



A qualidade das fêmeas de *Plecia* sp. (Diptera: Bibionidae) não está associada ao seu sucesso de cópula

Gabriel Kayano, Lygia Del Matto, Rodolfo Liporoni & Rodolfo Pelinson

RESUMO: Em sistemas de acasalamento onde o acesso a grande quantidade de parceiros é reduzido, uma estratégia de otimização do sucesso reprodutivo dos machos é a seleção de fêmeas de maior qualidade. O objetivo deste trabalho é investigar se machos de *Plecia* sp. preferem fêmeas de maior qualidade. Coletamos fêmeas que foram encontradas copulando e fêmeas solitárias. Estimamos a área do abdômen das fêmeas e as classificamos em diferentes classes de tamanho de área de abdômen. Testamos se a frequência de fêmeas copuladas nas classes com os maiores valores de área de abdômen eram maiores do que o esperado ao acaso. A distribuição de fêmeas copuladas nas classes de maior área de abdômen não diferiu do esperado ao acaso. Concluímos que machos não preferem fêmeas de maior fecundidade. Sugerimos que futuros estudos investiguem se a possível competição por fêmeas gera padrões condizentes com o acasalamento assortativo.

PALAVRAS-CHAVE: competição desordenada, escolha pelo macho, qualidade da fêmea, seleção sexual.

INTRODUÇÃO

A competição de machos por acesso às fêmeas ocorre em diversas espécies da natureza (Anderson & Iwasa, 1996). Esse padrão comportamental emerge da maneira como o custo de produção dos gametas está relacionado com o sucesso reprodutivo (Bateman, 1948). Fêmeas em geral produzem gametas de alto custo e em número limitado. Uma vez que machos de melhor qualidade costumam produzir prole de maior qualidade, fêmeas que são seletivas por parceiros de alta qualidade otimizam seu sucesso reprodutivo (Janicke *et al.*, 2016). Por outro lado, machos produzem gametas de baixo custo e em grande quantidade. Por conta disso, eles maximizam seu sucesso reprodutivo quando investem em um número maior de cópulas (Bateman, 1948). Como a estratégia dos machos é maximizar o número de cópulas, é comum que eles monopolizem fêmeas ou monopolizem recursos que as atraiam. No entanto, há alguns sistemas em que machos não conseguem monopolizar nem fêmeas nem recursos, como o sistema de acasalamento de competição desordenada (“scramble competition” *sensu* Thornhill & Alcock, 1983).

No sistema de acasalamento por competição desordenada, machos devem superar outros machos no acesso às fêmeas disponíveis para cópula (Thornhill & Alcock, 1983). Também pode ocorrer uma sincronia de maturação sexual, com muitos parceiros potenciais disponíveis. Nesse caso, o encontro de parceiros é o fator limitante para o número de cópulas. A limitação do número de cópulas também

pode ocorrer devido a características intrínsecas das espécies, como um tempo de vida muito curto para encontrar parceiras em quantidade suficientemente grande (*e.g.*, Hetrick, 1970) ou produção limitada de esperma (*e.g.*, Christenson, 1989). Uma vez que limitações como essas ocorrem, os machos podem escolher fêmeas. Se as fêmeas variam em qualidade, é razoável supor que machos com cujo número de cópulas é limitado possuem preferência por fêmeas com características que otimizariam seu sucesso reprodutivo (Bonduriansky, 2001).

As moscas conhecidas em inglês como “lovebugs” (Diptera: Bibionidae) são exemplos de animais que possuem sistema de acasalamento por competição desordenada (Hieber & Cohen, 1983). A eclosão dos indivíduos para a vida adulta é sincrônica e, em geral, os machos emergem primeiro que as fêmeas (Hieber & Cohen, 1983). Quando um macho consegue uma parceira reprodutiva, a cópula pode ser prolongada, durando em média 56 h e deixando os machos exaustos (Thornhill, 1976). Em alguns casos, os machos podem até morrer acoplados às fêmeas após a primeira cópula. Como a vida das fêmeas é mais longa (7 dias) do que a vida dos machos (2-5 dias), elas podem copular com mais de um macho (Hetrick, 1970). Os machos, por outro lado, enfrentam limitações ao acesso a cópulas e são um bom modelo para estudar como os machos podem escolher as fêmeas baseados na qualidade das parceiras.

