal médio para cada indivíduo marcado, incluindo uma taxa média de forrageio por minuto, consistindo em na razão entre o número de voos de forrageio realizada pelo indivíduo e o tempo total das sessões de observação em que ele foi praticado.

As sessões de observação comportamentais médias individuais foram posteriormente utilizadas nos testes de hipóteses.

Comportamento reprodutivo e sistema de acasalamento

O comportamento reprodutivo da espécie foi descrito com base em informações obtidas via sessões de observação comportamental *ad libitum*, como proposto por Altmann (1974), sobre casais da espécie visualizados eventualmente ao longo do córrego. O método de amostragem *ad libitum* consiste em observações não sistemáticas do comportamento (Altmann, 1974).

A ocorrência e duração total das seguintes categorias comportamentais foram registradas:

- (1) *Tandem pré-copulatório*;
- (2) *Cópula*;
- (3) *Guarda pós-copulatória*;
- (4) *Oviposição*: deposição de ovos sobre em substratos ao longo do córrego.

A aplicação da amostragem *ad libitum* consistiu na visualização eventual das ações de um único casal por vez, havendo a desconsideração das ações praticadas por quaisquer indivíduos ou demais casais ao longo do córrego.

As categorias comportamentais foram registradas utilizando-se um gravador de áudio digital (*Powerpack 880-R*) e a descrição e duração média de cada categoria comportamental foi utilizada para a dedução do sistema de acasalamento praticado pela espécie segundo Conrad & Pritchard (1992) (Figura 3).

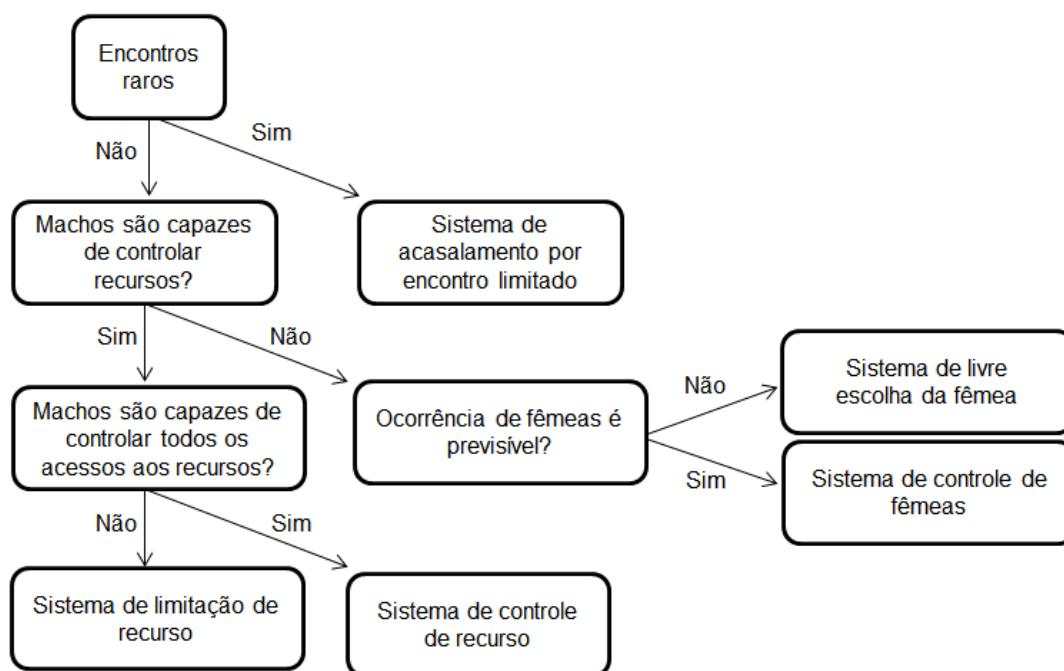


Figura 3. Diagrama de fluxo e relação entre os diferentes tipos de sistemas de acasalamento (Conrad & Pritchard, 1992).

Morfometria dos machos

Após o processo de marcação, cada macho foi fotografado em paralelo a uma superfície com escala em milímetros utilizando-se uma câmera digital (*Olympus X-775*) posicionada sobre um suporte a uma altura fixa e constante.

As seguintes dimensões corporais de cada indivíduo foram medidas digitalmente aplicando-se a ferramenta de análise de imagem *measure* do programa *ArcView GIS 3.2*:

- (1) Largura da cabeça;
- (2) Comprimento da cabeça ao abdômen, distância entre o ponto mediano distal do *labrum* e ponto mediano distal dos apêndices anais superiores;
- (3) Comprimento abdominal, distância entre a conexão do primeiro tergito ao tórax e o ponto mediano distal dos apêndices anais superiores;
- (4) Comprimento da asa anterior direita: considerada como a distância entre o nó e a terceira nervura pós-pterostigma da respectiva asa (Forbes *et al.*, 1997)
- (5) Comprimento da asa anterior esquerda;
- (6) Comprimento da asa posterior direita;
- (7) Comprimento da asa posterior esquerda.

Todas as medidas obtidas foram submetidas a uma Análise de Componentes Principais (PCA) com matriz de covariância. O componente principal de maior porcentagem associado às medidas corporais de cada macho e resultante da análise de PCA foi considerado como uma variável que representa o tamanho corporal total dos machos, sendo denominada de *Fator Tamanho Corporal (FTC)*, estando cada macho ligado ao seu respectivo *FTC*. O *FTC* de cada macho foi então utilizado posteriormente em testes de hipóteses relacionados ao tamanho corporal.

Índices de Permanência (IPs) e Mobilidade (IMs)

A persistência e o retorno exato para um mesmo poleiro, bem como o abandono momentâneo ou definitivo de um ponto ao longo do córrego são comportamentos observados em machos de libélula (Corbet, 1999).

A associação entre o registro da presença de cada macho marcado, o número dos respectivos segmentos em que foi visualizado e o número de dias em que foi visualizado em um mesmo segmento ou em segmentos distintos foi utilizada na geração de dois índices para cada monitorado:

- (1) Índice de Permanência (*IP*): razão entre o número de dias consecutivos em que um macho permaneceu em um mesmo segmento e o número total de dias em que foi visualizado ao longo dos segmentos no local de encontro entre machos e fêmeas;
- (2) Índice de Mobilidade (*IM*): razão entre o número de segmentos distintos visitados pelo macho e o número de dias total em que foi visualizado ao longo dos segmentos no local de encontro entre machos e fêmeas.

O valor do *IP* e *IM* varia entre 0 e 1, e cada macho monitorado apresenta seu próprio valor de *IP* e *IM*. Portanto, esses índices foram adotados para categorizar qual a estratégia territorial foi utilizada por cada macho para obtenção de presas e parceiras, de forma que cada alternativa pode ser mais vantajosa em determinadas circunstâncias ou restrições (Eberhard, 1982).

Categorização de estratégias territoriais

As categorias de estratégias territoriais delimitadas de acordo com os *Índices de Permanência (IPs) e Mobilidade (IMs)* foram *satélite*, *intermediária* e *residente*.

O *Índice de Permanência (IP)* foi utilizado na categorização da estratégia territorial de cada macho marcado quanto à:

- (1) *Satélite*, quando o macho apresentou um valor menor que 0,4;
- (2) *Intermediária*, quando o macho apresentou um valor entre 0,4 e 0,9;
- (3) *Residente*, quando o macho apresentou um valor maior que 0,9.

O *Índice de Mobilidade (IM)* foi utilizado na categorização da estratégia territorial de cada macho marcado quanto à:

- (1) *Satélite*, quando o macho apresentou um valor maior que 0,8;
- (2) *Intermediária*, quando o macho apresentou um valor entre 0,3 e 0,8;
- (3) *Residente*, apresentando um valor menor que 0,3.

Os *IPs* e *IMs* de cada macho marcado foram posteriormente utilizados nos testes de hipóteses.

Apenas dados de machos que foram visualizados por mais de dois dias as margens dos transectos foram considerados, garantindo a eliminação da influência do observador ao percorrer os segmentos.

Distribuição espacial dos machos

O período em que um macho de libélula permanece em um mesmo ponto pode variar tanto entre espécies quanto entre indivíduos da mesma espécie (Corbet, 1999).

Machos de *H. consors* também apresentam esse comportamento e podem permanecer em uma mesma área por tempos diferenciais, vindo a utilizar um mesmo poleiro regularmente por vários dias.

Após a mensuração do tamanho corporal dos machos marcados, a altura em relação ao solo, a altura em relação à margem e a distância perpendicular dos poleiros em relação à margem mais próxima foram medidas utilizando-se uma trena aferida em centímetros.

Essas medidas foram utilizadas para se compreender a distribuição espacial da espécie o posicionamento de cada macho marcado ao longo dos segmentos.

As alturas e distâncias associadas a cada macho marcado foram posteriormente agrupadas em alturas e distâncias médias de cada indivíduo.

Essas alturas e distâncias médias associadas a cada macho foram utilizadas em testes de hipóteses.

Testes de hipóteses

Todos os métodos estatísticos utilizados nos testes de hipóteses estiveram de acordo com Zar (1999) e adotaram um nível de significância igual a 0,05. Apenas os dados de machos monitorados por mais de dois dias foram utilizados nos testes de hipóteses.

a) O comportamento dos machos está associado à sua permanência e mobilidade em determinado ponto do ambiente?

Para testar a hipótese de que o comportamento do macho apresenta relação com o tempo de permanência em um mesmo segmento preferencial e sua mobilidade ao longo do córrego foram utilizados testes de regressão linear simples adotando-se os *Índices de Permanência (IPs)* e *Índices de Mobilidade (IMs)* de cada indivíduo como variável resposta, enquanto as porcentagens do orçamento temporal das categorias comportamentais *pousado inerte*, *pousado flexionando o abdômen*, *voo de deslocamento*, *voo de forrageio* e *voo agonístico* foram adotadas como variáveis independentes.

b) O comportamento dos machos define as estratégias territoriais praticadas?

A possibilidade de distinção entre estratégias territoriais baseadas nos *Índices de Permanência (IPs)* e *Índices de Mobilidade (IMs)* devido às categorias comportamentais anteriormente mencionadas foi investigada comparando-se seus intervalos de confiança de 95% para a média.

c) O tamanho corporal dos machos está associado à sua permanência e mobilidade no ambiente?

Para testar a hipótese de que o tamanho corporal do macho está relacionado ao tempo de permanência em um mesmo segmento preferencial e sua mobilidade ao longo do córrego foram utilizados testes de regressão linear simples adotando-se os *Índices de Permanência (IPs)* e *Índices de Mobilidade (IMs)* de cada indivíduo como variável resposta, enquanto o *Fator Tamanho Corporal (FTC)* foi considerado variável independente.

d) O tamanho corporal dos machos define as estratégias territoriais praticadas?

A possibilidade de distinção entre estratégias territoriais baseadas nos *Índices de Permanência (IPs)* e *Índices de Mobilidade (IMs)* devido ao tamanho corporal dos machos [*Fator Tamanho Corporal (FTC)*] foi investigada comparando-se seus intervalos de confiança de 95% para a média.

e) O tamanho corporal dos machos está associado ao seu comportamento?

Para testar a hipótese de que o tamanho corporal do macho está associado ao comportamento foram utilizados testes de regressão linear simples adotando às categorias anteriormente mencionadas como variáveis resposta e o *Fator Tamanho Corporal (FTC)* como variável independente.

f) Machos com tamanho corporal relativamente maior permanecem em poleiros mais altos e mais próximos as margens?

Para testar a hipótese de que machos com tamanho corporal maior levam vantagem na posse de poleiros relativamente mais altos e mais próximos das margens do córrego, foram utilizados testes de regressão linear simples adotando-se o valor da altura média em relação às margens de cada macho e a distância média em relação à margem mais próxima como variáveis resposta e o *Fator Tamanho Corporal (TFC)* como variável independente.

Resultados

Variação diária na abundância de machos e temperatura ambiental

Um total de 195 indivíduos foi marcado, composto por 173 machos e 22 fêmeas. O número de indivíduos capturados e visualizados por mais de um dia ao longo do córrego foi distinto entre os sexos, havendo predominância do reencontro de machos marcados (Tabela 1). Os segmentos foram monitorados por 280 horas de campo.

Tabela 1. Índices de recaptura de *Heteragrion consors*. n=total de indivíduos marcados, RE=número de indivíduos reencontrados, %RE=proporção de indivíduos marcados reencontrados.

| Sexo | n | RE | %RE |
|-------|-----|-----|-------|
| Macho | 173 | 135 | 78,03 |
| Fêmea | 22 | 7 | 31,81 |
| Total | 195 | 142 | 72,82 |

Os machos de *H. consors* já estavam presentes em poleiros próximos às margens do córrego desde o início do período de amostragem, às 9h00.

