



**UnB**

UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA

**Sinalização intraespecífica em juvenis de *Oxyopsis* sp.  
(Mantodea)**

**Caroline Miranda Goulart**

Brasília - DF  
Outubro de 2023



**UnB**

UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA

**Sinalização intraespecífica em juvenis de *Oxyopsis* sp.  
(Mantodea)**

**Caroline Miranda Goulart**

Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-graduação em Zoologia, Instituto de Ciências Biológicas, da Universidade de Brasília, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Mestre(a) em Zoologia.

Orientador:

**Felipe Malheiros Gawryszewski**

Brasília - DF  
Outubro de 2023

**Sinalização intraespecífica em juvenis de *Oxyopsis* sp. (Mantodea)**

**Caroline Miranda Goulart**

**Felipe Malheiros Gawryszewski**

Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-graduação em Zoologia, Instituto de Ciências Biológicas, da Universidade de Brasília, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Mestre(a) em Zoologia.

Aprovada por:

Felipe Malheiros Gawryszewski (Presidente / Orientador) – UnB

Eduardo Bessa Pereira da Silva (Titular) – UnB

Kleber Del Claro (Titular) – UFU

Pedro Zurvâino de Moraes (Suplente) – UnB

Brasília - DF  
Outubro de 2023

## **AGRADECIMENTOS**

Primeiramente, quero agradecer ao meu orientador, Felipe Gawryszewski, pelo acolhimento e orientação dos meus projetos desde o período de estágio na graduação, e sobretudo pela paciência e apoio ao longo deste processo.

Também desejo agradecer aos docentes, Angele Martins e Maurício Silveira pelos feedbacks feitos na qualificação. Como também, aos membros da banca examinadora, Eduardo Bessa, Kleber Del-Claro e Pedro Zurvâino por dedicarem seu tempo e expertise na avaliação da defesa e por proporcionarem valiosos comentários e sugestões.

Minha gratidão se estende aos meus amigos e familiares. Destaco aqui a minha mãe Iracema Miranda, meu pai Paulo Goulart e meu amigo Cezar Paranhos que me apoiaram durante toda essa jornada de mestrado. O encorajamento e a compreensão de vocês foram essenciais para que eu pudesse superar esses dois longos anos de batalha.

Gostaria de expressar minha gratidão também, a todos os que de alguma forma contribuíram para este trabalho, direta ou indiretamente. Em especial, à Laura Filomeno pela doação dos indivíduos usados nos experimentos iniciais.

Por fim, agradeço à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelo apoio financeiro concedido durante a realização do presente trabalho.

# SUMÁRIO

AGRADECIMENTOS .....	iv
RESUMO.....	vi
ABSTRACT .....	viii
1. INTRODUÇÃO .....	1
2. MATERIAL E MÉTODOS .....	5
2.1 Animal de estudo.....	5
2.2 Descrição da Ontogenia .....	6
2.3 Experimento .....	7
2.3.1 Etograma e Tratamentos.....	7
2.3.2 Filmagens.....	9
2.4 Análise de dados.....	10
3. RESULTADOS .....	11
3.1 Descrição da Ontogenia .....	11
3.2 Comportamentos.....	21
4. DISCUSSÃO .....	26
4.1 Ontogenia.....	26
4.2 Comportamentos.....	27
5. CONCLUSÃO.....	29
REFERENCIAS.....	30
ANEXOS .....	38

## RESUMO

### Sinalização intraespecífica em juvenis de *Oxyopsis* sp. (Mantodea)

Caroline Miranda Goulart  
Felipe Malheiros Gawryszewski

Resumo da Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-graduação em Zoologia, Instituto de Ciências Biológicas, da Universidade de Brasília, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Mestre(a) em Zoologia.

A comunicação é essencial e amplamente utilizada em contextos importantes para a sobrevivência dos animais. É definida como um processo de transmissão de sinais entre organismos, influenciando comportamento e/ou fisiologia dos envolvidos e que evoluiu por esse efeito. Os sinais podem transmitir informações, como o nível de força e vitalidade do emissor. Em interações antagonistas, um sinal pode reduzir o risco de combates físicos. Os mantódeos, também conhecidos como louva-deus, são predadores do tipo senta-espera com distribuição global, podendo apresentar padrões de cores conspícuos como uma defesa secundária (comportamento deimático). Posturas defensivas semelhantes foram observadas em mantódeos imaturos, possivelmente servindo como um tipo de comportamento territorial intraespecífico. As ninfas do gênero *Oxyopsis* possuem uma mancha preta e branca no ápice posterior do abdômen, que se assemelha a padrões de coloração presentes em outros grupos com função antipredatória (e.g. “eyespot”). A mancha das ninfas *Oxyopsis* é exposta durante encontros coespecíficos, o que pode conferir um valor adaptativo para esse padrão de coloração. Portanto, o estudo teve como objetivo investigar a sinalização intraespecífica em mantódeos *Oxyopsis* sp. e o

papel da mancha durante as interações entre as ninfas. Para isso, no presente trabalho foi: (1) descrita a ontogenia dos indivíduos; (2) produzido um etograma de comportamentos intraespecíficos; (3) testado experimentalmente a hipótese de que, durante o display intraespecífico, a mancha no abdômen atua como um sinal para as ninfas, reduzindo a probabilidade de interações agressivas e aumentando a resolução de conflitos. Na análise da ontogenia, indivíduos foram monitorados desde a eclosão até a morte natural. Os mantódeos apresentaram diversidade de características ao longo do desenvolvimento, tanto nas variações de tamanho e na duração entre instares, quanto no padrão de coloração. Dimorfismo sexual foi observado em imaturos a partir do quarto instar. Fêmeas tendem a se aproximar do comprimento corpóreo dos machos de mesmo instar, mas são maiores em largura de tórax e abdômen. Fêmeas apresentam, na maior parte das vezes, nove instares no total, enquanto os machos apresentam apenas sete. No experimento, foram utilizados mantódeos juvenis do primeiro ao quarto instar, submetidos a dois tipos de tratamentos: “Sinal Oculto” (SO), no qual a mancha abdominal foi coberta, e “Sinal Visível” (SV), que manteve a mancha abdominal exposta. O experimento consistiu em parear os indivíduos em uma arena. Os resultados mostraram mais comunicação (display voltado para o sinalizador) quando o pareamento era SV-SV ou SV-SO em comparação com SO-SO. Além disso, nos pareamentos SV-SO, houve uma maior probabilidade de indivíduos SV vencerem o conflito. Portanto, mancha abdominal pode atuar como um sinal visual durante displays entre ninfas de *Oxyopsis* sp.

Palavras-chave: Louva-deus, Ontogenia, Interação agonística, Display deimático, Comunicação, Conflito.

Brasília - DF  
Outubro de 2023

## ABSTRACT

### Intraspecific signaling in *Oxyopsis* sp. juvenile (Mantodea)

Caroline Miranda Goulart  
Felipe Malheiros Gawryszewski

Abstract da Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-graduação em Zoologia, Instituto de Ciências Biológicas, da Universidade de Brasília, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Mestre(a) em Zoologia.

Communication is essential and widely utilized in contexts vital for the survival of animals. It is defined as a process of transmitting signals between organisms, influencing behavior and/or physiology of those involved and which evolved because of this effect. Signals can convey information, such as the emitter's level of strength and vitality. In antagonistic interactions, a signal can mitigate the risk of physical confrontation. Mantises are sit-and-wait predators with a global distribution, often displaying conspicuous color patterns as a secondary defense mechanism, often referred to as deimatic behavior. Similar defensive postures have been observed in immature mantises, potentially serving as a form of intraspecific territorial behavior. Nymphs of the genus *Oxyopsis* possess a distinctive black and white patch on the posterior tip of the abdomen, resembling coloration patterns found in other groups with anti-predatory functions (e.g., eyespots). The spot is prominently exposed during conspecific encounters, which may be an adaptive advantage to this coloration pattern. Therefore, the study aimed to investigate intraspecific signaling in *Oxyopsis* mantises and the role of the abdominal patch during nymph interactions. To achieve this, the present study had the following objectives: (1) to describe the ontogeny of individuals; (2) to compile an ethogram of intraspecific behaviors; (3) to experimentally test the

hypothesis that the abdominal color patch acts as a visual signal to nymphs, reducing the likelihood of aggressive interactions and enhancing conflict resolution during intraspecific displays. In the analysis of ontogeny, *Oxyopsis* mantises were closely monitored from hatching until their natural demise. These individuals exhibited a diverse range of characteristics throughout their development, including variations in size, duration between instars, and coloration patterns. Sexual dimorphism became evident in immature mantises from the fourth instar onwards. Females tended to approach the body length of males of the same instar but had larger thorax and abdomen widths. Typically, females had a total of nine instars, while males had only seven. In the experiment, juvenile mantises ranging from the first to the fourth instar were subjected to two types of treatments: "Hidden Signal" (H), in which the abdominal patch was concealed, and "Visible Signal" (V), which retained the exposed abdominal patch. The experiment involved pairing these individuals in an arena. The results demonstrated a higher degree of communication, with displays directed toward the signaler, when pairs were V-V or V-H, as compared to H-H pairings. Furthermore, in V-H pairings, there was a greater likelihood of V individuals emerging as victors in conflicts. Therefore, the abdominal patch seems to function as a visual signal during displays among mantis nymphs.

Keywords: Praying mantis, Ontogeny, Agonistic interaction, Deimatic display, Communication, Conflict.

## 1. INTRODUÇÃO

A comunicação é essencial para a vida animal, sendo utilizada em contextos importantes para a sobrevivência dos organismos (e.g. reprodução, forrageamento, defesa de território, alertas de perigo etc.). É definida como um processo evolutivamente selecionado de transmissão de ações e/ou sinais entre organismos, e que influencia o comportamento e/ou fisiologia do emissor, receptor ou ambos (Maynard Smith & Haper, 2003; Kappeler, 2022).

Os sinais podem ser visuais, auditivos, químicos, táteis ou uma combinação de tais modalidades (Kappeler, 2022). A eficácia de um sinal, ou seja, a probabilidade de chegada deste ao destinatário (Maynard Smith & Haper, 2003) dependerá da modalidade do sinal emitido e suas propriedades (e.g. custos de produção, área de propagação, persistência etc.), bem como da percepção, processamento dos órgãos sensoriais, tomada de decisão e resposta do receptor (Manning & Dawkins, 1998; Maynard & Haper, 2003; Kappeler, 2022).

O processo de sinalização pode ser apresentado de diversas formas. De esperanças da espécie *Acripeza reticulata* que revelam abdômen com cores vibrantes ao serem tocadas (Umbers et al., 2019), até as disputas vocais e “displays de avaliação” (tradução livre do inglês, “assessment display”) entre machos de cervo-nobre (*Cervus elaphus*), que informam qualidades dos emissores. Nestes animais, os níveis de aptidão são comparados entre adversários sem necessidade de agressão direta (Clutton Brock & Albon, 1979; Alcock, 2009; Kappeler, 2022).

Em interações agonísticas, pode ser mais vantajoso que sejam antecedidas de sinalização de atributos, como o nível de força e vitalidade, dando ao oponente a chance de recuar ou escalonar o ataque (Rillich et al., 2007; Alcock, 2009). Esses tipos de sinais podem evitar risco de lesões, desperdício energético e vulnerabilidade a outros agressores (Alcock, 2009; Azevedo et al., 2018). Em grilos machos da espécie *Acheta domesticus*, por exemplo, massa corpórea e performances de alto custo energético servem como

indicadores honestos de “bons lutadores”, prevenindo disputas físicas desnecessárias e risco de lesões (Hack, 1997).

Mantódeos (ordem Mantodea), popularmente conhecidos como louva-deus, são insetos predadores do tipo senta-espera, distribuídos globalmente, com aproximadamente 2.452 espécies e 226 gêneros descritos (Otte & Spearman 2005; Terra & Agudelo, 2012). Variam entre 8 e 170 mm de comprimento. São caracterizados pelo corpo geralmente alongado, cabeça móvel, normalmente subtriangular, olhos compostos bem desenvolvidos e pernas anteriores do tipo raptorial, especializadas na captura de presas (Cleal & Prete, 1996; Terra & Agudelo, 2012). Dentre as 15 famílias incluídas na Ordem, a família Mantidae é a maior em números, com 182 gêneros (Ehrmann, 2002).

Mantódeos geralmente apresentam colorações crípticas como defesa primária. Quando expostos por algum predador visualmente orientado, podem revelar padrões de coloração conspícuos e estridulação como defesa secundária, comportamento conhecido como display deimático (i.e., “startle display”; Crane, 1952; Edmunds, 1974; Umbers et al., 2015; Vidal-Garcia et al., 2020). Esse tipo de sinalização induz um efeito de surpresa que causa evitação e fuga por parte do alvo, tipicamente um predador, durante um evento de aproximação ou subjugamento, aumentando assim a chance de escape do emissor (Umbers et al., 2015; Drinkwater et al., 2022). Displays deimáticos são amplamente documentados em mantódeos adultos em contextos interespecíficos, geralmente como estratégia antipredatória (Crane, 1952; MacKinnon, 1970; Maldonado, 1970; Balderrama & Maldonado, 1973; Sato & Yamawaki, 2014; Umbers et al., 2015; O'Hanlon et al., 2018; Vidal-Garcia et al., 2020).

Em comunicações intraespecíficas registradas em Mantodea, os sinais geralmente apresentam função reprodutiva, como os feromônios emitidos por fêmeas das espécies *Pseudomantis albofimbriata* (Holwell et al., 2007; Jayaweera et al., 2019), *Ciulfina biseriata* (Holwell et al., 2007), *Stagmomantis limbata* e *Tenodera aridifolia sinensis* (Maxwell et al., 2010). Como também displays de corte em machos das espécies *Sphodromantis lineola* (Kynaston et al., 1994), *Ameles decolor* (Battiston, 2008) e *Holaptilon brevipugilis* (Kolnegari,

2020). Por outro lado, mantódeos imaturos apresentam comportamentos defensivos entre si, realizados em disputas territoriais ou como forma de evitar a agressão por parte do oponente (MacKinnon, 1970; Edmunds, 1976; 1972). Estes comportamentos incluem posturas ritualísticas e a exibição de cores e estruturas conspícuas (MacKinnon, 1970; Balderrama & Maldonado, 1973; Edmunds, 1976; 1972).

Apesar da diversidade de estudos envolvendo os meios de sinalização em mantódeos (Crane, 1952; Maldonado, 1970; Kynaston et al., 1994; Holwell et al., 2007; Battiston, 2008; Maxwell et al., 2010; Sato & Yamawaki, 2014; O'Hanlon et al., 2018; Jayaweera et al., 2019; Kolnegari, 2020; Vidal-Garcia et al., 2020), estes estão mais concentrados em indivíduos adultos. Pouco se sabe a respeito de como isso funciona entre coespecíficos juvenis, assim como também não há evidências experimentais que relacionam padrão de coloração e display deimático em formas imaturas.

Estudos ontogenéticos apresentam importância no entendimento sobre características de grupos taxonômicos em diferentes estágios de vida (Faria et al., 2020; Scherrer & Aguiar, 2022). Em mantódeos, temos como exemplos *Stagmatoptera biocellata*, abordando comportamento (Balderrama & Maldonado, 1973), *Callibia diana*, com enfoque na alometria e morfologia funcional (Avendano & Sarmiento, 2011), entre outras espécies descritas, como *Stagmomantis limbata* (Maxwell, 2014), *Hondurantemna chespiritoi* (Rodrigues et al., 2017), *Hestiasula brunneriana* e *Euantissa pulchra* (Vanitha & Bhat, 2017).

Análises da ontogenia também podem revelar a existência de diferentes estratégias de sobrevivência entre ninfas e adultos de uma mesma espécie. Por exemplo, a tíbia com forma modificada para empalar presas presente em ninfas de alguns mantódeos integrantes da família Thespidae, é perdida nas formas adultas (Rivera & Callohuari, 2019). Em outro exemplo, mantódeos da espécie *Hymenopus coronatus* apresentam diferenças significativas de coloração ao longo do desenvolvimento. As ninfas de primeiro instar são vermelhas com detalhes pretos, enquanto os instares subsequentes assumem cores e formas que se assemelha aos de uma flor rosada e branca (O'Hanlon et al., 2013; Zhao et al., 2022).

O gênero *Oxyopsis*, é composto de 11 espécies descritas (Otte & Spearman, 2005), sendo a ocorrência de nove dessas em território brasileiro (Agudelo et al., 2007). Mantódeos deste gênero são caracterizados geralmente pela cor verde, porte médio, formato alongado (Rehn, 1911; Beebe et al., 1952) e olhos “pontudos” (Battiston & Picciau, 2008). Apesar da ocorrência de *Oxyopsis* ser comum na região tropical (Agudelo et al., 2007), há poucos trabalhos publicados que abordem algo sobre o grupo, como os que foram realizados nas Antilhas Britânicas, no qual documentaram morfologia e comportamento de mantódeos de várias espécies, dentre elas, *Oxyopsis rubicunda* (Beebe et al., 1952; Crane, 1952). Em estudos mais recentes, há breves descrições morfológicas limitadas a adultos, como a de caracteres externos de espécimes de *Oxyopsis peruviana* (Anteparra et al., 2013), ou a caracterização morfológica da genitália de indivíduos de *Oxyopsis festae* no Equador (Lombardo & Agabiti, 2001) e de dois espécimes fêmeas de *Oxyopsis* sp. (Maldaner, 2019).

Ninfas do gênero *Oxyopsis* apresentam uma mancha contrastante de cor preta e branca no ápice posterior do abdômen. Essa mancha se assemelha a padrões de coloração com função antipredatória, como “eyesspots” em asas de lepidópteros ou na cauda de peixes, que tem função de intimidação e/ou de desvio de foco do predador para regiões menos vitais (deflexão). Em ambos os exemplos, confere maiores chances de escape da presa (Stevens, 2005; Kjernsmo & Merilaita, 2013; Kjernsmo et al., 2016). No caso dos mantódeos, um sinal emitido entre juvenis de mesma espécie poderia ter um valor adaptativo defensivo ou territorialista na prevenção de agressividade que pode escalar para canibalismo.

