SOLIMARY GARCÍA HERNÁNDEZ

**Dimorfismo sexual na tesourinha *Labidura xanthopus* (Dermaptera):
uma abordagem macro-ecológica a padrões e processos**

SÃO PAULO

2015

**Dimorfismo sexual na tesourinha *Labidura xanthopus* (Dermaptera):
uma abordagem macro-ecológica a padrões e processos**

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências, na área de Ecologia de Ecossistemas Terrestres e Aquáticos.

Orientador: Glauco Machado

Departamento de Ecologia, Universidade de São Paulo, Brasil

Co-orientador: Bruno A. Buzatto

Centre for Evolutionary Biology, The University of Western Australia

SÃO PAULO

2015

Autorizo a reprodução e divulgação total ou parcial deste trabalho, por qualquer meio convencional ou eletrônico, para fins de estudo e pesquisa, desde que citada a fonte.

García-Hernández, Solimary

Dimorfismo sexual na tesourinha *Labidura xanthopus* (Dermaptera): uma abordagem macro-ecológica a padrões e processos /Solimary García Hernández; orientador Glauco Machado. --. São Paulo, 2015.

57 f.

Dissertação (Mestrado) – Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Departamento de Ecologia.

1. dependência de condição. 2. dimorfismo sexual. 3. disponibilidade de recursos. 4. plasticidade fenotípica. 5. relação temperatura-tamanho.

1. Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências. Departamento de Ecologia. II. Título.

Nome: GARCIA HERNÁNDEZ, Solimary

Título: Dimorfismo sexual na tesourinha *Labidura xanthopus* (Dermaptera): uma abordagem macro-ecológica a padrões e processos

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo para obtenção do título de Mestre em Ciências (Ecologia).

Aprovada em:

Banca examinadora:

Prof. Dr. Carlos A. Navas

Prof. Dr. Gustavo Muniz Dias

Prof. Dr. Glauco Machado
(Orientador)

Agradecimentos

Bem, definitivamente *não cheguei aqui sozinha*. Terminar o meu mestrado é uma consequência de muitas situações, nas quais muitas pessoas estiveram envolvidas. Poderia dizer que tudo começou em uma conversa com o Glauco. Nela, o vi como uma pessoa interessada no aprendizado de seus estudantes e em manter um ambiente de trabalho estimulante — alguém que reconhece que o gosto pelo que se faz é o motor da pesquisa. Não me enganei! Agradeço seu sincero interesse no aprendizado, não só dos seus orientados, mas de todos os estudantes. Você sempre encontra o melhor jeito de compartilhar o seu conhecimento com quem quer aprender e fazer perguntas. Agradeço também sua constante disposição em aprender, pois sei que cada novo conhecimento que você adquire, de uma forma ou de outra, termina nos alcançando. Valorizo sua habilidade de conhecer profundamente as pessoas ao seu redor. Você é um exemplo para mim! Agradeço por saber explorar minhas habilidades, minimizar minhas debilidades e valorizar e focar o meu entusiasmo. Isso foi indispensável para fazer este trabalho megalomaniaco dar certo. Agradeço também pela equipe de trabalho que você cultivou. Admiro cada um dos seus membros. Agradeço também por se entusiasmar em trabalhar com um grupo de seis pernas que mal se conhece. Enfim, *gracias* pela confiança e por desenvolver em mim habilidades para que, no futuro, eu possa ser uma boa pesquisadora, professora e orientadora.

Para poder chegar aqui, tive que deixar meu mundo conhecido e voar 4.500 km. Isso não seria possível se as pessoas que mais amo não me estimulassem a aproveitar minha vontade de voar e ir atrás dos meus sonhos. Agradeço e agradecerei eternamente ao apoio do John. Agradeço por ter voado e vindo viver comigo essa aventura. Desde a fase de coleta até os últimos dias de virada, você viveu, desfrutando e sofrendo de perto essa experiência. Você me ajudou tanto no desenvolvimento do trabalho, que deve ser o não-biólogo que mais sabe de tesourinhas no mundo inteiro! Agradeço por fazer com que o funcionamento de pequenas coisas fosse o mais eficiente possível e, por isso, me poupar tempo e energia valiosos ao amostrar 4.000 km de praia e criar 1.500 bichos. Agradeço pelo carinho, pela força de vontade contagiosa e pelo excelente exemplo de dedicação e aprimoramento. *Gracias* por dar foco, café e amor à minha vida.