A variação diária na abundância de machos não exibiu alteração drástica durante o período de observação (Figura 4). Portanto, os machos demonstraram uma presença praticamente constante nos segmentos amostrados, com indivíduos apresentando

permanência média aproximada de quatro dias consecutivos em um mesmo segmento ($\bar{x}=4,06$; $DP=\pm 4,08$; amplitude=1-20; $n=173$ machos marcados).

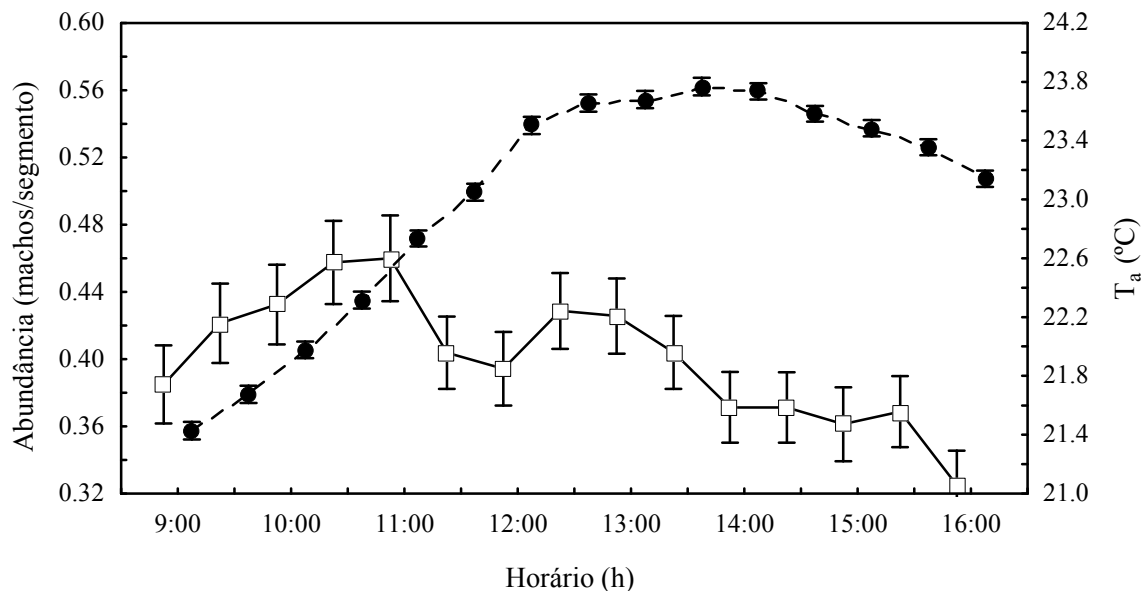


Figura 4. Variação diária na abundância de indivíduos machos de *Heteragrion consors* (□) em relação à temperatura ambiental (T_a) em local sombreado (●). Linhas verticais representam o erro padrão.

Essa permanência provavelmente se manteve favorecida pela ocorrência rara de competições aéreas com a posse de pontos específicos em jogo.

Foi observada uma redução na abundância de machos entre 11h00 e 12h30, o que pode sinalizar uma associação entre o aumento da temperatura ambiental e a incidência de radiação solar direta em áreas expostas próximas às margens, adicionada à existência de adaptações comportamentais destinadas ao controle do aquecimento corporal excessivo dos indivíduos.

A variação diária da abundância e distribuição temporal de fêmeas não exibiu qualquer padrão previsível, havendo um lapso temporal entre a permanência dos machos e visitas raras das fêmeas.

A variação diária da temperatura ambiental apresentou uma curva típica de ambientes localizados no interior de florestas tropicais ($\bar{x}=23,1^{\circ}\text{C}$; $DP=\pm 1,77$; amplitude=18,8-26,9; $n=600$) (Corbet, 1999).

Orçamento temporal

Um total de 50 horas de observação comportamental (n=600 sessões de observação comportamental, com duração de cinco minutos cada) foi obtido através do acompanhamento de 152 machos marcados, permitindo a análise de 35 horas desse total, eliminando-se o primeiro minuto e meio de cada sessão para descartar a influência do observador. Os machos permaneceram predominantemente pousados durante a maior parte do tempo (\bar{x} =98,17%, DP= \pm 7,58%; n=34,35).

Entretanto, a permanência em um poleiro não significou imobilidade, pois os indivíduos flexionaram o abdômen acima do eixo corporal longitudinal (\bar{x} =0,23%; DP= \pm 0,74%; n=0,08), exibiram movimentos de limpeza (n=78 movimentos), realizaram movimentos corporais laterais (n=461 movimentos) e flexionaram as asas acima do eixo corporal longitudinal (n=155 movimentos).

A realização do *voo de forrageio* (\bar{x} =0,58%; DP= \pm 1,06%; n=0,2) predominou sobre a prática de *voo agonístico* (\bar{x} =0,34%; DP= \pm 2,48%; n=0,11), havendo uma ocorrência menor do *voo de deslocamento* (\bar{x} =0,16%; DP= \pm 0,85%; n=0,05). As atividades reprodutivas foram ainda mais raras, bem como a visita de parceiras potenciais nas áreas de encontro entre machos e fêmeas. Houve predominância da duração da guarda pós-copulatória (\bar{x} =0,25%; DP= \pm 4,54%; n=0,08) sobre a duração da cópula (\bar{x} =0,18%; DP= \pm 4,11%; n=0,06) e sobre o tempo dedicado ao *tandem* pré-copulatório (\bar{x} =0,06%; DP= \pm 1,33%; n=0,02).

O *voo de forrageio* consistiu em momentos consecutivos de perseguição e captura, resultando no consumo predominante de dípteros possivelmente menores que 2 mm de comprimento, fornecendo uma duração média de 3,16 segundos (DP= \pm 2,58; amplitude=1-20; n=349). Os machos apresentaram uma taxa de forrageio média de 0,43 voos de forrageio/minuto (DP= \pm 0,27; n=349).

O *voo agonístico* apresentou duração média de 12,28 segundos (DP= \pm 18,26; amplitude=1-73; n=63) e foi realizado através de dois estilos distintos: (1) voos *retilíneos* (amplitude=1-4; n=43), onde um macho inicialmente pousado partiu em perseguição a outro macho transeunte ou (2) voos *circulares* ascendentes (amplitude=3-73; n=20), onde dois machos realizaram perseguição mútua descrevendo rotas circulares concêntricas, geralmente iniciadas próximas à superfície do córrego e encerradas próximas à altura de poleiros utilizados antes de os machos engajarem na disputa. Ambos os estilos de conflito não apresentaram contato físico, sendo finalizados a partir do afastamento de um dos machos envolvidos e permanência do outro indivíduo em um poleiro próximo. O *voo de deslocamento* apresentou duração média de 5,35 segundos (DP= \pm 5,11; amplitude=1-21; n=44) e os machos não realizaram deslocamentos maiores que 2 m em relação ao seu poleiro preferencial, a não ser quando acompanhados por parceiras.

As atividades reprodutivas foram ainda mais raras, consequência de visitas pouco frequentes de fêmeas ao local da população de machos. Dentre as categorias reprodutivas, houve predominância da guarda pós-copulatória ($\bar{x}=0,25\%$, $DP=\pm 4,54\%$; $n=0,08$), sobressaindo-se em relação à cópula ($\bar{x}=0,18\%$, $DP=\pm 4,11\%$; $n=0,06$) e o tandem pré-copulatório ($\bar{x}=0,06\%$, $DP=\pm 1,33\%$; $n=0,02$).

A duração das atividades reprodutivas contabilizadas nas sessões de observação comportamental *ad libitum* é apresentada no próximo tópico.

Comportamento reprodutivo e sistema de acasalamento da espécie

Um total de 2,46 horas de observação do comportamento reprodutivo foi obtido a partir do acompanhamento de 17 casais eventualmente visualizados, conferindo uma taxa reprodutiva de apenas 0,4 acasalamentos/dia. Houve uma predominância do encontro entre machos e fêmeas nos horários entre 10h30 e 14h00.

Os machos permaneceram ao longo de poleiros distribuídos as margens do córrego, flexionando o abdômen eventualmente de modo a iniciar o contato entre a extremidade do abdômen e sua genitália acessória ($n=17$), realizando a transferência espermática com ausência aparente de fêmeas no espaço aéreo.

Os machos não apresentaram comportamento de corte aparente, respondendo sexualmente apenas às fêmeas que realizaram voos próximos aos locais onde estavam posicionados. Ao avistarem qualquer parceira em potencial, abandonavam imediatamente o ponto onde se encontravam, vindo a interceptar a fêmea em pleno ar.

Após um macho ancorar-se à fêmea, estabelecendo o tandem pré-copulatório, o casal partiu em direção a algum poleiro localizado às margens do córrego, não necessariamente localizado no segmento preferencial ou área de uso preferencial do macho detentor da parceira. O tandem pré-copulatório apresentou duração média de 4,55 minutos ($DP=\pm 5,13$; $n=27,3$). Após um período curto de inatividade, o macho aproximou a fêmea para próximo do seu tórax, enquanto a parceira flexionou a extremidade de seu abdômen em direção à genitália acessória do macho, vindo a iniciar a cópula, durando em média 15,98 minutos ($DP=\pm 7,13$; $n=79,9$). A prática de movimentos abdominais rítmicos por um período curto foi observada nos machos, o que provavelmente está associado à remoção de qualquer esperma depositado na bursa copulatória e espermateca da fêmea devido a relações anteriores possíveis estabelecidas com outros machos coespecíficos ($n=8$).

Após a consolidação da transferência espermática, o macho ainda permaneceu em contato físico com sua parceira, vindo a abandonar a localidade onde anteriormente se encontrava para transportar a fêmea aos locais de oviposição externos ao segmento onde se posicionou poleiro preferencial. Os machos detentores de parceiras não sofreram ataques de

vizinhos ao realizarem trajetórias aéreas próximas aos poleiros de concorrentes, não havendo indícios de interferência após a escolha de locais para deposição dos ovos (n=8).

Após o casal pousar em um local disponível para a oviposição, o macho permaneceu ligado à fêmea mantendo seu abdômen perpendicularmente conectado ao pró-tórax da parceira através de um ângulo de cerca de 90°. Então, a fêmea verificou o substrato dos locais de oviposição, realizando movimentos abdominais alternados de modo a pressionar sua extremidade abdominal contra o substrato, sendo posteriormente emergida pelo macho, vindo a facilitar o contato com de sua parceira com o substrato composto predominantemente por gravetos e raízes submersos.

Um mesmo casal utilizou mais de um local de oviposição ao longo do córrego e a maioria dos momentos de deposição de ovos ocorreu fora dos limites dos segmentos em que os machos detentores das parceiras permaneceram por mais dias.

A guarda pós-copulatória com contato, bem como o processo de deposição de ovos durou em média 10,07 minutos ($DP = \pm 7,8$; n=40,3) e a associação física do macho com sua parceira ao longo de todo o processo provavelmente eliminou qualquer possibilidade de aquisição de parceiras adicionais em áreas próximas.

A permanência da conexão física entre o macho e a fêmea através da guarda pós-copulatória com contato não possibilitou que parceiros potenciais pousados em locais vizinhos ao casal ou que porventura se aproximaram da localidade onde a fêmea depositou os ovos viessem a se associar com a fêmea vigiada. O macho detentor da parceira não apresentou reação direcionada a coespecíficos que eventualmente se aproximaram do casal. Após o casal ter efetuado mais de um evento de oviposição ao longo de vários segmentos, o macho liberou sua parceira em pleno ar. Em seguida, a fêmea partiu em direção a vegetação ciliar para além das margens do córrego, enquanto o macho posteriormente se posicionou em algum poleiro próximo da margem do segmento onde a fêmea foi liberada, sendo visualizado minutos depois no segmento de sua preferência.

Morfometria dos machos

Um total de 63 machos foi medido e os valores obtidos (Tabela 2) foram submetidos à Análise de Componentes Principais (PCA) com matriz de covariância.

Tabela 2. Dimensões corporais dos machos de *Hetergarion consors*. \bar{x} = média e DP = desvio-padrão.

| | \bar{x} (mm) | DP (mm) | Amplitude (mm) |
|---------------------------------------|----------------|---------|----------------|
| Largura da cabeça | 4,93 | ± 0,25 | 4,14 a 5,69 |
| Comprimento da cabeça ao abdômen | 46,9 | ± 2,2 | 41,2 a 52,8 |
| Comprimento abdominal | 40,29 | ± 2,24 | 36 a 47,9 |
| Comprimento da asa anterior direita | 18,65 | ± 0,89 | 16,75 a 21,85 |
| Comprimento da asa posterior direita | 17,77 | ± 1,32 | 10 a 19,86 |
| Comprimento da asa anterior esquerda | 18,54 | ± 0,84 | 16,75 a 21,28 |
| Comprimento da asa posterior esquerda | 17,81 | ± 0,85 | 15,7 a 19,88 |

A análise de componentes principais forneceu um primeiro componente (autovalor=9,26) que explicou 66,31% da variância existente entre os valores analisados, enquanto o segundo componente (autovalor=2,3) foi responsável pela compreensão de 16,55% da variância de todos os valores obtidos (Figura 5). Não foi evidenciando nenhum agrupamento distinto entre os mesmos. Os valores associados ao primeiro componente principal foram adotados como variável *Fator Tamanho Corporal (FTC)* para cada macho marcado e mensurado, devido a terem uma contribuição maior para a compreensão da variância dos dados.

