



Custo do tamanho do armamento na velocidade de fuga de machos da tesourinha *Labidura xanthopus* (Insecta: Dermaptera)

Rafael dos Santos Henrique

RESUMO: Seleção natural e seleção sexual são forças evolutivas que podem agir em direções diferentes. Essas direções diferentes podem, por exemplo, selecionar características vantajosas para a reprodução em detrimento da sobrevivência do indivíduo. Os fórceps da tesourinha *Labidura xanthopus* são um exemplo de estrutura que pode estar sob pressões contrastantes. Neste trabalho, avaliou-se o custo do tamanho do armamento na velocidade de fuga de machos de *L. xanthopus*. Machos adultos e subadultos foram colocados em uma arena experimental para que suas velocidades fossem medidas. Foi feita uma regressão linear entre os resíduos da largura do pronoto x comprimento dos fórceps e a maior velocidade média apresentada pelos indivíduos. A velocidade diminui com o aumento do comprimento relativo dos fórceps apenas para subadultos. Possivelmente, adultos com fórceps grandes representam para as fêmeas indivíduos com alta aptidão, pois, mesmo tendo menor probabilidade de sobrevivência como subadultos, eles conseguiram sobreviver para se reproduzirem.

PALAVRAS-CHAVE: atributo sexual, fórceps, pressão seletiva, seleção sexual.

INTRODUÇÃO

A seleção natural é uma força evolutiva que seleciona atributos hereditários que proporcionam maior sobrevivência aos organismos (Darwin, 1859; Alcock, 2001). Por sua vez, a seleção sexual seleciona atributos envolvidos no sucesso reprodutivo dos indivíduos (Bell, 2008). Dessa forma, a seleção sexual pode ocorrer quando indivíduos diferem em suas habilidades de competir com coespecíficos por cópulas ou para atrair membros do sexo oposto (Alcock, 2001). Eventualmente, as seleções natural e sexual agem sobre um mesmo atributo, de tal forma que exercem pressões seletivas em sentidos opostos (Ridley, 2004). Um exemplo de característica sobre a qual a seleção natural e a seleção sexual exercem pressões em sentidos opostos é a cauda de machos de pavão (Ridley, 2004). Nesse caso, caudas muito longas podem comprometer a sobrevivência por atraírem mais atenção de predadores do que caudas curtas (Ridley, 2004). Por outro lado, fêmeas escolhem machos com estruturas sexuais vistosas que podem ser um indicativo de uma melhor qualidade genética a ser transmitida para a prole (Wagner Jr. et al., 2012). Nesse caso, a seleção natural estaria selecionando tamanhos de caudas que maximizam a sobrevivência (caudas curtas) enquanto a seleção sexual estaria selecionando tamanhos de caudas que maximizam o sucesso reprodutivo (caudas longas).

Armamentos utilizados por machos em combates pelo acesso a fêmeas férteis também podem

sofrer pressões seletivas em sentidos opostos. Na tesourinha *Labidura xanthopus* (Dermaptera), por exemplo, indivíduos de ambos os sexos possuem um par de fórceps no tergito final do abdômen que são utilizados para predação (Daly et al., 1998). O aumento no tamanho dos fórceps aumenta a probabilidade de captura de presas, o que pode aumentar a sobrevivência dos indivíduos. Além disso, machos adultos possuem fórceps proporcionalmente maiores que os das fêmeas e estes são utilizados em combates entre machos e no cortejo de fêmeas (García-Hernández, 2015; Daly et al., 1998). Contudo, o aumento dos fórceps pode resultar em uma menor velocidade de fuga, uma vez que este aumento resultará em um maior peso corpóreo total. Dessa forma, enquanto fórceps grandes podem diminuir a sobrevivência de indivíduos ao tornar os machos mais lentos, a mesma estrutura pode tornar esses indivíduos mais bem sucedidos na obtenção de parceiras reprodutivas. Desse modo, é de se esperar que a seleção natural aja no sentido de diminuir o tamanho dos fórceps, enquanto que a seleção sexual tenderia a aumentar o tamanho dos fórceps.

