

Universidade Federal da Grande Dourados
Faculdade de Ciências Biológicas e Ambientais
Programa de Pós-Graduação em
Entomologia e Conservação da Biodiversidade

A escolha críptica do macho e o polimorfismo cromático de
fêmeas em *Ischnura fluviatilis* (Odonata: Coenagrionidae)

Thaís Regina de Almeida

Dourados-MS
Abril de 2017

Universidade Federal da Grande Dourados
Faculdade de Ciências Biológicas e Ambientais
Programa de Pós-Graduação em
Entomologia e Conservação da Biodiversidade

Thais Regina de Almeida

A escolha críptica do macho e o polimorfismo cromático de fêmeas em
Ischnura fluviatilis (Odonata: Coenagrionidae)

Dissertação apresentada à Universidade Federal
da Grande Dourados (UFGD), como parte dos
requisitos exigidos para obtenção do título de
MESTRE EM ENTOMOLOGIA E
CONSERVAÇÃO DA BIODIVERSIDADE.
Área de Concentração: Entomologia.

Orientador: Prof. Dr. Rhainer Guillermo Nascimento Ferreira

Dourados-MS
Abril de 2017

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP).

A447e Almeida, Thaís Regina.

A escolha críptica do macho e o polimorfismo cromático de fêmeas em *Ischnura fluviatilis* (Odonata: Coenagrionidae). / Thaís Regina Almeida . – Dourados, MS : UFGD, 2016.
32f.

Orientador: Rhainer Guillermo Nascimento Ferreira.

Dissertação (Mestrado em Entomologia e Conservação da Biodiversidade) – Universidade Federal da Grande Dourados.

1. Seleção sexual. 2. Polimorfismo. 3. Fenótipos. 4. Cópula. I. Título.

Ficha catalográfica elaborada pela Biblioteca Central – UFGD.

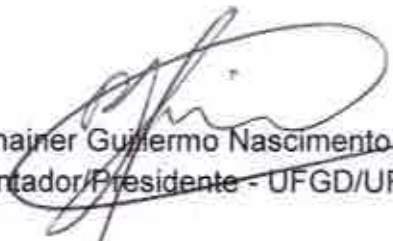
©Todos os direitos reservados. Permitido a publicação parcial desde que citada a fonte.

**"A ESCOLHA CRÍPTICA DO MACHO E O POLIMORFISMO CROMÁTICO DE FÊMEAS
EM *Ischnura fluviatilis* (ODONATA: COENAGRIONIDAE)"**

Por

Thaís Regina de Almeida

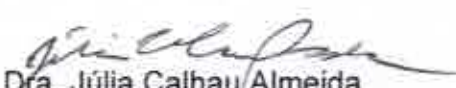
Dissertação apresentada à Universidade Federal da Grande Dourados (UFGD),
como parte dos requisitos exigidos para obtenção do título de
MESTRE EM ENTOMOLOGIA E CONSERVAÇÃO DA BIODIVERSIDADE
Área de Concentração: Biodiversidade e Conservação



Dr. Rhainer Guilherme Nascimento Ferreira
Orientador/Presidente - UFGD/UFSCAR



Dr. Adolfo Cordero Rivera
Membro titular - Universidade de Vigo - Espanha



Dra. Júlia Calhau Almeida
Membro titular - UFGD

Aprovada em: 20 de fevereiro de 2017

Biografia do Acadêmico

Eu Thaís Regina de Almeida, nascida na cidade de Dourados-MS no dia 08 de Janeiro de 1993, filha de José David de Almeida e Maria de Lourdes Teixeira Almeida.

Cursei o ensino fundamental e médio (tendo completado este no ano de 2009) na Escola Estadual Olívia Paula localizada no Distrito de Piraporã, Município de Itaporã.

Graduada em Ciências Biológicas pelo Centro Universitário da Grande Dourados, no período de 2011 à 2014.

Agradecimentos

Agradeço primeiramente a Deus pelo suporte em todas as horas durante esta caminhada, por me dar força e coragem diante das adversidades.

Aos meus pais e ao meu irmão Matheus pelo apoio incondicional durante toda a minha vida acadêmica e por sempre acreditarem em mim.

Ao meu noivo Fernando Fernandes da Rosa pelo amor, pela paciência incondicional com os meus trabalhos e companhia durante as coletas no açude.

As minhas amigas de toda a vida Nataly Lopes dias, Maria Eloisa Gomes e a uma amizade que se iniciou neste período e espero que dure por muito tempo com a Brisa Lunar Tavares Patrício.

Aos meus tios Naná e Valter, pelo imenso apoio e incentivo, vocês foram anjos no meu caminho, obrigada!

Ao Lucas Vital e sua esposa Nice por disponibilizarem seu sítio para que eu realizasse minhas coletas, obrigado pela paciência e interesse sempre demonstrados.

Ao meu orientador Professor Dr. Rhainer Guillermo Nascimento Ferreira da UFSCAR por seu apoio, dedicação e amizade que sempre estiveram presentes ao longo deste período. Obrigado por sempre me socorrer nos momentos de dúvidas e me ajudar durante todo o trajeto. Agradeço ao Dr. Adolfo Cordero Rivera da Universidade de Vigo na Espanha, pela cooperação neste trabalho, pelos ensinamentos durante o trabalho de campo e pela disponibilidade sempre demonstrada. Ao MSc, Diogo Vilela da USP pela ajuda sempre bem vinda e pelos conhecimentos compartilhados.

Agradeço ao Programa de Entomologia e Conservação da Biodiversidade pelos dois anos de aprendizado e experiências, e à CAPES pelo apoio financeiro.

Dedicatória

À Deus e minha amada família

Sumário

Resumo Geral	8
Abstract	9
Introdução Geral	10
Revisão de Literatura	11
Objetivo Geral	13
Hipóteses	14
Referências Bibliográficas	15
Manuscrito – A escolha críptica do macho e o polimorfismo cromático de fêmeas em <i>Ischnura</i> <i>fluviatilis</i> (Odonata: Coenagrionidae)	19

A ESCOLHA CRÍPTICA DO MACHO E O POLIMORFISMO CROMÁTICO DE FÊMEAS EM *Ischnura fluviatilis* (ODONATA: COENAGRIONIDAE)

Resumo geral

Em muitos animais, as fêmeas mostram preferência por machos de qualidade variável com características específicas. Ao mesmo tempo, os machos também podem exercer uma escolha de parceira e mostrar preferência por determinados fenótipos femininos. A escolha masculina algumas vezes pode ser críptica, quando os machos não escolhem ativamente entre as diferentes fêmeas, mas ajustam o investimento durante a corte ou cópula, de acordo com a qualidade da parceira. Como consequência, a seleção sexual pode resultar em variações dentro de cada espécie que poderão ser restritas ao sexo, tais como fêmeas polimórficas. Em *Ischnura*, as fêmeas geralmente apresentam dois ou mais morfotipos. Um morfo feminino se assemelha à coloração azul visível masculina e ao seu comportamento, enquanto os outros morfotipos são geralmente crípticos. Uma grande quantidade de estudos têm tentado desvendar a manutenção do polimorfismo do sexo feminino em populações naturais. Evidências recentes sugerem que diferentes pressões seletivas, tais como predação e longevidade, agem de forma diferente em cada morfo. Portanto, aqui nós consideramos a escolha masculina críptica como um desses fatores, hipotetizando que os machos investem mais tempo na cópula com um morfotipo em detrimento dos outros. Foram observados casais em cópula de *I. fluviatilis*, e analisado a relação entre duração cópula, tamanho do corpo feminino e masculino e fecundidade dos diferentes morfotipos femininos. Nossos resultados mostram que o tamanho dos machos e os morfos femininos podem prever a duração da cópula. Estes resultados acrescentam evidências à literatura de que diferentes pressões seletivas agem em morfos do sexo feminino de Odonatas polimórficas.