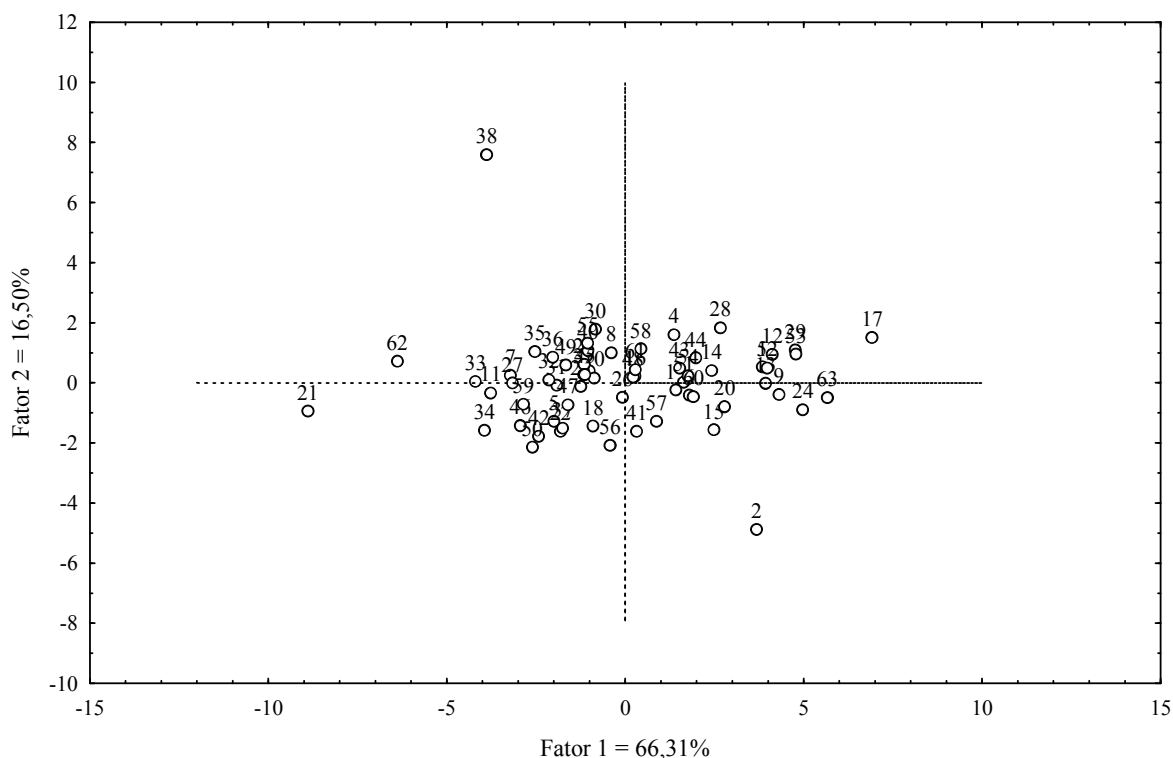


Figura 5. Valores dos fatores de ordenação da análise de componentes principais utilizando as dimensões corporais dos machos. O Fator 1 apresenta maior contribuição na variância dos dados.

Categorização de estratégias territoriais

Os índices de permanência e mobilidade categorizaram um total de 114 machos que permaneceram mais de dois dias consecutivos em um mesmo segmento. De acordo com o *índice de permanência*: (1) 36 machos praticaram a estratégia territorial de *satélite*; (2) 56 praticaram a estratégia territorial intermediária e (3) 22 machos praticaram a estratégia territorial residente. Já o *índice de mobilidade* apontou: (1) 15 machos como praticantes da estratégia territorial *satélite*; (2) 54 machos como praticantes da estratégia territorial intermediária e (3) 45 machos como praticantes da estratégia territorial residente. Estes números foram utilizados na geração dos intervalos de confiança de 95% para a média na verificação da existência de estratégias territoriais alternativas baseadas no comportamento e nas dimensões corporais dos machos de *H. consors*.

Distribuição espacial dos machos

Um total de 600 amostras de medidas de altura em relação ao solo, em relação à margem e distância perpendicular das margens permitiu a estimativa da distribuição espacial de 166 machos. Os machos pousaram a uma altura média de 78,29 cm do solo

($DP = \pm 38,55$; $n=600$), uma altura média de 83,9 cm em relação à margem mais próxima ($DP = \pm 39,37$; $n=600$) e 32,45 cm de distância em relação à margem mais próxima do poleiro ($DP = \pm 47,19$; $n=600$). Os machos também utilizaram poleiros que se projetavam da margem para localidades acima da superfície da água do córrego (Figura 6).

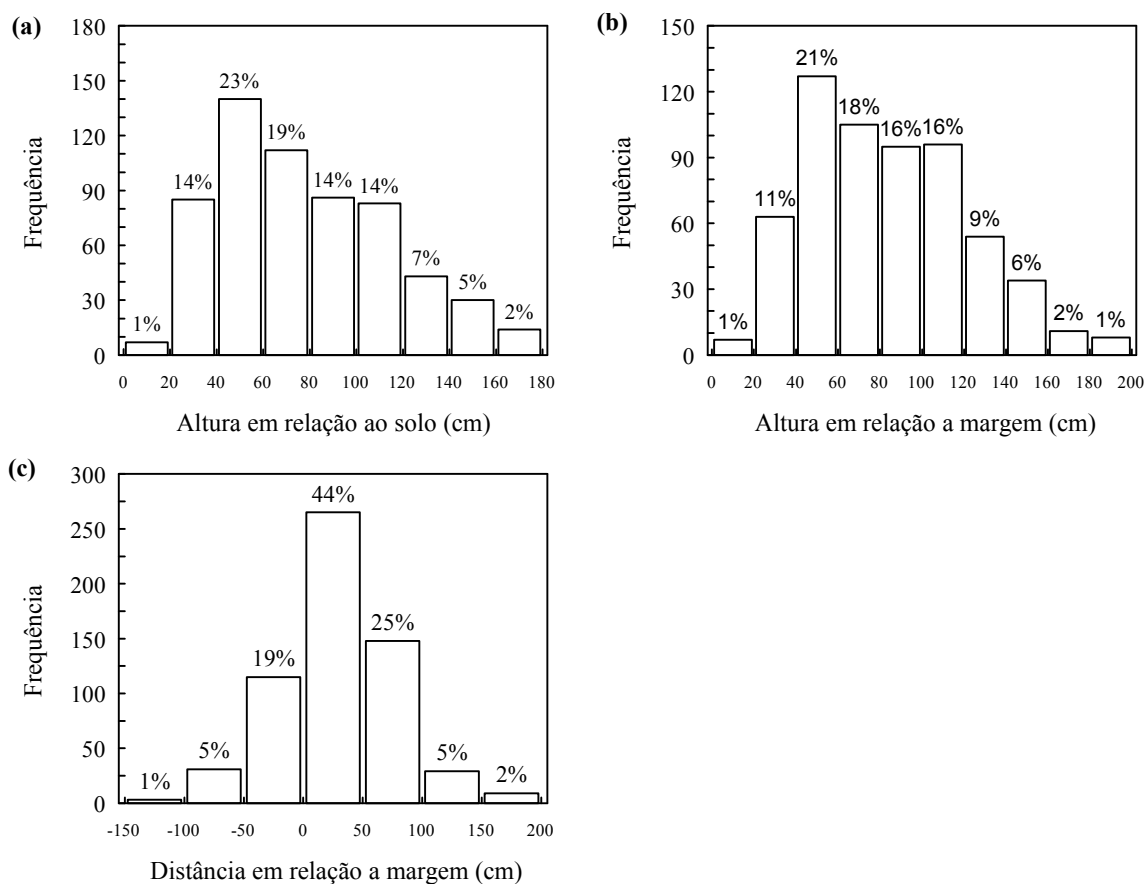


Figura 6. Distribuição espacial dos machos de *Heteragrion consors*: (a) distribuição da altura dos poleiros em relação ao solo; (b) distribuição da altura dos poleiros em relação à margem do córrego mais próxima e (c) distribuição da distância em relação à margem do córrego mais próxima, com os valores negativos da abscissa representando poleiros localizados logo acima da superfície da água.

Testes de hipóteses

a) O comportamento dos machos está associado à sua permanência e mobilidade em determinado ponto do ambiente?

A permanência dos machos de *Heteragrion consors* nos respectivos poleiros não sofreu qualquer influência das categorias comportamentais *pousado inerte* ($r=-0,15$; $P=0,09$; $n=135$); *pousado flexionando o abdômen* ($r=0,13$; $P=0,14$; $n=135$); *voo de deslocamento*

($r=0,01$; $P=0,82$; $n=135$); *voo de forrageio* ($r=0,05$; $P=0,5$; $n=135$) e *voo agonístico* ($r=-0,01$; $P=0,89$; $n=135$) (Figura 7).

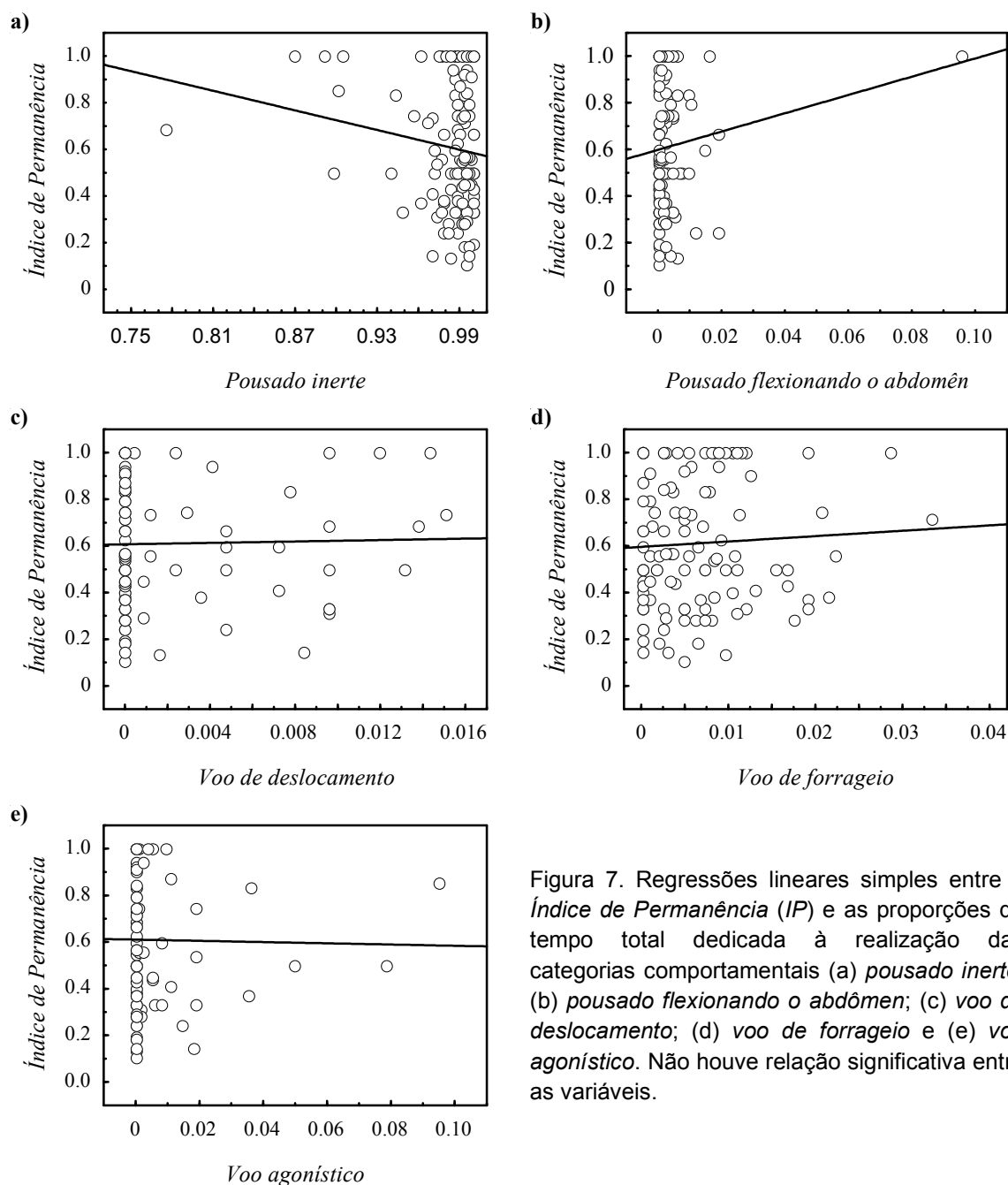


Figura 7. Regressões lineares simples entre o Índice de Permanência (IP) e as proporções do tempo total dedicada à realização das categorias comportamentais (a) *pousado inerte*; (b) *pousado flexionando o abdômen*; (c) *voo de deslocamento*; (d) *voo de forrageio* e (e) *voo agonístico*. Não houve relação significativa entre as variáveis.