Agradeço aos meus pais que, além de serem excelentes pessoas, ainda se alegram com cada passo que dou e, apesar da distância, sempre me apoiam e me enviam amor em forma de presentes colombianos. Agradeço a eles e ao meu irmão pela viagem que fizeram

até aqui. Foi muito legal conhecer ainda mais o Brasil e Sampa com vocês! Sinto vocês próximos quando caminho pelos espaços onde caminhamos juntos. *Gracias* pela certeza de poder contar sempre com o amor de vocês! Agradeço o carinho dos meus demais familiares e amigos, que estão sempre disponíveis a distância de um *click*. Agradeço também aos amigos que aqui no Brasil renovam minha alegria constantemente: Adrian, Adriana, Chucho, Camila, Angela, Cesar, Cris, Pamela, Stefanía, Daniel, Sara, Thayná, Erika, Renato, Cata, Gaia, Fernando, Federico, Sebastian, Vitor, Vanessa, Ximena, Isa Isa, Esher, Bastini e Glaucia.

Também quero agradecer a todas as pessoas que colaboraram durante a fase de amostragem do meu trabalho: Rodrigo Lopes, John, Erika, Andrea, Rodrigo Postiglioni, Ivna, Nathan e Isabelly. Além de me ajudar, vocês foram excelentes companhias de viagem. Agradeço, principalmente, ao Rodrigo Lopes por sua excelente habilidade para dirigir, que nos levou aos mais inóspitos locais, mas conseguiu nos trazer de volta sãs e salvas. Durante a amostragem, John também desempenhou um papel fundamental, com sugestões assertivas, soluções inteligentes nos momentos mais cruciais e apoio logístico ainda que à distância. Agradeço por sua inesgotável disposição para o trabalho e seu exemplar sentido de responsabilidade. Agradeço aos dois pelas boas lembranças e, sobretudo, pela música que a viagem deixou. Agradeço ao Glauco por toda a atenção que recebi durante a viagem e pelo empoderamento que senti. Meus agradecimentos também ao John pela ajuda na fase de criação dos bichos, pois ele me substituiu na difícil tarefa de cuidar de mais de mil filhotinhos quando não foi possível que eu o fizesse. Agradeço também ao Renatcho pelas diversas conversas e pelo apoio moral em nossos longos momentos de solidão no porão.

Além disso, agradeço ao Bruno Buzatto, amigo, co-orientador e também membro do meu comitê de acompanhamento, por me ajudar sempre com entusiasmo e por apresentar sugestões e idéias valiosas desde o início do projeto. Agradeço também ao Rogelio Macías Ordóñez, outro membro do meu comitê de acompanhamento, pelas ricas discussões e pelas sugestões ao longo de todo o desenvolvimento deste trabalho. Minha gratidão também ao Eduardo Santos, Danilo Muniz, Gustavo “Billy” Requena, Jordi Moya Laraño e Russell Bonduriansky pelas várias conversas sobre os métodos analíticos, discussão de idéias e interpretação dos resultados, que enriqueceram este trabalho.

Agradeço ao Francisco D’Albertas pela ajuda com a criação do mapa de temperatura apresentado no Capítulo 1, ao Norton Gianuca pela informação sobre locais de ocorrência da tesourinha, ao Filipe Capra por me permitir usar a divertida imagem da briga dos machos na introdução geral, à Pamela pelas várias correções que fez ao meu português, à Gabriela por

revisar a introdução geral na posição de “leiga interessada em ciência”, e ao Yoshitaka Kamimura pela ajuda com a identificação da espécie de estudo.