Portanto, nosso estudo focou na investigação da sinalização intraespecífica de ninfas de louva-deus do gênero *Oxyopsis*. Encontros entre essas ninfas são frequentemente seguidos por postura que lembra o display deimático nas formas adultas e parece ter relação com a mancha do abdômen. Com base nessas observações iniciais, nossos objetivos foram: (1) descrever a ontogenia de indivíduos *Oxyopsis* sp.; (2) produzir um etograma de comportamentos intraespecíficos; (3) testar a hipótese de que a mancha é o sinal para coespecíficos imaturos que reduz a probabilidade de interações agressivas, favorecendo a resolução de conflitos.

## 2. MATERIAL E MÉTODOS

### 2.1 Animal de estudo

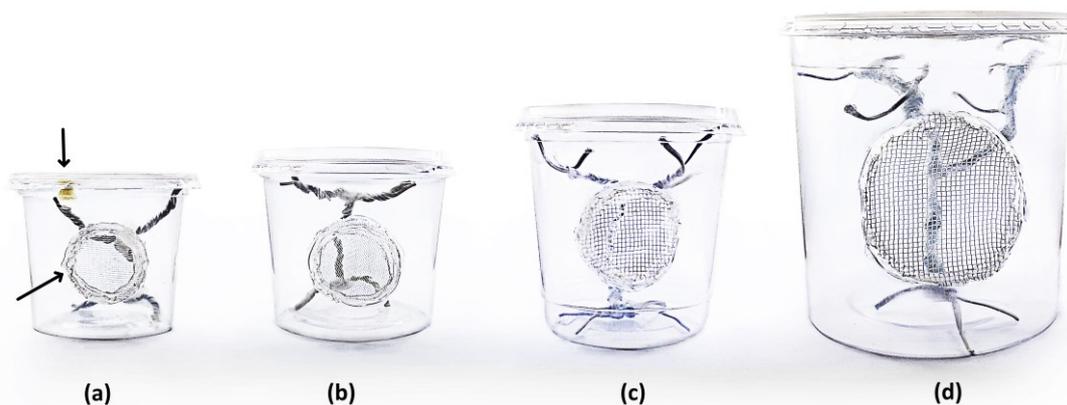
Os mantódeos foram obtidos por reprodução de três machos e duas fêmeas coletados através do método de rede de varredura em uma área de cerrado *stricto sensu* em Valparaíso de Goiás (Coordenadas 16°4'0.09"S 47°57'21.84"O); e de algumas ninfas de primeiro instar originárias de uma ooteca coletada em área rural situada em Araguari, Minas Gerais (Coordenadas 18°40'53.6" S 48°13'32.9" O).

Mantódeos foram etiquetados e alojados individualmente em recipientes plásticos com tampa, de formato arredondado, transparente, com corte circular (de no mínimo 30 mm de diâmetro) coberto com tela mosquiteira (0,5 a 2 mm de diâmetro de malha) para permitir oxigenação, e furo na tampa (5 a 10 mm de diâmetro) para inserir alimentos, fechado com pedaço de espuma de estofado. Em cada recipiente, foram acrescentados poleiros feitos de arame encapado. Para garantir espaço suficiente para locomoção e ecdise, foram utilizadas quatro variações de tamanho de recipiente para acomodar os indivíduos de acordo com o estágio de desenvolvimento (Tabela 1; Figura 1).

Os criadouros foram mantidos em área interna, com temperatura (mensurada por termômetro digital ambiente) variando entre 20 e 30 graus Celsius e fotoperíodo de 12 horas de luz e 12 horas de escuro (reguladas por lâmpadas fluorescentes em temporizador).

**Tabela 1.** Medidas dos recipientes de criação de acordo com o estágio de vida dos mantódeos (Instar).

Capacidade	Altura	Diâmetro do fundo	Diâmetro da boca	Instar
140ml	70 mm	60 mm	75 mm	1 - 2
380ml	90 mm	75 mm	95 mm	3 - 4
750ml	110 mm	85 mm	110 mm	5 - 7
1800ml	145 mm	135 mm	145 mm	8+



**Figura 1.** Comparação de tamanho em ordem crescente dos recipientes de criação com capacidades de 140ml (a), 380ml (b), 750ml (c) e 1800ml (d). Poleiros de arame encapado inclusos. As setas indicam aberturas para oxigenação (corte circular revestido com rede) e para inserção de alimentos (fechado com espuma de estofado).

## 2.2 Descrição da Ontogenia

O desenvolvimento das ninfas foi monitorado desde a emergência da ooteca até a morte natural. No total foram mantidos 302 indivíduos nascidos de sete ootecas. De duas a três vezes por semana, foram oferecidas moscas drosófilas para ninfas dos instares iniciais. A partir do quinto instar, as ninfas foram alimentadas com baratas *Nauphoeta cinerea* e larvas de besouro *Tenebrio molitor* de uma a duas vezes por semana ou, em casos especiais, após eventos de ecdise e oviposição. A hidratação foi feita diariamente por borrifação de água em cada um dos recipientes.

Minutos antes de passarem pelo tratamento e posterior manipulação experimental (ver Experimento), os indivíduos foram fotografados (Câmera do

Galaxy S9+) com tórax e abdômen em vista dorsal dentro de uma arena iluminada com “ring light” (QX-200), sobre uma folha de papel milimetrado, incluindo a presença do código do animal, instar e data. Todo o processo foi feito sem anestesia, pois tal procedimento apresentou ser letal (observação pessoal). A manipulação foi a mais breve possível para minimizar estresse dos indivíduos (e.g. corridas, saltos, tanatose etc.), sendo a fotografia tirada enquanto o indivíduo escala o papel milimetrado posicionado verticalmente. Alguns mantódeos a partir do quinto instar (não utilizados no experimento), foram fotografados uma semana após a ecdise entre os meses de abril e maio de 2022, julho, e de outubro de 2022 a janeiro de 2023.

Os indivíduos fotografados, foram mensurados no software Image J (Versão 1.52a). O parâmetro da medida de comprimento do corpo foi feito a partir do ponto médio entre as inserções das antenas até a porção terminal do abdômen ou asas (Brannoch et al., 2017). A sexagem foi feita visualmente a partir do quarto instar, tanto por fotografia quanto por indivíduos conservados em álcool 70%, levando em conta os seguimentos terminais do abdômen e outras características secundárias como largura do tronco e formato do abdômen. Os mantódeos foram monitorados diariamente, documentando todas as ecdises, óbitos e posturas de ooteca. Com as fotografias e dados temporais, foram extraídas informações referentes a medida corporal, descrições comparativas de forma, coloração, dimorfismo sexual, número médio de posturas por fêmea, média de duração de vida, e intervalos entre instares e oviposições.

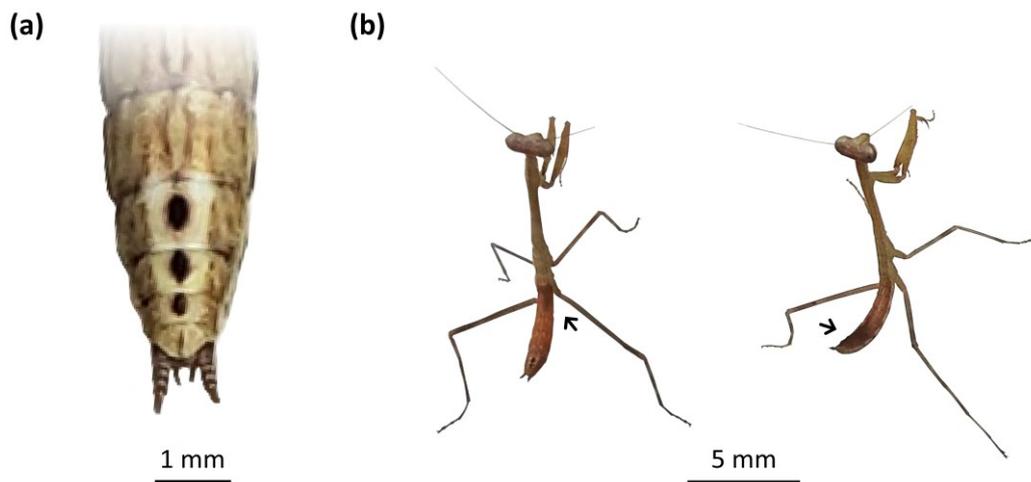
## **2.3 Experimento**

### **2.3.1 Etograma e Tratamentos**

O etograma foi feito com base em observações *ad libitum*, também conhecidas como “amostragem de todas as ocorrências” ou “amostragem a vontade” (Altmann, 1974). Indivíduos de tamanhos aproximados foram pareados e colocados em placas Petri de vidro de 90 mm de diâmetro e 1,5 mm de altura. As observações feitas tanto em tempo real (6 turnos de 3 horas), quanto por

meio de vídeo (30 pares filmados entre 15-20 minutos), sendo no segundo caso possível observar em detalhes comportamentos mais complexos.

Para o experimento, os indivíduos foram submetidos a dois tipos de tratamento: o primeiro tratamento, denominado "Sinal Oculto" (sigla "SO"), consistiu na aplicação de tinta acrílica fosca atóxica (Acrilex) de cor aproximada à coloração natural do abdômen, ocultando assim a mancha abdominal. Já o segundo tratamento, denominado "Sinal Visível" (sigla "SV"), a mancha abdominal permaneceu exposta, enquanto a tinta foi aplicada na base do abdômen, de forma a garantir que o odor não fosse um fator interferente nos resultados obtidos. A tinta foi aplicada na porção dorsal, evitando excesso e vazão para as laterais do abdômen o que poderia comprometer respiração (entupimento dos espiráculos) e/ou mobilidade abdominal (Figura 2). Os mantódeos de mesmo tamanho foram pareados aleatoriamente em três tipos de cenários: SO-SO, SV-SV e SV-SO. Para a identificação individual, em pares de mesmo tratamento, os indivíduos foram marcados com tinta guache atóxica (Acrilex) no fêmur posterior. Não houve repetição de indivíduos no experimento.



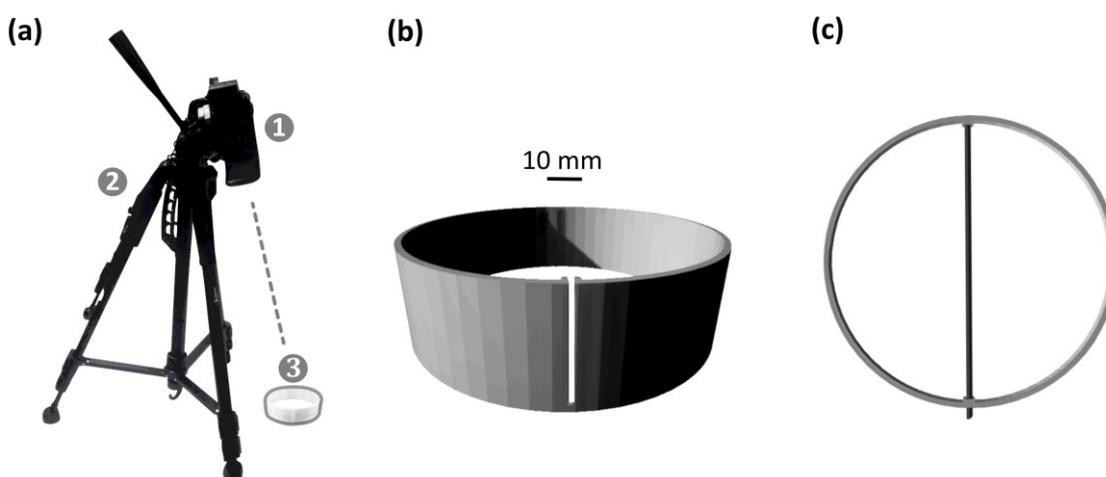
**Figura 2.** Mancha e Tratamentos em ninfas de louva-deus do gênero *Oxyopsis*. (a) Mancha abdominal estendida em um juvenil de terceiro instar. (b) Regiões aproximadas do abdômen onde a tinta foi aplicada (seta). À esquerda, tratamento de "Sinal Visível" (SV) em que a tinta foi aplicada na base do abdômen mantendo a exposição da mancha, à direita, tratamento "Sinal Oculto" (SO) onde a mancha abdominal foi coberta pela tinta.

### 2.3.2 Filmagens

As filmagens para o experimento foram conduzidas no Laboratório de Ecologia Evolutiva da Universidade de Brasília, durante os meses de março a junho e agosto a outubro de 2022, no período diurno, entre 14h e 16h. Foram utilizados juvenis do primeiro ao quarto instar, pois nesses estágios de vida a mancha do abdômen está mais visível e ainda não há um dimorfismo sexual acentuado. Todo o processo foi registrado por meio de filmadoras Canon Vixia (Canon, Japão), fixadas em tripés, capturando o conteúdo de cima (Figura 3.a).

A arena comportamental foi projetada no software *Tinkercad* e impressa utilizando impressora 3D modelo UP BOX+ (Tiertime, China) em plástico ABS branco, apresentando formato circular, 100 mm de diâmetro e 30 mm de altura, com abertura para inserção de divisórias (Figura 3). A porção superior da arena foi revestida de papel filme para permitir a entrada de luz e proporcionar uma melhor visibilidade.

Inicialmente, os animais foram mantidos separados por uma divisória dentro da arena experimental e aclimatados por cinco minutos. A gravação foi iniciada um pouco antes da retirada da divisória. Cada sessão de gravação teve duração aproximada de 30 minutos, com um total de 124 pareamentos.



**Figura 3.** Esquema de filmagem e Modelo 3D (feito no “Tinkercad”) da arena comportamental utilizada nos experimentos. (a) Posicionamento da câmera (1) no tripé (2) filmando a arena comportamental (3) de cima. (b) Modelo 3D da arena sobre ponto de vista oblíquo, abertura de inserção da divisória visível. (c) Arena sobre o ponto de vista vertical com divisória inserida.

As gravações foram analisadas por meio do etograma (ver resultados). Os dados comportamentais foram coletados por meio de “Registro contínuo” e “Amostragem focal”, seguindo a metodologia proposta por Altmann (1974). Os comportamentos foram registrados de duas formas: “eventos” e “estados” (Altmann, 1974). Eventos referem-se a atos instantâneos, enquanto estados são usados para comportamentos que têm duração significativa, em nosso caso, acima de cinco segundos.

Com base no etograma, registramos a “ocorrência” e “duração” de comportamentos em resposta ao display do sinal da mancha no abdômen. O início e o final de cada registro de comportamento foram marcados com base na percepção visual do receptor (rotação da cabeça, ver comportamento “Alerta” na Tabela 4) ao emissor do display, que é facilmente detectável pelas filmagens. Baseado na “ocorrência” e “duração” dos comportamentos e tratamentos (SV ou SO), determinamos vencedores, perdedores e empates para cada rodada (ver resultados).

## **2.4 Análise de dados**

Os dados de medidas corporais (por instar), número de ootecas postas, intervalos entre ecdises e oviposições foram compilados, descritos por média e o desvio padrão (DP) de cada instar, em milímetros, unidades e dias. Os dados do experimento foram analisados tanto em nível individual quanto de pareamento. Para a análise em nível individual, aplicamos um Modelo Bayesiano Multivariado de Efeitos Mistos com distribuição binomial negativa. As ocorrências de comportamentos foram consideradas como variável resposta, o tratamento do oponente (SV ou SO) como variável preditora e cada rodada de pareamento como variável aleatória. No nível de pareamento, aplicamos um Modelo Estatístico Bayesiano Multivariado com distribuição binomial negativa inflada de zeros. As ocorrências de comportamentos foram consideradas como variáveis resposta, e os pareamentos (SV-SV, SO-SO, SV-SO) foram as variáveis predictoras. Definimos a distribuição dos modelos com base na comparação dos valores de ELPD (logaritmo da densidade preditiva pontual estimada) de

modelos ajustados com distribuições *Poisson*, binomial negativa e binomial negativa inflada de zeros.

Rodamos os Modelos Bayesianos em R (R Core Team, 2021) usando o pacote *brms* (Bürkner, 2018). Para cada modelo, foram usadas quatro cadeias independentes com 5.000 iterações, 2.500 como “warm-up”, totalizando 10.000 iterações amostradas. Foram usados *priors* fracamente informativos padrão dos pacotes (Tabela Suplementar 1 no Anexo A). Avaliamos os ajustes dos modelos verificando a convergência das cadeias, a presença de transições com erros divergentes e verificações visuais das distribuições posteriores.

Aplicamos um teste qui-quadrado ( $\chi^2$ ) para avaliar a relação entre “Pareamentos” (SV-SV, SO-SO, SV-SO) e “Scores” (Vencedor/Perdedor e Empate), ambos categóricos. Para a comparação Vencedor / Perdedor dentro do pareamento SV-SO, utilizamos um teste binomial.

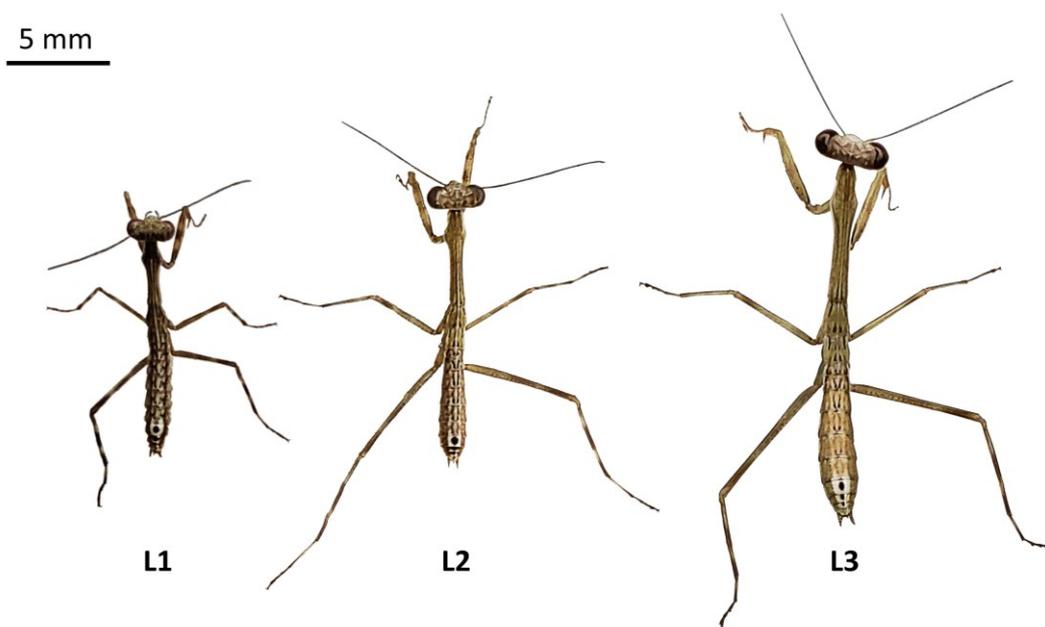
### 3. RESULTADOS

#### 3.1 Descrição da Ontogenia

**1º instar (L1):** Recém eclodidos, apresentam coloração preta/marrom escura. Geralmente medem menos de 1 cm, em média 9,8 mm (DP=0,48; N=20) de comprimento do corpo (Tabela 2). Olhos de formato globoso. Mancha contrastante de cor branca no ápice do abdômen assim como o padrão de listras nas pernas (Figura 4). Abdômen com capacidade de dobrar encostando a extremidade posterior na porção mais anterior, assumindo uma forma arredondada em vista dorsal e de “argola” em vista lateral (Figura 5.g).