A mobilidade dos machos de *H. consors* ao longo dos segmentos distribuídos as margens do córrego também não foi delimitada ou favorecida pela realização das categorias comportamentais *pousado inerte* ($r=0,11$; $P=0,2$; $n=135$); *pousado flexionando o abdômen*

($r=-0,01$; $P=0,89$; $p=0,14$; $n=135$); voo de deslocamento ($r=-0,01$; $P=0,9$; $n=135$); voo de forrageio ($r=-0,15$; $P=0,08$; $n=135$) e voo agonístico ($r=0,08$; $P=0,36$; $n=135$) (Figura 8).

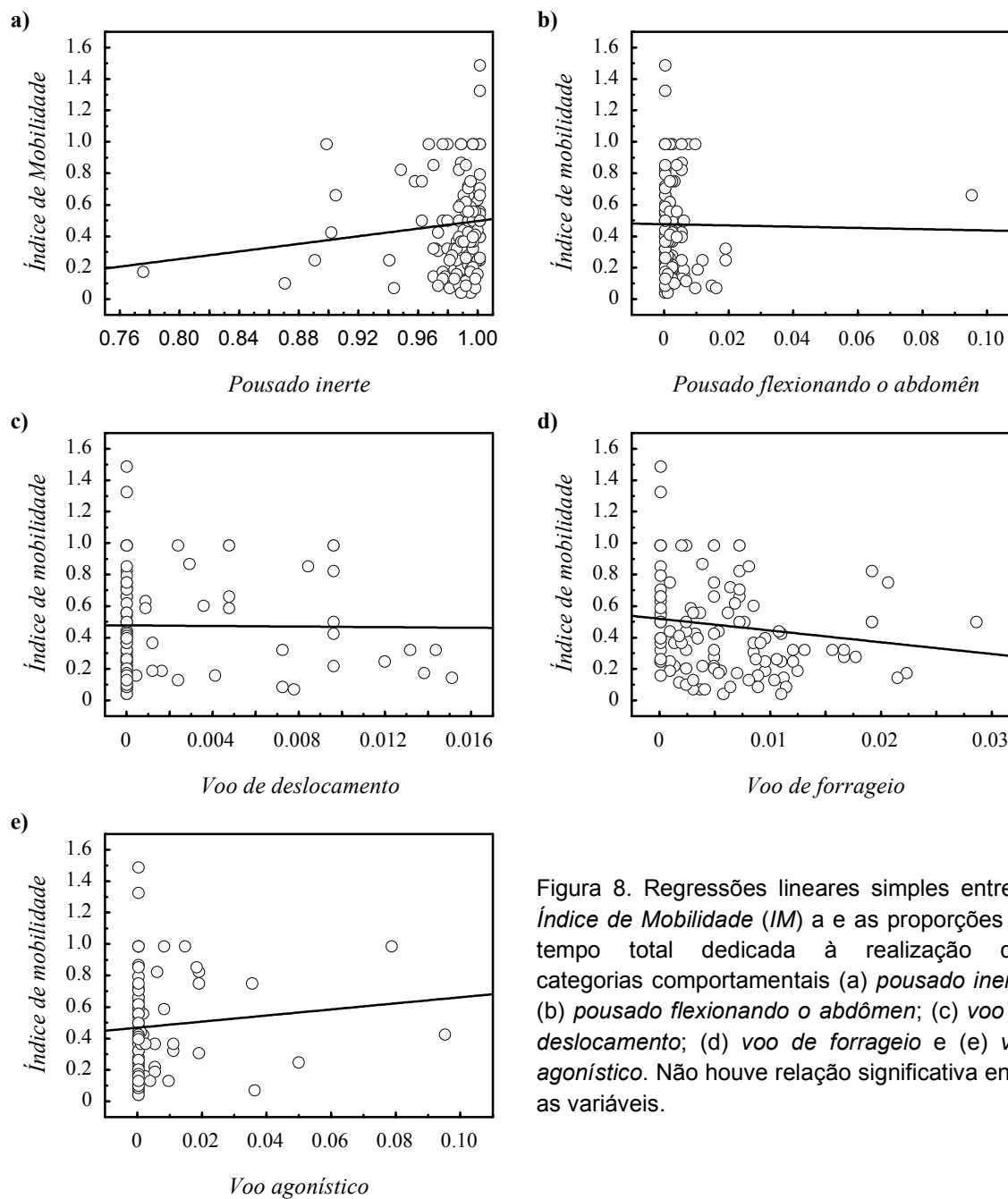


Figura 8. Regressões lineares simples entre o Índice de Mobilidade (IM) e as proporções do tempo total dedicada à realização das categorias comportamentais (a) *pousado inerte*; (b) *pousado flexionando o abdômen*; (c) *voo de deslocamento*; (d) *voo de forrageio* e (e) *voo agonístico*. Não houve relação significativa entre as variáveis.

b) O comportamento dos machos define as estratégias territoriais praticadas?

Os machos de *Heteragrion consors* não praticaram estratégias territoriais *satélite*, *intermediária* e *residente* baseadas nas médias do *Índice de Permanência (IP)* com base nas categorias comportamentais *pousado inerte*; *pousado flexionando o abdômen*; *voo de deslocamento*; *voo de forrageio* e *voo agonístico* (Figura 9).

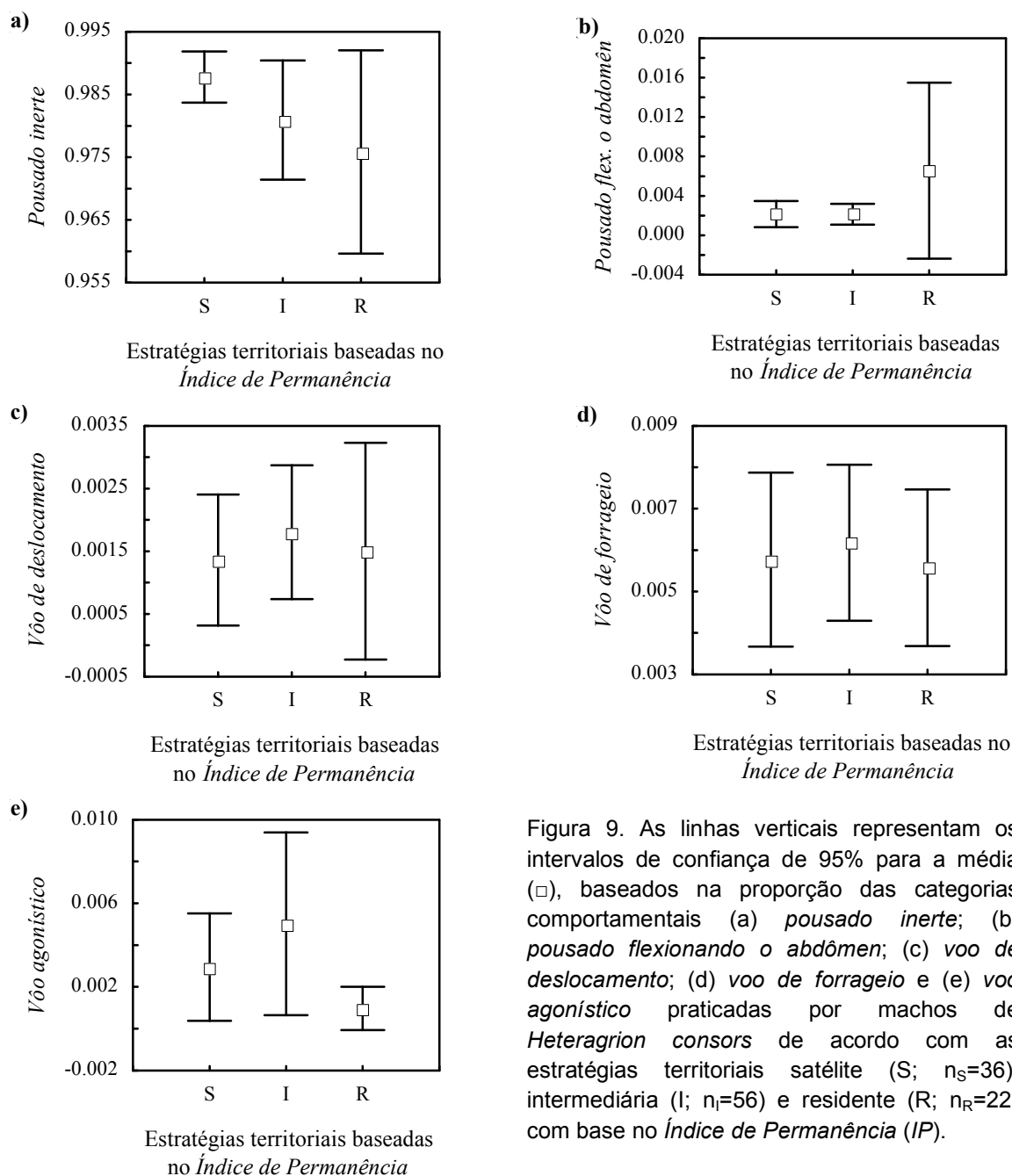


Figura 9. As linhas verticais representam os intervalos de confiança de 95% para a média (\square), baseados na proporção das categorias comportamentais (a) *pousado inerte*; (b) *pousado flexionando o abdômen*; (c) *voo de deslocamento*; (d) *voo de forrageio* e (e) *voo agonístico* praticadas por machos de *Heteragrion consors* de acordo com as estratégias territoriais satélite (S; $n_S=36$); intermediária (I; $n_I=56$) e residente (R; $n_R=22$) com base no *Índice de Permanência (IP)*.

Entretanto, houve uma diferença perceptível, expressa pelo tamanho dos intervalos de confiança em relação à proporção de tempo gasto na categoria *pousado inerte*. Os indivíduos satélites tenderam a variar menos em seu comportamento se comparados a outros grupos identificados. Isto demonstrou que indivíduos com esse padrão provavelmente respondem menos a outros machos e conseqüentemente investem uma quantidade de energia menor em encontros agonísticos ou outras atividades. Esse tipo de assimetria comportamental entre indivíduos satélites e residentes gera a situação oposta em termos de variação comportamental observada nos machos residentes quanto às categorias *pousado flexionando o abdômen* e *voos agonísticos*, embasando o argumento aqui apresentado.

Nota-se também grande variação e maior tempo empregado pelos machos satélites na categoria *pousado flexionando o abdômen*, o que pode significar a sinalização desses machos em específico para possíveis concorrentes indicando o seu posicionamento no ambiente, adiando o gasto de energia em disputas aéreas desnecessárias.

As três estratégias territoriais também não foram distinguidas com base nas médias do *Índice de Mobilidade (IM)* segundo categorias comportamentais avaliadas (Figura 10). Entretanto, machos satélites, definidos agora segundo o *Índice de Mobilidade (IM)*, novamente reforçaram o maior investimento de tempo nas categorias *pousado flexionando o abdômen* e *voos agonístico* se comparado ao empregado por machos satélites nessas categorias em específico, indicando o papel real da utilização da sinalização corporal na resolução de conflitos como uma questão a ser investigada.