Abstract

In many animals, females show preference for males of variable quality with specific features. At the same time, males may also exert mate choice and show preference for determined female phenotypes. Male choice sometimes can be cryptic, when males do not actively choose among different females, but adjust investment in courtship or copulation according to female quality. As a consequence, sexual selection may result in variations within each species that may be restricted to sex, such as polymorphic females. In *Ischnura* damselflies, females usually exhibit two or more morphotypes. One female morph resembles male conspicuous blue coloration and behavior, while other morphs are usually cryptic. A great deal of studies has attempted to unravel the maintenance of female polymorphism in natural populations. Recent evidence suggests that different selective pressures, such as predation and longevity, act differently in each morph. Therefore, here we considered cryptic male choice as one of these factors, hypothesizing that males invest more time in copulation with one morph in detriment of the others. For this, mating pairs of *I. fluviatilis* were observed and the relationships between copulation duration and female body size and fecundity of different female morphs, and male body size were analyzed. Our results show that male size and female morph may predict the duration of copulations. These results add evidence to literature that different selective pressures act in female morphs of polymorphic damselflies.

Introdução geral

Cada vez mais evidências mostram que a preferência masculina seleciona fenótipos femininos (Amundsen & Forsgren 2001, Bonduriansky 2001, Griggio et al. 2009, Edward & Chapman 2011). Nesta perspectiva, espera-se que os machos possam avaliar os sinais femininos para adequar seu investimento durante a corte e as cópulas (Edward & Chapman 2011).

O polimorfismo restrito ao sexo feminino ocorre em várias espécies animais, de mamíferos à insetos (Wellenreuther et al. 2014). O polimorfismo é geneticamente determinado, resultando em variações ou morfos que também variam espacialmente e temporalmente em frequências populacionais, devido ao fato de que cada fenótipo possa ter vantagens ou desvantagens, dependendo da situação (Fisher 1930, Ford 1957, Gosden & Svensson 2007, Gosden & Svensson, 2009).

Grande parte da presente pesquisa foi realizada em uma tentativa de desvendar as forças evolutivas e ecológicas que conduzem à manutenção de polimorfismos limitados a fêmeas em Odonata. Evidências sugerem que os machos exibem preferências por morfos determinados, o que varia entre as populações e gera ainda bastante debate entre os cientistas (Miller & Fincke 1999, Cordero-Rivera & Sánchez-Guillén 2007, Ting et al. 2009, Sánchez-Guillén et al. 2013).

Portanto, aqui nós abordamos se os machos escolhem entre os diferentes morfos do sexo feminino (androcômica e ginocômica) em uma população de *Ischnura fluviatilis* Selys, 1876 (Odonata, Zygoptera). Com base em estudos anteriores, prevemos que os machos realmente escolhem entre diferentes morfos do sexo feminino e não apenas copulam aleatoriamente (Widemo & Sæther 1999, Miller & Fincke 1999, Cordero-Rivera & Sánchez-Guillén de 2007, Ting et al. 2009). Mais especificamente, avaliamos a hipótese de que os machos exibem uma escolha críptica por determinado morfo em detrimento de outros, em termos de investimento de energia durante as cópulas.

Revisão de Literatura

O polimorfismo se constitui em variações determinadas geneticamente presentes em dois ou mais morfos diferentes em uma mesma espécie. A frequência de cada morfo na população pode variar, existindo morfos mais raros e outros mais abundantes, isso se deve ao fato de que cada um dos fenótipos pode usufruir de vantagens em determinadas situações e desvantagens em outras, bem como os efeitos aleatórios (Fisher 1930, Ford 1957, Van Gossum et al. 2008). Isso resulta em uma maior diversidade dentro de cada espécie, fazendo com que cada morfotipo possa explorar condições diferentes e se adapte ao meio, não havendo apenas um fenótipo de cada sexo para sofrer as alterações (Van Gossum et al. 2008). Pode acontecer de o polimorfismo ser ligado a apenas um sexo, como em Odonata, por exemplo, em que há espécies onde o polimorfismo ocorre apenas em fêmeas (Askew 1988, Cordero-Rivera & Andrés 1996), principalmente no gênero *Ischnura*. Geralmente, há fêmeas que se assemelham aos machos (tanto na coloração conspicua quanto no comportamento), sendo chamadas androcômicas, e os outros morfos de coloração críptica, chamadas ginocômicas (Johnson 1964, Hilton 1987).

Estudos que envolvem polimorfismo estão presentes em vários taxões de Insecta, tais como em: Lepidoptera (Watanabe et al. 1996), Odonata (Robertson 1985) e Coleoptera (Bergsten et al. 2001). Em Odonata, este ocorre em Calopterygidae (Dumont 1972), Polythoridae (Bick & Bick 1986), e é bastante frequente em Coenagrionidae (Cordero-Rivera 1990a, Cordero-Rivera & Andrés 1996, Cordero-Rivera & Egido-Pérez 1998, Andrés & Cordero-Rivera 2000, Fincke et al. 2005, Sanmartín-Villar et al. 2016).

Estudos mostram que machos podem não escolher efetivamente sua parceira para a cópula, pelo fato do investimento reprodutivo não ser tão dispendioso para eles, quanto é para as fêmeas (Alcock 1989, Kirkpatrick & Ryan 1991). Entretanto, os machos podem sofrer a influência de alguns fatores, por exemplo, o alto risco de predação durante a cópula (Robertson 1985) e de serem interrompidos antes de terem transferido todo o seu espermatozoide para a fêmea (Lima & Dill 1990). Além disso, machos de certas espécies de *Ischnura* possuem restrição no número de acasalamentos por dia, pois suas cópulas são prolongadas, podendo se estender por até 7 horas em um único dia (Robertson 1985, Miller 1987, Cordero-Rivera & Andrés 1999). Todos esses fatores de

risco podem levá-los a exercer uma escolha por determinada fêmea, em relação aos custos-benefícios da cópula.

Assim, o investimento diferencial na duração da cópula entre os diferentes morfos de uma espécie, pode ser uma maneira adequada de entender essa preferência masculina. A duração da cópula pode ter diversas funções, entre elas, a função de vigilância e portanto uma forma de “guardar” a fêmea contra outros machos (Cordero-Rivera 1990b, Alcock 1994). Também pode estar ligada à quantidade de esperma que o macho transfere para a fêmea, ao deslocamento do esperma de machos rivais (Cordero-Rivera 1989, Silva-Jothy & Tsubaki 1989, Cordero-Rivera 1990b, Uhia & Cordero-Rivera 2005), ou como uma forma de “exibir” suas qualidades para a fêmea (Eberhard 1994). O tempo de duração da cópula também pode ser influenciada pelo horário do dia em que está ocorrendo, pois deve haver um período posterior adequado para a postura dos ovos pela fêmea (Cordero-Rivera 1990b, Martens 1991).