Embora os custos e benefícios do armamento sejam relativamente claros para machos adultos, o mesmo não ocorre para juvenis. No caso de *L. xanthopus*, machos subadultos possuem fórceps proporcionalmente menores que machos adultos (García-Hernández, 2015). Assim, espera-se que

subadultos apresentem uma maior velocidade de fuga e, conseqüentemente, maior sobrevivência. É possível que essa diferença existente entre adultos e subadultos derive do fato de que indivíduos imaturos não são capazes de se reproduzir (Daly et al., 1998) logo, não há uma pressão imediata para que apresentem fórceps grandes. Contudo, dado que fórceps grandes serão importantes na obtenção de cópulas durante a fase adulta (García-Hernández, 2015), é possível que haja alguma pressão por investimento reprodutivo durante a fase jovem. Por serem insetos hemimetábolos e apresentarem crescimento por mudas (Daly et al., 1998), os indivíduos deveriam investir no aumento do tamanho dos fórceps gradativamente durante todo o seu crescimento. Assim, os indivíduos que gradativamente desenvolverem o tamanho dos fórceps e que armazenarem energia na fase de subadulto, se tornarão machos adultos com fórceps proporcionalmente maiores que os machos que não adotarem essa tática.

Assim, diante da possibilidade de pressões seletivas distintas agirem em sentidos opostos sobre os armamentos dos machos de *L. xanthopus*, este trabalho objetivou avaliar o custo do tamanho do armamento na velocidade de fuga de machos de *L. xanthopus*. Dado que os benefícios associados aos fórceps são distintos entre machos adultos e subadultos e que há uma pressão para que machos adultos apresentem fórceps grandes, o custo do tamanho do armamento na velocidade de fuga foi mensurado tanto para indivíduos adultos, como para subadultos. Para ambos os casos, era esperado que o aumento do tamanho relativo do fórceps produzisse uma diminuição na velocidade de fuga dos machos.

MATERIAL & MÉTODOS

COLETA DE DADOS

Para investigar experimentalmente o custo do tamanho do armamento na velocidade de fuga de machos de *L. xanthopus*, foram coletados 40 machos na praia da Reserva de Desenvolvimento Sustentável da Barra do Una (24°26'22"S; 47°04'20"O), município de Peruíbe, estado de São Paulo. Os indivíduos estavam associados a acúmulos de detritos na areia, assim como troncos, raízes e plântulas de *Rhizophora mangle* ao longo da praia. Do total de indivíduos coletados, 20 eram machos subadultos e 20 eram machos adultos.

Foi montada uma arena experimental em forma de tubo (Figura 1) para que a velocidade de fuga dos indivíduos fosse mensurada. Cada indivíduo foi

contido em uma zona de confinamento na entrada do túnel por um período de 10 s para que pudesse se aclimatar e, assim, a influência exercida pela manipulação fosse minimizada. Após esse período, a entrada do túnel era liberada, permitindo que o indivíduo se deslocasse pela arena. Foi simulada uma situação de fuga tocando-se os fórceps do indivíduo com a ponta de um lápis até que o indivíduo se locomovesse e entrasse no túnel. Quando o indivíduo passava pelo marco zero do tubo, o cronômetro era acionado e, ao finalizar o percurso (80 cm), o cronômetro era pausado. Se um indivíduo parasse de andar no meio do percurso ou voltasse em direção ao início do percurso, o cronômetro também era pausado. Para calcular a velocidade média do indivíduo no tubo, foi dividida a distância (em cm) que o indivíduo percorreu pelo tempo (em segundos) que ele gastou para percorrer a distância registrada. Cada indivíduo foi testado duas vezes. A maior velocidade apresentada pelo indivíduo nos dois testes realizados foi selecionada como a velocidade do indivíduo.



Figura 1. Vista superior da arena experimental. O indivíduo era contido no início do tubo (seta azul) por 10 s. Após estímulo com um lápis, o indivíduo iniciava a corrida de fuga. O tempo despendido em fuga foi calculado a partir do momento em que o indivíduo passasse pelo marco zero (início) até o momento em que o indivíduo parasse de se deslocar em direção ao fim da arena. Um limite de 80 cm de distância máxima a ser percorrida foi pré-estabelecido (final).