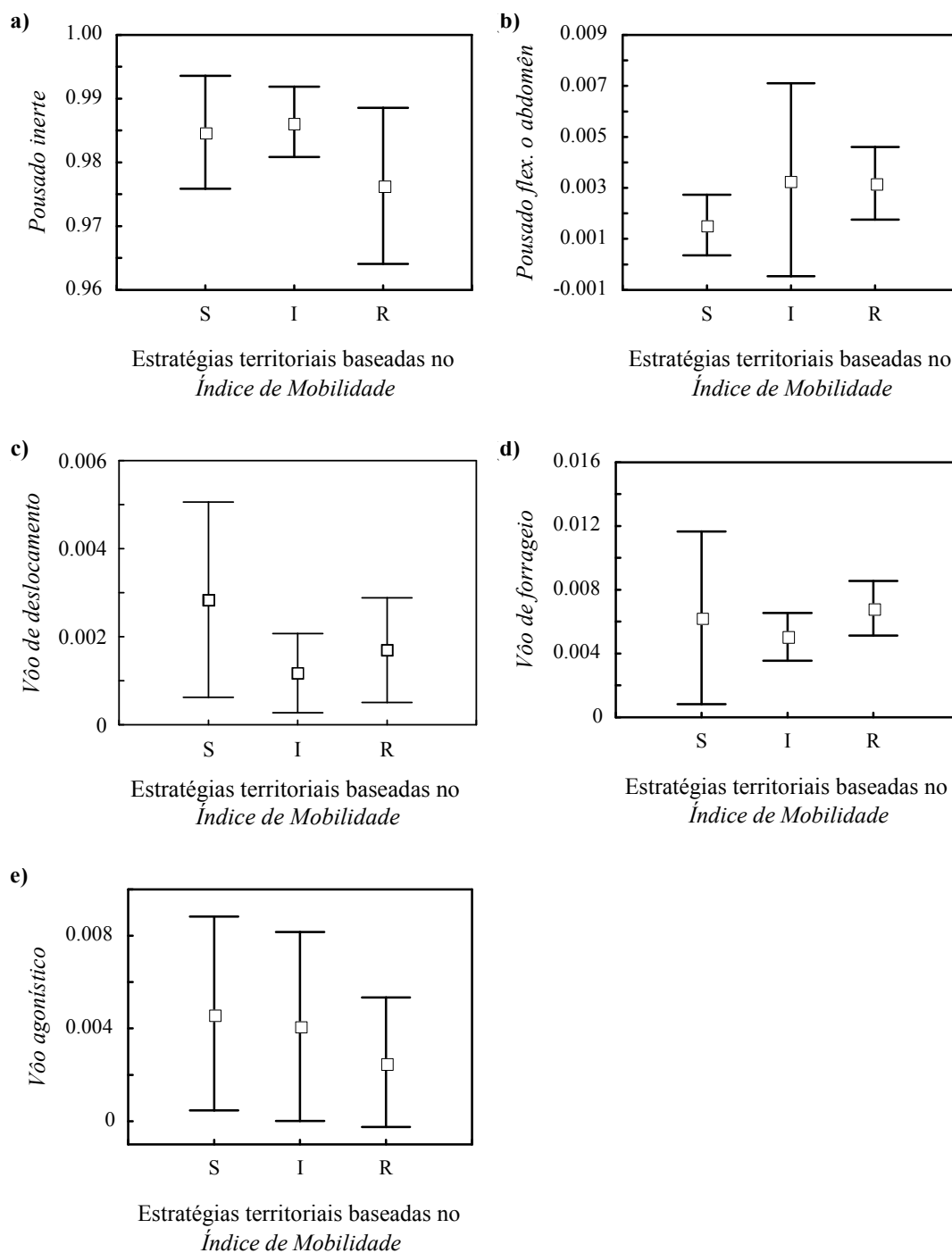


Figura 10. As linhas verticais representam os intervalos de confiança de 95% para a média (\square), baseados na proporção das categorias comportamentais (a) *pousado inerte*; (b) *pousado flexionando o abdômen*; (c) *voo de deslocamento*; (d) *voo de forrageio* e (e) *voo agonístico* praticadas por machos de *Heteragrion consors* de acordo com as estratégias territoriais *satélite* (S; $n_S=15$); *intermediária* (I; $n_I=54$) e *residente* (R; $n_R=45$) com base no *Índice de Mobilidade* (IM).

c) O tamanho corporal dos machos está associado à sua permanência e mobilidade em determinado ponto do ambiente?

O tamanho corporal dos machos de *Heteragrion consors* não definiu nenhuma delimitação ou influência sobre a permanência e preferência dos machos por pontos específicos ($r=-0,03$; $P=0,79$; $n=135$) e não determinou a mobilidade de coespecíficos ao longo do ambiente ($r=-0,1$; $P=0,41$; $n=135$) (Figura 11).

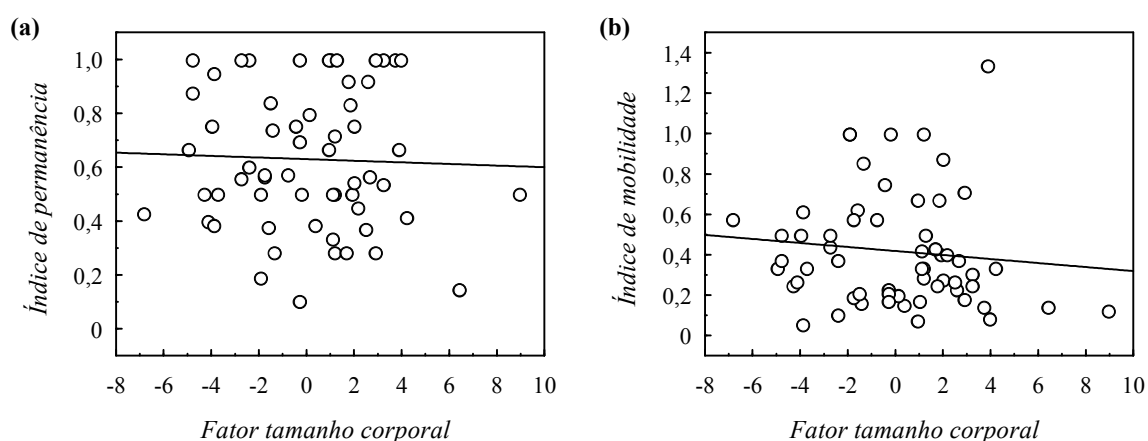


Figura 11. Regressão linear simples entre os (a) Índices de Permanência (IPs) e (b) Índices de Mobilidade (IMs) em relação ao fator tamanho corporal. Não houve relação significativa entre as variáveis.

d) O tamanho corporal dos machos define as estratégias territoriais praticadas?

O tamanho corporal individual dos machos também não delimitou as estratégias territoriais *satélite*, *intermediária* e *residente* baseadas no Índice de Permanência (IP) e Índice de Mobilidade (IM) de cada macho (Figura 12).

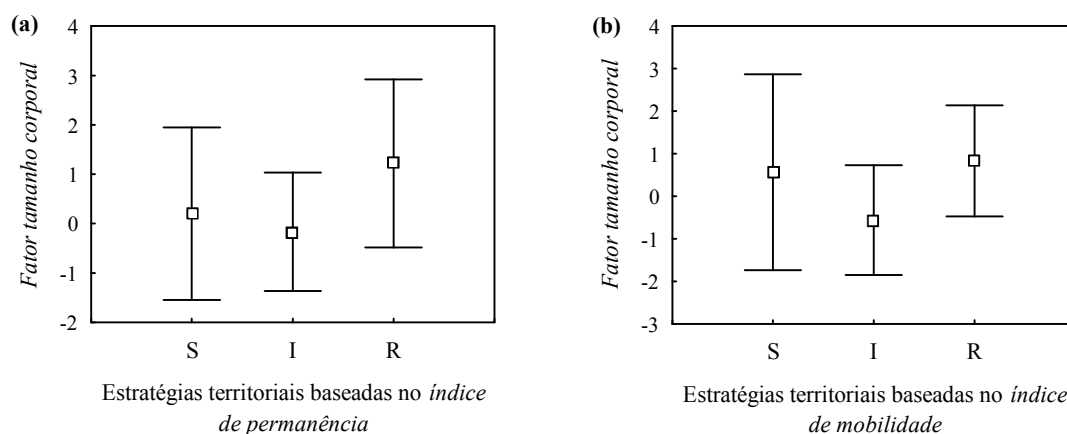


Figura 12. As linhas verticais representam os intervalos de confiança de 95% para a média (□), baseados no *Fator Tamanho Corporal* (FTC) dos machos de *Heteragrion consors* de acordo com as estratégias territoriais satélite (S); intermediária (I) e residente (R) estruturadas a partir dos (a) *Índices de Permanência* (IPs) e (b) *Índices de Mobilidade* (IMs).

e) O tamanho corporal dos machos está associado ao seu comportamento?

O tamanho corporal do macho não exerceu qualquer influência aparente na proporção de tempo dedicada à prática das categorias comportamentais *pousado inerte* ($r=0,11$; $P=0,39$; $n=135$); *pousado flexionando o abdômen* ($r=-0,06$; $P=0,63$; $n=135$); *voo de deslocamento* ($r=-0,1$; $P=0,42$; $n=135$); *voo de forrageio* ($r=0,01$; $P=0,88$; $n=135$) e *voo agonístico* ($r=-0,11$; $P=0,4$; $n=135$) (Figura 13).

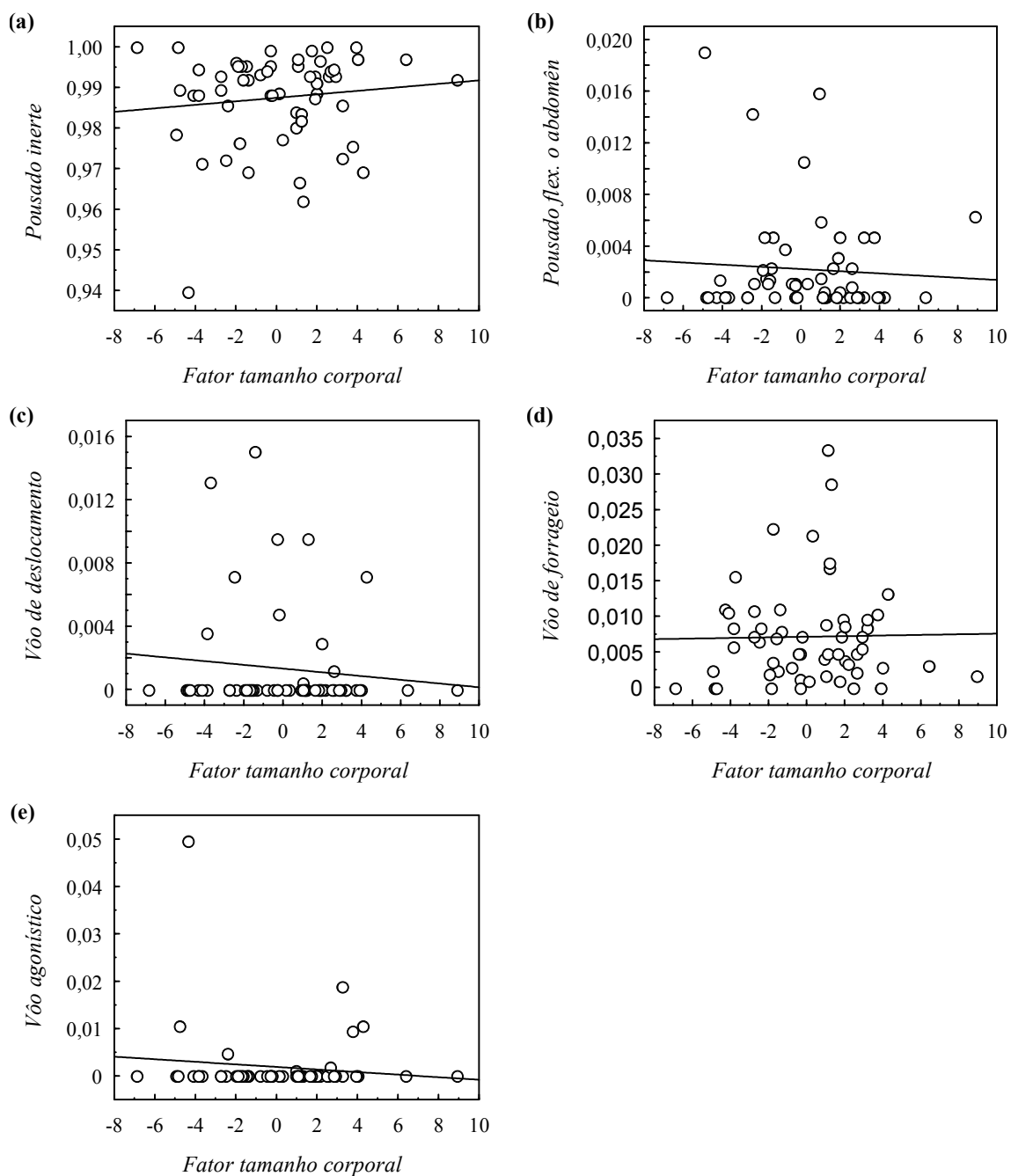


Figura 13. Regressão linear simples entre a proporção do tempo total dedicada a realização das categorias comportamentais (a) *pousado inerte*; (b) *pousado flexionando o abdômen*; (c) *voo de deslocamento*; (d) *voo de forrageio* e (e) *voo agonístico* e o *Fator Tamanho Corporal (FTC)*. Não houve relação significativa entre as variáveis.

f) Machos com tamanho corporal relativamente maior permanecem em poleiros mais altos e mais próximos as margens?

Os machos de *Heteragrion consors* que permaneceram em poleiros mais altos foram os de menor tamanho corporal ($r=-0,3$; $P=0,01$; $n=135$), enquanto a distância dos poleiros em relação às margens não apresentou nenhuma associação com o tamanho corporal dos indivíduos ($r=-0,13$; $P=0,31$; $n=135$) (Figura 14). Apesar da associação entre machos menores e poleiros mais altos em relação às margens, os indivíduos menores não apresentaram uma taxa de forrageio significativamente maior que indivíduos maiores e usuários de poleiros mais baixos ($r=-0,05$; $P=0,53$; $n=135$), uma vantagem que talvez pudesse ser obtida devido aos poleiros mais altos atuarem como pontos de observação mais elevados atuando como mirantes.

