



Olhos dos machos não estão relacionados com a seleção das melhores fêmeas em *Plecia* sp. (Diptera: Bibionidae)

Louise Alissa, Lucas Teixeira, Murillo Rodrigues & Rodolfo Liporoni

RESUMO: Mecanismos de seleção sexual envolvem primeiramente a detecção de parceiros. Em bionídeos, o tamanho dos olhos dos machos está associado à busca por parceiras e pode influenciar a cópula com as melhores fêmeas. Como olhos maiores proporcionam benefícios e custos para o encontro de parceiras, é plausível supor que existe seleção sexual estabilizadora favorecendo o tamanho intermediário dos olhos dos machos de *Plecia* sp. Calculamos o tamanho dos olhos em relação ao corpo dos machos e relacionamos os valores obtidos à área do abdômen de suas respectivas parceiras sexuais. Encontramos que machos com olhos intermediários não selecionam fêmeas com maior abdômen. Dado o curto tempo de vida desses insetos, sugerimos que haja pressão intensa para acasalar e que a estratégia com que machos aumentam seu sucesso reprodutivo não se baseie na qualidade das fêmeas, mas na rápida detecção delas. Propomos um mecanismo de competição desordenada, não havendo seleção sexual estabilizadora na espécie estudada.

PALAVRAS-CHAVE: competição desordenada, competição intrasexual, escolha pelo macho, acasalamento assortativo, seleção sexual.

INTRODUÇÃO

Seleção sexual pode ser definida como a seleção provocada pelo acesso diferencial de alguns indivíduos aos gametas do sexo oposto (Kokko *et al.*, 2006). Dentre os mecanismos que promovem seleção sexual, os mais estudados são aqueles que acontecem antes da cópula, conhecidos como mecanismos pré-copulatórios (Andersson & Iwasa, 1996). Um desses mecanismos é a disputa entre indivíduos do mesmo sexo pelo acesso aos indivíduos do sexo oposto (Parker, 1994; Andersson & Iwasa, 1996). A escolha de parceiros é outro mecanismo pré-copulatório, no qual indivíduos de um dos sexos têm preferência por uma característica dos indivíduos do outro sexo (Edward, 2015). Uma das formas de disputa intrasexual pelo acesso a parceiros sexuais é a competição desordenada (*scramble competition*). Nesse caso, ao invés de escolher ou entrar em embates, a estratégia que maximiza o sucesso reprodutivo é conseguir localizar e interceptar um parceiro potencial antes do seu competidor (Emlen & Oring, 1977; Lane *et al.*, 2010). Sistemas de acasalamento por competição desordenada ocorrem quando não é economicamente viável monopolizar parceiros. Dois motivos para não haver monopolização seriam se os indivíduos são sexualmente ativos apenas em um curto intervalo de tempo ou se os indivíduos estão muito dispersos no espaço (Emlen & Oring, 1977).

O conceito de papéis sexuais convencionais é baseado na ideia de que o sucesso reprodutivo dos machos dependeria do número de cópulas obtidas e, por esse motivo, eles entram em disputas para conseguir fêmeas. Por outro lado, as fêmeas teriam o sucesso reprodutivo dependente da qualidade do parceiro com que elas copulam e, por isso, seriam criteriosas na escolha dos parceiros (Bonduriansky, 2001, Janicke *et al.*, 2016). Durante o desenvolvimento da teoria de seleção sexual, houve resistência à ideia de que os papéis sexuais convencionais poderiam se inverter. Atualmente, a tentativa de compreender o que leva as fêmeas a buscarem cópulas múltiplas e machos a serem seletivos tem gerado um grande volume de trabalhos empíricos e novas abordagens teóricas (Andersson & Simmons, 2006; Janicke *et al.*, 2016). Alguns dos motivos para machos serem seletivos são: fêmeas abundantes na população, alta variação na qualidade das fêmeas e sucesso reprodutivo dos machos dependente da qualidade das fêmeas (Bonduriansky, 2001).

Insetos do gênero *Plecia* (Diptera: Bibionidae) são bons modelos para testar hipóteses sobre mecanismos de seleção baseados na escolha dos machos em um cenário de competição desordenada. Nesse gênero, há um marcado dimorfismo sexual, pois machos possuem olhos maiores que fêmeas. O maior investimento masculino nos olhos provavelmente

está relacionado à detecção de parceiras (Hetrick, 1970). Adicionalmente, indivíduos de *Plecia* spp. têm um período de vida adulta curto: fêmeas vivem cerca de 7 dias e nesse tempo podem conseguir mais de uma cópula, enquanto machos vivem entre 3 e 5 dias e copulam apenas uma vez (Thornhill, 1976, 1980). Nesse cenário, uma estratégia que aumentaria o sucesso reprodutivo de machos seria escolher parceiras de maior qualidade e, assim, fertilizar um grande número de ovos (Bonduriansky, 2001; Wilson & Nussey, 2009).