O objetivo de nosso trabalho foi investigar se machos escolhem copular com fêmeas de acordo com a sua qualidade, utilizando como modelo a mosca *Plecia* sp. (Bibionidae). Dado que os machos vivem pouco e que há variação na qualidade das fêmeas em termos da quantidade de ovos que elas carregam, nossa hipótese é que machos de *Plecia* sp. buscam otimizar seu sucesso reprodutivo copulando com fêmeas de maior qualidade.

MATERIAL & MÉTODOS

Área de estudo e coleta de dados

Coletamos 34 machos e fêmeas de *Plecia* sp. que estavam copulando e 35 fêmeas isoladas. Realizamos as coletas por busca ativa em vários pontos ao longo das ruas do bairro do Guaraú (24°22'S, 47°2'O), na periferia do município de Peruíbe, São Paulo. A localidade possui baixa densidade urbana e diversos fragmentos de Mata Atlântica e Restinga nas proximidades.

Para obtenção da variável operacional de qualidade, medimos o comprimento e a largura do maior segmento do abdômen das fêmeas no programa *ImageJ* (Rasband, 1997). Com essas medidas, calculamos a área do abdômen

$$\left(\text{Área} = \frac{1}{2} \times c/2 \times \pi \quad \text{Área} = \frac{1}{2} \times c/2 \times \pi \right);$$

Figura 1), pois o tamanho do abdômen de fêmeas de artrópodes é geralmente considerado um bom indicativo de fecundidade (Bonduriansky, 2001). As fêmeas foram divididas em quatro classes de tamanho. Os intervalos de tamanho das classes foram definidos pela diferença entre o maior e menor valor de área de abdômen e dividido pelo número de classes. Nossa variável operacional para preferência foi categórica e com dois níveis (copulada / não copulada) e representava se a fêmea foi encontrada copulando ou isolada.

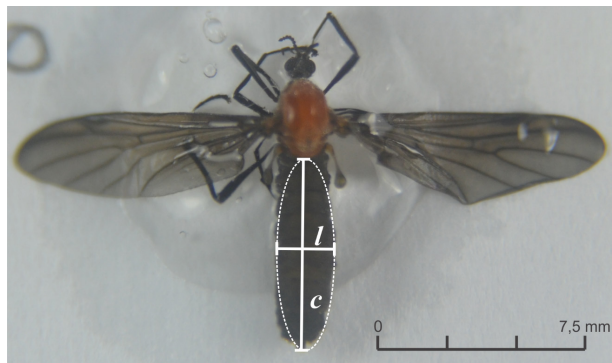


Figura 1. Fêmea de *Plecia* sp. (Diptera: Bibionidae), indicando as medidas tomadas: largura (*l*) e comprimento (*c*) do abdômen. Note que a área do abdômen se aproxima de uma elipse.

Análises estatísticas

Para testar se as fêmeas copuladas eram sobre-representadas entre as fêmeas com maior abdômen, comparamos se a frequência de fêmeas copuladas era maior do que a esperada ao acaso nas maiores classes de tamanho. Para isso calculamos a estatística qui-quadrado (estatística de interesse), que compara distribuições observadas com distribuições esperadas. Para testar a significância do valor de qui-quadrado, criamos um cenário nulo no qual mantivemos fixa a variável independente (área do abdômen) e aleatorizamos 10.000 vezes a variável dependente categórica (copuladas ou não copuladas). Se os valores de qui-quadrado gerados no cenário nulo forem iguais ou maiores do que o valor observado em menos de 5% dos casos, rejeitamos a hipótese nula. Todas as análises foram realizadas utilizando os pacotes *Rsampling* (Prado *et al.*, 2016) e *shiny* (Chang *et al.*, 2015) do programa R (R Core Team, 2016).

RESULTADOS

A área média do abdômen das fêmeas que estavam copuladas foi de $14,1 \pm 2,1 \text{ mm}^2$ (média \pm desvio-padrão), enquanto a das fêmeas não copuladas foi de $13,6 \pm 2,0 \text{ mm}^2$. A primeira das quatro categorias de tamanho incluiu 14 fêmeas com área média de abdômen de $11,2 \pm 0,7 \text{ mm}^2$. A segunda categoria incluiu 37 fêmeas com área média de abdômen de $13,6 \pm 0,7 \text{ mm}^2$. A terceira classe incluiu 14 fêmeas com área média de $15,9 \pm 0,8 \text{ mm}^2$ e a quarta, 4 fêmeas com área média de $18,8 \pm 0,9 \text{ mm}^2$. A frequência de fêmeas copuladas nas diferentes classes de tamanho do abdômen não foi diferente do esperado ao acaso ($\chi^2 = 0,151$; $p = 0,97$; Figura 2).