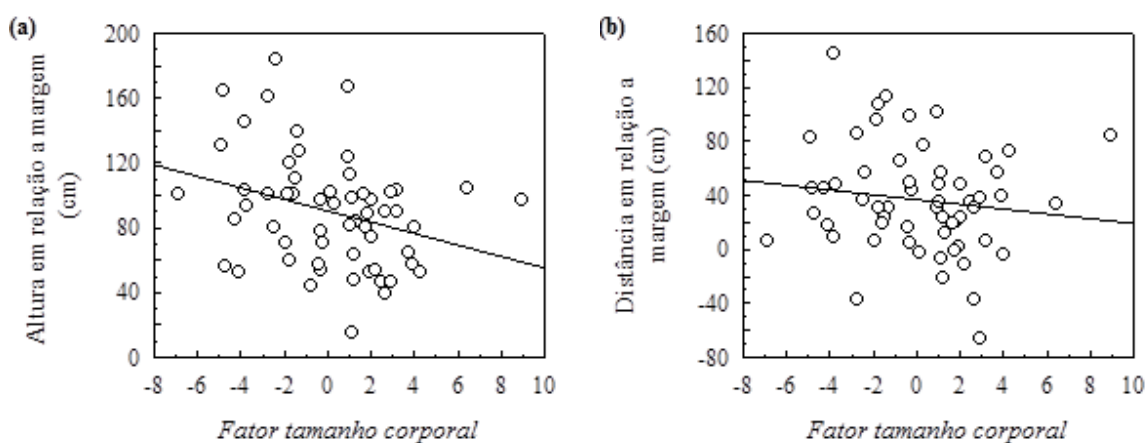


Figura 14. Regressões lineares simples relacionadas à distribuição espacial dos machos de *Heteragrion consors*. (a) Regressão linear simples entre a altura dos poleiros em relação à margem mais próxima e o *Fator Tamanho Corporal* (FTC) dos machos. Houve relação significativa entre as variáveis. (b) Regressão linear simples entre a distância perpendicular dos poleiros em relação à margem mais próxima e o fator tamanho corporal dos machos. Os valores negativos na ordenada representam poleiros localizados logo acima da superfície da água, enquanto os valores positivos representam poleiros externos às margens do córrego. Não houve relação significativa entre as variáveis.

Discussão e conclusão

A razão sexual operacional de *Heteragrion consors* foi notavelmente desviada para machos, porém esta estimativa pode não deve refletir a taxa razão sexual primária da espécie, com o resultado observado podendo ocorrer devido às diferenças comportamentais bem conhecidas existentes entre os sexos em Odonata (Córdoba-Aguilar, 1994; Corbet, 1999).

Enquanto os machos permaneceram pousados às margens do córrego durante a maior parte do tempo, fêmeas visitaram esporadicamente o local de encontro entre os sexos, com possibilidade de permanecerem pousadas e realizando voos de forrageio em locais distantes dos usualmente frequentados pelos machos, dedicando suas visitas apenas para a obtenção de parceiros e a exploração de locais para oviposição. Este comportamento pode ocorrer devido ao fato de as fêmeas evitarem o assédio excessivo em localidades onde a abundância de machos é alta e conseqüentemente prejudicial à realização de atividades que não estejam associadas ao acasalamento e a oviposição (Waage, 1979; Miller & Miller, 1981; Hilton, 1984; Rowe, 1988), enquanto os machos permanecem pousados em locais que podem disponibilizar campos de visão e interceptação de presas e parceiras.

Segundo Corbet (1999), a variação diária da abundância de machos adultos pode ser influenciada por interações interespecíficas; interações intraespecíficas e tolerância térmica característica da espécie. As interações interespecíficas realizadas por machos de *H. consors* provavelmente exerceram influência mínima ou nula na alteração da variação da abundância nos locais de encontro entre machos e fêmeas, pois a presença de indivíduos de outras espécies de libélulas (n=7) e interações estabelecidas com predadores foram raras, embora a obtenção de presas tenha ocorrido frequentemente.

Não foram observados ataques de aves e anfíbios, embora estes grupos sejam frequentemente reconhecidos como predadores de libélulas (Córdoba-Aguilar, 1994; De Marco, Jr. et al., 2002). Entretanto, indivíduos solitários ou associados com parceiras foram encontrados aderidos a teias de aranha (n=5) localizadas em alguns segmentos a cerca de meio metro acima da superfície do córrego.

As interações intraespecíficas não exerceram influência considerável na alteração da variação da abundância nos locais de encontro entre machos e fêmeas, pois a permanência em um mesmo ponto por dias consecutivos e mobilidade discreta dos machos no ambiente provavelmente colaboraram para que indivíduos não empregassem gasto energético em disputas aéreas desnecessárias. A distribuição espacial perceptível para os indivíduos pode ter reforçado os limites espaciais, possibilitando a existência de tolerância entre machos coespecíficos (Norma-Rashid, 1999).

A tolerância térmica provavelmente foi o fator que mais influenciou na variação da abundância de machos ao longo do dia. Libélulas podem adquirir energia térmica necessária para suas atividades via seleção de poleiros, obtendo incidência de radiação solar direta sobre a cutícula que reveste sua superfície corporal e por trocas convectivas estabelecidas entre o corpo e a temperatura ambiental nos locais em que permanecem (Conrad & Pritchard, 1990; May, 1991).

Além disto, espécies que apresentam superfície corporal predominantemente escura apresentam um potencial de aquisição de calor ambiental maior que o apresentando por espécies com superfície corporal predominantemente clara (Henwood, 1975). Desta forma, a

escolha da posição de poleiros pode sofrer influência dos padrões de coloração da superfície corporal dos indivíduos (Miller, 1993).

A redução momentânea da abundância de machos de *H. consors* ao longo do local de encontro entre parceiros aparentemente esteve associada às limitações térmicas dos machos. A superfície corporal dos machos de *H. consors* apresenta áreas de coloração escura predominando sobre áreas claras. A superfície dorsal da cabeça, regiões integrantes do tórax e aproximadamente 90% da superfície abdominal apresenta coloração negra, enquanto apenas a superfície torácica dorsal e o nono e décimo tergitos apresentaram coloração marrom-clara. A aquisição de calor ambiental nesta espécie provavelmente ocorre de forma predominante nas áreas corporais escuras, colaborando para que grande parte do calor adquirido seja utilizada no funcionamento de músculos associados ao voo, já que a produção de calor através da vibração das asas e músculos associados e uma transferência térmica posterior para o abdômen é aparentemente inexistente em libélulas de pequeno porte (May, 1991).

Entretanto, uma superfície corporal predominantemente escura pode facilitar um aquecimento excessivo nos momentos em que os ambientes frequentados apresentam temperatura e incidência de radiação solar direta em intensidades nocivas (Roland, 1982).

A redução da presença dos machos próximos às margens, observada no início da tarde, caracterizou a substituição de poleiros próximos do leito do córrego sujeitos aos picos de incidência de radiação solar direta e temperaturas ambientais mais intensas, por poleiros mais distantes das margens do córrego localizados em regiões sombreadas que apresentaram um nível de incidência de radiação solar direta provavelmente menor e temperaturas ambientais mais amenas devido à cobertura florestal densa ($r=0,23$; $p<0,001$; $n=600$) (McGeoch & Samways, 1991).

Os machos de *H. consors* também podem ter adquirido parte do calor necessário para realização de suas atividades devido a sua estrutura corporal quanto à disposição das asas, que permanecem constantemente em paralelo às superfícies dos substratos que utilizam como poleiro. Esta disposição alar colabora para a manutenção do calor de correntes térmicas convectivas, uma vez que a manutenção das superfícies das asas em paralelo às superfícies do substrato reduz o espaço entre ambos, causando um aquecimento do ar próximo ao tórax, reduzindo a perda convectiva de calor para o meio externo (Tracy *et al.*, 1979; Hilfert-Rüppell, 1998).

É muito provável que a defesa de um território esteja associada a custos energéticos dispendiosos (Marden & Waage, 1990; Córdoba-Aguilar, 1994), principalmente em localidades com densidade populacional de machos alta. Entretanto, apesar da ocorrência predominante de machos no local de encontro entre os sexos, a densidade populacional de machos de *H. consors* foi provavelmente baixa, pois a ocorrência rara de mobilidade entre indivíduos tende a se fixar quando há uma disponibilidade alta de poleiros que possam ser utilizados (Alcock, 1982; Conrad & Herman, 1990). Desta forma, a tolerância existente entre

indivíduos de mesmo sexo que permanecem pousados próximos uns aos outros provavelmente exigiu custos energéticos reduzidos. Além disto, uma permanência prolongada neste local forneceu aos machos o benefício de explorarem itens alimentares frequentes, indicando a possibilidade dos pontos de preferência serem principalmente locais de itens alimentares abundantes, ao invés de caracterizarem poleiros exclusivamente destinados à visualização e interceptação de parceiras potenciais (Conrad & Pritchard, 1988).

Os machos satélites apresentaram variação menor de tempo de permanência imóvel nos poleiros, pelo possível fato de serem menos notados por machos residentes (Alcock, 1982). Os machos residentes poderiam reagir caso houvesse uma proximidade excessiva entre indivíduos, mesmo que a disputa de uma área não esteja em jogo. Além disto, um macho residente pode realizar mais atividades que incluam abandono de poleiro devido à capacidade maior de reivindicar e retornar a área de uso que permaneceu a maior parte da vida adulta.

Os voos retilíneos ou ascendentes realizados por machos residentes apresentaram uma variação menor possivelmente devido a nem sempre definirem suas disputas pelos locais a partir de combates aéreos. Os machos de *H. tricellulare* e *Rhinagrion borneense*, também da família Megapodagrionidae, possuem um modo eficiente de reconhecimento entre coespecíficos sem que ocorra a necessidade de abandono de seus respectivos poleiros. Ambos expõem sua extremidade abdominal notavelmente brilhante através de consecutivas elevações abdominais, sendo reconhecido à distância, o que evita combates aéreos frequentes (Paulson, 1981).

Os comportamentos de elevação de asas ou flexão conjunta do abdômen e asas dos machos de *H. consors* podem facilitar o reconhecimento entre machos coespecíficos atuando como sinais, pois machos da espécie também possuem extremidade abdominal com coloração conspícua em relação ao restante do abdômen, auxiliando no reconhecimento a longa distância. Dessa forma, a tendência em machos residentes apresentarem variância maior do comportamento de flexionar o abdômen em relação aos satélites, quando pousados, deve ter origem em um possível estabelecimento de comunicação e indicação de dominância.

Em geral, indivíduos com experiência limitada ou em processo de aprendizagem quanto à captura de alimento ou oportunidades de acasalamento são mais propensos à dispersão quando comparados a indivíduos que permanecem mais tempo em um mesmo ponto específico no habitat. Indivíduos que apresentam uma instabilidade maior em se posicionarem no habitat, por sua vez, podem apresentar um desgaste energético relativamente maior (Lawrence, 1987). Córdoba-Aguilar (1994), afirmou que uma redução nos custos energéticos destinados às atividades pode colaborar para que o período de vida de um indivíduo seja prolongado. Dessa forma, indivíduos de *H. consors* que apresentam potencial para permanecer em um mesmo poleiro por mais tempo, sem vagar por áreas de uso distintas, obtêm vantagem na aquisição de acasalamentos a longo prazo caso seu

desgaste energético seja menor que o investido por machos que troquem de área de uso ou são depostos frequentemente dos poleiros.

Apesar do comportamento e dimensões corporais medidas em machos nesse estudo não indicarem diferenças significativas a ponto da permanência ou mobilidade fornecerem vantagens a alguns indivíduos em pontos específicos, alguns encontros agonísticos ocorreram entre machos que ocuparam pontos próximos. Estes episódios podem ter ocorrido devido aos seguintes contextos: à tentativa de um macho capturar itens alimentares além dos limites de sua área preferencial, vindo a invadir a área de outro macho; interceptar uma fêmea visitante e/ou retornar ao poleiro preferencial após efetuar algum acasalamento (Alcock, 1982).

Portanto, dois machos podem ter compartilhado espacialmente e temporalmente um mesmo segmento sem que a posse de um poleiro específico estivesse em questão (Waage, 1983; Gribbin & Thompson, 1991). Desta forma, os voos agonísticos aparentemente não exerceriam a função de garantir a posse ou aquisição de um território (Nomakuchi & Higashi, 1985).

Caso as disputas incluam-se nesse contexto, a seleção intrasexual, em que membros do sexo mais frequente competem entre si por acesso ao sexo limitante; ao qual essa população esta sujeita provavelmente opera em uma intensidade baixa (Andersson, 1994), aparentemente não selecionando as características comportamentais e corporais investigadas e discrepantes entre os machos de *H. consors* que apresentaram diferentes níveis de permanência e mobilidade ao longo dos segmentos distribuídos as margens do córrego.