O tamanho relativo dos fórceps dos machos foi obtido a partir de duas variáveis operacionais: o comprimento e a massa. Após eutanásia, foram medidos o comprimento de um dos fórceps e a largura do pronoto dos indivíduos com paquímetro digital de 0,01 mm de precisão. Para analisar como o comprimento dos fórceps varia em relação ao comprimento corporal dos machos, foram realizadas duas regressões lineares (aqui denominadas “regressões de comprimento”), uma delas para machos subadultos e a outra para machos adultos. As regressões de comprimento foram feitas entre comprimento do fórceps e largura do pronoto dos machos. Para analisar o quanto que o fórceps de cada indivíduo diferia em comprimento relativo dos fórceps da amostra, foram extraídos das regressões de comprimento os resíduos referentes a cada indivíduo. Esses resíduos obtidos foram usados como uma das variáveis operacionais para tamanho relativo do armamento do macho. Em seguida, cada indivíduo teve seu par de fórceps removido do corpo, junto com o último tergito abdominal, e tanto os fórceps

como o corpo sem os fórceps foram pesados em balança de precisão 0,001 g. Para analisar como que a massa dos fórceps varia em relação à massa corporal dos machos, foram realizadas outras duas regressões lineares (aqui denominadas “regressões de massa”), uma delas para machos subadultos e a outra para machos adultos. Para analisar o quanto que o fórceps de cada indivíduo diferia em massa relativa dos fórceps da amostra, foram extraídos das regressões de massa os resíduos referentes a cada indivíduo. Esses resíduos obtidos foram usados como a outra variável operacional para tamanho relativo do armamento do macho.

ANÁLISE DE DADOS

Para testar se, com o aumento do tamanho relativo dos fórceps, há uma diminuição na velocidade de fuga dos machos de *L. xanthopus*, foi feita uma regressão linear entre os resíduos da regressão de comprimento e a velocidade dos machos. Para o mesmo fim, também foi realizada uma regressão linear entre os resíduos da regressão de massa e a velocidade dos machos. Por pertencerem a estágios diferentes do desenvolvimento, as regressões de machos adultos e subadultos foram feitas separadamente e os resultados dessas regressões foram comparados. A previsão era que a velocidade dos indivíduos diminuiria com o aumento dos resíduos tanto para a regressão de comprimento como para a regressão de massa, tanto para adultos como para subadultos. Foi levado em consideração um valor de significância de $\alpha = 0,05$. Todas as análises estatísticas foram realizadas no ambiente de programação R 3.1.3 (R Core Team, 2015).

RESULTADOS

A média (\pm DP) das velocidades foi de $13,87 \pm 3,49$ cm/s para machos adultos e de $18,73 \pm 6,60$ cm/s para machos subadultos. A média do comprimento dos fórceps foi de $10,74 \pm 1,82$ mm para machos adultos e de $7,97 \pm 0,57$ mm para machos subadultos. A média do comprimento dos fórceps relativo à largura do pronoto foi de $4,89 \pm 0,38$ para adultos e de $3,88 \pm 0,29$ para subadultos. A média da massa dos fórceps foi de $0,040 \pm 0,021$ g para machos adultos e de $0,015 \pm 0,004$ g para machos subadultos. A média da massa dos fórceps relativa à massa do corpo foi de $0,18 \pm 0,06$ para adultos e de $0,13 \pm 0,03$ para subadultos.

Para machos adultos, a velocidade dos indivíduos foi independente dos resíduos das regressões tanto para o comprimento ($p = 0,993$; Figura 2) quanto para a massa dos fórceps ($p = 0,649$). Para machos subadultos, a velocidade dos indivíduos

diminuiu com o aumento dos resíduos da regressão de comprimento ($p = 0,049$; Figura 2), contudo foi independente dos resíduos da regressão de massa ($p = 0,699$).