Geralmente, supõe-se que a preferência dos machos depende da frequência dos morfos femininos (Miller & Fincke 1999). Em outras palavras, as tentativas de cópula parecem estar relacionadas com a frequência de cada morfo na população (Fincke 1994, Andrés et al. 2002). Uma vez que a frequência desses morfos pode se alterar rapidamente (Fincke 1994), a preferência dos machos pode variar simplesmente porque preferem o morfo mais comum na população (Fincke 1994, Gorb 1998, Van Gossum et al. 1999, Miller & Fincke 1999, Van Gossum et al. 2001). Entretanto, pode existir a possibilidade que deve ser levada em consideração de que o morfo mais comum possa ser ao mesmo tempo, o de maior qualidade entre elas, fazendo assim com que os machos o prefiram (Van Gossum et al. 1999). Odonatos podem também ter a capacidade de aprender através de experiências adquiridas. Desse modo, os machos podem aprender a preferir o morfo com o qual a cópula foi melhor sucedida anteriormente (Fincke et al. 2007). Isso faz com que a preferência mude conforme as experiências com os morfos ocorram (Takahashi & Watanabe 2009). Além do que a preferência masculina pode ser determinada geneticamente, semelhante aos morfos femininos (Johnson 1975). Portanto, o conjunto atual de evidências sugere que possa haver uma seleção sexual por trás da manutenção dos polimorfismos cromáticos de fêmeas em *Zygoptera*. Entretanto, várias hipóteses foram levantadas e permanecem em discussão sobre os vários fatores que podem influenciar nesses processos evolutivos.

Objetivo Geral

O presente estudo objetivou verificar se machos de *I. fluviatilis* apresentam escolha críptica por fêmeas com diferentes fenótipos, buscando observar se eles investem mais tempo na cópula com determinado morfotipo. Além de verificar se os tamanhos corporais de ambos os sexos influenciam na escolha.

Hipóteses

- Os machos escolhem entre os diferentes morfotipos femininos, não copulando aleatoriamente;
- Eles investem mais tempo na cópula com um morfotipo em detrimento dos outros;
- O tamanho corporal da fêmea influencia na escolha do macho;
- O tamanho corporal do macho influencia sua escolha.

Referências Bibliográficas

- Alcock J. 1989. Animal behavior, an evolutionary approach. 4ª edição. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Alcock J. 1994. Postinsemination associations between males and females in insects: the mate guarding hypothesis. *Annual Review of Entomology*, 39, 1–21.
- Amundsen T & E Forsgren. 2001. Male mate choice selects for female coloration in a fish. *PNAS*, 98, 13155–13160.
- Andrés JA & A Cordero-Rivera. 2000. Copulation duration and fertilization success in a damselfly: an example of cryptic female choice? *Animal Behaviour*, 59, 695–703.
- Andrés JA, Sánchez-Guillén RA & A Cordero-Rivera. 2002. Evolution of female colour polymorphism in damselflies: testing the hypotheses. *Animal Behaviour*, 65, 677–685.
- Askew RR. 1988. The Dragonflies of Europe. Martins: Harley Books.
- Bergsten J, Töyrä A & AN Nilsson. 2001. Intraspecific variation and intersexual correlation in secondary sexual characters of three diving beetles (Coleoptera: Dytiscidae). *Biological Journal of Linnean Society*, 73, 221–232.
- Bick GH & JC Bick. 1986. The genus *Polythore* exclusive of the picta group (Zygoptera: Polythoridae). *Odonatologica*, 15, 245–273.
- Bonduriansky R. 2001. The evolution of male mate choice in insects: a synthesis of ideas and evidence. *Biological Reviews*, 76, 305–339.
- Cordero-Rivera A. 1989. Reproductive behaviour of *Ischnura graellsii* (Rambur) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica*, 18, 237–244.
- Cordero-Rivera A. 1990a. The inheritance of female polymorphism in the damselfly *Ischnura graellsii* (Rambur) (Odonata: Coenagrionidae). *Heredity*, 64, 341–346.
- Cordero-Rivera A. 1990b. The adaptive significance of the prolonged copulations of the damselfly, *Ischnura graellsii* (Odonata: Coenagrionidae). *Animal Behaviour*, 40, 43–48.
- Cordero-Rivera A & JA Andrés. 1996. Colour polymorphism in Odonates: females that mimic males? *Journal of the British Dragonfly Society*, 12, 50–60.
- Cordero-Rivera A & FJ Egido-Pérez. 1998. Mating frequency, population density and female polychromatism in the damselfly *Ischnura graellsii*: an analysis of four natural populations. *Etologia*, 6, 61–67.
- Cordero-Rivera A & JA Andrés. 1999. Lifetime mating success, survivorship and synchronized reproduction in the damselfly *Ischnura pumilio* (Odonata: Coenagrionidae). *International Journal of Odonatology*, 2, 105–114.

- Cordero-Rivera A & RA Sánchez-Guillén. 2007. Male-like females of a damselfly are not preferred by males even if they are the majority morph. *Animal Behaviour*, 74, 247-252.
- Dumont HJ. 1972. The taxonomic status of *Calopteryx xanthostoma* (Charpentier, 1825) (Zygoptera: Calopterygidae). *Odonatologica*, 1, 21-29.
- Eberhard WG. 1994. Evidence for widespread courtship during copulation in 131 species of insects and spiders, and implications for cryptic female choice. *Evolution*, 48, 711-733.
- Edward DA & T Chapman. 2011. The evolution and significance of male mate choice. *Trends in Ecology and Evolution*, 26, 647-654.
- Fincke OM. 1994. Female colour polymorphism in damselflies: failure to reject the null hypothesis. *Animal Behaviour*, 47, 1249-1266.
- Fincke OM, Jödicke R, Paulson D & TD Schultz. 2005. The evolution and frequency of female colour morphs in Holarctic Odonata: why are male-like females typically the minority? *International Journal of Odonatology*, 8, 183-212.
- Fincke OM, Fargevieille A & T Schultz. 2007. Lack of innate preference for morph and species identity in mate-searching *Enallagma* damselflies. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61, 1121-1131.
- Fisher RA. 1930. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford University Press, Oxford.
- Ford EB. 1957. Polymorphism in plants, animals and man. *Nature*, 4598, 1315-1319.
- Gorb SN. 1998. Visual cues in mate recognition by males of the damselfly, *Coenagrion puella* (L) (Odonata : Coenagrionidae). *Journal of Insect Behavior*, 11, 73-92.
- Griggio M, Devigilia A, Hoia H & A Pilastro. 2009. Female ornamentation and directional male mate preference in the rock sparrow. *Behavioral Ecology*, 20, 1072-1078.
- Gosden TP & EI Svensson. 2007. Female sexual polymorphism and fecundity consequences of male mating harassment in the wild. *PLoS ONE*, 2, e580.
- Gosden TP & EI Svensson. 2009. Density-Dependent Male Mating Harassment, Female Resistance, and Male Mimicry. *The American Naturalist*, 173, 709-721.
- Hilton DFJ. 1987. A terminology for females with color patterns that mimic males. *Entomological News*, 98, 221-223.
- Johnson C. 1964. The inheritance of the female dimorphism in the damselfly, *Ischnura damula*. *Genetics*, 49, 513-519.
- Johnson, C. (1975). Polymorphism and natural selection in Ischnuran damselflies. *Evolutionary Theory*, 1, 81-90.

Kirkpatrick M & MJ Ryan. 1991. The evolution of mating preferences and the paradox of the lek. *Nature*, 350, 33-38.

Lima SL & MD Dill. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology*, 68, 619-640.

Martens A. 1991. Field experiments on aggregation behaviour and oviposition in *Coenagrion puella* (L.) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Advances in Odonatology*, 6, 49-58.

Miller PL. 1987. Sperm competition in *Ischnura elegans* (Vander Linden) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica*, 16, 201-217.

Miller MN & OM Fincke. 1999. Cues for mate recognition and the effect of prior experience on mate recognition in *Enallagma* damselflies. *Journal of Insect Behavior*, 12, 801-814.