A prática de corte aparente por parte dos machos pode ser definida como um processo em que parceiros potenciais emitem informações as fêmeas da espécie de modo que exerça uma influência que favoreça a interação sexual (Lee, 1994); e permite o reconhecimento de um parceiro em potencial, a avaliação do valor adaptativo do emissor da corte e uma estimativa da qualidade do território monopolizado pelo candidato a parceiro sexual (Miller, 1991). Uma vez que a corte é aparentemente ausente em machos de *H. consors* e os indivíduos não monopolizam locais para deposição de ovos devido à abundância alta deste recurso, os machos venham a desempenhar um papel preponderante no reconhecimento de fêmeas coespecíficas possivelmente devido a algum padrão de movimento aéreo ou característica corporal; tornando mínima a escolha de parceiros pelas fêmeas, o que acarreta na redução da ação da seleção intersexual (Andersson, 1994). O padrão de coloração corporal semelhante entre machos e fêmeas pode indicar o processo de ação reduzido da seleção intersexual.

Muitas espécies de libélula apresentam machos que adotam métodos que evitam a ocorrência de competição espermática com rivais, o que pode ocorrer caso haja remoção e/ou reposição parcial ou total do esperma que depositaram em suas parceiras. A possibilidade dessa disputa ocorre devido ao comportamento das fêmeas se acasalarem

posteriormente com machos rivais coespecíficos antes que o processo reprodutivo tenha sido finalizado com sucesso (Siva-Jothy, 1987; Siva-Jothy & Tsubaki, 1989a; Siva-Jothy & Tsubaki, 1989b).

A prática de cópula prolongada associada ao fornecimento de guarda pós-copulatória em *H. consors* atuam como mecanismo de prevenção de competição espermática entre os machos. Os machos da espécie apresentaram cópula com duração necessária para evitar que a fêmea se relacione com concorrentes.

Caso a fêmea tenha se relacionado com um macho anterior, cópulas com duração média de 10 a 15 minutos são mais do que suficientes para a remoção efetiva do volume espermático depositado por machos concorrentes (Waage, 1986).

Outro possível traço revelador consiste nos movimentos abdominais intensos aparentemente iniciados pelos machos em contato genital com a parceira, pois tais movimentos parecem estar associados à remoção de esperma previamente depositado em parceiras (Waage, 1979).

A cópula de duração longa também pode ser reconhecida como uma maneira de se evitar a competição espermática, pois o tempo em que a fêmea permanece em contato genital com o macho não é investido em cópulas adicionais. A raridade de encontro entre os sexos é provavelmente também um dos fatores que prolongam a associação entre machos e fêmeas (Miller *et al.*, 1984).

A guarda pós-copulatória, presente na espécie em estudo, também reduz consideravelmente a probabilidade de ocorrência da competição espermática, pois o comportamento de monopolização do parceiro acaba garantindo a permanência de seus espermatozoides no interior da fêmea recentemente adquirida (Alcock, 1994). A adição da duração da cópula a essa guarda prolongada torna a prevenção de perda do investimento reprodutivo ainda mais eficiente.

O fato de fêmeas de *H. consors* provavelmente apresentarem potencial para acasalar mais de uma vez ao dia, o que confere aos machos que monopolizam as fêmeas via guarda pós-copulatória com contato um benefício duplo, pois um macho protetor inibe a ação de machos coespecíficos que tentem assediar e acasalar com a parceira que o acompanha e evita que a parceira abandone o processo reprodutivo em busca de um parceiro novo devido à disponibilidade alta de machos as margens do córrego.

Uma vez que o tandem esteja estabelecido, o casal dificilmente se desvencilha, pois o rompimento do contato físico exige um gasto energético elevado para que a fêmea se liberte dos apêndices anais do parceiro (Miller & Miller, 1981; Hilton, 1984; Rowe, 1988), limitando o encontro escolha de parceiros pelas fêmeas (Lee, 1994).

As fêmeas de *H. consors* também são beneficiadas com a guarda pós-copulatória, pois fêmeas solitárias contam com chances menores de concluírem a deposição de ovos sem que sofram tentativas de assédio prejudiciais em locais aonde os machos coespecíficos são numerosos. Uma vez que a fêmeas esteja acompanhada, a presença do parceiro inibe o assédio potencial de machos que ainda não estabeleceram contato com alguma parceira (Conrad & Pritchard, 1990), permitindo inclusive que a fêmeas finalizem com sucesso o processo de deposição de ovos em um tempo relativamente menor (Waage, 1979).

Os gastos energéticos dispendiosos necessários para que uma fêmea se liberte do tandem associados aos benefícios adquiridos ao aceitar a companhia do primeiro macho que a visualizou e a capturou podem amenizar a recusa de parceiros pelas fêmeas e consequentemente reduzir a intensidade da seleção intersexual sobre as características comportamentais e corporais dos machos (Andersson, 1994).

A utilização dos vários locais de oviposição distribuídos ao longo de segmentos frequentados por vários machos de *H. consors* sugere que pontos propícios à deposição de ovos não foram raros, o que torna a tentativa de monopolização desses locais uma alternativa custosa e desnecessária para os machos (Conrad & Pritchard, 1990).

Entretanto, o comportamento de abandono do segmento e o deslocamento para locais distintos de oviposição revelam dois tipos de custos para machos que integram um casal (Alcock, 1982, Hilfert-Rüppell, 1998): incapacidade de capturar e copular com fêmeas que compareçam em suas proximidades durante sua ausência e possível perda da posse de ponto preferencial desse macho para um concorrente. Entretanto, a probabilidade diária de uma fêmea de *H. consors* surgir ao longo do transecto foi relativamente baixa, o que pode ser verificado pela taxa de apenas 0,4 acasalamentos/dia.

Machos de *Hetaerina vulnerata* apresentam uma relação ainda mais crítica, exibindo apenas 0,3 acasalamentos/dia (Alcock, 1982). Os machos desta espécie também acompanham suas respectivas parceiras entre os distintos locais de oviposição, realizando apenas o monitoramento visual da oviposição, já que suas fêmeas submergem por completo durante a realização deste processo, um comportamento que provavelmente eliminou a necessidade de guarda pós-copulatória com contato e impede eficientemente a interferência de machos não detentores de fêmeas (Alcock, 1982).

Em contraste, machos de *Calopteryx maculata* não abandonam suas localidades e consequentemente não acompanham suas parceiras em locais de oviposição diversos (Alcock, 1979; Waage, 1979). A guarda pós-copulatória com contato também parece ser desnecessária nesta espécie, pois suas fêmeas ovipõem em pontos aquáticos pertencentes ao território dos parceiros, sendo facilmente vigiadas. O grande contraste está no fato de que machos dessa espécie possuem uma probabilidade alta para adquirir parceiras adicionais ao permanecerem em seus respectivos territórios, exibindo média de 4,7 acasalamentos/dia, uma relação explorada pela sua fidelidade territorial alta a todo o momento (Waage, 1979).

O risco excessivo em perder a posse do território para um macho concorrente após seu abandono também colabora para a presença territorial permanente de *C. maculata*.

Portanto, os benefícios adquiridos por machos de *H. consors* e *Hetaerina vulnerata* ao abandonarem momentaneamente seus territórios se tornam extremamente valorizados e distintos em relação aos obtidos por machos de *C. maculata*. A realização deste comportamento por *H. consors* compensa os custos exigidos por não aguardarem uma fêmea adicional ou estarem expostos a uma perda de poleiro possível para machos concorrentes, pois já conquistaram a possibilidade diária rara de acasalamento.

O fato de machos com menor tamanho corporal frequentarem preferencialmente poleiros mais altos não forneceu aparentemente nenhum benefício adicional quanto ao acesso a alimento e a parceiras em relação aos poleiros mais baixos frequentados por machos maiores.

Grafen (1987) argumentou que machos obtêm benefícios ao investirem a maior parte do tempo na monopolização de uma mesma área por dias consecutivos, o que pode vir a caracterizar a existência de territorialidade em uma espécie, caso o indivíduo defenda ou sinalize a posse para concorrentes (Kaufmann, 1983).

Em um estudo com *Coenagrion puella*, Banks & Thompson (1985) demonstraram que o número de dias em que o macho permanece nas áreas de encontro entre machos e fêmeas é o que garante o sucesso reprodutivo, uma permanência determinada pelo tempo de vida do adulto e não pelas diferenças comportamentais ou corporais.

As abordagens comparativas entre as estratégias territoriais distintas propostas quanto à permanência e mobilidade dos machos de *H. consors* e a inexistência da influência das diferenças corporais e comportamentais analisadas nesse estudo para os machos de *H. consors* não estiveram associadas à monopolização de uma área particular que resultasse em sucesso reprodutivo favorável aos indivíduos com permanência maior e mobilidade menor.

A interpretação destas evidências sugere que, se existe alguma vantagem reprodutiva em permanecer e defender um território potencial, ela provavelmente não é explorada a curto prazo, uma vez que o encontro entre machos e fêmeas de *H. consors* é relativamente raro e que a probabilidade de adquirir acasalamentos múltiplos é reduzida.

Nesse contexto, é provável que fêmeas venham a se acasalar com o primeiro indivíduo do sexo oposto que as visualize. Conrad & Pritchard (1992) destacam que machos pertencentes a espécies que exploram oportunidades raras de acasalamento são incapazes de monopolizar ou não se beneficiam ao controlar o acesso das fêmeas a locais de oviposição, pois: os encontros entre machos e fêmeas são incomuns; as fêmeas se mantêm distantes do local de encontro entre os sexos a maior parte do tempo e os locais de

oviposição se distribuem em abundância alta ao longo do habitat, condições presentes em *H. consors*.

Levando-se em conta os dados obtidos sobre o comportamento de *H. consors*, incluindo o reprodutivo; a característica individual que potencialmente mais influencia o sucesso reprodutivo dos machos nessa espécie é a longevidade de cada indivíduo, uma vez que machos de libélulas mais longevos portando uma experiência prévia vantajosa quanto à interceptação de fêmeas e visitas aos locais de oviposição diversos (Tsubaki & Ono, 1987; Kemp, 2000). Portanto, indivíduos que vivem mais tempo poderiam explorar mais oportunidades de encontro com parceiras que surgem esporadicamente.

Desse modo, espécies com machos que raramente se encontram com parceiras potenciais não sofrem seleção intersexual intensa a ponto de favorecer a ostentação de características corporais elaboradas ou sinalizações e cortes complexas que influenciam a conquista de parceiras e acasalamentos numerosos (Conrad & Pritchard, 1992; Andersson, 1994), padrão demonstrado por machos de *H. consors*.

Nenhuma das características fenotípicas investigadas nesse estudo para *H. consors* possibilitou a distinção de qualidades entre machos ou identificaram alguma preferência de determinados parceiros por parte das fêmeas, indicando que o posicionamento dos machos no ambiente pode estar vinculado a fatores como a densidade de fêmeas, disponibilidade de itens alimentares e idade, fatores não quantificados nesse estudo.

Devido às particularidades apresentadas acima, o sistema de acasalamento praticado por *H. consors* consiste em um sistema não baseado em recursos do tipo acasalamento por encontro limitado, pois espécies com esse padrão apresentam machos incapazes de controlar os acessos de parceiras a todos os locais de oviposição, uma vez que raramente encontram parceiras; ocorrendo em ambientes em que locais de oviposição ocorrem em áreas amplas e/ou em abundâncias maiores que a capacidade de um macho monopolizar ou patrulhar todos os locais disponíveis.

Como afirmado anteriormente, conclui-se que a população acompanhada da espécie realiza o sistema de acasalamento em sistema não baseado em recursos do tipo acasalamento por encontro limitado e que a característica que mais influencia o sucesso reprodutivo parece ser a longevidade, pois indivíduos com tempo maior de vida apresentariam potencial para explorar um maior número de fêmeas visitantes, havendo a necessidade de investigações futuras que levem em consideração a influência dessa característica

A influência da densidade de fêmeas, da disponibilidade de itens alimentares, da gordura e simetria corporal nos machos, das características dos substratos submersos próximos a poleiros ocupados e da velocidade da corrente hídrica podem também estar influenciando na permanência dos machos em um mesmo poleiro por um tempo maior, havendo necessidade de investigação sobre os papéis dessas variáveis.

O sistema de acasalamento por encontro limitado presente na espécie, pode não ser considerado um sistema individualizado e isolado dos demais, podendo ser parte integrante e influente de outros sistemas em que o encontro entre parceiros ocorre esporadicamente (Conrad & Pritchard, 1992).