Olhos maiores podem proporcionar benefícios para várias espécies de insetos visualmente orientados, pois machos usam sinais visuais para detectar a parceira. Entretanto, possuir olhos de tamanho desproporcional em relação ao corpo poderia representar custos para o macho, dificultando o voo e prejudicando o encontro da parceira (e.g., Wilkinson & Reillo, 1994). Esse padrão condiz com um cenário com duas pressões seletivas opostas, ambas ligadas à seleção sexual: uma no sentido do aumento da detecção de fêmeas e outra no sentido da redução dos custos associados a olhos demasiadamente grandes. Assim, é plausível supor a existência de uma seleção sexual estabilizadora em *Plecia* sp., que favoreceria o sucesso de cópula dos machos com tamanho de olho intermediário relativo ao corpo. Dado que machos de *Plecia* sp. copulam apenas uma vez e que a qualidade das fêmeas pode ser determinante no sucesso reprodutivo dos machos, buscamos compreender como o tamanho relativo dos olhos dos machos está relacionado à qualidade das fêmeas com as quais eles copulam. Nossa hipótese é que machos com tamanho intermediário de olho relativo ao corpo devem copular com as fêmeas de melhor qualidade.

MATERIAL & MÉTODOS

Coleta de dados

Para testar nossa hipótese, utilizamos espécimes de *Plecia* sp. coletados por busca ativa por Lara *et al.* (2016) e Kayano *et al.* (2016) no bairro do Guaraú (24°22'S, 47°2'O), município de Peruíbe, São Paulo. Nesses dois estudos, 33 casais de *Plecia* sp. foram fotografados e medidos no programa *ImageJ* (Rasband, 1997). No caso das fêmeas de *Plecia* sp., utilizamos as áreas de abdômen estimadas por Kayano *et al.* (2016) a partir das medidas de comprimento e largura. Supusemos que a área do abdômen, que representa fecundidade, é uma medida de qualidade da fêmea comumente utilizada para insetos em geral e para a espécie analisada

em particular (Thornhill, 1976; Bonduriansky, 2001). Para os machos, utilizamos as medidas de comprimento de tórax tomadas por Lara *et al.* (2016). Consideramos que a cabeça do macho de *Plecia* sp. se aproximava de uma elipse. Medimos o comprimento e a largura da cabeça dos machos (Figura 1). Calculamos a área da cabeça dos machos considerando o comprimento da cabeça como o raio maior e a largura como raio menor da elipse. Dividimos a área da região dorsal da cabeça do macho pelo comprimento do tórax (AO/T), supondo que a medida relativa dos olhos indica o quanto o macho investiu em olhos em relação ao tamanho do seu corpo. Valores muito baixos podem levar à pior detecção de fêmeas, enquanto valores altos podem implicar em custos para o voo.

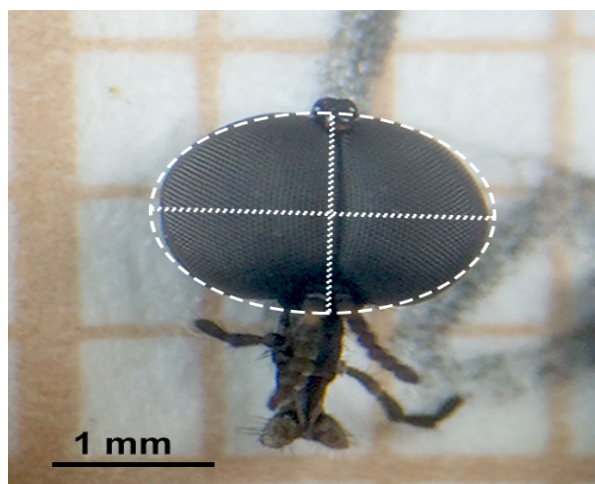


Figura 1. Cabeça de macho de *Plecia* sp. (Diptera: Bibionidae). Linhas tracejadas indicam a largura, o comprimento da cabeça e a elipse considerada para calcular a área da cabeça.

Análise de dados

Nossa previsão era que machos com AO/T intermediários estariam associados a fêmeas com maior área de abdômen. Por isso, realizamos uma regressão quadrática com AO/T como variável independente e área do abdômen da fêmea como variável dependente. Realizamos a regressão com a função *lm* do pacote básico do programa R (R Core Team, 2016).