Robertson HM. 1985. Female dimorphism and mating behavior in a damselfly, *Ischnura ramburi*: females mimicking males. *Animal Behaviour*, 33, 805-809.

Sánchez-Guillén RA, Hammers M, Hansson B, Van Gossum H, Cordero-Rivera A, Mendoza DIG & M Wellenreuther. 2013. Ontogenetic shifts in male mating preference and morph-specific polyandry in a female colour polymorphic insect. *BMC Evolutionary Biology*, 13:116.

Sanmartin-Villar I, Zhang H & A Cordero-Rivera. 2016. Colour polymorphism and ontogenetic colour changes in *Ischnura rufostigma* (Odonata: Coenagrionidae). *Odonatologica*, 45, 77-86.

Siva-Jothy MT & T Tsubaki. 1989. Variation in copulation duration in *Mnais pruinosa pruinosa* Selys (Odonata: Calopterygidae) 1. Alternative mate-securing tactics and sperm precedence. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 24, 39-45.

Takahashi Y & M Watanabe. 2009. Diurnal changes and frequency dependence in male mating preference for female morphs in the damselfly *Ischnura senegalensis* (Rambur) (Odonata: Coenagrionidae). *Entomological Science*, 12, 219-226.

Ting JJ, Bots J, Jvostov FP, Van Gossum H & TN Sherratt. 2009. Effects of extreme variation in female morph frequencies on the mating behaviour of male damselflies. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 64, 225-236.

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

Van Gossum H, Stoks R, Matthysen E, Valck F & L De Bruyn. 1999. Male choice for female colour morphs in *Ischnura elegans* (Odonata, Coenagrionidae): testing the hypothesis. *Animal Behaviour*, 57, 1229-1232.

- Van Gossum H, Stoks R & L De Bruyn. 2001. Reversible frequency-dependent switches in male mate choice. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 268, 83-85.
- Van Gossum H, Sherratt TN, Cordero-Rivera A & A Córdoba-Aguilar. 2008. The evolution of sex-limited colour polymorphism. In *Dragonflies & Damselflies Model organisms for ecological and evolutionary research*. Oxford: University Press, 219-229.
- Watanabe M, Nakanishi Y & M Bon'no. 1996. Prolonged copulation and spermatophore size ejaculated in the sulfur butterfly, *Colias erate* (Lepidoptera: Pieridae) under selective harassments of mated pairs by conspecific lone males. *Journal of Ethology*, 15, 45-54.
- Wellenreuther M, Svensson EI & B Hansson. 2014. Sexual selection and genetic colour polymorphisms in animals. *Molecular Ecology*, 23, 5398-5414.
- Widemo F & SA Saether. 1999. Beauty in is the eye of the beholder: causes and consequences of variation in mating preferences. *Trends en Ecology & Evolution*, 14, 26-31.

A escolha críptica do macho e o polimorfismo cromático de fêmeas em *Ischnura fluviatilis* (Odonata: Coenagrionidae)

Thais R. de Almeida¹ & Rhainer Guillermo-Ferreira^{1,2}

¹ Programa de Pós-graduação em Entomologia e Conservação da Biodiversidade, Universidade Federal da Grande Dourados, Dourados, MS, Brasil;

² Departamento de Hidrobiologia, Universidade Federal de São Carlos, SP, Brasil.

Abstract

In many animals, females show preference for males of variable quality. At the same time, males may also exert mate choice and show preference for determined female phenotypes. Male choice sometimes can be cryptic, when males do not actively choose between different females, but adjust investment in courtship or copulation according to female quality. As a consequence, sexual selection may result in variations within each species that may be restricted to sex, such as polymorphic females. In *Ischnura* damselflies, females usually exhibit two or more morphotypes. One female morph resembles male conspicuous blue coloration and behavior, while other morphs are usually cryptic. A great deal of studies has attempted to unravel the maintenance of female polymorphism in natural populations. Recent evidence suggests that different selective pressures, such as predation and longevity, act differently in each morph. Therefore, here we considered cryptic male choice as one of these factors, hypothesizing that males invest more time in copulation with one morph in detriment of the others. We observed mating couples of *I. fluviatilis* and analyzed the relationship between copulation duration and female body size and fecundity of different female morphs, and male body size. Our results show that male size and female morph may predict the duration of copulations. These results add evidence to literature that different selective pressures act in female morphs of polymorphic damselflies.

Palavras-chave

Seleção sexual, polimorfismo, fenótipos, cópula

Introdução

A teoria da seleção sexual prevê que as características que sinalizam a qualidade do sexo masculino estão frequentemente relacionadas com as preferências do sexo feminino e com as pressões seletivas que atuam sobre a evolução da ornamentação do macho e tamanho do corpo (Andersson 1994). No entanto, cada vez mais evidências mostram que a preferência masculina também seleciona para fenótipos femininos (Amundsen & Forsgren 2001, Bonduriansky 2001, Griggio et al. 2009, Edward & Chapman 2011). Nesta perspectiva, espera-se que os machos avaliem os sinais femininos para basear seu investimento durante a corte e o acasalamento (Edward & Chapman 2011). Por exemplo, Darwin (1874) propôs que o tamanho do corpo feminino está correlacionada com a sua fecundidade, o que pode finalmente se correlacionar com atratividade das fêmeas e preferência masculina (isto é, hipótese de fecundidade-benefício).

Como consequência da seleção sexual, o polimorfismo restrito ao sexo feminino pode ocorrer em várias espécies animais, de mamíferos a insetos (Wellenreuther et al. 2014). O polimorfismo é geralmente determinado geneticamente e resulta em variações ou morfos, que também variam espacialmente e temporalmente em frequências populacionais, devido ao fato de que cada fenótipo pode ter vantagens ou desvantagens, dependendo do contexto (Fisher 1930, Ford 1957, Gosden & Svensson 2007, Gosden & Svensson 2009). Tais variações podem resultar em uma maior diversidade dentro de cada espécie, onde cada fenótipo pode explorar diferentes habitats (exemplo Schultz & Fincke 2013) e se adaptar a diferentes condições ambientais (Van Gossum et al. 2008). Por exemplo, variação na cor do sexo feminino é uma característica comum em Coenagrionidae, onde um morfo (androcômica) assemelha-se à coloração corporal conspicua masculina e imita seu comportamento, enquanto os outros morfos (ginocômica) geralmente apresentam coloração opaca críptica (Cordero-Rivera & Andrés 1996, Fincke et al. 2005).

Grande parte da pesquisa foi realizada como tentativa de desvendar as forças evolutivas e ecológicas que conduzem a manutenção de polimorfismos limitados a fêmeas em Odonata. Evidências sugerem que os machos exibem preferência por determinados morfos, que variam entre as populações (Miller & Fincke 1999, Cordero-Rivera & Sánchez-Guillén 2007, Ting et al. 2009, Sánchez-Guillén et al. 2013), no entanto, outro estudo sugere que os machos não apresentam preferência por cor e

comportamento feminino (Iserbyt & Van Gossum 2011). Em qualquer caso, embora os machos possam preferir um morfo, eles também podem exercer uma escolha de parceira variando seu investimento em cópulas. Por exemplo, o investimento do macho pode variar de acordo com as variações das fêmeas (Gillingham et al. 2009), e pode até mesmo apresentar preferências individuais por coloração feminina (Pierotti et al. 2008).