**2º instar (L2):** A pigmentação preta desaparece na primeira muda (fica retida na exúvia). Indivíduos desse estágio possuem coloração marrom, e em alguns casos podem apresentar uma tonalidade verde. Medem em média 12,7 mm (DP=1,38; N=20) de comprimento do corpo (Tabela 2). Mancha do abdômen permanece com a cor na mesma intensidade que o instar anterior (Figura 4).

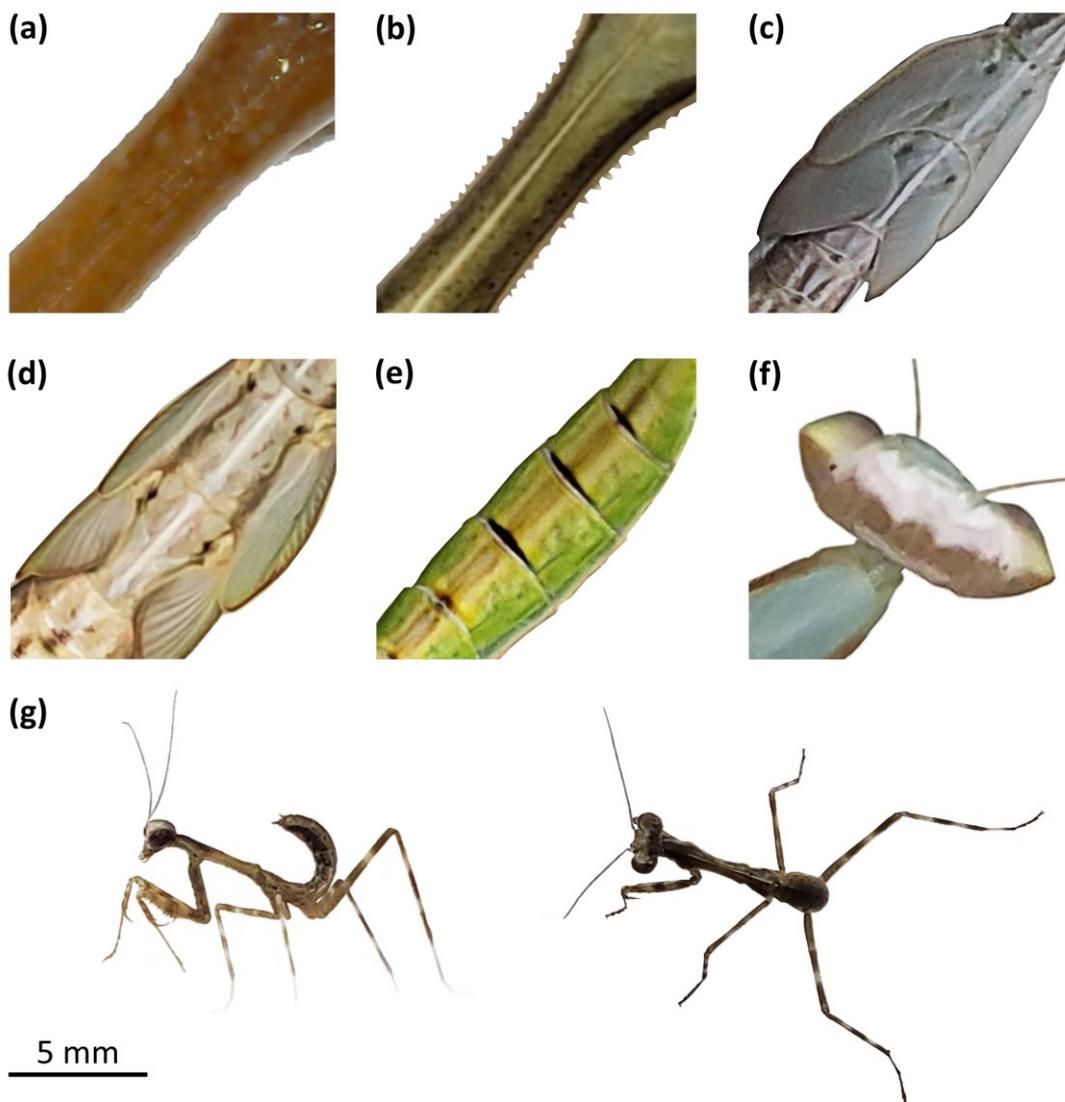
**3º instar (L3):** Aparência similar ao instar anterior, só que tendem a clarear um pouco e/ou ter diferença de coloração entre tórax (amarronzado e verde) e abdômen (amarelo e bege). Nesse estágio, indivíduos atingem o dobro de tamanho do primeiro instar, medindo em média 16,9 mm (DP=1,44; N=20) de comprimento do corpo (Tabela 2). Começa a se formar uma sutil ponta nas extremidades laterais dos olhos, característica do gênero. O dorso da cabeça passa a apresentar uma coloração branca prateada (Figura 4 e 5.f).



**Figura 4.** Os três primeiros instares de indivíduos *Oxyopsis sp.* em ordem crescente (L1 - L3).

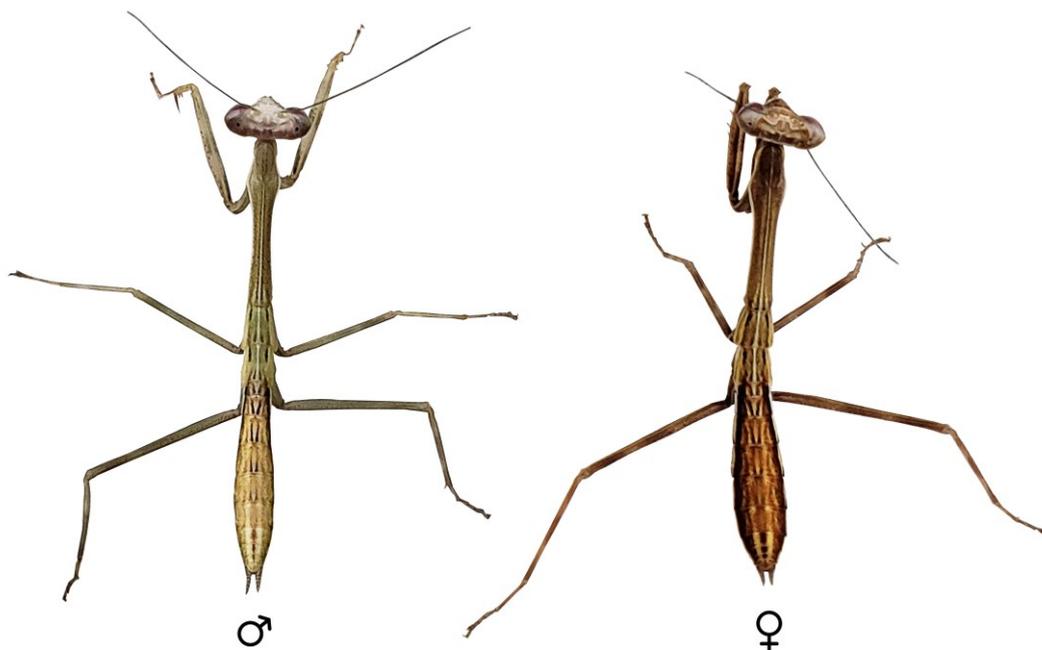
**4º instar (L4):** Indivíduos atingem 2 cm de tamanho, medindo em média 21,6 mm (DP=1,70; N=20) de comprimento total (Tabela 2). Começam a apresentar variedades de cores (verde, marrom, amarelo, avermelhado e detalhes escuros), com diferentes padrões de coloração pelo corpo, como: uma característica melanização entre base do abdômen e tórax; detalhes avermelhados distribuídos no abdômen; e um contraste de coloração entre abdômen e pronoto que é mais marcante que o instar anterior. As protuberâncias laterais dos olhos se tornam mais pontudas. A parte clara da mancha no ápice do abdômen assume tonalidade aproximada do restante do abdômen, e o ponto central preto começa a clarear na maioria dos indivíduos. Apesar disso, a mancha continua visível.

Mesmo não havendo muita diferença de comprimento de tamanho entre os sexos, é possível observar características marcantes para sexagem na largura do tronco do corpo, sendo fêmeas mais grossas e de abdômen arredondado, e os machos mais finos e de abdômen alongado. Além do número de segmentos abdominais ser uma clássica diferenciação (machos apresentam mais segmentos que fêmeas), é possível observar em fêmeas, a partir de 4º instar, pequenos espinhos na borda lateral do pronoto (Figura 5.a, b; Figura 6).



**Figura 5.** Características de indivíduos *Oxyopsis* sp. (a,b) Espinhos na borda lateral do pronoto de fêmeas de quarto instar na lupa (a) e oitavo instar (b). (c,d) Broto alar característico de sub-adultos machos (c) e fêmeas (d). (e) Listras pretas entre segmentos do abdômen, visíveis em indivíduos a partir do quinto instar. (f) Coloração branca prateada na região dorsal da cabeça em fêmea de sétimo instar. (g) Enrolamento do abdômen em ninfas de primeiro instar, em vista de perfil (à esquerda), e vista dorsal (à direita).

5 mm

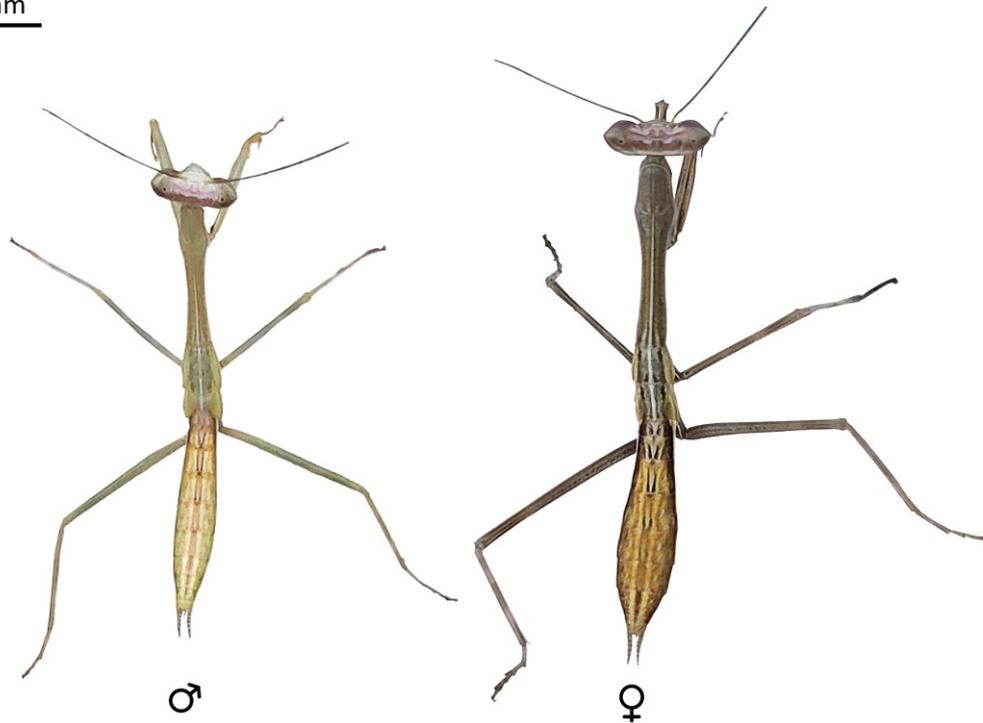


**Figura 6.** Indivíduos *Oxyopsis sp.* de quarto instar apresentado dimorfismo sexual. A esquerda, um macho (♂) e a direita uma fêmea (♀).

**5º instar (L5):** A partir desse instar, a distinção de características entre sexos é mais marcante do que no estágio anterior. Fêmeas mais grossas e machos mais finos em largura corpórea. Medem em média 26,3 mm (DP= 2,59; N=20) de comprimento total (Tabela 2). Em machos, o broto alar geralmente é um pouco maior que o das fêmeas e revela um formato das asas imaturas destacadas do corpo. Machos também apresentam cor amarelada recorrente no abdômen (Figura 7).

Dependendo da posição do abdômen, é possível ver listras pretas entre os segmentos dorsais no centro do abdômen, que ficam mais visíveis durante postura defensiva (Figura 5.e). A mancha do ápice do abdômen ainda visível na maioria dos casos, porém, com contraste reduzido quando comparado ao instar anterior. Em alguns indivíduos de cor mais clara, a mancha fica praticamente invisível (Figura 7).

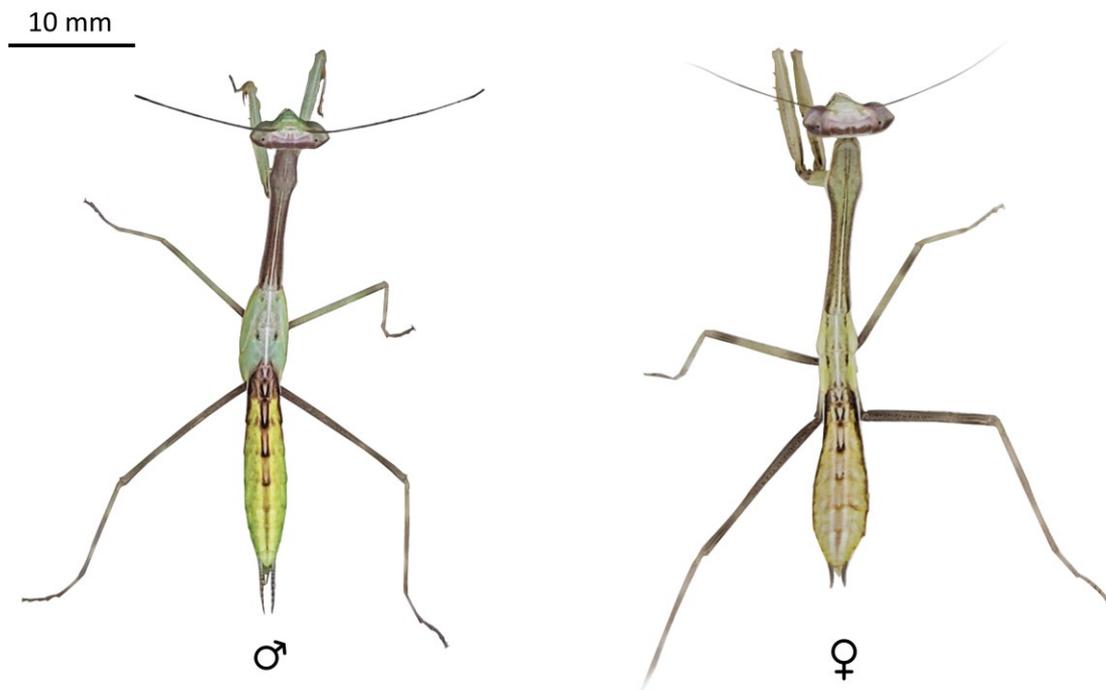
5 mm



**Figura 7.** Indivíduos *Oxyopsis sp.* de quinto instar apresentado dimorfismo sexual. À esquerda, um macho (♂) com broto alar em desenvolvimento e mancha no ápice do abdômen apagada, e, à direita, uma fêmea (♀) com mancha no ápice do abdômen ainda visível.

**6º instar (L6):** Indivíduos nesse estágio atingem a marca dos 3 cm de comprimento longitudinal, medindo em média 35mm (DP = 3,48; N=20) (Tabela 2). Os machos, em sua maioria, tornam-se sub-adultos, O broto alar dos machos expande em tamanho, cobrindo toda a base do tórax, e detalhes sutis das asas subdesenvolvidas se tornam visíveis (Figura 5. b, c; 8).

As antenas dos machos parecem ligeiramente mais grossas nos pontos de inserção, e são relativamente mais compridas em comparação à das fêmeas. Há também a marcante presença de ocelos no ápice na cabeça dos machos, estrutura bem desenvolvida em adultos. Fêmeas apresentam aparência semelhante à do quinto instar, sendo ligeiramente maiores. Em alguns poucos casos, ainda há resquícios da mancha do ápice do abdome (Figura 8).