RESULTADOS

As médias e desvios padrão para as características medidas são apresentadas na Tabela 1. Não existe relação entre a AO/T dos machos e a área do abdômen das fêmeas (Figura 2), pois a regressão quadrática ajustada não foi significativa ($F = 0,85$; $R^2 = 0,05$; $p = 0,439$).

Tabela 1. Médias e desvios padrão para as características mensuradas em machos e fêmea de *Plecia* sp. AO/T representa a área da região dorsal da cabeça do macho em relação ao comprimento do tórax.

Sexo	Característica	Média (mm)	Desvio padrão (mm)
Macho	Comprimento do tórax	2,88	0,16
	Comprimento da cabeça	1,42	0,11
	Largura da cabeça	2,12	0,13
	AO/T	0,82	0,08
Fêmea	Comprimento do abdômen	7,14	0,80
	Largura abdômen	2,51	0,21
	Área abdômen	14,13	2,16

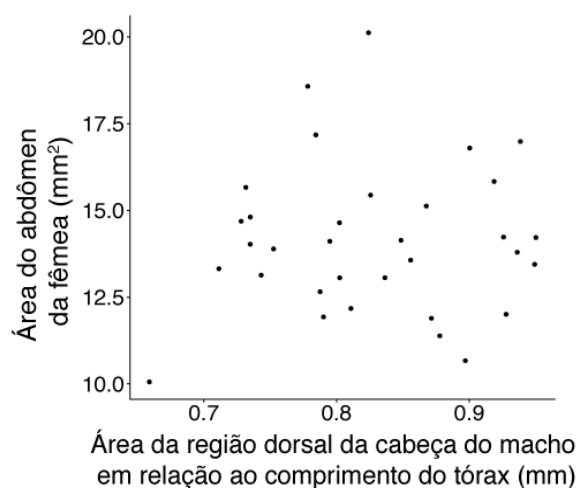


Figura 2. Gráfico de dispersão entre a razão da área da região dorsal da cabeça do macho sobre o comprimento do tórax (AO/T) e a área do abdômen da fêmea de *Plecia* sp.

DISCUSSÃO

Neste estudo, hipotetizamos que ocorreria seleção sexual estabilizadora no tamanho dos olhos dos machos em *Plecia* sp e, assim, machos com tamanho de olho intermediário deveriam copular com as fêmeas de maior qualidade. Encontramos que machos com olhos de tamanho intermediário não estavam mais frequentemente associados a fêmeas com maior tamanho de abdômen, o que não corroborou nossa hipótese. Embora os machos utilizem os olhos para detectar as fêmeas (Hetrick, 1970), não encontramos evidências de que os sinais visuais estejam relacionados à escolha de parceiras sexuais de melhor qualidade. Portanto, não temos evidências que ocorra seleção sexual estabilizadora no tamanho dos olhos dos machos.

Dado que machos da família Bibionidae vivem por pouco tempo (de 2 a 5 dias) (Hetrick, 1970), a qualidade das fêmeas com as quais copulam pode não ser o fator determinante para o sucesso reprodutivo dos machos. Supondo que o sucesso

reprodutivo depende primariamente do sucesso de cópula (Shuster *et al.*, 2003) e, sabendo que o risco de morrer sem obter cópulas é muito alto, sugerimos que os machos copulam com a primeira fêmea que conseguem acessar. Contudo, ainda cabe investigar se a razão sexual em *Plecia* sp. é enviesada para os machos, o que acirraria ainda mais a competição por cópulas e respaldaria nossa sugestão. Além disso, Thornhill (1976) encontrou que a cópula em *Plecia nearctica* pode durar até 56 h, mas que o tempo de transferência máxima do esperma ocorre cerca de 12,5 h após o início da cópula. Assim, a cópula prolongada pode funcionar como uma guarda de parceira, impedindo que outros machos acessem a fêmea (Blyton *et al.*, 2012). Essa estratégia poderia aumentar a aptidão do macho por assegurar a fertilização de grande parte dos ovos e evitar a competição espermática dentro da parceira.

Um trabalho prévio mostrou que fêmeas de maior abdômen não copulam mais frequentemente do que outras fêmeas (Kayano *et al.*, 2016). Além disso, outro trabalho indicou que os machos com maior tamanho de olho não possuem maior sucesso de cópula em *Plecia* sp. (Lara *et al.*, 2016). Em conjunto com o nosso trabalho e com o fato de que machos vivem tão pouco tempo, esses resultados sugerem que o acasalamento de machos e fêmeas ocorra através de um mecanismo de competição desordenada, em que os machos devem copular com a primeira fêmea que encontrarem. Uma implicação da competição desordenada sem escolha das fêmeas pelos machos é que não deve haver um padrão específico em como os parceiros sexuais se associam. Outros estudos já haviam levantado a possibilidade de que machos bibionídeos de melhor qualidade devem se associar preferencialmente com fêmeas de melhor qualidade e que machos de pior qualidade copulariam com fêmeas de pior qualidade. Se essa associação acontecesse, teríamos um padrão conhecido como acasalamento assortativo (Kayano *et al.*, 2016; Lara *et al.*, 2016).