Portanto, aqui nós abordamos se os machos mostram escolha críptica para os diferentes morfos do sexo feminino (androcrômica e ginocrômica) de *I. fluviatilis*. Com base em estudos anteriores, hipotetizamos que os machos investem mais na cópula com determinado morfo de fêmea em detrimento de outro. Assim, espera-se que as cópulas sejam mais longas com o morfo feminino preferido, apoiando evidências anteriores de que os machos não apenas copulam aleatoriamente (Widemo & Sæther 1999, Miller & Fincke 1999, Cordero-Rivera & Sánchez-Guillén 2007, Ting et al. 2009). Além disso, abordamos se o tamanho do corpo feminino e a fecundidade predizem o investimento masculino em cópulas.

Materiais e métodos

Local e espécie de estudo

Ischnura é um gênero de Odonata não territorial que geralmente exibe fêmeas polimórficas. Estas podem assemelhar-se ao macho quanto à coloração, denominada androcrômica, ou ter uma coloração diferenciada, sendo denominadas ginocrômicas, que podem variar do laranja ao marrom escuro (Fig 1). No entanto, esta coloração pode depender da idade dos indivíduos: laranja (imatura) e marrom (madura) como observado para *I. graellsii* (Cordero-Rivera 1987).

Uma população de *I. fluviatilis* foi estudada em um lago artificial (Fig 2a) na cidade de Itaporã (21° 58' 30" S, 54° 40' 14" W), Mato Grosso do Sul, Brasil. A vegetação ao redor do lago é composta por gramíneas (Fig. 2b), geralmente onde os indivíduos se empoleiravam.

Métodos de amostragem

Adultos de *I. fluviatilis* foram estudados de novembro de 2015 a maio de 2016. O trabalho de campo foi realizado entre as 10h e as 14h. Observações comportamentais foram conduzidas para medir a duração das cópulas dos três morfos femininos (20 cópulas individuais de cada morfo). Após a cópula, o casal foi capturado, armazenado em etanol a 70% e levado ao laboratório. Em seguida, foi medido tamanho corporal (da ponta da cabeça até o final do abdomen, excluindo cercos) e o comprimento da asa de machos e fêmeas. As fêmeas foram mantidas em etanol durante 24 horas e, em seguida, tiveram o seu abdomen dissecado para extração dos ovos. Os ovos foram fotografados sob um estereoscópio e medidos (volume em mm³) usando o software ImageJ. O número de ovos de cada fêmea também foi contado. A frequência de cada morfo na população foi estimada através de duas horas de coleta ativa dos dias 08 a 13 maio de 2016. Para *I. graellsii* (Cordero-Rivera 1987, Cordero-Rivera 1990) e para *I. rufostigma* (Sanmartín-Villar et al. 2016) foi observado que os morfos Laranja e Marrom de fêmeas polimórficas são as fases jovem e madura da fêmea, respectivamente. E para confirmar isso para *I. fluviatilis*, foram marcados 50 indivíduos e recapturados dois após oito dias, para concluir que o morfo Laranja se tornaria Marrom no decorrer da maturação.

Análise estatística

Foram analisados o efeito dos traços femininos e masculinos na duração da cópula usando Modelos Lineares Gerais (GLM). A duração da cópula foi definida como a variável dependente, e tamanho do macho (comprimento corporal e alar), tamanho da fêmea (comprimento corporal e alar), fecundidade feminina (tamanho e número de ovos) e morfo feminino (Azul, Laranja e Marrom) foram consideradas variáveis preditoras. O tamanho do corpo do macho foi analisado para controlar os seus efeitos na duração da cópula. Para analisar se os morfos femininos exibem características diferentes, realizamos uma ANOVA considerando o morfo feminino como fator e analisando as diferenças entre os morfos quanto ao tamanho feminino, fecundidade e tamanho do macho. O tamanho do corpo masculino pode prever se existe acasalamento assortativo (em que os casais são estabelecidos baseados no fenótipo, sendo um tipo de acasalamento não aleatório) nesta espécie, em relação ao tamanho masculino e a morfologia feminina. Testes de Tukey foram realizados para visualizar as

diferenças entre os morfos. Foi realizada uma regressão simples para analisar a relação entre o tamanho do corpo feminino e o tamanho do corpo masculino. Todos os testes foram realizados usando o software Statistica 10.

Resultados

Nossos resultados mostram que o comprimento da asa masculina e o morfo feminino podem prever a duração das cópulas (Tabela 1). As cópulas duraram muito mais tempo com as fêmeas Azuis quando comparadas às fêmeas Laranjas (Tukey's, $p = 0.012$). Um efeito marginal foi observado ao comparar a duração das cópulas entre fêmeas Laranjas e Marrons (Tukey's, $p = 0.058$), indicando que fêmeas Marrons podem copular por longos períodos. Entretanto, não foi observada diferença entre as fêmeas Azuis e Marrons (Tukey's, $p = 0.815$). Os machos maiores tenderam a copular com fêmeas maiores (Regressão simples, $B = 0.434$, $p = 0.0005$). Os resultados também mostram que os morfos femininos variam em relação ao tamanho do corpo, fecundidade e tamanho do corpo do companheiro do sexo masculino (Tabela 2). As fêmeas Azuis tinham menos ovos do que as Marrons (Tukey's, $p = 0.041$), porém tinham ovos maiores (Tukey's, $p = 0.026$). As fêmeas marrons foram maiores que as Azuis (Tukey's, $p = 0.003$) e Laranjas (Tukey's, $p = 0.014$). Os machos que acasalavam com fêmeas Marrons eram maiores do que os que acasalavam com Laranjas (Tukey's, $p = 0.024$). Assim, observamos que houve acasalamento assortativo nesta espécie em relação ao tamanho masculino e morfo feminino.

Nos dados de marcação e recaptura, foram coletadas um total de 372 fêmeas, sendo 294 Marrons (79,03%), 42 Laranjas (11,3%) e 36 Azuis (9,67%).

Com a marcação e recaptura dos dois indivíduos para acompanhar a maturação, observamos que fêmeas Laranjas se tornam Marrons com o tempo, sugerindo que as fêmeas Laranjas são jovens.

Tabela 1. Resultados dos Modelos Lineares Gerais, testando se a duração da cópula é prevista pela fecundidade feminina (número e volume de ovos), tamanho feminino (tamanho do corpo e comprimento da asa), tamanho do macho (tamanho do corpo e comprimento da asa) e coloração dos morfos femininos (androcômica e ginocômica). Resultados significativos em negrito.

	SS	F	p
Número de ovos	119.4	0.049	0.824
Volume dos ovos	194.8	0.081103	0.776
Tamanho do corpo feminino	40.1	0.016682	0.897
Comprimento da asa feminina	3571.5	1.486	0.228
Tamanho do corpo masculino	7777.2	3.237	0.077
Comprimento da asa masculina	18384.9	7.653	0.007
Morfo feminino	31877.8	6.635	0.002

Tabela 2. Resultados da ANOVA mostrando a diferença de fecundidade feminina (número e volume de ovos), tamanho feminino (comprimento da asa) e tamanho do parceiro masculino (comprimento da asa) entre as cores de morfos femininos (androcômica e ginocômica)

	SS	F	p
Número de ovos	52583	3.124	0.051*
Volume dos ovos	0.000441	3.744	0.029
Comprimento da asa feminina	9.19	6.76	0.002
Comprimento da asa masculina	2.60	3.72	0.03

*diferença marginal

Discussão

Nosso estudo mostra que os machos exercem uma escolha críptica para os morfos femininos na espécie polimórfica *I. fluviatilis*. Os machos investiram mais tempo em cópulas com androcromáticas e ginocromáticas Marrons, em detrimento de ginocromáticas Laranjas. Cópulas prolongadas como ocorre em *Ischnura* pode ser uma estratégia masculina para evitar que as fêmeas copulem com outros machos durante o dia, evitando a competição espermática (Parker 1970, Parr 1973, Robertson 1985, Cordero-Rivera 1987, Cordero-Rivera 1989). Cópulas longas também podem estar relacionadas com a quantidade de esperma que o macho transfere para a fêmea ou ao deslocamento do esperma de acasalamentos anteriores (Cordero-Rivera 1989, Silva-Jothy & Tsubaki 1989, Cordero-Rivera 1990, Uhía & Cordero-Rivera 2005). Uma interpretação diferente seria o papel dessas cópulas longas como forma de "exibição" da qualidade masculina durante a cópula (Eberhard 1994) ou uma maneira de obter respostas femininas que aumentam o sucesso da fertilização masculina (Andrés & Cordero-Rivera 2000).