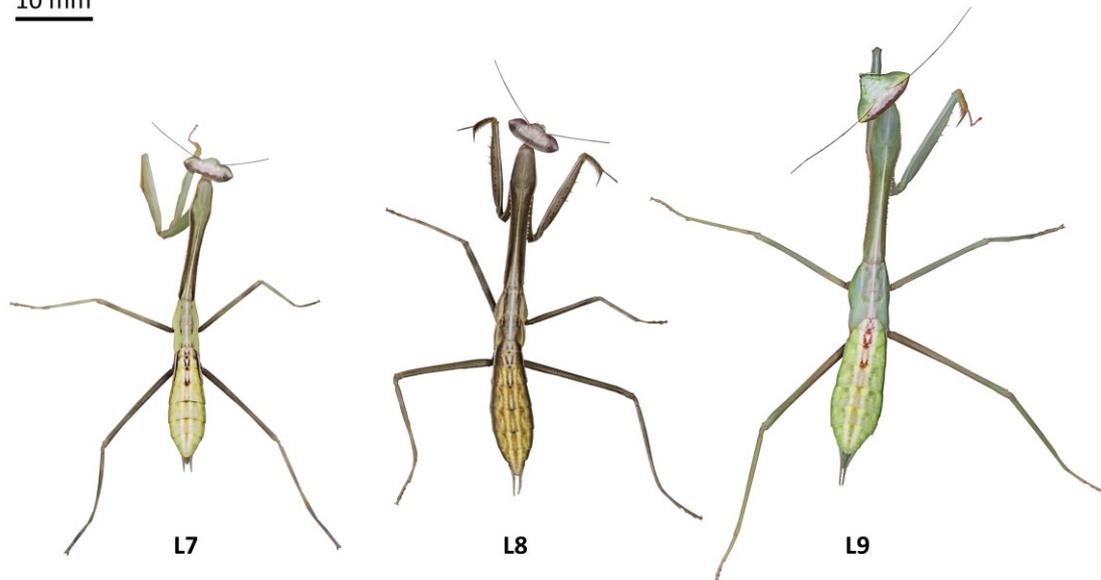


**Figura 8.** Indivíduos *Oxyopsis* sp. de sexto instar apresentado dimorfismo sexual. À esquerda, um macho sub-adulto (♂) com broto alar desenvolvido, e, à direita, uma fêmea (♀).

**7º instar** Esse intervalo é predominado por fêmeas imaturas. Alguns machos imaturos podem chegar ao sétimo instar com uma muda extra. Estes são similares ao sexto instar, só que maiores em tamanho. O mesmo pode ocorrer com fêmeas sub-adultas de nono instar. A identificação de sub-adultos é feita pelo broto alar proeminente (Figuras 5 ,8 e 9).

**8º - 9º instares:** Período sub-adulto da maioria das fêmeas. Assim como os machos de sexto instar, o broto alar aparece bem desenvolvido. O nono instar tende a ser maior, sendo sua medida média 59,5 mm (DP=4,43; N=5), que é bem aproximada das formas adultas (Tabela 2). Apresentam uma grande variedade de combinações de colorações, incluindo detalhes em vermelho e preto na base do abdômen, nas pernas e em volta do pronoto (Figura 9).

10 mm



**Figura 9.** Os três últimos instares de *Oxyopsis* sp. fêmeas, em ordem crescente (L7-L9).

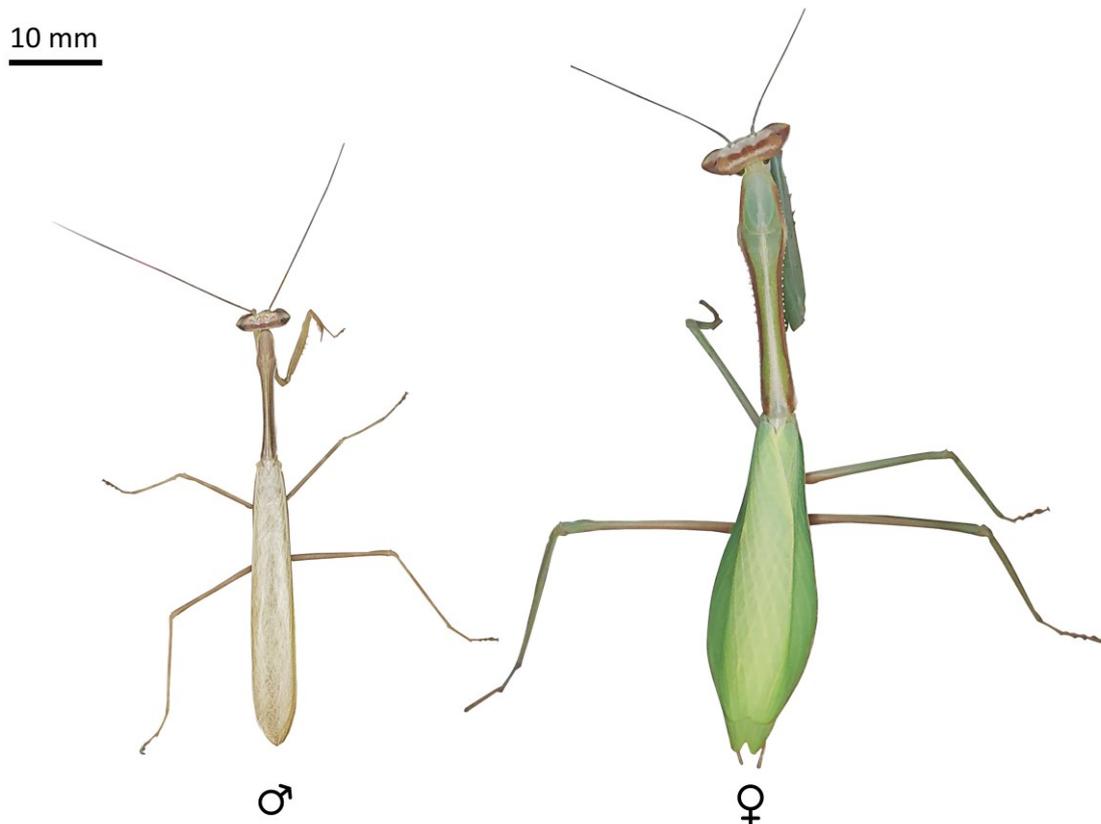
**Adultos:** A coloração em adultos do gênero *Oxyopsis* varia do verde ao amarelado/marrom, incluindo alguns detalhes em tons avermelhados. O mais comum é a expressão da coloração verde (Tabela Suplementar 5 no Anexo A; Figuras 10 e 11).

Os *Oxyopsis* sp. analisados apresentaram diferentes números de instares totais dependendo do sexo. Machos geralmente apresentaram sete instares, enquanto fêmeas apresentaram nove. Em alguns poucos indivíduos, machos apresentaram 6 ou 8 e fêmeas 8 ou 10 instares ao todo (Tabela Suplementar 4 no Anexo A). Estes desenvolvimentos inusuais (precoces ou tardios) ocorreram independente de qual ooteca os indivíduos nasceram.

Dias antes da última ecdise, é possível ver o broto alar protuberante. Antes da maturação, ninfas apresentam capacidade de arquear abdômen para cima, em direção à cabeça. Com a maturação alar, o abdômen fica reto, rente ao ângulo das asas quando posicionadas em repouso.

Ambos os sexos apresentam asas. Em fêmeas, a tégmina apresenta a mesma cor do corpo (Figuras 10 e 11). As asas posteriores são translúcidas com pontos verdes ou amarelos (dependendo da cor predominante no indivíduo).

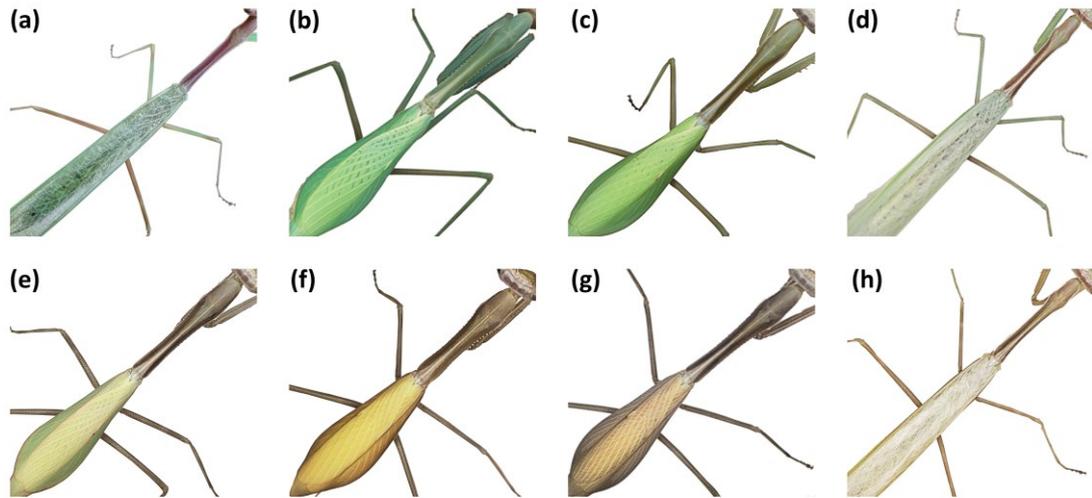
Quando fechadas (posição regular), as asas cobrem o abdômen até a extremidade posterior. As asas são estruturas importantes durante displays deimáticos devido ao posicionamento característico da estrutura durante a postura defensiva (Figura 12). Em machos os dois pares de asas são translúcidos. Quando fechadas, as asas ultrapassam um pouco o abdômen. Machos também utilizam as asas durante o display deimático, mas diferentemente das fêmeas, eles também usam as asas para o voo.



**Figura 10.** *Oxyopsis sp.* adultos, A esquerda, um macho (♂), e a direita uma fêmea (♀).

Fêmeas apresentaram em média 60,5 mm (DP=5,90; N=15) de comprimento e fazem em média três posturas de ootecas (DP=1,11; N=79), com a primeira oviposição ocorrendo dois meses após a última muda (Tabela Suplementar 6 no Anexo A). O estágio adulto de fêmeas durou em torno de seis meses, e o ciclo de vida completo foi mais de um ano. Machos apresentaram em média 44,4 mm (DP=3,88; N=15) de comprimento total incluindo as asas, e

viveram pouco menos de um mês após atingirem a forma adulta, totalizando em torno de cinco meses de vida (Tabelas 2 e 3).



**Figura 11.** Variação de cores em adultos de *Oxyopsis* sp. machos (a,d,h) e fêmeas (b,c,e,f,g).

**Tabela 2.** Diferenças de comprimento do corpo (média de mm  $\pm$  desvio padrão DP) entre instares e sexo.

Instar	N	Geral $\pm$ DP	Machos $\pm$ DP	Fêmeas $\pm$ DP
1	20	9,84 $\pm$ 0,48	10,08 $\pm$ 0,43	9,73 $\pm$ 0,43
2	20	12,71 $\pm$ 1,38	13,21 $\pm$ 1,74	12,71 $\pm$ 1,11
3	20	16,93 $\pm$ 1,44	16,97 $\pm$ 1,56	16,87 $\pm$ 1,33
4	20	21,69 $\pm$ 1,70	23,18 $\pm$ 1,66	21,13 $\pm$ 1,40
5	20	26,38 $\pm$ 2,59	26,90 $\pm$ 2,73	26,24 $\pm$ 2,39
6	20	35,21 $\pm$ 3,48	37,47 $\pm$ 3,24	33,35 $\pm$ 2,70
7	10	-	-	39,73 $\pm$ 5,03
8	10	-	-	53,01 $\pm$ 4,56
9	5	-	-	59,54 $\pm$ 4,43
Adulto	30	-	44,44 $\pm$ 3,88 (N=15)	60,49 $\pm$ 5,90 (N=15)

**Tabela 3.** Duração entre instares (média de dias  $\pm$  desvio padrão DP) geral, para machos (N=135) e fêmeas (N=127).

Instar	Geral $\pm$ DP	Machos $\pm$ DP	Fêmeas $\pm$ DP
1	18 $\pm$ 3,80	18 $\pm$ 6,21	18 $\pm$ 6,30
2	15 $\pm$ 2,80	15 $\pm$ 2,76	15 $\pm$ 3,40
3	16 $\pm$ 3,34	16 $\pm$ 6,35	16 $\pm$ 10,91
4	28 $\pm$ 8,40	30 $\pm$ 14,07	29 $\pm$ 11,88
5	27 $\pm$ 9,18	29 $\pm$ 15,90	27 $\pm$ 12,03
6	32 $\pm$ 8,90	25 $\pm$ 10,87	28 $\pm$ 10,50
7	31 $\pm$ 8,00	39 $\pm$ 7,40	30 $\pm$ 9,83
8	31 $\pm$ 6,50	-	30 $\pm$ 8,28
9	30 $\pm$ 8,38	-	30 $\pm$ 8,34
Adulto	-	24 $\pm$ 19,8	197 $\pm$ 31,87
Total	-	162 $\pm$ 23,5	383 $\pm$ 37,7



**Figura 12.** Posição de display deimático em fêmeas adultas de *Oxyopsis* sp.

### 3.2 Comportamentos

O etograma consiste em 10 comportamentos agrupados em quatro categorias: "Comunicação", "Esquivo", "Agressivo" e "Neutro" (Tabela 4). A categoria "Comunicação" compreende o display de sinais do emissor e o comportamento resposta de um receptor, resultando em display mútuo. Dos 10 comportamentos registrados, apenas dois ("Ataque" e "Fuga") foram tratados como eventos.

**Tabela 4.** Etograma com foco nos comportamentos de interação intraespecífica entre mantódeos juvenis do gênero *Oxyopsis* sp., incluindo também alguns comportamentos individuais (Categoria IV: Neutro). \* "E" sobrescrito = comportamentos do tipo "evento".

COMPORTAMENTO	DESCRIÇÃO
<b>Categoria I: Comunicação</b>	
Display	Postura defensiva em resposta à interação ou percepção de oponente. Abdômen e tórax ficam erguidos, apresentando achatamento dorsoventral do abdômen, como também a torção da região apical, de forma que a ponta fica arqueada para trás. O abdômen pode apresentar uma leve inclinação para um dos lados durante o processo (Vídeo 7 no Anexo B). A visibilidade da mancha fica voltada para o campo de visão do oponente. Os membros locomotores podem apresentar movimento de balanço em pêndulo (sentido anteroposterior ou lateral). A posição das pernas raptorais apresenta algumas variações: (I) Retração rente à porção ventral do tórax em posição de "boxer"; (II): Postura parcialmente erguidas e contraídas lateralmente no nível da cabeça; (III) Extensão parcial ou total para cima ou em "T" semelhante ao que é registrado em "display deimático" em indivíduos adultos (Figura 13; Vídeos 1-7 Anexo B).
<b>Categoria II: Esquivo</b>	
Afastamento	Locomoção oposta ao outro, e mantendo contato visual. Pode apresentar pernas raptorais contraídas rente ao tórax, assumindo postura de "boxer" (locomoção lenta) ou locomoção normal usando os três pares de pernas (Vídeo 1 no Anexo B).

Imobilidade	Indivíduo fica completamente imóvel após interação ou percepção de possível agressor. Geralmente antecedido por “Fuga”. Pode ser apresentado um tipo de display críptico onde o mantódeo estica o corpo inteiramente ou parcialmente de forma a se assemelhar a um item inanimado (Vídeo 2 no Anexo B).
Fuga <sup>E</sup>	Afastamento abrupto do oponente, normalmente em resposta à aproximação, display ou ataque da outra parte, podendo apresentar passos rápidos, corrida e saltos (Vídeos 1-3 no Anexo B)

---

### **Categoria III: Agressivo**

Aproximação	Locomoção direcionada ao outro, mantendo contato visual. Pode apresentar pernas raptorais contraídas rente ao tórax, assumindo postura de “boxer” (locomoção lenta), ou locomoção normal usando os três pares de pernas (Vídeo 5 no Anexo B).
Ataque <sup>E</sup>	Par de pernas raptorais disparam movimentos rápidos de contração e extensão contra o oponente, movimento semelhante ao de captura de presas. Não necessariamente envolve contato direto (Vídeos 5 e 6 no Anexo B).

---

### **Categoria IV: Neutro**

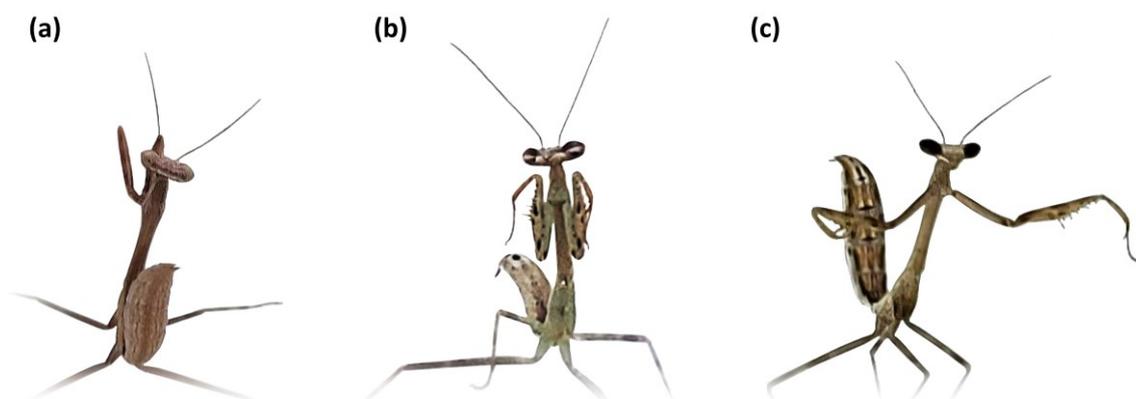
Alerta	Caracterizado por rotação / posicionamento abrupto do ângulo da cabeça (podendo incluir vibração de antenas) em direção ao oponente. Indivíduo permanece estacionado. Antecede os comportamentos de “Comunicação”, “Esquivo” e “Agressivo” (Vídeos 1 - 4 e 7 no Anexo B).
Autolimpeza	Manutenção geralmente higiênica da cabeça, apêndices locomotores e sensoriais, utilizando primariamente estrutura situada no fêmur da perna raptorial chamada “escova” (Terra & Agudelo, 2012), além do auxílio das peças bucais.
Inatividade	Indivíduo em repouso, geralmente com o par de pernas raptorais em “posição de oração”. Diferente de “Imobilidade”.
Locomoção	Indivíduo desloca o corpo de um lado para o outro utilizando os três pares de membros locomotores. Difere-se dos comportamentos “Afastamento” e “Aproximação” pois não é uma interação entre indivíduos.

---

Em cada rodada, foram relacionados comportamentos resposta de ocorrência e duração predominantes à cenários de “Empate” e “Desempate” (Scores). Os empates ocorreram quando foram apresentados o mesmo tipo de resposta em ambos (e.g. "Agressivo" versus "Agressivo"), ou quando houve mais comportamentos do tipo "Neutro" e/ou "Comunicação". Os desempates ocorreram quando ficou estabelecido uma dinâmica de dominância e submissão, determinando assim “Vencedor” e “Perdedor” respectivamente (Tabela 5).