Agradeço ao pessoal do SEXLAB (o nome carinhoso que eu dou ao laboratório dirigido pelo Glauco) e aos seus agregados: Vivian, Louise, Matheus, Lygia, Andrés, Renatcho, Erika, Taís, Danilo, Rosa, Sheina, Cris, Eduardo e Billy. Muito obrigada a todos pela amizade, pela colaboração mútua e por criar um ambiente de discussão sempre crítico e, inevitavelmente, divertido. De maneira resumida, agradeço por terem me acolhido com carinho, me darem dicas, sugestões, abraços e presentes, me deixarem mensagens carinhosas na mesa, se preocuparem comigo, falarem besteiras até a madrugada, guardarem minhas costas, me desejarem coisas lindas, me animarem e, especialmente, por confiarem em mim. *Gracias* por fazer do nosso grupo um lar acolhedor. Agradeço também ao pessoal da LAGE, o nosso laboratório em conjunto com o Paulo Inácio e o Paulo Miúdo, por cultivarem a crítica e a criatividade.

Agradeço ao Glauco, Paulo Inácio e Adriana pelo maravilhoso curso de campo que oferecem e pela oportunidade que me deram de aprender como aluna e monitora. *Gracias* pela confiança. Nunca tinha experimentado tamanha entrega dos professores aos alunos como nesse curso. Foram experiências tão enriquecedoras na minha formação que espero poder oferecer experiências como estas também para outras pessoas. Agradeço, em particular, à agradável companhia de Samuel, Sheina, Bianca, Marina, Cris, Erika, Luciano, Gabriel, Baby e Mathias (turma de 2011), assim como da Sara, Thayná, Renatcho, Jéssica, Kate, Hebert, Cris e Danilo (turma de 2012). Todos vocês foram meus anjos, tiraram sorrisos do meu rosto, se deixaram abraçar e me abraçaram nos momentos que mais precisei. Agradeço à Cris, Danilo e Glauco pela *super* equipe que fizemos no ano 2012. Não tem nada melhor que trabalhar com bons amigos! Além disso, agradeço pela grande dedicação do Alexandre Adalardo, Paulo Miúdo, Paulo Inácio, Fernando Gomez e Thiago Rangel, professores ministrantes de outras disciplinas importantes para minha formação.

Agradeço ao pessoal do EcoEncontros pelo trabalho em equipe, que nos permitiu manter a possibilidade semanal de conectar os nossos colegas a outros pesquisadores. Agradeço também ao pessoal da EcoEscola, por seu esforço na criação do curso de inverno em ecologia e pelo convite para participar como orientadora na versão de 2014. Em especial, agradeço a companhia intelectualmente estimulante da Ayana durante essa orientação.

Mais uma vez, agradeço ao Glauco, por me aceitar como monitora da disciplina de Ecologia que ministra para o curso de Licenciatura em Geociências e Educação Ambiental, pois, em termos de didática, dedicação e resolução de problemas, aprendi muito.

Não posso deixar de agradecer a Juan Carlos, Ernesto, Mathias, Bianca, Erica, Luciano e Nathan por me hospedaram amavelmente quando precisei de abrigo temporário.

Agradeço à Vera, à Socorro e ao Luis que me ajudarem em várias ocasiões. Agradeço também a todos os outros funcionários do Departamento de Ecologia e do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo.

Agradeço ao Carlos Navas e ao Gustavo Muniz Dias por terem aceitado o convite para participarem da minha banca de mestrado.

Agradeço ao apoio da Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelas bolsas que eu e o Glauco recebemos e que nos permitiram desenvolver este projeto.

Por fim, agradeço a você, caro leitor, por se interessar em ler meu trabalho. Espero que seja uma experiência proveitosa.