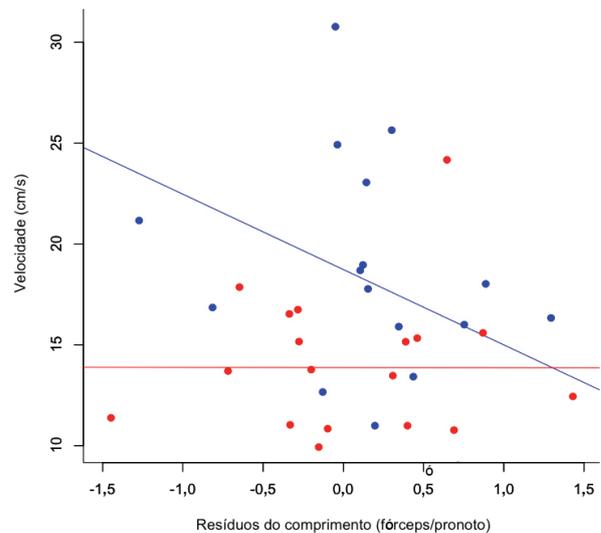


Figura 2. Relação entre a velocidade (cm/s) e os resíduos da regressão entre comprimento (mm) dos fórceps e largura (mm) do pronoto dos machos da tesourinha *Labidura xanthopus*. Reta e pontos azuis representam os machos subadultos ($p = 0,049$) e reta e pontos vermelhos representam os machos adultos ($p = 0,993$).

DISCUSSÃO

Foi testada a hipótese de que o aumento no tamanho dos fórceps resultaria em uma diminuição na velocidade de machos de *L. xanthopus*. Essa relação não foi encontrada para machos adultos, ou seja, o aumento dos fórceps em relação ao corpo não influenciou a velocidade desses indivíduos. Contudo, o aumento do tamanho relativo (em comprimento) dos fórceps acarretou em uma diminuição da velocidade dos subadultos. Dessa forma, o resultado obtido neste trabalho é evidência para que a hipótese levantada seja corroborada apenas para os machos subadultos.

Para um mesmo tamanho corpóreo, adultos apresentam fórceps proporcionalmente maiores que os de subadultos. Esse cenário, juntamente com os resultados obtidos sobre a influência do tamanho dos fórceps na velocidade dos indivíduos, parece ser um exemplo no qual a seleção natural e seleção sexual estão exercendo pressões seletivas em direções diferentes. A seleção natural está selecionando tamanhos menores de fórceps, uma vez que subadultos com fórceps grandes são mais lentos, o que pode implicar em uma menor probabilidade de sobrevivência. Contudo, a seleção sexual está selecionando tamanhos grandes de fórceps, uma vez que subadultos com fórceps grandes devem apresentar um maior sucesso reprodutivo por se

tornarem adultos também com fórceps grandes, com vantagens diretas em interações com machos e fêmeas (García-Hernández, 2015).

Chegar à fase adulta com fórceps muito grandes significa que, durante a fase juvenil, indivíduos com fórceps relativamente maiores que os demais machos tiveram uma menor probabilidade de sobrevivência, mas, mesmo assim, conseguiram sobreviver. Como os fórceps são utilizados durante o cortejo (García-Hernández, 2015), isso poderia indicar para as fêmeas que esses machos adultos apresentam alta aptidão (Kelly, 2011) e estão aptos a transmitir alelos bons para sua prole (Alcock, 2001; Jones & Ratterman, 2009 apud Wagner et al., 2012). Como na fase adulta a variação no tamanho dos fórceps não prejudica a velocidade de fuga, ter fórceps muito grandes deve maximizar o sucesso reprodutivo de machos, como ocorre, por exemplo, com o aumento dos atributos sexuais de pavões (Ridley, 2004) e caranguejos (Vettorazzo, 2007).