**Tabela 5.** Condições em que foram estabelecidos os “Scores” de cada rodada (Empate e Desempate), baseadas na combinação (versus) de comportamentos resposta predominantes (Comunicação, Esquivo, Agressivo e Neutro). \* Tracejado (-) indica o lado sinalizador e que não apresentou comportamento resposta.

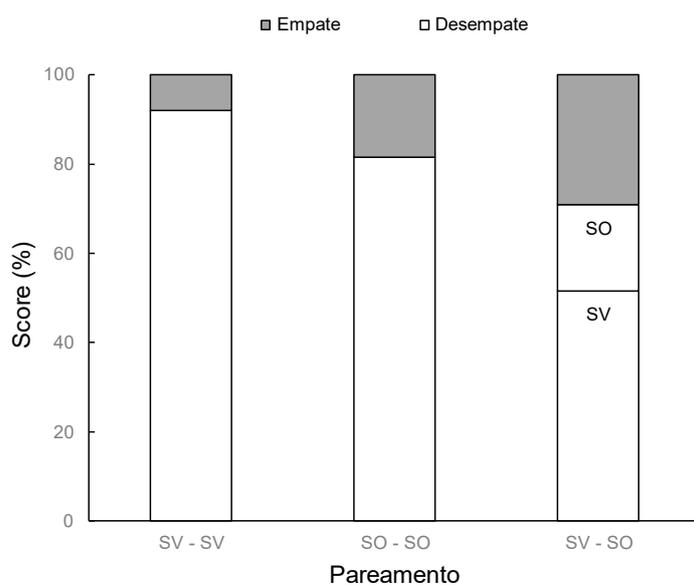
Desempate		Empate	
Vencedor	Perdedor		
Comunicação	Esquivo	Comunicação	Comunicação
Agressivo	Comunicação	Comunicação	Neutro
Agressivo	Esquivo	Esquivo	Esquivo
Neutro	Esquivo	Agressivo	Agressivo
-	Esquivo	Neutro	Neutro
Agressivo	-	Neutro	-
		-	Comunicação



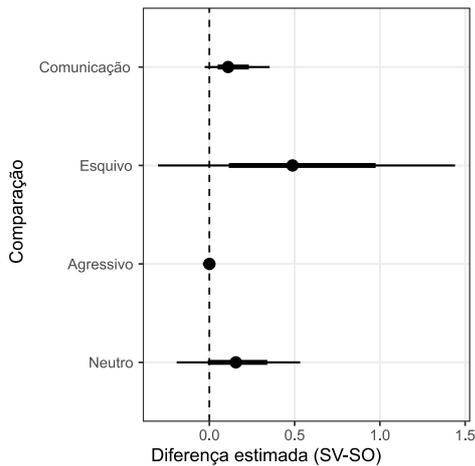
**Figura 13.** Comportamento display em juvenis de louva-deus do gênero *Oxyopsis* e algumas variações performáticas (Tabela 4). (a) Postura mais sutil do display, caracterizado apenas pela dobra na ponta do abdômen. Os outros displays subsequentes apresentam-se de forma mais expansiva, além da dobra na ponta do abdômen, é assumindo posições ritualizadas do par de pernas raptorais, sendo por um lado caracterizado pela retração desses membros rente ao corpo (b), e por outro, as pernas raptorais são distalmente estendidas em relação ao corpo (c).

Dos 124 pares testados, em 83 ocorreram displays com resposta comportamental do receptor, sendo 27 no par “SO-SO”, 25 no par “SV-SV” e 31 no par “SV-SO”. O valor de p calculado indicou associação estatisticamente não significativa entre as variáveis “Pareamento” e “Score” ( $\chi^2= 3.949$ ,  $df = 2$ , valor- $p = 0.139$ ).

Dentro do tratamento SV-SO, há suporte para uma maior chance de vitória do indivíduo SV (teste binomial,  $N_{vitorias} = 16$ ,  $N_{rodadas} = 22$ ,  $p = 0,053$ ; IC 95% = [0,50, 0,89]; Figura 14). Na análise de nível individual, há fraca evidência de maiores ocorrências de “Comunicação” e “Esquivo” quando o oponente está no tratamento “SV” comparado ao tratamento “SO” (Figura 15; Tabela Suplementar 2 no Anexo A).

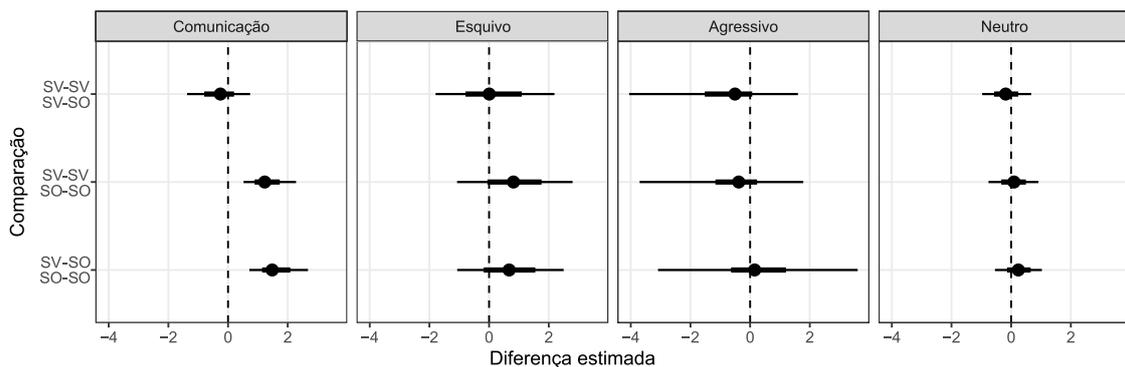


**Figura 14.** Gráfico em barras representando a porcentagem dos scores (“Empate” e “Desempate”) distribuídos entre os três tipos de pareamento (“SV-SV”, “SO-SO”, “SV-SO”). Na terceira barra (SV-SO), a parte branca esta subdividida em “Vencedores” de cada tratamento, o que significa que os indivíduos “SV” ganharam mais que “SO”. \* SV=Sinal visível; SO= Sinal oculto.



**Figura 15.** Comparação estatística do comportamento individual quando o oponente era “Sinal visível” SV ou “Sinal Oculto” SO (SV menos SO). Círculo denota a moda. Linhas grossas e finas indicam intervalos de credibilidade de 67% e 95%.

Houve também uma forte correlação positiva entre Comunicação, Esquivo e comportamentos Agressivos no nível-rodada (Comunicação x Esquivo = 0,64 [0,05, 0,95]; Comunicação x Agressivo = 0,77 [0,51, 0,94]; Esquivo x Agressivo = 0,67 [0,13, 0,94]; média e intervalo de credibilidade de 95%). Para a análise do nível de pareamento, fica evidente que há mais “Comunicação” quando o pareamento é “SV-SV” e “SV-SO” do que quando é “SO-SO” (Figura 16; Tabela Suplementar 3 no Anexo A).



**Figura 16.** Comparação estatística de comportamentos ao nível de pareamento. Os pares são compostos por uma combinação de mantódeos com mancha abdominal Visível (SV) / Oculto (SO). Há evidências claras de que os pares SV-SV e SV-SO tiveram mais ocorrências de “Comunicação” do que nos pares SO-SO. Círculo denota moda. Linhas grossas e finas indicam intervalos de credibilidade de 67% e 95%.

## 4. DISCUSSÃO

### 4.1 Ontogenia

O primeiro instar de *Oxyopsis* sp. é muito marcante pela sua coloração escura. Apesar do corpo alongado, poderia ser um suposto caso de mirmecomorfia (mimetismo de formigas; Mclver & Stonedahl, 1993). Além da cor, a aparência do abdômen, ao arquear a ponta em direção ao tórax, produz uma aparência arredondada que se assemelha à silhueta de algumas formigas (observação pessoal) quando vistos de costas ou dorsalmente. Mirmecomorfia é uma estratégia que permite a mantódeos se deslocar e forragear ativamente sem chamar atenção de predadores, como foi registrado no gênero *Nesoxypilus* (Milledge, 1990) e na espécie *Mantillica nigricans* (Agudelo & Rafael, 2014). Em muitos casos, o mimetismo com formigas é exclusivo de imaturos nos instares iniciais, como no caso das espécies *Catasigerpes occidentalis*, *Miomantis aurea*, *Miomantis paykullii*, *Panurgica compressicollis*, *Phyllocrania paradoxa*, *Polyspilota aeruginosa*, *Pseudocreobotra ocellata*, *Sphodromantis lineola*, *Tarachodes afzelii* (Edmunds, 1972;1976), *Acontista concinna* (Scherrer & Aguiar, 2021) e *Euantissa pulchra* (Vanitha et al., 2022).

*Oxyopsis* apresentaram um número relativamente alto de instares; Algumas fêmeas atingiram a fase adulta no décimo instar, quando a variação dos números de instares em Mantodea fica geralmente entre cinco e sete (Terra & Agudelo, 2012). A coloração de mantódeos *Oxyopsis* sp. adultos geralmente é esverdeada podendo variar entre tons marrons e amarelados (ver resultados; Beebe et al., 1952; Anteparra et al., 2013). Da mesma forma, mantódeos da espécie *Mantis religiosa* apresentam tonalidades semelhantes aos nosso grupo de estudo, e aparentam estar correlacionadas com a vegetação e condições climáticas. A ocorrência de indivíduos *M. religiosa* de coloração condizente com o substrato pode ser explicada pela seleção natural por predação e/ou possível preferência de habitat (Battiston & Fontana, 2010). Como nossos indivíduos foram criados em meio artificial, não há como relacionar influência da vegetação.

As descrições relativas ao dimorfismo sexual (e.g., aparência corporal e coloração de asas) encontrados nos indivíduos aqui analisados foram condizentes com o que foi descrito em outros trabalhos com adultos do gênero

*Oxyopsis* (Giglio-Tos, 1914; Rehn, 1920; Beebe et al., 1952; Anteparra et al., 2013). Alguns poucos trabalhos descreveram a coloração do animal em vida (Beebe et al, 1952; Anteparra et al., 2013). A descrição de coloração feita por Beebe et al. (1952) em espécimes de *O. robicunda* ocorrem igualmente em nossos mantódeos, em específico a coloração branca prateada e detalhes avermelhados na cabeça.

## 4.2 Comportamentos

De acordo com nossa hipótese, a mancha é um sinal para coespecíficos imaturos que reduz a probabilidade de interações agressivas. Nesse sentido, quando analisamos o “score” dos “pareamentos” “SV-SO”, tal tratamento pareceu ser determinante para a vitória dos indivíduos “SV”. Além disso, houve mais “comunicação” nos pares onde a mancha estava visível (SV). Porém, contrário à nossa hipótese, o número de ocorrências de comportamentos agressivos foi baixo e semelhante em todos os tratamentos. Os ataques observados não escalonaram em confrontos físicos. Em raras observações (sem display), houve casos de perseguição de membros da mesma espécie como se fossem uma presa. Em um contexto natural, acontecimentos como esse podem ser ainda mais raros em indivíduos saudáveis, devido a comportamentos crípticos e às tendências de dispersão das ninfas mais jovens.

O display apresentado por imaturos de *Oxyopsis* sp. é muito semelhante ao observado em ninfas de *Stagmatoptera biocellata*, no qual o comportamento foi registrado como displays deimáticos por Balderrama & Maldonado (1973). Ademais, *Oxyopsis* sp. jovens e adultos compartilham quase a mesma postura defensiva (posição de pernas raptorais), que é referida como display deimático em indivíduos adultos (Crane, 1952; Vidal-Garcia et al., 2020).

Além disso, ninfas de *Pseudocreobotra wahlbergi* revelam uma grande mancha no abdômen em resposta à presença de coespecíficos (MacKinnon, 1970). Esse comportamento é semelhante aos que observamos em *Oxyopsis*. Outros displays possivelmente territoriais foram observados em ninfas em um estudo descritivo de espécies de mantódeos da República de Gana. Esses incluíram os seguintes: (I) *Pseudocreobotra ocellata* e *Panurgica*

*compressicollis*, que exibem uma mancha colorida circular conspícua no abdômen para ninfas de tamanho semelhante; (II) *Amorphoscelis lagrecai*, que balançam seus cercos alongados; (III) *Oxypilus hamatus* e *Catasigerpes occidentalis*, que realizam postura de “boxer”. Em todos esses casos, foi observada resposta de recuo de um ou de ambos os indivíduos, e parece estar relacionada ao reconhecimento intraespecífico (Edmunds, 1972; 1976).

A coloração exibida em comportamentos deimáticos dos mantódeos adultos pode ser evolutivamente adaptada à visão de aves e mamíferos, que são seus principais predadores (Crane, 1952; Maldonado, 1970). Em *Oxyopsis*, a mancha preta com contorno branco amarelado presente no abdômen dos juvenis (até o quinto instar) pode ser resultado da seleção por parte do sistema sensorial dos mantódeos. Os mantódeos têm visão limitada de cores (Towner & Gartner, 1994), embora haja evidências de que eles respondem visualmente aos contrastes de presas em movimento e itens não-presas (e.g. gotículas de água) (Prete, 1992a). Diversas espécies, como *Sphodromantis lineola* (Prete, 1992a; 1992b; Prete et al., 1996), *Euchomenella macrops* (Prete et al., 2012), *Rhombodera basalis*, *Deroplatys lobata*, *Hierodula membranacea* e *Miomantis* sp. (Prete et al., 2013), mostraram respostas mais fortes a estímulos artificiais pretos sobre um fundo branco do que o contrário.

Portanto, é possível que em *Oxyopsis* sp. a mancha abdominal preta e branca possa ter evoluído por fornecer uma vantagem na detecção imediata de oponentes co-específicos, como sugerido por Edmunds (1976) para outros gêneros. Considerando os achados de Prete et al., (2012, 2013), onde a detecção foi mais eficaz em estímulos mais escuros contra fundos mais claros, existe a possibilidade de que a mesma via sensorial usada para detectar presas, com base em sinais de contraste, também possa favorecer o reconhecimento intraespecífico em juvenis de *Oxyopsis*.

A partir do quinto instar, as ninfas de *Oxyopsis* sp. perdem visibilidade significativa da mancha do ápice do abdômen. Em vez disso, listras pretas aparecem entre os segmentos dorsais, permanecendo ocultas em sua postura regular. Dito isso, e com base nas discussões anteriores, é possível inferir que há diferentes tipos de defesas secundárias de acordo com a fase de vida dos

mantódeos de estudo. Adicionalmente, fazendo o paralelo de coloração e reconhecimento entre coespecíficos, foi observado em ninfas do gênero *Oxypilus*, diferenças de coloração das pernas raptorais entre ninfas dos primeiros três instares e ninfas a partir do quarto instar. Isto poderia ser uma pista para orientar ninfas mais novas na detecção de ninfas mais velhas através do padrão de cores, sem a necessidade de avaliar de perto o tamanho e correr um alto risco de predação (Edmunds, 1976).

## 5. CONCLUSÃO

Características observadas nos indivíduos *Oxyopsis* sp. contribuíram para o melhor entendimento de sua biologia, desde variações de aparência observadas ao longo do desenvolvimento (úteis para detecção do estágio de vida e sexagem de imaturos) até informações temporais, podendo auxiliar em estimativas de ciclo de vida de espécimes em meio natural. Entretanto, ficam como perspectivas futuras, o acréscimo de dados quantitativos de coloração (e.g. medidas de refletância), como também, informações mais detalhadas da morfologia e, sobretudo, a identificação dos indivíduos estudados no nível espécie.

A associação entre respostas comportamentais e tratamentos apresentada em nossos resultados, sugere que os indivíduos “sinal visível” eram mais propensos a serem vitoriosos. Além disso, quando o tratamento “SV” estava presente (“SV-SV” e “SV-SO”) houve mais displays mútuos (comunicação) quando comparados ao pareamento “SO-SO”. Portanto, a mancha abdominal das ninfas de *Oxyopsis* sp. pode atuar como um sinal visual entre coespecíficos. Porém, a baixa presença de agressividade entre os tratamentos, pode indicar existência de outras variáveis determinantes ainda não exploradas (e.g. massa e diferença entre os sexos).