Resumo

GARCÍA-HERNÁNDEZ, S. **Dimorfismo sexual na tesourinha *Labidura xanthopus* (Dermaptera): uma abordagem macro-ecológica a padrões e processos.** 2015. Dissertação (Mestrado) – Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, SP.

O dimorfismo sexual varia consideravelmente entre populações dentro de uma mesma espécie. Essa variação na direção e na magnitude do dimorfismo sexual é, em parte, devida às diferenças sexuais na respostas plásticas às condições e aos recursos ambientais. Por meio de experimentos em laboratório, sabe-se que a temperatura e a disponibilidade de alimento são fatores importantes na geração de variações morfológicas inter-individuais e que seus efeitos diferem entre machos e fêmeas. Usamos indivíduos da tesourinha *Labidura xanthopus* (Dermaptera) coletados em 20 localidades ao longo da costa brasileira para investigar como o tamanho corporal e o tamanho do armamento de machos e fêmeas variam em um gradiente natural de temperatura. O tamanho do corpo diminuiu com o aumento da temperatura, mas o dimorfismo sexual se manteve constante ao longo do gradiente de temperatura. Para o tamanho do armamento, encontramos uma relação negativa para machos e positiva para fêmeas. Conseqüentemente, a magnitude do dimorfismo sexual no tamanho do armamento diminuiu ao longo do gradiente de temperatura. Para entender o efeito da disponibilidade de alimento sobre a expressão de características morfológicas em cada um dos sexos, manipulamos a dieta durante o desenvolvimento de indivíduos provenientes de uma população de clima tropical e uma de clima temperado. Independente da população, o dimorfismo sexual foi causado por diferenças sexuais na dependência de condição. Machos e fêmeas diferiram não apenas na magnitude da resposta, mas também na direção. Em relação ao comprimento relativo dos fórceps, em particular, os resultados obtidos em laboratório não apóiam que a variação encontrada em campo se deve à disponibilidade de alimento. Outros fatores que não levamos em consideração, tais como densidade populacional, podem exercer um papel importante na resposta de machos e fêmeas em relação ao tamanho do armamento. Por fim, mais estudos experimentais comparando populações com diferenças marcantes de condições ambientais poderão lançar luz sobre quais fatores ecológicos podem ter favorecido a evolução do dimorfismo sexual dependente de condição.

Palavras-chave: dependência de condição, disponibilidade de recursos, gradiente ambiental, plasticidade fenotípica, relação temperatura-tamanho, seleção sexual.

Abstract

GARCÍA-HERNÁNDEZ, S. **Sexual dimorphism in the earwig *Labidura xanthopus* (Dermaptera): a macroecological approach to patterns and process.** 2015. Master Thesis – Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, SP.

Sexual dimorphism varies considerably among populations within species. This variation in the direction and magnitude of sexual dimorphism is partially explained by sexual differences in phenotypically plastic responses to environmental conditions and resource availability. Laboratory experiments have already shown that temperature and food availability are important factors promoting inter-individual morphological variation and that their effects differ between males and females. We used individuals of the earwig *Labidura xanthopus* (Dermaptera) collected from 20 Brazilian localities to investigate how body size and weapon size of males and females vary across a natural temperature gradient. Body size decreased with increasing temperature, but sexual size dimorphism remained constant across the temperature gradient. For weapon size, we found a negative relationship for males and a positive relationship for females. Thus, the magnitude of sexual dimorphism in weapon size decreased across the temperature gradient. To understand the effect of food availability on the expression of morphological traits in each sex, we manipulated the diet of individuals from a tropical and temperate population. Regardless of the population, sexual dimorphism was caused by sex-differences in condition dependence. Males and females differed not only in the magnitude of their responses, but also in the direction. Regarding the relative length of the forceps, in particular, our results do not support the interpretation that the morphological variation observed in the field is explained by differences in food availability. Other factors not considered here, such as population density, may play an important role in determining weapon size variation in males and females under natural conditions. Finally, more experimental studies comparing populations with marked differences in environmental conditions may shed light on which ecological factors have favored the evolution of condition-dependent sexual dimorphism.

