

A INFLUÊNCIA DA CONDIÇÃO FÍSICA NA ADOÇÃO DE DUAS ESTRATÉGIAS DE ACASALAMENTO POR MACHOS DA LIBÉLULA *Orthemis* sp. (ODONATA: LIBELLULIDAE)

Cassiano Rosa, Clarissa Leite, Daniel Marra, Georgia Sinimbu & Letícia Soares

INTRODUÇÃO

A seleção sexual é a força evolutiva que resulta do sucesso reprodutivo diferencial entre indivíduos de uma população (Andersson, 1994). Para os machos, o sucesso reprodutivo é principalmente determinado pela quantidade de cópulas obtidas, enquanto para as fêmeas, o sucesso reprodutivo depende mais da fecundidade e da qualidade da prole (Bateman, 1948). Em situações em que a intensidade da seleção sexual é alta, diferentes estratégias de acasalamento podem emergir entre machos da mesma população como forma de obter cópulas (Gross, 1996).

Como exemplo de estratégias alternativas de acasalamento, em algumas espécies de besouros da família Scarabaeidae, há machos com duas morfologias distintas, que parecem estar associadas à quantidade de alimento que eles

consomem durante a fase larval (Emlen, 1997). Estas diferenças morfológicas estão relacionadas também à utilização de estratégias distintas adotadas pelos machos para obter cópulas. Enquanto os machos maiores e portadores de chifres torácicos constroem e guardam os túneis em que as fêmeas colocam os ovos, os menores e sem chifres escavam túneis de acesso adjacentes para interceptar e copular com essas fêmeas sem que o macho maior perceba (Emlen, 1997).

Outro exemplo de estratégias de acasalamento distintas dentro de uma mesma população são as libélulas *Orthemis* sp. (Libellulidae). Nessa espécie, o sucesso reprodutivo está ligado a duas estratégias distintas de acasalamento. Uma delas é se estabelecer em poças de água parada onde as fêmeas ovipõem (Pinheiro *et al.*, 2006), enquanto a outra é se estabelecer em bordas de mata onde

indivíduos de ambos os sexos forrageiam (B.A. Buzatto, com. pess.). Caso uma fêmea de *Orthemis* sp. já tenha copulado previamente, é possível que um segundo macho seja capaz de retirar o esperma depositado pelo macho da cópula anterior e assim fecundar a maior parte dos ovos da fêmea, assim como registrado para outras libélulas (Córdoba-Aguilar & Cordero-Rivera, 2005). Dessa forma, o sucesso reprodutivo dos machos da poça deve ser maior, já que neste ambiente a chance de um macho que já copulou ter seu esperma removido por outro macho antes da fêmea depositar os ovos é menor do que para os machos que copulam em bordas de mata, longe do local de oviposição.

Apesar de provavelmente resultar em um maior sucesso reprodutivo, a estratégia de acasalamento dos machos no ambiente de poça deve ser muito onerosa energeticamente, pois neste ambiente a densidade de machos é grande e ocorrem muitas brigas entre eles (Pinheiro *et al.*, 2006). Dessa forma, é possível que apenas machos com bastante reserva energética possam arcar com os custos de adotar

a estratégia de permanecer no ambiente de poça. Ao contrário, a estratégia adotada pelos machos em bordas de mata é menos onerosa, já que neste ambiente os machos movimentam-se pouco e não brigam (B.A. Buzatto, com. pess.). Assim, a adoção de estratégias distintas de acasalamento por machos de *Orthemis* sp. pode ser influenciada pela condição física dos indivíduos.