## REFERENCIAS

- Agudelo, A.A.R., Lombardo, F., & Jantsch, L. J. (2007). Checklist of the Neotropical mantises (Insecta, Dictyoptera, Mantodea). *Biota Colombiana*, 8(2), 105–158. <https://doi.org/10.21068/bc.v8i2.188>
- Alcock, J. (2009). *Animal behavior: an evolutionary approach* (9th ed.). Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates, Inc.
- Altmann, J. (1974). *Observational Study of Behavior: Sampling Methods*. *Behaviour*, 49(3), 227–267. <https://doi.org/10.1163/156853974x00534>
- Anteparra, M., Acuy, M., Granados, L. (2013) Descripción de Algunas Especies De Mantodea Colectadas en El Parque Nacional de Tingo María, Huánuco. *Investigación y Amazonía*, 3 (1): 15-19. ISSN 2223-8429
- Avendano, J. M., & Sarmiento, C.E. (2011). Allometry and ontogeny in *Callibia diana* Stål (Mantodea: Acanthopidae). *Neotropical entomology*, 40 4, 462-9. <https://doi.org/10.1590/S1519-566X2011000400009>
- Azevedo, C. S., Barçante, L., Teixeira, C.P. (2018) *Comportamento animal: Uma introdução aos métodos e à ecologia comportamental*. Curitiba:Appris.
- Balderrama, N., & Maldonado, H. (1973). Ontogeny of the behavior in the praying mantis. *J. InsectPhysiol.* 19(2), 319-336. [https://doi.org/10.1016/0022-1910\(73\)90108-X](https://doi.org/10.1016/0022-1910(73)90108-X)
- Battiston, R. (2008). Mating behavior of the mantid *Ameles decolor* (Insecta, Mantodea): courtship and cannibalism. *Journal of Orthoptera Research*, 17(1), 29-33. [https://doi.org/10.1665/1082-6467\(2008\)17\[29:MBOTMA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1665/1082-6467(2008)17[29:MBOTMA]2.0.CO;2)
- Battiston, R. & Fontana, P. (2010). Colour change and habitat preferences in *Mantis religiosa*. *Bulletin of Insectology*. 63. 85-89. [https://www.researchgate.net/publication/233852079\\_Colour\\_change\\_and\\_habitat\\_preferences\\_in\\_Mantis\\_religiosa](https://www.researchgate.net/publication/233852079_Colour_change_and_habitat_preferences_in_Mantis_religiosa)

- Battiston, R. & Picciau, L. (2008). Contribution to the knowledge of Mantodea of Ecuador with description of the male of *Pseudoxyops perlpulchra* W.w. (Mantodea). *Memories on Biodiversity*, 1, 19-30
- Beebe, W., Crane, J., & Hughes-Schrader, S. (1952). An annotated list of the mantids (Orthoptera, Mantoidea) of Trinidad, B.W.I. *Zoologica: scientific contributions of the New York Zoological Society*. 37, 245-258.  
<https://doi.org/10.5962/p.203470>
- Brannoch S.K., Wieland F., Rivera J., Klass K-D, Béthoux O., Svenson G.J. (2017) Manual of praying mantis morphology, nomenclature, and practices (Insecta, Mantodea). *ZooKeys* 696: 1-100.  
<https://doi.org/10.3897/zookeys.696.12542>
- Cleal, K. S., & Prete, F. R. (1996). The predatory strike of free ranging praying mantises, *Sphodromantis lineola* (Burmeister). II: Strikes in the horizontal plane. *Brain, behavior and evolution*, 48(4), 191–204.  
<https://doi.org/10.1159/000113197>
- Clutton-Brock, T.H., & Albon, S.D. (1979). The Roaring of Red Deer and the Evolution of Honest Advertisement. *Behaviour*, 69(3-4), 145-170.  
<https://doi.org/10.1163/156853979X00449>
- Crane, J. (1952). A comparative study of innate defensive behaviour in Trinidad mantises (Orthoptera, Mantoidea). *Zoologica* 37, 259-293.  
<https://doi.org/10.5962/p.203471>
- Drinkwater, E., Allen, W. L., Endler, J. A., Hanlon, R. T., Holmes, G., Homziak, N. T., Kang, C., Leavell, B. C., Lehtonen, J., Loeffler-Henry, K., Ratcliffe, J. M., Rowe, C., Ruxton, G. D., Sherratt, T. N., Skelhorn, J., Skojec, C., Smart, H. R., White, T. E., Yack, J. E., Young, C. M., Umbers, K. D. L. (2022). A synthesis of deimatic behaviour. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 97(6), 2237–2267.  
<https://doi.org/10.1111/brv.12891>

- Edmunds, M. (1976). The defensive behaviour of Ghanaian praying mantises with a discussion of territoriality. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 58(1), 1–37. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1976.tb00818.x>
- Edmunds, M. & D. Brunner. (1999). Ethology of defenses against predators, pp. 276–299. *In* F. R. Prete, H. Wells, P. H. Wells, and L. E. Hurd. *The praying mantid*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD, and London, United Kingdom.
- Ehrmann R. (2002) *Mantodea Gottesanbeterinnen der Welt Natur und Tier* - Verlag GmbH. 519 p.
- Faria, L.R.R., Pie, M.R., Salles, F.F. & Soares, E.D.G. (2020) The Haeckelian shortfall or the tale of the missing semaphoronts. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*. <https://doi.org/10.1111/jzs.12435>
- Giglio-Tos, E. (1914) Mantidi esotici. VII. Vatiidae. *Boll. Musci Zool. Anat. comp. R. Uni. Torino*, 39, 1-87
- Hack, M. A. (1997). Assessment strategies in the contests of male crickets, *Acheta domesticus* L. *Animal Behaviour*, 53, 733–747. <https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0310>
- Holwell, G. I., Barry, K. L., & Herberstein, M. E. (2007). Mate location, antennal morphology, and ecology in two praying mantids (Insecta: Mantodea). *Biological Journal of the Linnean Society*, 91(2), 307–313. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2007.00788.x>
- Jayaweera, A., Rathnayake, D. N., Dean, B., and Barry, K. L. (2019). Chemical signalling and context dependent polyandry in the false garden mantid *Pseudomantis albofimbriata* (Mantodea: Mantidae). *Austral Entomology*, 58: 463 - 468. <https://doi.org/10.1111/aen.12341>

- Kappeler P. M. (2022). *Animal behaviour: an evolutionary perspective* (Switzerland: Springer Nature). <https://doi.org/10.1007/978-3-030-82879-0>
- Kjernsmo, K., & Merilaita, S. (2013). Eyespots divert attacks by fish. *Proceedings. Biological sciences*, 280(1766), 20131458. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.1458>
- Kjernsmo, K., Grönholm, M., & Merilaita, S. (2016). Adaptive constellations of protective marks: Eyespots, eye stripes and diversion of attacks by fish. *Animal Behaviour*, 111, 189–195. DOI:[10.1016/j.anbehav.2015.10.028](https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.10.028)
- Kolnegari M. (2020) Mating behavior of the Persian boxer mantid, *Holaptilon brevipugilis* (Mantodea: Mantidae). *Journal of Orthoptera Research* 29(1): 35-39. <https://doi.org/10.3897/jor.29.37595>
- Kynaston, S. E., McErlain-Ward, P., & Mills, P. J. (1994). Courtship, mating behaviour and sexual cannibalism in the praying mantis, *Sphodromantis lineola*. *Animal Behaviour*, 47(3), 739–741. <https://doi.org/10.1006/anbe.1994.1103>
- Lombardo, F., & Agabiti, B. (2001). The Mantids from Ecuador, with Some Biogeographic Considerations. *Journal of Orthoptera Research*, 10(1), 89–104. <http://www.jstor.org/stable/3503678>
- MacKinnon, J. (1970). Indications of Territoriality in Mantises. *Zeitschrift Für Tierpsychologie*, 27(2), 150–155. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1970.tb01869.x>
- Maldaner, C. (2019). *Morfologia comparada da genitália feminina de Mantodea (Dictyoptera)* [Tese de Doutorado - ENT, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia]. Repositório do INPA <https://repositorio.inpa.gov.br/handle/1/38507>
- Maldonado, H. (1970). The deimatic reaction in the praying mantis *Stagmoptera biocellata*. *J. Comp. Physiol.* 58,60-71. <https://doi.org/10.1007/BF00297812>

- Manning, A. and Dawkins, M. (1998). An introduction to animal behaviour (Ed.5). Cambridge: Cambridge University Press.
- Maxwell, M. R., Barry, K. L., & Johns, P. M. (2010). Examinations of female pheromone use in two praying mantises, *Stagmomantis limbata* and *Tenodera aridifolia sinensis* (Mantodea: Mantidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 103(1), 120–127.  
<https://doi.org/10.1603/008.103.0115>
- Maxwell M.R. (2014) Developmental patterns in *Stagmomantis limbata* (Mantodea: Mantidae): variation in instar number, growth, and body size. *Journal of Orthoptera Research*. 23(1):49–58. doi:10.1665/034.023.0104.
- Maynard Smith. J. & Harper D. (2003). *Animal Signals*. Oxford, Oxford University Press.
- McIver, J. D., & Stonedahl, G. (1993). Myrmecomorphy: Morphological and behavioral mimicry of ants. *Annual Review of Entomology*, 38(1), 351e377. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.38.010193.00203>
- Milledge, G.A. (1990). Revision of the genus *Nesoxypilus* Beier (Mantodea: Amorphoscelidae: Paraoxypilinae). *Memoirs of the Museum of Victoria* 50(2): 347-355.
- O'Hanlon J., Li, D., Norma-Rashid Y. (2013). Coloration and Morphology of the Orchid Mantis *Hymenopus coronatus* (Mantodea: Hymenopodidae). *Journal of Orthoptera Research*. 22(1). 35-44.  
<https://doi.org/10.1665/034.022.0106>
- O'Hanlon, J. C., Rathnayake, D. N., Barry, K. L., & Umbers, K. D. L. (2018). Post-attack defensive displays in three praying mantis species. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 72(11), 1–7. <https://doi.org/10.1007/s00265-018-2591-6>
- Otte D., & Spearman L. (2005) *Mantida Species File Catalog of the Mantids of the World Association of the Insect Diversity* 489 p.

- Prete F. R. (1992a). Discrimination of visual stimuli representing prey versus non-prey by the praying mantis *Sphodromantis lineola* (Burr.). *Brain, behavior, and evolution*, 39(5), 285–288.  
<https://doi.org/10.1159/000114125>
- Prete F. R. (1992b). The effects of background pattern and contrast on prey discrimination by the praying mantis *Sphodromantis lineola* (Burr.). *Brain, behavior and evolution*, 40(6), 311–320.  
<https://doi.org/10.1159/000113921>
- Prete, F. R., Theis, R., Komito, J. L., Dominguez, J., Dominguez, S., Svenson, G., & Wieland, F. (2012). Visual stimuli that elicit visual tracking, approaching and striking behavior from an unusual praying mantis, *Euchomenella macrops* (Insecta: Mantodea). *Journal of insect physiology*, 58(5), 648–659. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2012.01.018>
- Prete, F.R., Dominguez, S., Komito, J.L., Theis, R., Dominguez, J.M., Hurd, L.E., & Svenson, G.J. (2012). Appetitive Responses to Computer-Generated Visual Stimuli by Female *Rhombodera basalis*, *Deroplatys lobata*, *Hierodula membranacea*, and *Miomantis* sp. (Insecta: Mantodea). *Journal of Insect Behavior*, 26(3), 261 - 282.  
*DOI:10.1007/s10905-012-9340-x*
- Rehn, J. A. G. (1920). Records and Descriptions of Brazilian Orthoptera. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 72(2), 214–293. <http://www.jstor.org/stable/4063832>
- Rillich, J. & Stevenson, P. (2019). Fight or flee? Lessons from insects on aggression. *Neuroforum*, 25(1), 3-13. <https://doi.org/10.1515/nf-2017-0040>
- Rivera, J., & Callohuari, Y. (2020). A New Species of Praying Mantis from Peru Reveals Impaling as a Novel Hunting Strategy in Mantodea (Thespidae: Thespini). *Neotropical entomology*, 49(2), 234–249.  
<https://doi.org/10.1007/s13744-019-00744-y>
- Rodrigues, H. M., Rivera, J., Reid, N., & Svenson, G. J. (2017). An elusive Neotropical giant, *Hondurantemna chespiritoi* gen. n. & sp. n.

(Antemniinae, Mantidae): a new lineage of mantises exhibiting an ontogenetic change in cryptic strategy. *ZooKeys*, (680), 73–104. <https://doi.org/10.3897/zookeys.680.11162>

Sato, K., & Yamawaki, Y. (2014). Role of a looming-sensitive neuron in triggering the defense behavior of the praying mantis *Tenodera aridifolia*. *Journal of Neurophysiology*, 112(3), 671–682. <https://doi.org/10.1152/jn.00049.2014>

Scherrer, M.V., & Aguiar, A.P. (2021). Myrmecomorphy in early nymphs of *Acontista concinna* (Perty) (Mantodea: Acanthopidae: Acontistini), with notes on a new chromatic form. *Annales de la Société entomologique de France (N.S.)*, 57, 379 - 390. <https://doi.org/10.1080/00379271.2021.1974314>

Scherrer, M.V., & Aguiar, A.P. (2022) Comparative morphology of the post-embryonic development reveals the existence of distinct nymphal semaphoronts for Mantodea (Dictyoptera), *Annales de la Société entomologique de France (N.S.)*, 58:6, 469-498, DOI: 10.1080/00379271.2022.2142158

Stevens M. (2005). The role of eyespots as anti-predator mechanisms, principally demonstrated in the Lepidoptera. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 80(4), 573–588. <https://doi.org/10.1017/S1464793105006810>

Terra, P.S. & Agudelo, A.A.R. A Ordem Mantodea, p. 13-94. In: Rafael, J.A., G.A.R Melo, C.J.B. Carvalho, S.A. Casari & R. Constantino (2012) *Insetos do Brasil: Diversidade e Taxonomia*. Holos Editora, São Paulo.

Towner, P., & Gartner, W. (1994). The primary structure of mantid opsin. *Gene*, 143(2), 227–231. [https://doi.org/10.1016/0378-1119\(94\)90101-5](https://doi.org/10.1016/0378-1119(94)90101-5)

Umbers, K. D. L., Lehtonen, J., & Mappes, J. (2015). Deimatic displays. *Current Biology*, 25(2), R58–R59. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.11.011>

- Umbers, K.D., & Mappes, J. (2015). Postattack deimatic display in the mountain katydid, *Acripeza reticulata*. *Animal Behaviour*, 100, 68-73. DOI: 10.1016/j.anbehav.2014.11.009
- Vanitha, K. and P. S. Bhat. (2017). Life cycle and behaviour of *Hestiasula brunneriana* and *Euantissa pulchra* (Acromantinae: Hymenopodidae, Mantodea) - predators in cashew plantations, *Journal of Applied Zoological researches*.28 (2): 147-156.
- Vanitha, K. Raviprasad T.N., Rajashekara H. (2022) Notes on an Ant Mimicking Mantid, *Euantissa pulchra* Recorded in Cashew Plantations. *AGRICULTURE & FOOD : E-NEWSLETTER*.4: 409-411. <http://krishi.icar.gov.in/jspui/handle/123456789/74906>
- Vidal-García, M., O'Hanlon, J. C., Svenson, G. J., & Umbers, K. D. L. (2020). The evolution of startle displays: a case study in praying mantises. *Proceedings. Biological sciences*, 287(1934), 20201016. <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.1016>
- Watanabe H., Yano E. (2010). Stage-specific defensive strategies of three mantid species, *Tenodera aridifolia*, *Hierodura patellifera*, and *Statilia maculata*, against a natural enemy, *Takydromus tachydromoides*. *Annals of the Entomological Society of America* 103(2), 293– 299. <https://doi.org/10.1603/AN09121>
- Zhao X, Liu J, Chen Z. (2022) The orchid mantis exhibits high ontogenetic colouration variety and intersexual life history differences. [Preprint] (Version 1) <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-1711126/v1>

## ANEXOS

### Anexo A. Tabelas suplementares

**Tabela Suplementar 1.** Priors usados nos modelos estatísticos Bayesianos.

Term	Distribuição do Prior	Parâmetros
<b>Modelo nível indivíduo</b>		
<i>Nível grupo</i>		
Trial	Student's t	df=3, location=0, scale=2.5
<i>Nível população</i>		
Intercepto	Student's t	df=3, location=0, scale=2.5
$\beta$ coeficientes	Student's t	df=3, location=0, scale=2.5
<i>Parâmetros de distribuição</i>		
$\sigma$ intercepto	Student's t	df=3, location=0, scale=2.5
<b>Modelo nível pareamento</b>		
<i>Nível população</i>		
Intercepto	Student's t	df=3, location=0, scale=2.5
$\beta$ coeficientes	Student's t	df=3, location=0, scale=2.5
<i>Parâmetros de distribuição</i>		
$\sigma$ intercepto	Student's t	df=3, location=0, scale=2.5

**Tabela Suplementar 2.** Estimativas estatísticas do número de ocorrências de comportamentos no nível individual. SO=Sinal Oculto; SV=Sinal Visível.

<b>Atividade</b>	<b>Tratamento do oponente</b>	<b>Estimativa</b>	<b>95% HDCI</b>
Agressivo	SO	0.0	0.0, 0.1
Agressivo	SV	0.0	0.0, 0.1
Comunicação	SO	0.3	0.1, 0.5
Comunicação	SV	0.4	0.2, 0.7
Esquivo	SO	1.8	1.3, 2.5
Esquivo	SV	2.3	1.7, 3.2
Neutro	SO	1.0	0.8, 1.3
Neutro	SV	1.2	0.9, 1.5

**Tabela Suplementar 3.** Estimativas estatísticas do número de ocorrências de comportamentos no nível de pareamento. SO=Sinal Oculto; SV=Sinal Visível.

<b>Atividade</b>	<b>Tratamento dos pares</b>	<b>Estimativa</b>	<b>95% HDCI</b>
Agressivo	SO-SO	0.6	0.2, 3.1
Agressivo	SV-SO	0.8	0.3, 3.5
Agressivo	SV-SV	0.5	0.1, 2.0
Comunicação	SO-SO	1.0	0.6, 1.5
Comunicação	SV-SO	2.5	1.7, 3.7
Comunicação	SV-SV	2.3	1.5, 3.2
Esquivo	SO-SO	3.8	2.8, 5.2
Esquivo	SV-SO	4.6	3.4, 6.0
Esquivo	SV-SV	4.6	3.4, 6.3
Neutro	SO-SO	2.0	1.5, 2.7
Neutro	SV-SO	2.3	1.8, 2.9
Neutro	SV-SV	2.1	1.6, 2.7

**Tabela Suplementar 4.** Distribuição comparativa de instares totais entre machos e fêmeas de *Oxyopsis* sp. A maioria dos machos teve 7 instares e as fêmeas 9 instares. Representado em porcentagem (%).

Total de Instares	Machos	Fêmeas
6	3,7 % (N = 5)	-
7	88,9% (N = 120)	-
8	7,4% (N = 10)	8,3% (N = 10)
9	-	71,1% (N = 91)
10	-	19,8% (N = 26)

**Tabela Suplementar 5.** Ocorrência de coloração (Verde e Amarelo/ marrom em adultos de *Oxyopsis* sp. Representado em porcentagem (%) seguido de n amostral.

Coloração em adultos	Geral	Machos	Fêmeas
Verde	79,52% (N=101)	84,37% (N=27)	77,89 % (N=74)
Amarelo/ marrom	23,48% (N=26)	15,63% (N=5)	22,11 % (N=21)

**Tabela Suplementar 6.** Intervalo médio (de dias), com desvio padrão e n amostral ( $\pm$ , DP, N) entre posturas das primeiras três ootecas, por indivíduo.