Em todos os casos, os machos de *I. fluviatilis* podem adotar diferentes estratégias quando copulam com diferentes morfos femininos. Embora vários estudos mostrem que os machos escolhem entre os fenótipos e não copulam aleatoriamente (Miller & Fincke 1999, Cordero-Rivera & Sánchez-Guillén 2007, Ting et al. 2009), outro sugere que a escolha masculina é independente da cor e comportamento feminino (Iserbyt & Van Gossum 2011). Portanto, diferenças mais sutis podem ser levadas em consideração pelos machos. Por exemplo, embora não haja indícios de feromônios sexuais em Odonata (Corbet 1999), evidências recentes sugerem que há uma possível sugestão química para a escolha masculina, uma vez que os machos podem discriminar morfos femininos pelo cheiro. Porém esse estudo foi realizado em laboratório, e estes resultados no campo podem variar (Fratl et al. 2015). Assim, como nem sempre a escolha masculina é visível ao olho humano, a escolha masculina críptica (por exemplo, o investimento masculino na duração da cópula) também deve ser levada em consideração ao estudar a manutenção do polimorfismo feminino em Odonata e outros animais.

As cópulas variam em duração essencialmente em sua primeira fase, que compreende a remoção de esperma de machos rivais (Cordero-Rivera & Miller 1992). Assim, a menor duração das cópulas com o morfo Laranja pode ser devido ao fato de

que estas fêmeas são jovens e podem conter menos esperma de acasalamentos anteriores, portanto, os machos levariam menos tempo removendo o esperma dos rivais. Além disso, como sugerido anteriormente por outros estudos, cópulas com fêmeas maduras podem ser mais longas do que com fêmeas virgens e jovens (Cordero-Rivera 1989, Silva-Jothy & Tsubaki 1989, Cordero-Rivera 1990, Cooper et al. 1996, Andrés & Cordero-Rivera 2000, Uhía & Cordero-Rivera 2005). Há uma hipótese de que o macho pode não apenas julgar se a fêmea é virgem ou não, mas também avaliar o volume de esperma presente em sua bursa (Andrés & Cordero-Rivera 2000) e provavelmente ajustar a duração da cópula de acordo com o status reprodutivo feminino e histórico de acasalamento. Por exemplo, Cordero-Rivera & Miller (1992) observaram para *I. graellsii* e Uhía & Cordero-Rivera (2005) para três famílias, a capacidade masculina de ajustar a duração da cópula em relação ao estado reprodutivo da fêmea. Machos de *Ceriatrigon tenellum* por exemplo, podem avaliar a situação do trato reprodutivo feminino através de estruturas no pênis semelhantes à sensilas (Andrés & Cordero-Rivera 2000, Uhía & Cordero-Rivera 2005). No entanto, há também evidências de que 10 minutos são suficientes para a remoção de esperma, e portanto, não deve selecionar para cópulas maiores (Andrés & Cordero-Rivera 2000). Sendo assim, o contato com a fêmea e sua coloração podem ser variáveis que os machos levam em consideração para adequar o tempo de duração da cópula com determinada parceira.

Os machos também podem mudar a escolha de parceira dependendo da frequência dos morfos femininos (Miller & Fincke 1999), que pode mudar rapidamente em uma população (Fincke 1994). Experimentos sobre a escolha masculina mostram que os machos simplesmente escolhem o morfo mais comum na população (Fincke 1994, Gorb 1998, Van Gossum et al. 1999, Miller & Fincke 1999, Van Gossum et al. 2001a), enquanto os morfos mais raros recebem menos atenção (Van Gossum et al. 2001b). Sanmartín-Villar et al. (2016) também observaram que as fêmeas mais comuns eram ginocrômicas para *I. rufostigma* (aproximadamente 71 a 97%), como também observamos aqui com *I. fluviatilis*. Outros estudos também mostram que as androcômicas tendem a ser menos frequentes na população (Krüner 1989, Thompson 1989, Fincke 1994). A frequência dos morfos pode então afetar a capacidade masculina de aprender através de experiências adquiridas, já que se sabe que os machos podem aprender a preferir o morfo com o qual a cópula foi mais bem sucedida em interações anteriores (Fincke et al. 2007). Isso pode fazer com que as preferências de acasalamento

mudem de acordo com experiências anteriores (Takahashi & Watanabe 2009). No entanto, foi mostrado aqui que a duração da cópula não variou entre o morfo mais comum (Marrom - ginocrômica) e o morfo mais raro (Azul - androcômica), sugerindo que as frequências dos morfos não afetaram a escolha críptica do macho.

A duração da cópula também pode ser influenciada pela hora do dia, pois deve haver um período anterior ou posterior adequado para que as fêmeas coloquem seus ovos, dependendo da temperatura e comportamento das espécies (Cordero-Rivera 1990, Martens 1991). A capacidade de resposta masculina aos morfos femininos pode variar de acordo com esta variável. Isto porque a hora do dia é estritamente relacionada com a frequência de fêmeas nos locais de cópula e oviposição, pois há uma flutuação diária na densidade feminina (Miller & Fincke 2004). Isto pode fazer com que os machos adequem a duração da cópula dependendo da densidade feminina e consequentemente do horário do dia. Além disso, como em Odonata a visão em cores é bem desenvolvida (Briscoe & Chittka 2001), estudos sugerem que a coloração corporal dos diferentes fenótipos femininos seria o principal fator na escolha do macho (Gorb 1998, Miller & Fincke 1999, Van Gossum et al. 2011). E nesse caso, a hora do dia e a consequente luz do ambiente, podem alterar a percepção visual e afetar o reconhecimento e a escolha do macho.

Também foram observadas diferenças no tamanho corporal e fecundidade entre os diferentes morfos. Cordero-Rivera (1992) também observou diferença no tamanho corporal, mas sugere que isso pode ser devido a efeitos ambientais, pois os genes ligados ao polimorfismo não influenciam essa variável. Além disso, alguns estudos não encontraram diferenças significativas no tamanho corporal entre os diferentes morfos (Fincke 1994). Isso é importante porque o tamanho do corpo é usualmente correlacionado com fecundidade em Odonata (Cordero-Rivera 1991). Surpreendentemente, foi mostrado aqui que as fêmeas ginocrômicas Marrons tiveram mais ovos, porém as androcômicas tinham ovos maiores. O fato de androcômicas possuírem comprimentos corporais menores pode estar relacionado ao fato de que elas geralmente imitam os machos, portanto, além da cor e do aspecto comportamental, as fêmeas Azuis também podem imitar o tamanho corporal masculino. E isso pode causar uma menor capacidade reprodutiva em androcômicas (Cordero-Rivera et al. 1998), que pode ser compensada por seus ovos e larvas maiores.