Referências bibliográficas

- Alcock, J. (1979) Multiple mating in *Calopteryx maculata* (Odonata: Calopterygidae) and the advantage of non-contact guarding by males. *Journal of Natural History*, 13, 439-446.
- Alcock, J. (1982) Post-copulatory guarding by males of the damselfly *Hetaerina vulnerata* Selys (Odonata: Calopterygidae). *Animal Behaviour*, 30, 99-107.
- Alcock, J. (1994) Postinsemination associations between males and females in insects: the mate-guarding hypothesis. *Annual Reviews of Entomology*, 39, 1-21.
- Altmann, J. (1974) Observational study of behavior: sampling methods. *Behaviour*, 49(3/4), 227-267.
- Andersson, M. (1994) Sexual Selection. Princeton University Press, Princeton. 624 p.
- Aragón, P., López, P. & Martín, J. (2006) Roles of male residence and relative size in the social behavior of Iberian rock lizard, *Lacerta monticola*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 59, 762-769.
- Arnqvist, G. & Nilsson, T. (2000) The evolution of polyandry: multiple mating and female fitness in insects. *Animal Behaviour*, 60, 145-164.
- Azevedo, C.O. & Santos, H.S. (2000) Perfil da fauna de himenópteros parasitóides (Insecta: Hymenoptera) em uma área de Mata Atlântica da Reserva Biológica de Duas Bocas, Cariacica, ES, Brasil. *Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão*, 11/12, 117-126.
- Banks, M.J. & Thompson, D.J. (1985) Lifetime mating success in the damselfly *Coenagrion puella*. *Animal Behaviour*, 33, 1175-1183.
- Carvalho, A.L. & Cali, E.R. (2000) Chaves de identificação para as famílias de Odonata (Insecta) ocorrentes no Brasil, adultos e larvas. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 41, 223-241.
- Conrad, K.F. & Herman, T.B. (1987) Territorial and reproductive behaviour of *Calopteryx aequabilis* Say (Odonata: Calopterygidae) in Nova Scotia, Canada. *Advances in Odonatology*, 3, 41-50.

- Conrad, K.F. & Pritchard, G. (1988) The mating behaviour of *Argia vivida* Hagen as an example of a female-control mating system (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica*, 17, 179-185.
- Conrad, K.F. & Pritchard, G. (1990) Pre-oviposition mate-guarding of *Argia vivida* (Odonata: Coenagrionidae). *Ecological Entomology*, 15, 363-370.
- Conrad, K.F. & Pritchard, G. (1992) An ecological classification of odonate mating systems: the relative influence of inter- and intrasexual selection. *Biological Journal of the Linnean Society*, 45, 255-269.
- Corbet, P.S. (1999) Dragonflies: behavior and ecology of Odonata. Cornell University Press, New York. 864 p.
- Cordero, A. (1994) The effect of sex and age on survivorship of adult damselflies in laboratory (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica*, 23, 1-12.
- Cordero, A., Santolomazza Carbone, S. & Utzeri, C (1997) Male mating success in a natural population of *Ischnura elegans* (Vander Linden) (Odonata: Coenagrionidae). *Odonatologica*, 26(4), 459-465.
- Cordero A., Pérez, F.J. & Andrés, J.A. (2002) The effect of handling damage, mobility, body size and fluctuating asymmetry on lifetime mating success of *Ischnura graellsii* (Rambur) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica* 31, 117–128.
- Córdoba-Aguilar, A. (1994) Adult survival and movement in males of the damselfly *Hetaerina cruentata* (Odonata: Calopterygidae). *Florida Entomologist*, 77, 256-264.
- Córdoba-Aguilar, A. (1995) Male territorial tactics in the damselfly *Hetaerina cruentata* (Rambur) (Zygoptera: Calopterygidae). *Odonatologica*, 24, 441-449.
- De Marco, P., Jr. & Resende, D.C. (2002) Activity patterns and thermoregulation in a tropical dragonfly assemblage. *Odonatologica*, 31, 129-138.
- De Marco, P. Jr., Latini, A.O. & Ribeiro, P.H.E. (2002) Behavioural ecology of *Erythemis plebeja* (Burmeister) at a small pond in southern Brazil (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica*, 31, 305-312.
- Eberhard W.G. (1982) Beetle horn dimorphism: making the best of a bad lot. *The American Naturalist*, 119, 420-426.
- Emlen, S.T. & Oring, L.W. (1977) Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems. *Science*, 197, 215-223.

- Fincke, O.M. (1985). Alternative mate-finding tactics in a non-territorial damselfly (Odonata: Coenagrionidae). *Animal Behaviour*, 33, 1124-1137.
- Fincke, O.M. (1992) Consequences of larval ecology for territoriality and reproductive success of a neotropical damselfly. *Ecology*, 73, 449-462.
- Forbes, M., Leung, B. & Schalk, G. (1997) Fluctuating asymmetry in *Coenagrion resolutum* (Hagen) in relation to age and male pairing success (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica*, 26, 9-16.
- Grafen, A. (1987) The logic of divisely asymmetric contests: respect for owership and the desperado effect. *Animal behaviour*, 35, 462-467.
- Gribbin, S.D. & Thompson, D.J. (1991) The effects of size and residency on territorial disputes and short-term mating success in the damselfly *Pyrrhosoma nymphula* Sulzer (Zygoptera: Coenagrionidae). *Animal Behaviour*, 41(4), 689-696.
- Gross M.R. (1985) Disruptive selection for alternative life histories in salmon. *Nature*, 313, 47-48.
- Hagelin, J.C. (2002). The kinds of traits involved in male-male competition: a comparison of plumage, behavior, and body size in quail. *Behavioral Ecology*, 13, 32-41.
- Henwood, K. (1975) Infrared transmittance as an alternative strategy in the desert beetle *Onymacris plana*. *Science*, 189, 993-994.
- Hilfert-Ruppell, D. (1998) Temperature dependence of flight activity of Odonata by ponds. *Odonatologica*, 27, 45-59.
- Hilton, D.F.J. (1984) Severed male abdomens in tandem with female *Nehalennia gracilis* Morse (Zygoptera: Coenagrionidae). *Notulae Odonatologicae*, 2, 13-14.
- Johnson, K. (1988) Sexual selection in pinyon jays I. Female choice and male-male competition. *Animal Behaviour*, 36, 1038-1047.
- Kaufmann, J.H. (1983) On the definitions and fuctions of dominance and territoriality. *Biological Reviews*, 58, 1-20.
- Kemp, D. J. 2000. Contest behavior in territorial male butterflies: does size matter? *Behavioral Ecology*, 11, 591-596.
- Lawrence, W.S. (1987) Dispersal: an alternative mating tactic conditional on sex ratio an body size. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 21, 367-373.

- Lee, J. (1994) Aspects of the reproductive behaviour in *Orthetrum coerulescens* (Fabricius) (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica*, 23(3), 291-295.
- Lencioni, F.A.A. (2005) Damselflies of Brazil: An illustrated identification guide 1: Non-Coenagrionidae families. São Paulo. 332 p.
- Machado, A.B.M., Fonseca, G.A.B., Machado, R.B., Aguiar, L.M.S. & Lins, L.V. (1998) Livro Vermelho das espécies ameaçadas de extinção da fauna de Minas Gerais. Fundação Biodiversitas, Belo Horizonte. 605 p.
- Maher, C.R. & Lott, D.F. (1995) Definitions of territoriality used in the study of variation in vertebrate spacing systems. *Animal Behaviour*, 49, 1581-1597
- Marden, J.H. & Waage, J.K. (1990) Escalated damselfly territorial contests are energetic wars of attrition. *Animal Behaviour*, 39, 954-959.
- May, M.L. (1991) Thermal adaptations of Dragonflies, revisited. *Advances in Odonatology*, 5, 71-88.
- McGeoch, M.A. & Samways, M.J. (1991) Dragonflies (Odonata: Anisoptera) and the thermal landscape: implications for their conservation. *Odonatologica*, 20, 303-320.
- Miller, P.L. (1993) Fast, temperature-controlled colour changes in *Chlorocypha straeleni* Fraser (Zygoptera: Chlorocyphidae). *Notulae Odonatologicae*, 4(1), 6-8.
- Miller, P.L. & Miller, C.A. (1981) Field observations on copulatory behavior in Zygoptera, with an examination of exstructure and activity of male genitalia. *Odonatologica*, 10, 201-218.
- Miller, A.K., Miller, P.L. & Siva-Jothy, M.T. (1984) Pre-copulatory guarding and other aspects of reproductive behaviour in *Sympetrum depressiusculum* Selys at rice fields in southern France (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica*, 13, 407-414.
- Moore, A.J. (1990) The evolution of sexual dimorphism by sexual selection: the separate effects of intrasexual selection and intersexual selection. *Evolution*, 44, 315 - 331.
- Nomakuchi, S. & Higashi, K. (1985) Patterns of distribution and territoriality in the two male forms of *Mnais pruinosa pruinosa* Selys (Zygoptera: Calopterygidae). *Odonatologica*, 14(4), 301-311
- Norma-Rashid, Y. (1999) Behavioural ecology of *Tyriobapta torrida* Kirby at the breeding and resting sites (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica*, 28(2), 139-150.

- Novelo-Gutiérrez, R. (1987) Las náyades de *Heteragrion albifrons*, *H. alienum* y *H. tricellulare* (Odonata: Megapodagrionidae), su descripción y hábitos. *Folia Entomológica Mexicana*, 73, 11-22.
- Ostfeld R.S. (1987) On the distinction between female defense and resource defense polygyny. *Oikos*, 48: 238–240.
- Parr, M.J. (1983) An analysis of territoriality in libellulid dragonflies (Anisoptera: Libellulidae). *Odonatologica*, 12, 239-257.
- Paulson, D.R. (1981) Anatomical modifications for displaying bright coloration in megapodagrionid and chlorocyphid dragonflies (Zygoptera). *Odonatologica*, 10, 301-310.
- Prenter, J., Elwood, R. W. & Montgomery, I. 2003. Mate guarding, competition and variation in size in male orb-web spiders, *Metellina segmentata*: a field experiment. *Animal Behaviour*, 66, 1053-1058.
- Rizzini, C.T. (1992). Tratado de fitogeografía do Brasil. Âmbito Cultural Edições Ltda., Rio de Janeiro. 747 p.
- Roland, J. (1982) Melanism and diel activity of alpine *Colias* (Lepidoptera: Pieridae). *Oecologia*, 53, 214–221.
- Rowe, R.J. (1988) Alternative oviposition behaviours in three New Zealand Corduliid dragonflies: their adaptive significance and implications for mating tactics. *Biological Journal of the Linnean Society*, 92, 43-66.
- Shelly, T.E. (1982) Comparative foraging behaviour of light-versus shade-seeking adult damselflies in a lowland neotropical forest (Odonata: Zygoptera). *Physiological Zoology*, 55, 335-343.
- Shuster, S.M. & Wade, M.J. (2003) Mating Systems and Strategies. Princeton: Princeton University Press. 520 p.
- Siva-Jothy, M.T. (1987) Variation in copulation duration and the resultant degree of sperm removal in *Orthetrum cancellatum* (L.) (Libellulidae: Odonata). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 18, 325-330.
- Siva-Jothy M.T., & Tsubaki Y. (1989) Variation in copulation duration in *Mnais pruinosa pruinosa* Selys (Odonata: Calopterygidae). I. Alternative mate securing tactics and sperm precedence. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 24, 39-45.

- Siva-Jothy M.T. & Tsubaki Y. (1989) Variation in copulation duration in *Mnais pruinosa pruinosa* Selys (Odonata: Calopterygidae). II. Causal factors. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 25, 261-267.
- Sokolovska, N., Rowe, L. & Johansson, F. (2000) Fitness and body size in mature odonates. *Ecological entomology*, 25, 239-248.
- Tracy, C.R., Tracy, B.J. & Dobkin, D.S. (1979) The role of posturing in behavioral thermoregulation by black dragons (*Hagenius brevistylus* Selys; Odonata). *Physiological Zoology*, 52(4), 565-571.
- 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.
- Tsukamoto L., Kuki K. & Tojo S. (1994) Mating tactics and constraints in the gregarious insect *Parastrachia japonensis*. *Annals of the Entomologic Society of America*, 87: 962–971.
- Waage, J.K. (1979) Adaptive significance of post-copulatory guarding of mates and nonmates by male *Calopteryx maculata* (Odonata). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 6, 147-154.
- Waage, J.K. (1983) Sexual selection, ESS theory and insect behaviour: some examples from damselflies (Odonata). *Florida Entomologist*, 66, 19-31.
- 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.
- Watanabe, M. & Taguchi, M. (1990) Mating tactics and male wing dimorphism in the damselfly, *Mnais pruinosa costalis* Selys (Odonata: Calopterygidae). *Journal of Ethology*, 8, 129-137.
- Watanabe, M. & Taguchi, M. (1997) Competition for perching sites in the hyaline-winged males of the damselfly *Mnais pruinosa costalis* Selys that use sneaky mate-securing tactics (Zygoptera: Calopterygidae). *Odonatologica*, 26, 183-191.
- Zar, J.H. (1999). Biostatistical analysis. Prentice-Hall, Inc., New Jersey. 929 p.