Key-words: condition-dependent, resource availability, phenotypic plasticity, relation size-temperature, sexual selection.

Conteúdo

Introdução geral	12
Capítulo 1: Variações inter-sexuais e inter-populacionais no tamanho do corpo e do armamento na tesourinha <i>Labidura xanthopus</i> (Insecta: Dermaptera)	23
Resumo	24
Introdução	25
Material & métodos	28
Resultados	32
Discussão	35
Agradecimentos	38
Referências	39
Anexo 1	44
Anexo 2	46
Anexo 3	47
Capítulo 2: Diferenças inter-sexuais e inter-populacionais na dependência de condição e suas implicações para a magnitude do dimorfismo sexual em um inseto hemimetábolo	50
Resumo	51
Introdução	52
Materiais & métodos	55
Resultados	61
Discussão	67
Agradecimentos	73
Referências	73
Anexo 1	78
Anexo 2	78
Anexo 3	80
Anexo 4	83
Anexo 5	84
Conclusão geral	87

Introdução geral

Quero apresentar a você o tema do meu mestrado de uma forma amistosa. Por isso, quero evitar termos técnicos complicados e não vou terminar as frases que escrevo citando referências bibliográficas publicadas em revistas que você não lê e não sabe onde encontrar. Deixemos essas formalidades acadêmicas para os dois capítulos a seguir. Neles, o público “não-leigo”, composto em sua maioria por estudantes de pós-graduação e pesquisadores já formados, encontrará uma contextualização teórica dos temas abordados na minha dissertação, assim como testes estatísticos e resultados que, quase seguramente, são intangíveis para o público “leigo”. Para este público, composto por estudantes de graduação e também por qualquer pessoa interessada em ciência, pretendo transmitir de forma simples, porém não simplista, as grandes questões que estudei nos últimos dois anos e meio, desde que cheguei ao Brasil. Pretendo também apresentar o meu modelo de estudo, as tesourinhas, que são desconhecidas para a maioria das pessoas. Espero que minha linguagem seja acessível e que a história que vou contar instigue sua curiosidade.

Para começar, quero chamar sua atenção para uma característica muito importante não apenas dos humanos, mas de qualquer organismo: o tamanho. Estou segura de que você pode imaginar muito bem variações no tamanho de diferentes características do corpo na nossa espécie, incluindo comprimento do pé, circunferência da cabeça, largura do quadril etc. Para simplificar as coisas, vamos pensar no tamanho do corpo como um todo e medi-lo como a altura (poderia ser o peso, assim como ocorre nas artes marciais). Pense na altura de um homem e uma mulher de um país nórdico, como a Noruega, por exemplo. Imagino que você, assim como eu, tenha a impressão de que os descendentes diretos dos vikings são bem altos. Agora pense na altura de um casal de um país tropical, tal como o Peru. Embora você saiba pouco sobre a altura dos peruanos, é possível arriscar que eles, em geral, são baixos. Pelo menos mais baixos que os noruegueses! E você está certo: a altura média dos noruegueses é maior que a altura média dos peruanos (ver países em negrito na Tabela 1).

Agora vamos pensar na diferença de tamanho entre os sexos, que chamamos pomposamente de *dimorfismo sexual* no mundo acadêmico. Observe atentamente a Tabela 1, pois quero chamar sua atenção para alguns padrões interessantes que talvez você não tenha percebido em uma primeira olhada: (1) os homens são maiores que as mulheres, independente do país de origem; (2) a diferença em altura entre os sexos é maior na Noruega do que no Peru; (3) a variação na altura dos homens (158 - 181,8 cm) é maior do que a

variação na altura das mulheres (147 - 169,7 cm) quando olhamos para todos os países. A explicação para esses padrões gerais envolve o conhecimento sobre três áreas da biologia que se desenvolveram de forma mais ou menos independente e que só vieram se integrar muito recentemente: a seleção sexual, a fisiologia e a genética. Parece complicado, mas espero mostrar para você como essas áreas se relacionam e nos permitem entender como o tamanho de machos e fêmeas varia entre espécies e também entre populações de uma mesma espécie.