Uma maneira de medir a condição física de um indivíduo é através da sua resposta imune, que é a reação fisiológica desse indivíduo contra patógenos e indica a sua capacidade de se recuperar e sobreviver a infecções (Rolff & Siva-Jothy, 2003). Em artrópodes, um dos mecanismos de defesa do sistema imunológico é a melanização, que consiste na deposição de melanina sobre o corpo estranho, através do recrutamento de hemócitos para encapsulá-lo (Schmid-Hempel, 2005). Outra forma para mensurar a condição física dos machos é a densidade do tórax e do abdômen (Moya-Laraño *et al.*, 2008). Para manter o vôo por um longo período, o macho deve possuir uma musculatura alar bem desenvolvida, o que resulta

em uma alta densidade torácica. A aquisição de uma musculatura alar bem desenvolvida provavelmente ocorre durante o período larval, sendo positivamente relacionada com a qualidade da dieta do indivíduo neste período (Plaistow & Siva-Jothy, 1999). Por outro lado, a densidade do abdômen é uma medida do estado nutricional mais recente do macho, podendo variar até mesmo ao longo do dia.

O objetivo deste trabalho foi investigar se a condição física influencia a adoção de diferentes estratégias de acasalamento por machos da libélula *Orthemis* sp.. Nossa hipótese é que apenas machos com melhor condição física consigam se estabelecer no ambiente de poça, aumentando assim seu sucesso reprodutivo. Nossa previsão é que machos encontrados na poça terão resposta imune mais intensa e densidades torácicas e abdominais mais altas do que machos encontrados fora das poças.

MATERIAL & MÉTODOS

Coleta de dados

Realizamos este estudo na reserva do Km 41, pertencente ao Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais (PDBFF). A reserva está situada a 80 km ao norte de Manaus (2°24'S; 59°44'O) e abrange uma área de aproximadamente 10.000 ha de floresta contínua de terra firme. O clima da região é definido como quente e úmido, com temperatura anual média de 26 °C e precipitação em torno de 2.100 mm/ano (RADAMBRASIL, 1978). Estudamos dois ambientes: poça, onde as fêmeas ovipõem e borda de mata, onde ambos os sexos forrageiam.

Para testar nossa hipótese, capturamos machos encontrados em atividade na poça e na borda da mata, a pelo menos 50 m da poça. Avaliamos a resposta imune dos machos de *Orthemis* sp. por meio de implantes que simulavam a presença de um patógeno dentro dos indivíduos. Confeccionamos os implantes com um fio de náilon de 0,5 cm de comprimento e 0,2 mm de espessura. Depois de esterilizados em álcool 90%, os implantes foram inseridos na membrana ventral entre o primeiro e o segundo segmento

abdominal dos machos, onde permaneceram por 3 h. Passado esse período, retiramos os implantes e medimos a área melanizada em cada um deles utilizando o programa Image Tool.

Após a retirada do implante, separamos, medimos e pesamos o tórax e o abdômen dos indivíduos. Para calcular o volume torácico, consideramos o tórax como um paralelepípedo e medimos a altura, a largura e o comprimento do mesmo. Já para calcular o volume do abdômen, que foi considerado como um cilindro, medimos o comprimento e o diâmetro do mesmo. Em seguida, calculamos a densidade de cada uma dessas partes, dividindo a massa pelo volume.

Análises estatísticas

Aplicamos um teste de correlação de Pearson para todas as combinações entre as variáveis preditoras para estabelecer se estas eram independentes umas das outras. A densidade do tórax e a densidade do abdômen foram correlacionadas ($r = 0,622$; $p = 0,004$), porém não se correlacionaram com a resposta imune (densidade do abdômen: $p =$

$0,510$; densidade do tórax: $p = 0,769$). Para selecionar quais variáveis melhor explicavam a probabilidade de um macho ser encontrado na poça ou na borda da mata, realizamos regressões logísticas múltiplas em que a seleção de estratégias reprodutivas foi modelada em função da condição física do macho, utilizando apenas variáveis preditoras independentes entre si. Os parâmetros utilizados para explicar a estratégia reprodutiva adotada pelos machos foram: (1) densidade do abdômen; (2) densidade do tórax; (3) resposta imune; (4) efeito combinado da densidade do abdômen com a resposta imune; (5) efeito combinado da densidade do tórax com a resposta imune. Utilizamos o Critério de Informação de Akaike (AIC) para a seleção de modelos (Bolker, 2007). Fizemos todas as análises utilizando o programa R (R Development Core Team, 2008).