Ooteca <sup>1</sup>	Ooteca <sup>2</sup>	Ooteca <sup>3</sup>
68 $\pm$ (DP=14,26; N=76)	50 $\pm$ (DP=16,18; N=69)	40 $\pm$ (DP=15,32; N=54)

**Anexo B.** Links de vídeos demonstrando comportamentos no etograma (Tabela 4).

Video 1 (Comunicação, Esquivo e Neutro): <https://youtu.be/DIacvsqW-e8>

Video 2 (Comunicação, Esquivo e Neutro): <https://youtu.be/5PGjbrQS5VA>

Video 3 (Comunicação, Esquivo e Neutro): <https://youtu.be/gx6Y7ieyV6s>

Video 4 (Comunicação, Esquivo e Neutro): <https://youtu.be/dAosCaCwIOs>

Video 5 (Comunicação e Agressivo): <https://youtu.be/FDW6yLpdZz8>

Video 6 (Comunicação, Esquivo e Agressivo): [https://youtu.be/BAeD3TJ\\_rj8](https://youtu.be/BAeD3TJ_rj8)

Video 7 (Comunicação e Neutro): <https://youtu.be/1QU3dMXnzAM>

## **Intraspecific signaling in juvenile praying mantis (Mantodea)**

Caroline Miranda Goulart <sup>1,2</sup> & Felipe Malheiros Gawryszewski <sup>2</sup>

<sup>1</sup> Universidade de Brasília, Programa de Pós-Graduação em Zoologia, Brasília, DF, Brazil

<sup>2</sup> Universidade de Brasília, Instituto de Ciências Biológicas, Departamento de Zoologia, Evolutionary Ecology Lab, Brasília, DF, Brazil

Correspondence: Caroline Goulart, Instituto de Ciências Biológicas, Departamento de Zoologia, Universidade de Brasília, Brasília, DF, 70910-900, Brazil. E-mail: carolmgou@gmail.com

### **Abstract**

Signaling is defined as the utilization of morphological or behavioral attributes by an emitting organism, exerting influence over the behavior of the receiver, and that has evolved for this reason. Signals may convey information such as the emitter's level of strength and vitality. In antagonistic interactions, a signal may reduce the risk of physical combats. Mantises are sit-and-wait predators with a global distribution that may reveal conspicuous color patterns as a secondary defense (deimatic behavior). Similar defensive postures have been described in immature mantises, possibly serving as a form of intraspecific territorial behavior. *Oxyopsis* juveniles have an abdominal black and white patch that is exposed during co-specific encounters. Therefore, our study aimed to investigate intraspecific signaling in *Oxyopsis* sp. mantises and the role of the color patch during juvenile interaction. We first produced an ethogram of intraspecific behaviors. Then we experimentally tested the hypothesis that, during defensive display, the abdomen's patch serves as a signal for conspecific immatures, reducing the likelihood of aggressive interactions and increasing the resolution of conflicts. We used juvenile mantises from the first to the fourth instar, subjected to two types of treatments: hidden signal (hidden), in which the abdominal patch was covered, and visible signal (visible), which kept the abdominal patch exposed. The experiment consisted of pairing individuals in an arena. We found more *Communication* (display back to the signaler) when the pairing was visible-visible or hidden-visible compared to hidden-hidden. Moreover, in hidden-visible pairings, there was a higher chance of the visible individual winning the conflict. Thus, the abdominal patch may act as a visual signal during displays between *Oxyopsis* sp. nymphs.

Keywords: Deimatic display, Communication, *Oxyopsis*, Mantidae, Agonistic interaction, Conflict

## INTRODUCTION

Signaling is one of the essential components of an animal communication system (Alcock, 2009; Azevedo et al., 2018). It is defined as the use of morphological and behavioral characteristics by a signaling organism that influences the behavior of a receiver and that has evolved for this reason (Maynard Smith & Harper, 2003; Owren et al., 2010). This process can enhance the fitness of both individuals involved (Endler, 1993; Maynard Smith & Harper, 2003) or solely benefit the emitter (Owren et al., 2010).

Signals can be presented in several ways. From *Acripeza reticulata* katydids that reveal the abdomen's vibrant colors when touched (Umbers et al., 2019), to a set of performances conveying attributes of quality, as seen in vocal disputes and "assessment displays" among male red deers (*Cervus elaphus*). In these animals, levels of competence are compared between opponents without the need for direct and potentially lethal aggression (Clutton-Brock & Albon, 1979; Alcock, 2009).

In agonistic interactions, it can be advantageous to present attributes information, such as the emitter's level of strength and vitality, giving the opponent options to retreat or escalate the attack (Alcock, 2009; Rillich et al., 2019). These types of signals may avoid the risk of injuries, energy waste, and vulnerability to other offenses (Alcock, 2009; Azevedo et al., 2018). In male *Acheta domesticus* crickets, for instance, body mass and energy expenditure serve as honest indicators of a good fighter, preventing unnecessary sparring and injury risk (Hack, 1997).

Praying mantises are sit-and-wait predators, with a worldwide distribution, particularly in tropical regions, with approximately 2400 species described (Terra & Agudelo, 2012). In general, they exhibit cryptic adaptations as their primary defense mechanism. However, when exposed to visually oriented predators, they can reveal conspicuous coloration patterns as a secondary defense strategy, through a posture known as deimatic display (also referred to as startle response and deimatic reaction) (Crane, 1952; Maldonado, 1970; Watanabe & Yano, 2010; Umbers et al., 2015). This signaling posture induces a startle effect on the target (typically a predator) during an approaching or subduing event, thereby increasing the emitter's escape chances (Umbers et al., 2015; Drinkwater et al., 2022).

Deimatic displays are widely documented in adult mantises in interspecific contexts (Crane, 1952; MacKinnon, 1970; Maldonado, 1970; Balderrama & Maldonado, 1973; Sato & Yamawaki, 2014; Umbers et al., 2015; O’Hanlon et al., 2018; Vidal-Garcia et al., 2020). In immature mantises, defensive behaviors have been described but seem to be primarily intraspecific, acting as territorial defense or just to avoid the receiver’s aggression (MacKinnon, 1970; Edmunds, 1976; 1972). This includes ritualistic postures, as well as the exhibition of conspicuous colorations and structures (MacKinnon, 1970; Balderrama & Maldonado, 1973; Edmunds, 1976; 1972).

Thus, our study aimed to investigate the intraspecific signaling of *Oxyopsis* sp. nymphs. The genus *Oxyopsis* (Mantodea: Mantidae) comprises 11 described species (Agudelo et al., 2007). The adults from this genus present cryptic coloration ranging from green to yellowish and brown hues and some violet details. Unlike the adults, the immatures (first to fifth instars) have a contrasting black and white color patch at their abdomen’s apex (Figure 1a). The patch tends to fade way along the molts and remains visible until the 5th instar (personal observation; Figure 1). Encounters between the nymphs are often followed by a posture resembling the deimatic display in adult forms and seem to have a relation with the abdomen’s color patch (Figure 2).

Based on these initial observations, our objectives were to describe the behaviors of *Oxyopsis* sp. nymphs during intraspecific encounters and to test the hypothesis that the abdominal patch serves as a signal during defensive displays, potentially reducing the likelihood of aggressive interactions as well as favoring the resolution of conflicts. To achieve this, we produced a detailed ethogram of the interaction between individuals and experimentally tested mantises’ behaviors in response to the visual presence and absence of the abdominal patch.

## **METHODS**

### **Collection and husbandry**

Most mantises used in this study were obtained through captive breeding. The parent mantises, consisting of three males and two females, were collected from a cerrado *sensu stricto* (savanna biome type) area in Valparaíso de Goiás, Brazil (coordinates 16° 4’0.11”

S, 47°57'18.80" W), using a sweep net. Some first-instar nymphs were acquired from an ootheca collected (on a *Syagrus oleracea* tree) in a rural area in Araguari, Minas Gerais, Brazil (coordinates 18°40'53.6" S 48°13'32.9" W)

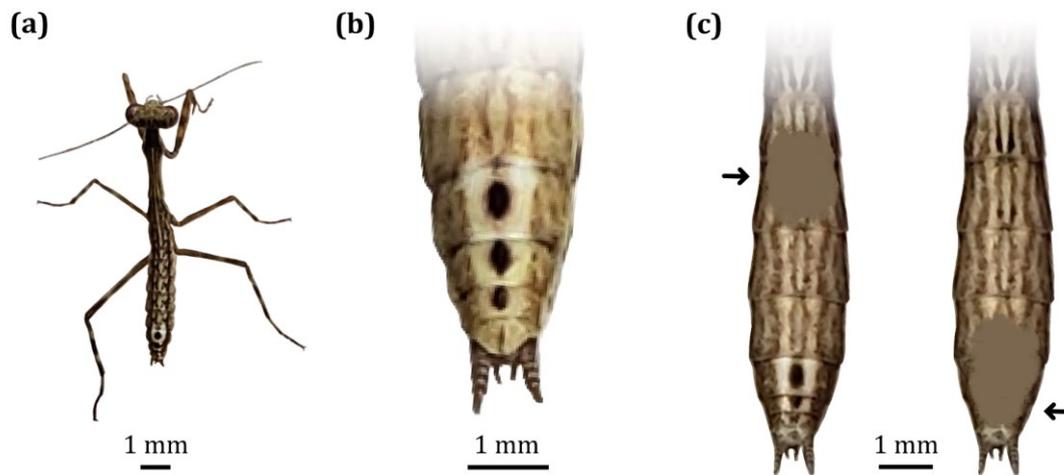
After hatching, the young mantises were labeled and individually housed in 380 ml transparent plastic containers. These containers were chosen and designed to provide sufficient space for the individuals' movement and allow for molting.

Throughout the rearing period, the mantises were kept indoors, where the temperature ranged from 20°C to 30°C, and the photoperiodic lighting was set to 12 hours of light and 12 hours of dark. Containers were sprayed daily. Twice a week, early instar nymphs were fed *Drosophila* sp. flies.

### **Ethogram and Experiment**

The ethogram was developed based on *ad libitum* observations, also known as “typical field records” (Altmann, 1974). At first, multiple individuals were paired and placed in a petry dish, and every behavior was noted. Observations ended when no new behaviors happened. The previous procedure was repeated but through video records, when it was possible to observe more complex behaviors in detail.

In the experiment, the mantises were subjected to two types of treatments: the first involved applying non-toxic acrylic paint with an approximate hue to the natural mantises' abdomen coloration, thus concealing the abdominal patch (“hidden signal”, hereafter “H”; Figure 1c); in the second, we kept the abdominal patch exposed, while the paint was applied to the base of the abdomen to ensure that odor would not be an interfering factor in the results obtained (“visible signal”, hereafter “V”; Figure 1c). Similar-sized mantises were randomly paired in three types of scenarios: “H-H”, “V-V”, and “H-V”.



**Figure 1.** Abdominal color patch and Treatment types in *Oxyopsis* genus praying mantis nymphs. (a) First instar nymph shows a patch at the abdomen's tip. (b) Up close view of a third instar nymph abdomen patch. (c) Fourth instar's abdomen and the approximate regions where the paint was applied (arrows), on the left, "V" (visible signal) treatment where the paint was applied to the base of the abdomen, keeping the patch exposed; on the right, "H" (hidden signal) treatment which the patch was paint covered.

The experiment was conducted in the laboratory (Universidade de Brasília, Brasília, Brazil), from March to June and August to October 2022, between 2:00 and 4:00 PM. Praying mantises from the first to the fourth instar were tested. In these life stages, the abdominal patch is more visible, and there is no pronounced sexual dimorphism. Trials were recorded using Canon Vixia camcorders (Canon, Japan) attached to tripods, capturing the content from a top view.

Initially, the mantises were kept separated by a divider inside the experimental arena and acclimated for five minutes. The recording started shortly before removing the divider. Each recording session lasted approximately 30 minutes.

The behavioral arena was designed using the "Tinkercad" software and printed (in white ABS plastic) using UP BOX+ model 3D printer (Tiertime, China). The arenas had a flattened cylindrical shape, measuring 100 mm in diameter and 30 mm in height. The bases of the arenas were absent, with one of them fixed downward (also where the mantises were inserted) and the other covered with cling wrap.

The recordings were analyzed using the ethogram (see results). Behavioral data were collected through "continuous recording" and "focal sampling", following the methodology proposed by Altmann (1974). The behaviors were recorded in two ways:

“events” and “states” (Altmann, 1974). Events refer to instantaneous acts, while states are used for behaviors that have a duration.

Based on the ethogram, we registered the “occurrence” of behaviors in response to the display (Figure 2). The start and the end of each behavior recording were marked based on the visual perception of the individual (head rotation, see “alert” behavior in Table 1) to the display, which is easily detectable.

Based on the records of behaviors and treatments (H or V), we determined winners, losers, and ties for each round. Higher “Defense” (Table 1) behaviors were related to individuals who lost the dispute (“loser”). “Aggressive” and “Neutral” responses were related to the “winner” individuals because these behaviors imply that the signaler failed at making the opponent quit. When the values of both parties were equal or predominantly “Communication” and “Neutral”, we considered a “tie” because it implies a balanced interaction or resistance from both parties.

### **Data analysis**

The data were analyzed at both the individual and pairing levels. For the individual-level analysis, we applied a Bayesian Multivariate Mixed-Effects Model with a negative binomial distribution. The response behaviors occurrences were considered as the response variable, the opponent’s treatment (H or V) as the predictor variable, and each pairing round as a random variable. At the pairing level, we applied a Bayesian Multivariate Statistical Model with a zero-inflated negative binomial distribution. The response behaviors occurrences were considered as response variables, and the pairing (H-H, V-V, and H-V) was the predictor variable. We defined model’s distribution based on ELPD (theoretical expected log pointwise predictive density) comparison of models fitted with Poisson, negative binomial and zero-inflated negative binomial distributions.

We ran the Bayesian models in R (R Core Team. 2021) using the package *brms* (Bürkner, 2018) For each model, we ran four independent chains for 5,000 iterations, 2,500 as a warm-up, totaling 10,000 sampled iterations. We used the default weakly informative priors (Supplementary Table S1). We evaluated model fits by checking chain convergence, the presence of transitions with diverging errors, and visual posterior predictive checks.

We applied a  $\chi^2$ -test to assess the relation between “Pairing” (V-V, H-H, V-H) and “Score” (Winner/Loser and Tie), both categorical. By using  $\chi^2$ , it was compared the observed frequencies with the expected frequencies in a contingency table. For the Winner/Loser comparison within the H-V pairing, we used a binomial test.

## RESULTS

The ethogram comprises a list of 10 behaviors grouped into four categories: “Communication”, “Defense,” “Aggressive,” and “Neutral” (Table 1). The category “Communication” comprises either the emitter display of signals (Figure 2) and a receptor’s response behavior when each other display happens. Out of the 10 recorded behaviors, only two (“Attack” and “Flee”) were treated as events.

**Table 1.** Ethogram of recorded behaviors of *Oxyopsis* genus nymph mantises (Mantidae: Mantodea). Behaviors with a superscript “E” represent “event” type behaviors.

Behavior	Description
<b>Communication</b>	
Display	Defensive posture responsive to interaction or perception of opponents. The abdomen and thorax got elevated, showing a slight dorsolateral flattening/compression of the abdomen, as well as apical twisting of the region, causing the tip to arch backward. The abdomen may present a slight inclination to one side during the process. The abdominal color patch visibility seems to be directed towards the opponent’s field of view. The locomotor limbs may show lateral pendulum-like swinging movements. The position of the raptorial (anterior) legs shows some variations: (I) Retraction close to the ventral thorax portion in a “boxer” position; (II) Partially elevated and laterally contracted at the level of the head; (III) Partial or complete extension upwards, like what is observed in adults during “deimatic display”.
<b>Defense</b>	
Move Away	Locomotion is directed opposite to the other, right after interaction, typically maintaining visual contact. It can exhibit raptorial legs contracted close to the thorax, (slow locomotion), or normal locomotion using all three pairs of legs. It may also show rhythmic swaying movements while walking.

Freezing The individual remains motionless after an interaction with a hostile opponent. It may exhibit a type of cryptic display that stretches its body to resemble an inanimate object.

Flee<sup>E</sup> Abrupt retreat from the opponent, usually in response to a hostile approach, display, or attack. It may involve quick steps, running, and jumping.

---

**Aggressive**

Approach Walking towards the opponent, right after interaction, and maintaining visual contact. It can exhibit raptorial legs contracted close to the thorax, (slow locomotion), or normal locomotion using all three pairs of legs. It may also show rhythmic swaying movements while walking.

Attack<sup>E</sup> It often follows a display or approach. The raptorial legs swiftly engage in rapid contraction and extension movements towards the opponent.

---

**Neutral**

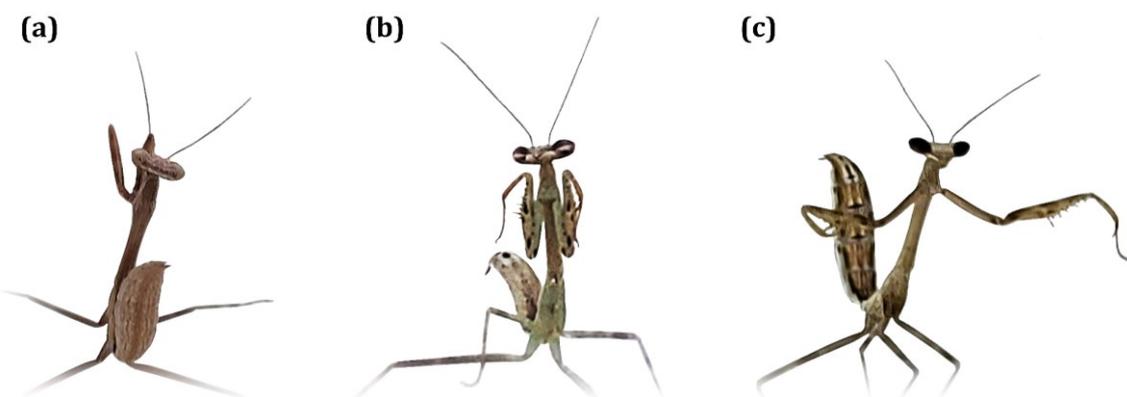
Alert Individual's field of view is directed towards the opponent (eye track), which indicates attentiveness to its presence. Preceded by head rotation towards the target, it may also include antenna vibrations.

Self Groom General body maintenance, usually cleaning function of the head, locomotor appendages, and sensory structures. Primarily uses the raptorial leg's femur structure named "brush," along with the mouthparts's assistance.