Tabela 1. Altura média de homens e mulheres adultos em 30 países. Dados extraídos de: <http://es.wikipedia.org/wiki/Estatura>.

País	Altura média (cm)		Diferença de altura (cm)
	Homens	Mulheres	
Alemanha	179,0	165,0	14
Argentina	174,50	162,77	11,73
Austrália	177,2	167,0	10,2
Bélgica	179,6	163,3	16,3
Brasil	174,0	155,1	18,9
Camarões	170,6	161,3	9,3
Canadá	178,0	161,0	17
China	166,7	156,6	10,1
Chile	174,2	167,8	6,4
Colômbia	173,6	161,6	12
Coréia do Norte	165,6	154,9	10,7
Coréia do Sul	170,9	160,1	10,8
Espanha	178,0	161,0	17
Estados Unidos	175,8	161,0	14,8
Filipinas	163,5	151,8	11,7
Finlândia	180,2	169,7	10,5
França	175,1	161,9	13,2
Holanda	181,8	165,7	16,1
Índia	161,2	152,1	9,1
Indonésia	158,0	147,0	11
Japão	168,1	158,8	9,3
México	170,0	161,0	9
Nova Zelândia	177,0	165,0	12
Nigéria	163,8	157,8	6
Noruega	180,9	168,2	12,7
Peru	162,0	157,0	5
Portugal	176,0	163,0	13
Reino Unido	175,2	161,6	13,6
Tailândia	167,5	157,3	10,2
Vietnam	162,1	152,2	9,9

Em quase todas as espécies de animais, quanto maior o corpo do macho ou o seu armamento (chifres, garras ou espinhos), maior sua probabilidade de ganhar um combate pela posse de um território ou de parceiras sexuais (Figura 1). Além disso, machos maiores podem oferecer mais proteção às fêmeas e aos seus filhotes. Portanto, não é surpreendente que fêmeas prefiram machos maiores. Na nossa espécie, por exemplo, mulheres preferem homens de maior estatura, e a altura está positivamente relacionada ao salário e à ascensão profissional dos homens. Os benefícios reprodutivos do tamanho para os machos explicam porque eles são maiores do que as fêmeas em muitas espécies, incluindo nossa própria espécie e nossos parentes mais próximos, como os chimpanzés e gorilas. Esse é o papel da seleção sexual na determinação de diferenças no tamanho corporal entre espécies. Para explicar diferenças na intensidade do dimorfismo sexual em populações da mesma espécie (assim como aquelas apresentadas na Tabela 1), os pesquisadores geralmente recorrem à fisiologia e à genética, assim como veremos a seguir.

Figura 1. Em humanos, assim como em outras espécies, quanto maior um macho, maior sua probabilidade de ganhar um combate. Nesta figura, são descritas características do tamanho e do armamento (martelo) de dois machos que estão prestes a se enfrentar em um combate pelo acesso a uma parceira sexual. Segundo a descrição, o macho B tem maior probabilidade de ganhar o combate, porque possui maior tamanho (peso e altura) e maior armamento do que o macho A.