RESULTADOS

Coletamos sete indivíduos de *Orthemis* sp. na borda da mata e 12 na poça. O modelo incluindo os efeitos combinados da resposta imunológica com a densidade do tórax foi o que

melhor explicou qual estratégia de acasalamento foi adotada por cada macho (Tabela 1). No entanto, o ΔAIC entre esse modelo e o que considera apenas a resposta imune é baixo

(Tabela 1). O modelo que inclui a densidade do abdômen e a resposta imune também foi significativo, porém o ΔAIC entre ele e o melhor modelo foi maior que dois (Tabela 1).

Tabela 1. Seleção de modelos para a adoção de diferentes estratégias de acasalamento por machos de libélulas *Orthemis* sp. As siglas indicam: AIC = Critério de Informação de Akaike, ΔAIC = diferença em relação ao AIC do melhor modelo, g. l. = graus de liberdade e p = valor de p do teste de regressão logística múltipla para cada modelo utilizado.

Modelo	AIC	ΔAIC	g.l.	p
Densidade do tórax + Resposta imune	21,725	0,000	2	0,027
Resposta imune	21,853	0,128	1	0,007
Densidade do abdômen + Resposta imune	23,825	2,100	2	0,027
Densidade do tórax	27,601	5,876	1	0,479
Densidade do abdômen	28,856	7,131	1	0,696

DISCUSSÃO

As estratégias de acasalamento adotadas pelos machos de *Orthemis* sp. são melhor explicadas pela resposta imunológica em conjunto com a densidade do tórax dos indivíduos. Machos de *Orthemis* sp. encontrados na poça apresentam resposta imune mais forte e maior densidade torácica que os machos encontrados na borda da mata. Esse resultado corrobora nossa hipótese de que apenas machos em melhor

condição física conseguem se estabelecer e permanecer na poça.

Machos de libélula com uma musculatura torácica mais desenvolvida apresentam maior habilidade de vôo (Marden & Rollins, 1994). O sucesso reprodutivo também está relacionado a uma musculatura torácica bem desenvolvida no grupo (Marden & Rollins, 1994; Marden & Cobb, 2004). No presente estudo, outra característica importante que observamos é a forte correlação entre as densidades, torácica e abdominal

dos machos de *Orthemis* sp.. Isso indica que machos com maior reserva nutricional apresentarão maior desempenho muscular (Marden & Cobb, 2004). Além disso, a resposta imunológica é um indicativo honesto da condição física do indivíduo, já que machos de libélulas que defendem territórios, em geral, possuem melhores condições imunológicas e mais gordura estocada do que machos não territoriais (Marden & Cobb, 2004; Contreras-Garduño *et al.*, 2006). Esse padrão também foi encontrado neste estudo, pois apenas os machos de *Orthemis* sp. com melhores respostas imunológicas adotaram a estratégia reprodutiva de ficar na poça, que é provavelmente mais custosa energeticamente.

Os machos em piores condições físicas devem ser deslocados para o ambiente em que não ocorrem brigas entre machos, mas onde sucesso de acasalamento é menor, a borda da mata. Estes machos permanecem a maior parte do tempo parados na vegetação, o que demanda baixo gasto energético. É possível que, no fim do dia, os machos da poça tenham suas reservas energéticas esgotadas e reduzam suas

atividades, ou saiam da poça para se alimentar, aumentando a chance de cópula para os machos que antes estavam na borda da mata e que agora podem se deslocar para a poça. Assim, acreditamos que haja uma alternância de machos entre os dois ambientes, que ocorre de acordo com a condição física dos machos. Sugerimos que estudos futuros investiguem a alternância entre estratégias de acasalamento por meio de métodos de marcação e recaptura dos indivíduos de *Orthemis* sp., o que permitirá testar a hipótese de que existe alternância entre estratégias de acasalamento para um mesmo indivíduo em função do horário do dia.