Com o nosso trabalho, vemos que os machos com olhos de tamanhos intermediário se associam com fêmeas de diferentes qualidades, sem nenhuma preferência ou tendência, indicando que o acasalamento assortativo não ocorre em *Plecia* sp., o que está de acordo com o encontrado em *Plecia nearctica* (Thornhill, 1976).

Em conclusão, machos com olhos de tamanho intermediário relativo não se associam com fêmeas de maior qualidade e propomos que a competição intensa em um cenário de vida curta pode levar à cópula prolongada com a primeira fêmea disponível. Reforçamos a ideia de que os bibionídeos possuem um mecanismo de competição desordenada mediada pelo acesso rápido às fêmeas e sem padrão de acasalamento assortativo. Ainda nos resta saber se a razão sexual pode alterar essa dinâmica, contribuindo para elucidar melhor o mecanismo geral de seleção sexual na espécie estudada.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos ao Danilo pela orientação, aos grupos “fudípteros machos olhudos” e “fudípteros fêmeas gordas” pela coleta de dados, e ao Billy, Monique e Puh pelas discussões.

REFERÊNCIAS

- Andersson, M. & Y. Iwasa. 1996. Sexual selection. *Trends in Ecology & Evolution*, 11:53-58.
- Andersson, M. & L.W. Simmons. 2006. Sexual selection and mate choice. *Trends in Ecology & Evolution*, 21:296-302.
- Blyton, M.D.J.; S.C. Banks; R.I. Peakall & D.B. Lindenmayer. 2012. Using probability modelling and genetic parentage assignment to test the role of local mate availability in mating system variation. *Molecular Ecology*, 21:572-586.
- Bonduriansky, R. 2001. The evolution of male mate choice in insects: a synthesis of ideas and evidence. *Biological Reviews*, 76:305-339.
- Edward, D.A. 2014. The description of mate choice. *Behavioral Ecology*, 26:301-310.
- Emlen, S.T. & L.W. Oring. 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.
- Janicke, T.; I.K. Häderer; M.J. Lajeunesse & N. Anthes. 2016. Darwinian sex roles confirmed across the animal kingdom. *Science Advances*, 2:e1500983.
- Kayano, G.; L. Del Matto; R. Liporoni & R. Pelinson. 2016. A qualidade das fêmeas de *Plecia* sp. (Diptera: Bibionidae) não está associada ao sucesso de cópula. Em: *Livro do curso de Campo “Ecologia da Mata Atlântica”*(G.S. Requena; G. Machado; P.I.K.L. Prado & A.M.Z. Martini, eds.). Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Kokko, H., M.D. Jennions & R. Brooks. 2006. Unifying and testing models of sexual selection. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 37:43-66.
- Lane, J.E.; S. Boutin; J.R. Speakman & M.M. Humphries. 2010. Energetic costs of male reproduction in a scramble competition mating system. *Journal of Animal Ecology*, 79:27-34.
- Lara, N.R.F.; L. Caires; M.P. Pansonato & P. Pollo. 2016. O efeito da visão de machos sobre a chance de cópula em uma espécie de mosca com período reprodutivo curto. Em: *Livro do curso de Campo “Ecologia da Mata Atlântica”*(G.S. Requena; G. Machado; P.I.K.L. Prado & A.M.Z. Martini, eds.). Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Parker, G.A. 1974. Assessment strategy and the evolution of fighting behaviour. *Journal of Theoretical Biology*, 47:223-243.
- 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>.
- Shuster, S.M.; W.R. Briggs & P.A. Dennis. 2013. How multiple mating by females affects sexual selection. *Philosophic Transactions of the Royal Society, Biological Series*, 368:1-27.
- 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.

Wilkinson, G.S. & P.R. Reillo. 1994. Female choice response to artificial selection on an exaggerated male trait in stalk-eyed fly. *Proceedings of the Royal Society of London, Biological Series*, 255:1-6.

Wilson, A.J. & D.H. Nussey. 2009. What is individual quality? An evolutionary perspective. *Trends in Ecology & Evolution*, 25:207-214.

Orientação: Danilo G. Muniz