Para outras ordens de Insecta, por exemplo em Gerridae (Hemiptera), o tamanho do macho foi antagônico à duração da cópula, mostrando um acasalamento assortativo fraco e variável (Rowe & Arqvist 1996). Já para *Enallagma hageni* não foi encontrado acasalamento assortativo associado ao tamanho dos indivíduos (Fincke 1982), diferentemente do presente trabalho em que nós o observamos. Igualmente foi observado no presente estudo, também foi encontrado para *Diaprepes abbreviatus* (Coleoptera), em que machos grandes tenderam a copular com fêmeas grandes, deixando machos pequenos para acasalar com fêmeas pequenas (Harari et al 1999). Isso pode fazer com que os machos possam aumentar seu sucesso reprodutivo, já que fêmeas maiores tendem a ser mais fecundas.

Em conclusão, os nossos resultados sugerem que os machos podem exercer uma escolha críptica para com os diferentes morfos femininos. Esses resultados acrescentam evidências à literatura que diferentes pressões seletivas podem atuar em morfos femininos de libélulas polimórficas. Isso mostra que variáveis não comumente utilizadas neste tipo de estudo, como a duração da cópula, podem ser úteis para a compreensão dos processos reprodutivos e evolutivos em Odonata.

Referências Bibliográficas

- Anderson WJ. 1994. Multiple mating in insects: a theoretical and empirical approach. MS Thesis, University of Oklahoma.
- Andrés JA & A Cordero-Rivera. 2000. Copulation duration and fertilization success in a damselfly: an example of cryptic female choice? *Animal Behaviour*, 59, 695-703.
- Amundsen T & E Forsgren. 2001. Male mate choice selects for female coloration in a fish. *PNAS*, 98, 13155-13160.
- Bonduriansky R. 2001. The evolution of male mate choice in insects: a synthesis of ideas and evidence. *Biological Reviews*, 76, 305-339.
- Briscoe AD & L Chittka. 2001. The evolution of color vision in insects. *Annual Reviews of Entomology*, 46, 471-510.
- Cooper G, Holland PWH & PL Miller. 1996. Captive breeding of *Ischnura elegans* (Vander Linden): observations on longevity, copulation and oviposition (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica*, 25, 261-273.

Corbet PS. 1999. Dragonflies. Behaviour and ecology of Odonata. Harley Books, Colchester.

Cordero-Rivera A. 1987. Estructura de población en *Ischnura graellsii* Rambur, 1842 (Zygop. Coenagrionidae). Boletín de la Asociación española de Entomología, 11, 269-286.

Cordero-Rivera A. 1989. Reproductive behaviour of *Ischnura graellsii* (Rambur) (Zygoptera: Coenagrionidae). Odonatologica, 18, 237-244.

Cordero-Rivera A. 1990. The adaptive significance of the prolonged copulations of the damselfly, *Ischnura graellsii* (Odonata: Coenagrionidae). Animal Behaviour, 40, 43-48.

Cordero-Rivera A. 1991. Fecundity in *Ischnura graellsii* (Rambur) in the laboratory (Zygoptera: Coenagrionidae). Odonatologica, 20, 37-44.

Cordero-Rivera A. 1992. Density-dependent mating success and colour polymorphism in females of the damselfly *Ischnura graellsii* (Odonata: Coenagrionidae). Journal of Animal Ecology, 61, 769-780.

Cordero-Rivera A & PL Miller. 1992. Sperm transfer, displacement and precedence in *Ischnura graellsii* (Odonata: Coenagrionidae). Behavioral Ecology and Sociobiology, 30, 261-267.

Cordero-Rivera A & JA Andrés. 1996. Colour polymorphism in Odonates: females that mimic males? Journal of the British Dragonfly Society, 12, 50-60.

Cordero-Rivera A, Carbone SS & C Utzeri. 1998. Mating opportunities and mating costs are reduced in androchrome female damselflies, *Ischnura elegans* (Odonata) Animal Behaviour, 55, 185-197.

Cordero-Rivera A & RA Sánchez-Guillén. 2007. Male-like females of a damselfly are not preferred by males even if they are the majority morph. Animal Behaviour, 74, 247-252.

Darwin C. 1874. The descent of man and selection in relation to sex. 2nd edn. London: John Murray.

Eberhard WG. 1994. Evidence for widespread courtship during copulation in 131 species of insects and spiders, and implications for cryptic female choice. Evolution, 48, 711-733.

Edward DA & T Chapman. 2011. The evolution and significance of male mate choice. Trends in Ecology and Evolution, 26, 647-654.

Fincke OM. 1982. Lifetime mating success in a natural population of the damselfly, *Enallagma hageni* (Walsh) (Odonata: Coenagrionidae). Behavioral Ecology Sociobiology, 10, 293-302.

Fineke OM. 1994. Female colour polymorphism in damselflies: failure to reject the null hypothesis. *Animal Behaviour*, 47, 1249–1266.

Fincke OM, Jödicke R, Paulson D & TD Schultz. 2005. The evolution and frequency of female colour morphs in Holarctic Odonata: why are male-like females typically the minority? *International Journal of Odonatology*, 8, 183–212.

Fincke OM, Fargevieille A & T Schultz. 2007. Lack of innate preference for morph and species identity in mate-searching *Enallagma* damselflies. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61, 1121–1131.

Fisher RA. 1930. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford University Press, Oxford.

Ford EB. 1957. Polymorphism in plants, animals and man. *Nature*, 4598, 1315–1319.

Fрати F, Piersanti S, Conti E, Rebora M & G Salerno. 2015. Scent of a Dragonfly: Sex Recognition in a Polymorphic Coenagrionid. *PLoS ONE* 10(8).

Gillingham MAF, Richardson DS, Lovlie H, Moynihan A, Worley K & T Pizzari. 2009. Cryptic preference for MHC-dissimilar females in male red junglefowl, *Gallus gallus*. *Proceedings of the Royal Society*, 276, 1083–1092.

Gorb SN. 1998. Visual cues in mate recognition by males of the damselfly, *Coenagrion puella* (L) (Odonata : Coenagrionidae). *Journal of Insect Behavior*, 11, 73–92.

Gosden TP & EI Svensson. 2007. Female sexual polymorphism and fecundity consequences of male mating harassment in the wild. *PLoS ONE*, 2, e580.

Gosden TP & EI Svensson. 2009. Density-Dependent Male Mating Harassment, Female Resistance, and Male Mimicry. *The American Naturalist*, 173, 709–721.

Griggio M, Devigilia A, Hoia H & A Pilastro. 2009. Female ornamentation and directional male mate preference in the rock sparrow. *Behavioral Ecology*, 20, 1072–1078.

Harari AR, Handler AM & PJ Landolt. 1999. Size-assortative mating, male choice and female choice curculionid beetle *Diaprepes abbreviates*. *Animal Behaviour*, 58, 1191–1200.

Iserbyt A & H Van Gossum. 2011. Show your true colour: cues for male mate preference in an intra-specific mimicry system. *Ecological Entomology*, 36, 544–548.