Inactivity Stationary position, often with the raptorial legs in a "praying" posture.

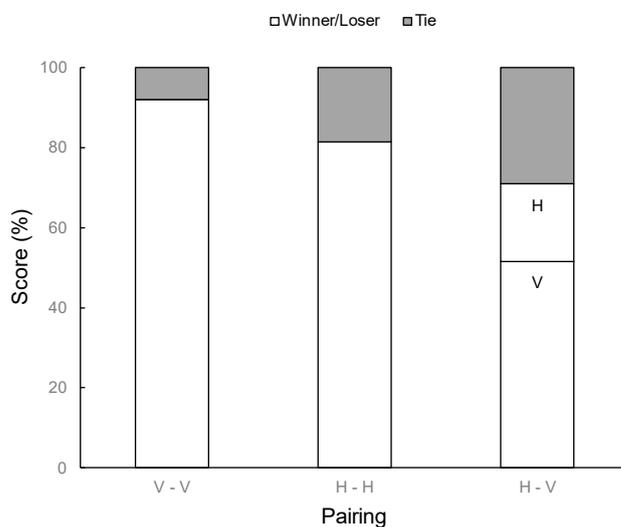
Walk Individual seemingly unalarmed moves its body around using all three pairs of locomotor limbs. It differs from the "Move Away" and "Approach" behaviors as it is not an interaction per se.

---



**Figure 2.** Display behavior in *Oxyopsis* sp. nymphs and some performative variations (described in Table 1). (a) A more subtle posture of the display, characterized only by the bending/ twisting of the abdomen's apex. The subsequent displays are more expansive, in addition to the abdominal posture, it's also assumed some ritualized raptorial legs positions, which are characterized by the retraction of these legs close to the body (b) or the distal extension relative to the body (c).

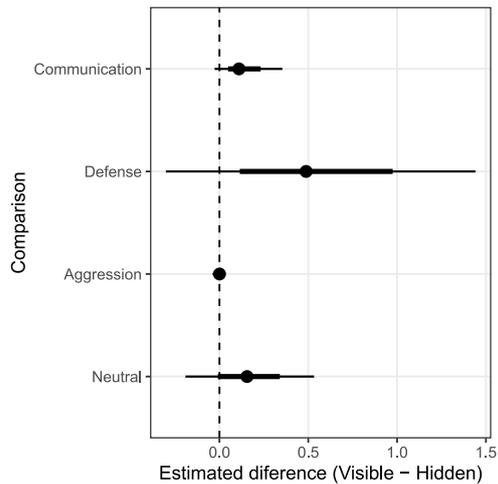
Out of the 130 tested pairs, 83 got displays with a behavioral response from the receiver, with 27 in “H-H”, 25 in “V-V”, and 31 in “H-S” pair (see supplementary videos for mantises displays). The calculated p-value indicated statistically non-significant association between “Pairing” and “Score” variables ( $\chi^2 = 3.949$ ,  $df = 2$ ,  $p\text{-value} = 0.139$ ).



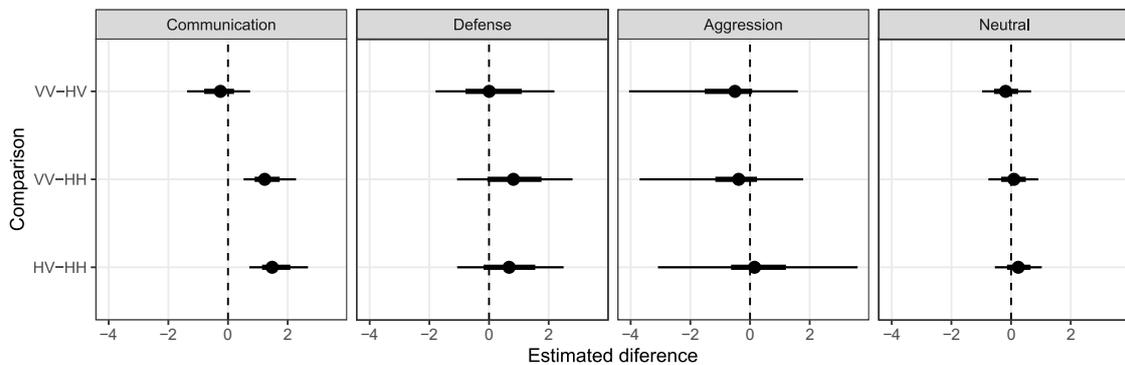
**Figure 3.** The scores (“Winner/Loser” and “Tie”) distributed among the three pairing types (“V-V”, “H-H”, “H-V”). The bar graphs represent a round which a pair of individuals analyzed. H= Hidden signal; V=Visible signal. In the third bar (H-V) the white is divided into winners from each treatment, which means “V” individuals won more than “H”.

Within the H-V treatment, there is some support for a higher chance of the “Visible” individual winning (binomial test,  $N_{\text{wins}} = 16$ ,  $N_{\text{trials}} = 22$ ,  $p = 0.053$ ; 95% CI = [0.50, 0.89]; Figure 3, 5). In the individual level analysis, there is weak evidence of higher “Communication” and “Defense” occurrences when the opponent is in the V treatment compared to the H one (Figure 5; Supplementary Material Table S2). There were also a strong positive correlation between *Communication*, *Defense* and *Aggressive* behaviors at the trial-level (Communication x Defense = 0.64 [0.05, 0.95]; Communication x Aggressive = 0.77 [0.51, 0.94]; Defense x Aggressive = 0.67 [0.13, 0.96]; mean and 95%

CI). For the pairing level analysis, it is evident that there is more “Communication” when the pairing is “V-V” and “H-V” than when it is “H-H” (Figure 6; Supplementary Material Table S3).



**Figure 4.** Statistical comparison of the individual behavior when the opponent had their abdominal patch either Visible or Hidden (visible minus hidden). Circle denotes de mode. Thick and thin lines denote 67% and 95% highest density credible intervals.



**Figure 5.** Statistical comparison of behaviors at the pairing level. The pairings are composed of a combination of mantis with abdominal patch Visible (V) / Hidden (H). There is clear evidence that Visible-Visible and Hidden-Visible pairings had more Communication occurrences than in Hidden-Hidden pairings. Circle denotes de mode. Thick and thin lines denote 67% and 95% highest density credible intervals.

## DISCUSSION

According to our hypothesis, the abdomen's patch in *Oxyopsis* sp. nymphs during defensive displays is a signal used between conspecifics and may be associated with a potential reduction in aggressive interactions and resolution of disputes. Accordingly, when we analyzed the "H-V" pairings' score, such treatment seemed to be determinant for the V individuals' victory. Furthermore, there was more communication in pairings where the patch was visible (V). However, contrary to our hypothesis, the number of aggressive occurrences were low and similar in all treatments.

The display of immature *Oxyopsis* sp. individuals is very similar to the observed in *Stagmatoptera biocellata* nymphs, which were registered as deimatic displays by Balderrama & Maldonado (1973). Also, young and adult *Oxyopsis* sp. share almost the same defensive posture, which is referred to as deimatic display in adult individuals (Vidal-Garcia et al., 2020).

Furthermore, in *Pseudocreobotra wahlbergis* nymphs, the response to an approaching conspecific could be summed up into two alternatives: to retreat or to confront with a display (MacKinnon, 1970). These behaviors are similar to what we have observed in *Oxyopsis*. Other, possibly territorial displays were observed in nymphs in a descriptive study of mantis species from Ghana. Those included the following: (I) *Pseudocreobotra ocellata* and *Panurgica compressicollis*, which display a conspicuous circular color patch on their abdomen to similar-sized nymphs; (II) *Amorphoscelis lagrecai*, that swing their elongated cerci; (III) *Oxypilus hamatus* and *Catasigerpes occidentalis*, which perform a "boxer" display posture. In all these cases, the retreat response from one or both individuals were observed, and it seems to be related to intraspecific recognition (Edmunds, 1972; 1976).

The coloration of adult mantises' deimatic behaviors may be evolutionarily adapted to the vision of birds and mammals, which are their main predators (Crane, 1952; Maldonado, 1970). In *Oxyopsis* species, the abdominal patch's black spot with white/yellowish contour present in juveniles (up to the fifth instar; Figure 1) may have resulted from selection by the mantises' sensory system.

Mantises have limited color vision (Towner & Gartner, 1994), though there is evidence that they visually respond to contrasts of moving prey and non-prey items (e.g., water droplets). Several species, such as *Sphodromantis lineola* (Prete, 1992a; 1992b; Prete et

al., 1996), *Euchomenella macrops* (Prete et al., 2012), *Rhombodera basalis*, *Deroplatys lobata*, *Hierodula membranacea*, and *Miomantis* sp. (Prete et al., 2013), have shown stronger responses to artificial black stimuli on a white background than the reverse.

Therefore, it seems possible that in *Oxyopsis* sp. the black and white abdominal patch may have evolved to provide an advantage in conspecific opponent's immediate detection, as suggested by Edmunds (1976) for other genera. Considering the findings of Prete et al. (2012, 2013), where detection was more effective for darker stimuli against lighter backgrounds, there is a possibility that the same sensory pathway used for detecting prey, based on contrast cues, may also favor intra-specific recognition in *Oxyopsis* juveniles.

From the sixth instar onwards, the *Oxyopsis* sp. nymphs lose the abdomen's apex patch. Instead, three black stripes appear between the dorsal abdomen segments, remaining hidden in their regular posture (personal observation). Perhaps there are different types of secondary defenses according to the life stage, similar to what has been observed in *Oxypilus* sp. nymphs. In the *Oxypilus* genus, early instars have different raptorial leg coloration when compared to older ones, which could aid smaller nymphs in threat detection via the color pattern without the need of having to closely assess the size and become an easy meal for larger nymphs (Edmunds, 1976).

No harmful events occurred during the display events in our experiment. The observed attacks did not escalate into physical confrontations. In rare observations without displays, there were instances of conspecific chasing as if they were a prey item. In a natural context, these events might be even rarer due to crypsis and the younger nymphs' dispersal tendencies.

In conclusion, the association between behavioral responses and treatments presented in our results suggests that individuals whose abdomen's color patch is visible were most likely to be the "winners" when facing hidden patch treatment individuals. Also, when visible signals were present, there were more mutual displays (communication) than the contrary. Therefore, *Oxyopsis* sp. nymphs' abdominal patch may act as a visual signal during conspecific displays.

## Acknowledgments

We thank Angele Martins and Maurício Silveira for their valuable feedback on the initial project's manuscript. We also thank Laura Filomeno for providing the mantises from Minas Gerais. This study was financed in part by the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Finance Code 001.

## REFERENCES

- Agudelo, A.A., Lombardo, F., & Jantsch, L. J. (2007). Checklist of the Neotropical mantises (Insecta, Dictyoptera, Mantodea). *Biota Colombiana*, 8(2), 105–158. <https://doi.org/10.21068/bc.v8i2.188>
- Alcock, J. (2009). *Animal behavior: an evolutionary approach* (9th ed.). Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates, Inc.
- Altmann, J. (1974). Observational Study of Behavior: Sampling Methods. *Behaviour*, 49(3), 227–267. <https://doi.org/10.1163/156853974x00534>
- Azevedo, C. S., Barçante, L., Teixeira, C.P. (2018) *Comportamento animal: Uma introdução aos métodos e à ecologia comportamental*. Curitiba:Appris.
- Battiston, R. (2008). Mating behavior of the mantid *Ameles decolor* (Insecta, Mantodea): courtship and cannibalism. *Journal of Orthoptera Research*, 17(1), 29-33. [https://doi.org/10.1665/1082-6467\(2008\)17\[29:MBOTMA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1665/1082-6467(2008)17[29:MBOTMA]2.0.CO;2)
- Balderrama, N., & Maldonado, H. (1973). Ontogeny of the behavior in the praying mantis. *J. InsectPhysiol.* 19(2), 319-336. [https://doi.org/10.1016/0022-1910\(73\)90108-X](https://doi.org/10.1016/0022-1910(73)90108-X)
- Bürkner, P. C. (2018). Advanced Bayesian Multilevel Modeling with the R Package brms. *The R Journal*, 10(1), 395-411.
- Clutton-Brock, T.H., & Albon, S.D. (1979). The Roaring of Red Deer and the Evolution of Honest Advertisement. *Behaviour*, 69(3-4), 145-170. <https://doi.org/10.1163/156853979X00449>

- Crane, J. (1952). A comparative study of innate defensive behaviour in Trinidad mantises (Orthoptera, Mantoidea). *Zoologica* 37, 259-293.  
<https://doi.org/10.5962/p.203471>
- Drinkwater, E., Allen, W. L., Endler, J. A., Hanlon, R. T., Holmes, G., Homziak, N. T., Kang, C., Leavell, B. C., Lehtonen, J., Loeffler-Henry, K., Ratcliffe, J. M., Rowe, C., Ruxton, G. D., Sherratt, T. N., Skelhorn, J., Skojec, C., Smart, H. R., White, T. E., Yack, J. E., Young, C. M., ... Umbers, K. D. L. (2022). A synthesis of deimatic behaviour. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 97(6), 2237–2267. <https://doi.org/10.1111/brv.12891>
- Edmunds, M. (1976). The defensive behaviour of Ghanaian praying mantises with a discussion of territoriality. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 58(1), 1–37. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1976.tb00818.x>
- Edmunds, M. & D. Brunner. (1999). Ethology of defenses against predators, pp. 276–299. *In* F. R. Prete, H. Wells, P. H. Wells, and L. E. Hurd. *The praying mantid*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD, and London, United Kingdom.
- Endler J. A. (1993). Some general comments on the evolution and design of animal communication systems. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 340(1292), 215–225.  
<https://doi.org/10.1098/rstb.1993.0060>
- Hack, M. A. (1997). Assessment strategies in the contests of male crickets, *Acheta domesticus* L. *Animal Behaviour*, 53, 733–747.  
<https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0310>
- MacKinnon, J. (1970). Indications of Territoriality in Mantises. *Zeitschrift Für Tierpsychologie*, 27(2), 150–155. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1970.tb01869.x>
- Maldonado, H. (1970). The deimatic reaction in the praying mantis *Stagmoptera biocellata*. *J. Comp. Physiol.* 58, 60-71. <https://doi.org/10.1007/BF00297812>
- Maynard S. J. & Harper D. (2003). *Animal Signals*. Oxford, Oxford University Press.

- O'Hanlon, J. C., Rathnayake, D. N., Barry, K. L., & Umbers, K. D. L. (2018). Post-attack defensive displays in three praying mantis species. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 72(11), 1–7. <https://doi.org/10.1007/s00265-018-2591-6>
- Owren, M.J., Rendall, D., & Ryan, M.J. (2010). Redefining animal signaling influence versus information in communication. *Biology & Philosophy*, 25, 755-780. DOI 10.1007/s10539-010-9224-4
- Prete F. R. (1992a). Discrimination of visual stimuli representing prey versus non-prey by the praying mantis *Sphodromantis lineola* (Burr.). *Brain, behavior and evolution*, 39(5), 285–288. <https://doi.org/10.1159/000114125>
- Prete F. R. (1992b). The effects of background pattern and contrast on prey discrimination by the praying mantis *Sphodromantis lineola* (Burr.). *Brain, behavior and evolution*, 40(6), 311–320. <https://doi.org/10.1159/000113921>
- Prete, F. R., Theis, R., Komito, J. L., Dominguez, J., Dominguez, S., Svenson, G., & Wieland, F. (2012). Visual stimuli that elicit visual tracking, approaching and striking behavior from an unusual praying mantis, *Euchomenella macrops* (Insecta: Mantodea). *Journal of insect physiology*, 58(5), 648–659. <https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2012.01.018>
- Prete, F.R., Dominguez, S., Komito, J.L., Theis, R., Dominguez, J.M., Hurd, L.E., & Svenson, G.J. (2012). Appetitive Responses to Computer-Generated Visual Stimuli by Female *Rhombodera basalis*, *Deroplatys lobata*, *Hierodula membranacea*, and *Miomantis* sp. (Insecta: Mantodea). *Journal of Insect Behavior*, 26(3), 261 - 282. DOI:10.1007/s10905-012-9340-x
- R Core Team. (2021). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>
- Rillich, J. & Stevenson, P. (2019). Fight or flee? Lessons from insects on aggression. *Neuroforum*, 25(1), 3-13. <https://doi.org/10.1515/nf-2017-0040>

- Sato, K., & Yamawaki, Y. (2014). Role of a looming-sensitive neuron in triggering the defense behavior of the praying mantis *Tenodera aridifolia*. *Journal of Neurophysiology*, 112(3), 671–682. <https://doi.org/10.1152/jn.00049.2014>
- Terra, P.S. & Agudelo, A.A.R. A Ordem Mantodea, p. 13-94. In: Rafael, J.A., G.A.R. Melo, C.J.B. Carvalho, S.A. Casari & R. Constantino (2012) *Insetos do Brasil: Diversidade e Taxonomia*. Holos Editora, São Paulo.
- Towner, P., & Gartner, W. (1994). The primary structure of mantid opsin. *Gene*, 143(2), 227–231. [https://doi.org/10.1016/0378-1119\(94\)90101-5](https://doi.org/10.1016/0378-1119(94)90101-5)
- Umbers, K. D. L., Lehtonen, J., & Mappes, J. (2015). Deimatic displays. *Current Biology*, 25(2), R58–R59. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.11.011>
- Umbers, K.D., & Mappes, J. (2015). Postattack deimatic display in the mountain katydid, *Acripeza reticulata*. *Animal Behaviour*, 100, 68-73. DOI: 10.1016/j.anbehav.2014.11.009
- Vidal-García, M., O’Hanlon, J. C., Svenson, G. J., & Umbers, K. D. L. (2020). The evolution of startle displays: a case study in praying mantises. *Proceedings. Biological sciences*, 287(1934), 20201016. <https://doi.org/10.1098/rspb.2020.1016>
- Watanabe H., Yano E. (2010). Stage-specific defensive strategies of three mantid species, *Tenodera aridifolia*, *Hierodura patellifera*, and *Statilia maculata*, against a natural enemy, *Takydromus tachydromoides*. *Annals of the Entomological Society of America* 103(2), 293– 299. <https://doi.org/10.1603/AN09121>