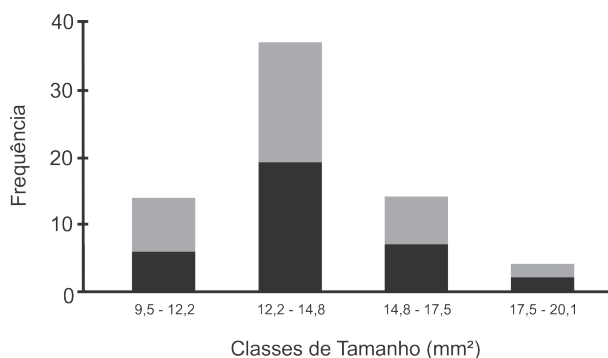


Figura 2. Frequência de fêmeas de *Plecia* sp. copuladas (preto) e não copuladas (cinza) em cada classe de área do abdômen.

DISCUSSÃO

Em cada classe de tamanho, a frequência relativas de fêmeas copuladas se aproximou de 50% das fêmeas totais. Podemos inferir que os machos não preferem as fêmeas de maior qualidade, já que as fêmeas pertencentes a cada classe de tamanho copulam com frequências similares. Isso significa que a frequência relativa de fêmeas copuladas reflete a quantidade relativa de fêmeas em cada classe de tamanho na população como um todo. Portanto, não há indícios de que machos optem por acasalar com fêmeas de maior qualidade (*i.e.*, as mais fecundas).

O padrão encontrado em nosso trabalho pode ocorrer em sistemas de acasalamento com papéis sexuais convencionais nos quais as fêmeas escolhem machos, porém os machos não possuem preferência por parceiras (Janicke *et al.*, 2016). Apesar de não sabermos se fêmeas de *Plecia* sp. são seletivas, sabemos que em *P. neartica* há um possível mecanismo de escolha (Thornhill, 1980). Em *P. neartica*, ocorrem revoadas logo após a emergência dos indivíduos para a vida adulta, nas quais as cópulas se iniciam ainda em voo. As fêmeas podem escolher os machos se deixarem a revoada e pousarem com o parceiro na vegetação após o acoplamento. Por outro lado, se uma fêmea permanece mais tempo na revoada, há chances de outros machos substituírem o primeiro e ela se acoplar a um macho de maior qualidade. Permanecer muito tempo em uma revoada, evitando o pouso, pode representar a recusa da fêmea pelo primeiro macho (Thornhill, 1980). Hieber & Cohen (1983) encontraram que as fêmeas costumam copular com machos de maior massa corpórea. A escolha por machos de maior massa poderia estar associada a uma maior eficiência no voo acoplado, já que casais voam melhor juntos do que separadas em testes de laboratório (Sharp *et al.*, 1974). Portanto, se a escolha de parceiros é realizada exclusivamente pelas fêmeas, espera-se que fêmeas em todas as classes de tamanho copulem com mesma frequência, assim como encontramos neste estudo.

Além das fêmeas serem seletivas, seria esperado que fêmeas de maior fecundidade busquem otimizar seu sucesso reprodutivo se associando com machos de qualidade igual ou superior à sua. Já para as fêmeas de menor qualidade, machos escolhidos e que as ajudem a otimizar o sucesso reprodutivo podem ser mais variáveis em termos de qualidade. Assim, fêmeas de maior qualidade podem ser mais seletivas que fêmeas de menor qualidade, copulando apenas com machos de maior qualidade, enquanto as fêmeas de menor qualidade

copulariam com qualquer macho. Essa variação na seletividade poderia gerar um padrão de acasalamento assortativo, no qual fêmeas melhores se associam com machos melhores, porém todas as fêmeas copulam com igual frequência.