- Krüner U. 1989. Die Verbreitung, Biologie und Ökologie der Späten Adonislibelle *Ceriaton tenellum* (Odonata, Coenagrionidae) in Nordwesteuropa, insbesondere im Gebiet zwischen Maas und Rhein. Verhandlungen Westdeutscher Entomologen Tag 1988: 133-140.
- Martens A. 1991. Field experiments on aggregation behaviour and oviposition in *Coenagrion puella* (L.) (Zygoptera: Coenagrionidae). Advances in Odonatology, 6, 49-58.
- Miller MN & OM Fincke. 1999. Cues for mate recognition and the effect of prior experience on mate recognition in *Enallagma* damselflies. Journal of Insect Behavior, 12, 801-814.
- Miller MN & OM Fincke. 2004. Mistakes in sexual recognition among sympatric Zygoptera vary with time of day and color morphism (Odonata: Coenagrionidae). International Journal of Odonatology, 7, 471-491.
- Parker GA. 1970. Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. Biological Reviews, 45, 525-567.
- Parr MJ. 1973. Ecological studies of *Ischnura elegans* (Vander Linden) (Zygoptera: Coenagrionidae). Odonatologica, 2, 139-174.
- Pierotti MER, Knight ME, Immler S, Barson NJ, Turner GF & O Seehausen. 2008. Individual variation in male mating preferences for female coloration in a polymorphic cichlid fish. Behavioral Ecology, 19, 483-488.
- Robertson HM. 1985. Female dimorphism and mating behavior in a damselfly, *Ischnura ramburi*: females mimicking males. Animal Behaviour, 33, 805-809.
- Rowe L, Arqvist G. 1996. Analysis of the causal components of assortative mating in water striders. Behavioral Ecology Sociobiology, 38, 279-286.
- Sánchez-Guillén RA, Hammers M, Hansson B, Van Gossum H, Cordero-Rivera A, Mendoza DIG & M Wellenreuther. 2013. Ontogenetic shifts in male mating preference and morph-specific polyandry in a female colour polymorphic insect. BMC Evolutionary Biology, 13:116.
- Sanmartín-Villar I, Zhang H & A Cordero-Rivera. 2016. Colour polymorphism and ontogenetic colour changes in *Ischnura rufostigma* (Odonata: Coenagrionidae). Odonatologica, 45, 77-86.
- Schultz TD & OM Fincke. 2013. Lost in the crowd or hidden in the grass: signal apparency of female polymorphic damselflies in alternative habitats. Animal Behaviour, 86, 923-931.
- Siva-Jothy MT & T Tsubaki. 1989. Variation in copulation duration in *Mnais pruinosa pruinosa* Selys (Odonata: Calopterygidae) 1. Alternative mate-securing tactics and sperm precedence. Behavioral Ecology and Sociobiology, 24, 39-45.

- Takahashi Y & M Watanabe. 2009. Diurnal changes and frequency dependence in male mating preference for female morphs in the damselfly *Ischnura senegalensis* (Rambur) (Odonata: Coenagrionidae). *Entomological Science*, 12, 219–226.
- Ting JJ, Bots J, Jvostov FP, Van Gossum H & TN Sherratt. 2009. Effects of extreme variation in female morph frequencies on the mating behaviour of male damselflies. *Behavioural Ecology and Sociobiology*, 64, 225–236.
- Thompson DJ. 1989. Lifetime reproductive success in andromorph females of the damselfly *Coenagrion puella* (L.) (Zygoptera: Coenagrionidae). *Odonatologica*, 18, 209–213.
- Uhía E & A Cordero-Rivera. 2005. Male damselflies detect female mating status: importance for postcopulatory sexual selection. *Animal Behaviour*, 69, 797–804.
- Van Gossum H, Stoks R, Matthysen E, Valck F & L De Bruyn. 1999. Male choice for female colour morphs in *Ischnura elegans* (Odonata, Coenagrionidae): testing the hypothesis. *Animal Behaviour*, 57, 1229–1232.
- Van Gossum H, Stoks R & L De Bruyn. 2001a. Reversible frequency-dependent switches in male mate choice. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 268, 83–85.
- Van Gossum H, Stoks R & L De Bruyn. 2001b. Frequency-dependent male mate harassment and intra-specific variation in its avoidance by females of the damselfly *Ischnura elegans*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 51, 69–75.
- Van Gossum H, Sherratt TN, Cordero-Rivera A, Córdoba-Aguilar A. 2008. The evolution of sex-limited colour polymorphism. In *Dragonflies & Damselflies Model organisms for ecological and evolutionary research*. Oxford: University Press, 219–229.
- Van Gossum H, Bots J, Van Heusden J, Hammers M, Huyghe K & NI Morehouse. 2011. Reflectance spectra and mating patterns support intraspecific mimicry in the colour polymorphic damselfly *Ischnura elegans*. *Evolutionary Ecology*, 25, 139–154.
- Wellenreuther M, Svensson EI & B Hansson. 2014. Sexual selection and genetic colour polymorphisms in animals. *Molecular Ecology*, 23, 5398–5414.
- Widemo F & SA Saether. 1999. Beauty in is the eye of the beholder: causes and consequences of variation in mating preferences. *Trends in Ecology & Evolution*, 14, 26–31.

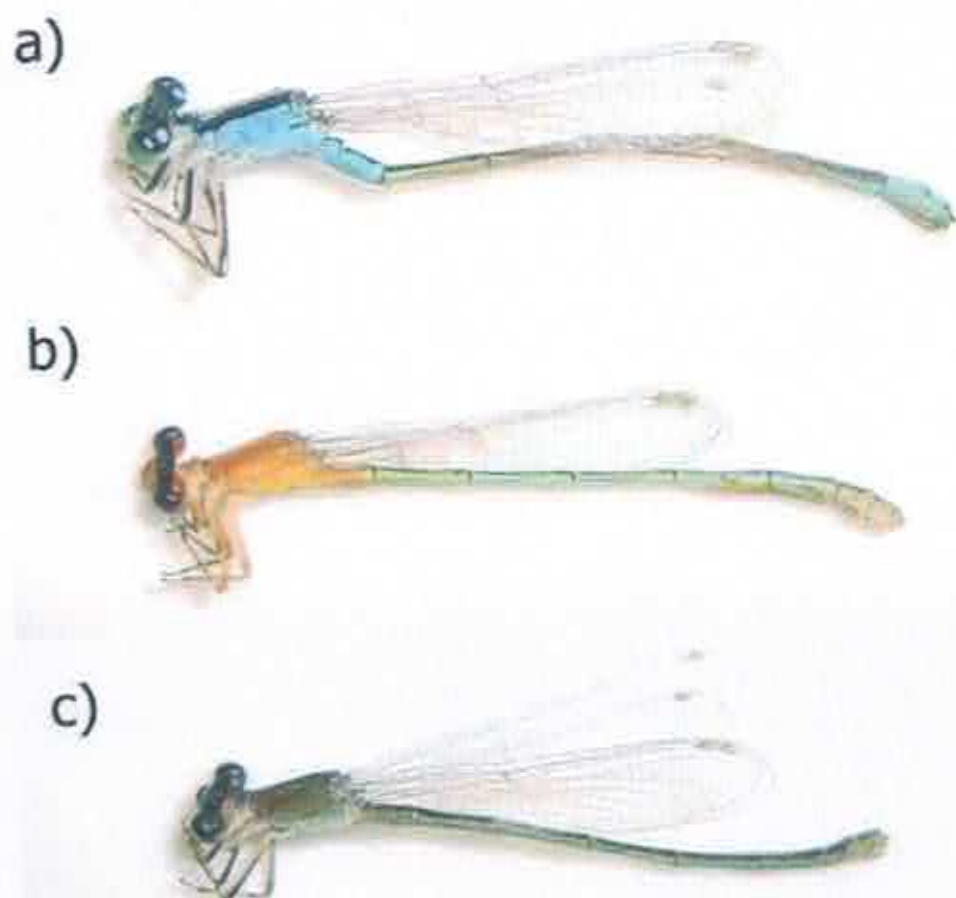


Figura 1. Cores de fêmeas, androcrômica azul (a), ginocrômica laranja (b) e marrom (c).



Figura 2. Fotografia aérea do lago estudado (a) e vegetação circundante (b).