Concluimos que a determinação de estratégias reprodutivas por machos de *Orthemis* sp. parece estar relacionada às características inatas dos indivíduos, tais como a resposta imune e a quantidade de musculatura torácica. Ainda que essas duas características não sejam geneticamente determinadas, elas podem ser um indicativo de quão bem os machos se alimentaram durante a fase larval (Plastow & Siva-Jothy, 1999). Estudos que manipulem a qualidade da

alimentação das larvas de *Orthemis* sp. poderão elucidar os fatores que determinam a condição física dos machos na fase adulta.

AGRADECIMENTOS

Somos gratos ao Bruno Buzatto pela orientação no projeto maravilhoso e fofinho com os machos super rosas que não são gays. Ao Glauco pela coleta, análise e discussão (vulgo tudo). Ao Leo Puçá pelas “todas” libélulas coletadas e ao Paulinho pelo resgate das chibatadas do programa R durante as análises estatísticas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Andersson, M. 1994. *Sexual Selection*. Princeton University Press, Princeton.
- Bateman, A.J. 1948. Intra-sexual selection in *Drosophylla*. *Heredity*, 2: 349-368.
- Bolker, B. 2007. *Ecological Models and Data in R*. Princeton University Press, Princeton.
- Contreras-Garduño, J.; J. Canales-Lazcano & A. Córdoba-Aguilar. 2006. Wing pigmentation, immune ability, fat reserves and territorial status in males of the rubyspot damselfly, *Hetaerina americana*. *Journal of Ethology*, 24:165–173.
- Córdoba-Aguilar, A. & A. Cordero-Rivera. Evolution and Ecology of Calopterygidae (Zygoptera: Odonata): Status of Knowledge and Research Perspectives. *Neotropical Entomology*, 34: 861-879.
- Emlen, D.J. 1997. Alternative reproductive tactics and male-dimorphism in the horned beetle *Onthophagus acuminatus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 41: 335-341.
- Gross, M.R. 1996. Alternative reproductive strategies and tactics: diversity within sexes. *Trends in Ecology and Evolution*, 11: 92-98.
- Marden, J.H. & J.R. Cobb. 2004. Territorial and mating success of dragonflies that vary in muscle power output and presence of gregarine gut parasites. *Animal Behaviour*, 68: 857–865.
- Marden, J.H. & R.A. Rollins. 1994. Assessment of energy reserves

- by damselflies engaged in aerial ‘wars of attrition’ for mating territories. *Animal Behaviour*, 48: 1023–1030.
- Moya-Laraño, J.; R. Macías-Ordóñez; W.U. Blanckenhorn & C. Fernández-Montraveta. 2008. Analysing body condition: mass, volume or density? *Journal of Animal Ecology*, no prelo.
- Pinheiro, T.G.; E. Vieira-Neto; J.B.P. Costa & R.L. Munin. 2006. Demanda conflitante entre defesa do território e defesa da fêmea por machos de libélulas (Odonata: Aeschnidae) na Amazônia Central. Em: Livro do curso de campo “Ecologia da Floresta Amazônica” (J.L.C. Camargo & G. Machado, eds.). PDBFF/INPA, Manaus.
- Plastow, S. & M.T. Siva-Jothy. 1999. The ontogenetic switch between odonate life history stages: Effects on fitness when time and food are limited. *Animal Behaviour*, 58: 659-667.
- R Development Core Team. 2008. R: A *Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Viena.
- RADAMBRASIL. 1978. *Levantamento de Recursos Naturais*. Ministério das Minas e Energia, Departamento de Produção Mineral, Rio de Janeiro.
- Rolff, J. & M.T. Siva-Jothy. 2003. Invertebrate ecological immunology. *Science*, 301: 472-474.
- Schmid-Hempel, P. 2005. Evolutionary ecology of insect immune defenses. *Annual Review of Entomology*, 50: 529-551.

ORIENTAÇÃO: Bruno A. Buzatto & Glauco Machado