Outra possível explicação para os machos não preferirem determinadas fêmeas é que pode existir uma razão sexual operacional (RSO) enviesada para machos quando ocorre a revoada. A razão sexual operacional se refere à razão entre a quantidade de machos e fêmeas disponíveis para a cópula (Emlen & Oring, 1977). Sabemos que em *P. neartica* os machos emergem primeiro que as fêmeas e permanecem próximos ao sítio em que emergiram esperando pela chegada de parceiras em potencial (Hetrick, 1970; Thornhill, 1976). Quando as fêmeas emergem, os machos rapidamente tentam se acoplar a elas para copular. Nessa situação, parece que há uma RSO enviesada para machos, uma vez que as fêmeas ficam disponíveis para cópula periodicamente, enquanto que todos os machos já estão prontos para copular (Thornhill, 1976). Quando a RSO é enviesada para machos, espera-se que não haja escolha e que eles não rejeitem fêmeas (Edward & Chapman, 2011). Portanto, o mesmo pode ocorrer com a espécie de *Plecia* estudada neste trabalho.

Nosso estudo mostra que a distribuição de tamanho de fêmeas que copulam não difere da distribuição na população como um todo. O sistema de acasalamento analisado oferece um modelo de estudo promissor e complementar à literatura existente sobre “lovebugs” em região temperada. Algumas possibilidades, como entender melhor o padrão de escolha das fêmeas e o padrão de acasalamento assortativo, ainda devem ser melhor exploradas para a espécie de *Plecia* estudada aqui. A RSO também deve ser considerada em estudos futuros com espécies da família que possam elucidar melhor as situações nas quais a escolha de machos possa evoluir.

REFERÊNCIAS

- Andersson, M. & Y. Iwasa. 1996. Sexual selection. *Trends in Ecology & Evolution*, 11:53-58.
- Bateman, A.J. 1948. Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity*, 2:349-368.
- Bonduriansky, R. 2001. The evolution of male mate choice in insects: a synthesis of ideas and evidence. *Biological Reviews*, 76:305-339.
- Chang, W.; J. Cheng; J.J. Allaire; Y. Xie & J. McPherson. 2015. *Shiny: Web Application Framework for R*. R package version 0.12.1. <https://>

CRAN.R-project.org/package=shiny.

- Christenson, T.E. 1989. Sperm depletion in the orb-weaving spider *Nephila clavipes* (Araneae, Araneidae). *Journal of Arachnology*, 17:115–118.
- Crespi, B.J. 1989. Causes of assortative mating in arthropods. *Animal Behaviour*, 38:980-1000.
- Dewsbury, D.A. 2005. The Darwin-Bateman paradigm in historical context. *Integrative & Comparative Biology*, 45:831–837.
- Emlen, S.T. & L.W. Oring LW. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science*, 197:215–223.
- Hetrick, L.A. 1970. Biology of the “love-bug”, *Plecia nearctica* (Diptera: Bibionidae). *The Florida Entomologist*, 53:23-26.
- Hieber, C.S. & J.A. Cohen. 1983. Sexual selection in the lovebug, *Plecia nearctica*: the role of male choice. *Evolution*, 37:987-992.
- Ims, R.A. 1988. Spatial clumping of sexually receptive females induces space sharing among male voles. *Nature*, 335:541-543.
- Janicke, T.; I.K. Häderer; M.J. Lajeunesse & N. Anthes. 2016. Darwinian sex roles confirmed across the animal kingdom. *Science Advances*, 2:e1500983.
- Prado, P.; A. Chalom & A.A. Oliveira. 2016. *Rsampling: Ports the Workflow of “Resampling Stats” Add-in to R. R package version 0.1.1.*
- R Core Team (2016). *R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing.* Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Rasband, W.S. 1997. *ImageJ*. U.S. National Institute of Health, Bethesda, Maryland, USA. <http://imagej.nih.gov/ij>.
- Sharp, J.L.; N.C. Leppla; D.R. Bennett; W.K. Turner & E.W. Hamilton. 1974. Flight ability of *Plecia nearctica* in the laboratory. *Annals of the Entomological Society of America*, 67:735-738.
- Thornhill, R. 1976. Reproductive behavior of the lovebug, *Plecia nearctica* (Diptera: Bibionidae). *Annals of the Entomological Society*, 69:843-847.
- Thornhill, R. 1980. Sexual selection within mating swarms of the Lovebug, *Plecia nearctica* (Diptera: Bibionidae). *Animal Behavior*, 28:405-412.
- Thornhill, R. & J. Alcock. 1983. *The evolution of insect mating systems*. Harvard University Press, Massachusetts.

Orientação: Renato Macedo Rego & Paula Z. Giroldo