Outro resultado interessante obtido neste trabalho é que a diminuição na velocidade de fuga provocada pelo aumento no tamanho relativo dos fórceps de subadultos só é evidenciada quando se analisam os dados de comprimento de fórceps. Ter fórceps muito longos é, portanto, custoso para subadultos, mas parece que estes fórceps longos não são necessariamente pesados o bastante para influenciar a velocidade de fuga desses indivíduos. Um maior comprimento de fórceps pode causar desajustes biomecânicos na velocidade das tesourinhas quando elas estão se locomovendo. Por serem mais compridos, estes fórceps possuem uma maior área de atrito com o substrato, dificultando a locomoção dos indivíduos. Contudo, esses desajustes biomecânicos parecem não emergir do aumento do peso relativo dos fórceps dos indivíduos. Pode ser que o mesmo ocorra com outros animais que apresentam estruturas exacerbadas. Por exemplo, as grandes penas das aves quetzal (Alcock, 2001) podem estar influenciando o voo desses animais. Estudar as questões biomecânicas inerentes aos diferentes tamanhos de fórceps de tesourinha parece ser uma área interessante para investigar o porquê de comprimentos maiores de fórceps influenciarem a velocidade de machos subadultos de tesourinhas, mas uma maior massa de fórceps não produzir tais diferenças.

Pode-se concluir com este trabalho que machos subadultos com tamanhos relativos de fórceps maiores têm uma menor probabilidade de sobrevivência, pois o aumento no tamanho relativo dos fórceps diminui sua velocidade de fuga. Contudo, ao chegar à fase adulta, os subadultos de fórceps

compridos que conseguirem superar os custos de ostentar armamentos grandes obterão sucesso reprodutivo maior que os demais machos. Assim, ao que tudo indica, o custo de se ter um armamento grande durante a fase juvenil evidenciado por este trabalho parece ser compensado posteriormente por um incremento no sucesso reprodutivo de machos de *L. xanthopus*.

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao Glauco, Paulo Inácio e Adriana pela oportunidade de participar da disciplina, aos monitores Gallo e Diog(r)o pela ajuda em diversas etapas, ao Glauco, Billy e Renato pela revisão do manuscrito, aos amigos que fiz aqui e aos amigos de quarto por aturarem meu ronco, a todos que me ajudaram em alguma parte deste trabalho, desde a coleta de tesourinhas à análise de dados, à Soly e ao Billy por todas as discussões e conselhos sobre o trabalho, por fim, a todos que me ajudaram a fazer sapos albinos de massinha no meu primeiro projeto, que não deu certo (ps. massinha de amido derrete na chuva).

REFERÊNCIAS

- Alcock, J. 2001. *Animal behavior: an evolutionary approach*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland.
- Bell, G. 2008. *Selection: the mechanism of evolution*. Oxford University Press, Oxford.
- Daly, H.V.; J.T. Doyen & A.H. Purcell III. 1998. *Introduction to insect biology and diversity*. Oxford University Press, Oxford.
- Darwin, C.R. 1859. *On the origin of species by means of natural selection*. John Murray, London.
- García-Hernández, S. 2015. *Dimorfismo sexual na tesourinha Labidura xanthopus (Dermaptera): uma abordagem macro-ecológica a padrões e processos*. Dissertação de Mestrado, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Kelly, C.D. 2011. Reproductive and physiological costs of repeated immune challenges in female Wellington tree weta (Orthoptera: Anostostomatidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 4:38-46.
- R Development Core Team. 2015. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Ridley, M. 2004. *Evolution*. Blackwell Science, Malden.

- Simmons, L.W. & D.J. Emlen. 2006. Evolutionary trade-off between weapons and testes. *Proceedings of National Academy of Science of United States of America*, 44:16346–16351.
- Vettorazzo, V. 2007. A intensidade de sinalização sexual e o tamanho de machos do chama-maré *Uca* sp. (Crustacea: Brachyura). Em: Livro do curso de campo “Ecologia da Mata Atlântica” (G. Machado; P.I.K.L. Prado & A.A. Oliveira, eds.). Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Wagner Jr., W.E.; O.M. Beckers; A.E. Tolle & A.L. Basollo. 2012. Trade-offs limit the evolution of male traits that are attractive to females. *Proceeding of the Royal Society B*, doi:10.1098/rspb.2012.0275.