O primeiro pesquisador a perceber que o tamanho varia não apenas entre espécies, mas também entre populações de uma mesma espécie, foi o anatomista e fisiologista alemão Karl Bergmann. Enquanto trabalhava com pássaros e mamíferos, ele notou que os indivíduos de uma mesma espécie tendem a ser maiores quando vivem em climas mais frios. Ele atribuiu esse padrão à vantagem fisiológica de ser grande para evitar a perda de calor em climas frios, assim como a vantagem de ser pequeno para evitar super-aquecimento em climas quentes. A lógica é bem simples, e vamos usar uma forma geométrica para explicar o que está acontecendo do ponto de vista fisiológico. Enquanto a superfície de um cubo aumenta de forma proporcional ao quadrado do seu lado, seu volume aumenta de forma proporcional ao cubo do seu lado. Portanto, um pequeno aumento no lado de um cubo promove um aumento muito maior em seu volume do que em sua superfície (Figura 2). Como o calor é adquirido e perdido pela pele, a relação entre superfície e volume do corpo em animais de sangue quente (como os pássaros e mamíferos estudados por Bergmann) é muito importante para conservar ou perder o calor. Quanto maior um animal, menor a relação entre sua superfície e seu volume e, portanto, menor sua perda de calor. Por outro lado, quanto menor um animal, maior a relação entre sua superfície e seu volume e maior sua perda de calor (Figura 2).

Figura 2. Relação entre superfície e volume em um cubo. Neste exemplo, o cubo A representa um animal de tamanho pequeno que tem uma relação superfície/volume maior que o animal representado pelo cubo B.

Mas foi Bernhard Rensch, também alemão, quem descreveu o padrão relacionado às diferenças sexuais em tamanho. Ele observou que, quando o macho é o sexo maior, o dimorfismo sexual aumenta com o tamanho do corpo. Isso significa que, em espécies pequenas, a diferença relativa de tamanho entre machos e fêmeas é sutil, enquanto em espécies grandes, esta diferença é bem pronunciada. Esse padrão já foi encontrado tanto para diferentes espécies como para diferentes populações de uma mesma espécie. Entretanto, ao contrário da regra de Bergmann, que possui mecanismos fisiológicos claros, as causas da regra de Rensch ainda são mal compreendidas pelos pesquisadores. Mas seria possível juntar as regras de Bergmann e Rensch para prever como o dimorfismo sexual deve variar em uma escala geográfica ampla? Recentemente, pesquisadores acharam evidência de que, na maioria das espécies com ampla distribuição geográfica em que os machos são o sexo maior, populações de climas mais frios não só possuem maior tamanho corporal, mas também possuem maior dimorfismo sexual do que populações de climas mais quentes. Portanto, em muitas espécies, a intensidade do dimorfismo sexual varia junto com o tamanho e ambos parecem ser influenciados, direta ou indiretamente, pela temperatura.

Todos os exemplos mencionados anteriormente referem-se a vertebrados de sangue quente, certamente um grupo muito carismático e bem estudado de animais. Vale destacar, porém, que a esmagadora maioria das espécies de animais no planeta possui sangue frio, tais como peixes, sapos, lagartos, insetos e aracnídeos. Quase tudo o que foi dito até agora sobre vertebrados de sangue quente também se aplica às espécies de sangue frio. Entretanto, no caso deles, a temperatura pode ter um papel adicional na determinação do tamanho dos adultos por meio de outro aspecto fisiológico, as taxas de crescimento. Para explicar a relação entre temperatura e tamanho, vou usar como exemplo uma mariposa — que é praga do tabaco e, por isso, tem sido muito estudada pelos pesquisadores. Quando as lagartas dessa mariposa são criadas em laboratório sob condição de alta temperatura, desencadeia-se uma cascata de reações hormonais que tem como consequência um crescimento rápido. Como o período de desenvolvimento é curto e as lagartas têm pouco tempo para comer e crescer, o tamanho final das mariposas criadas em alta temperatura é menor do que das mariposas criadas em baixa temperatura, que comem e crescem por mais tempo. Portanto, espécies ou populações de insetos que habitam regiões de clima frio devem ser maiores do que aquelas que habitam regiões de clima quente, gerando um padrão geral similar ao da regra de Bergmann, porém por um mecanismo fisiológico diferente, que não envolve a relação entre superfície e volume. Vale destacar também que as taxas de desenvolvimento de machos e fêmeas não respondem da mesma forma à temperatura. Em muitas espécies de insetos e

aranhas, os machos se desenvolvem mais rápido e se tornam adultos antes do que as fêmeas. Como consequência, os machos são menores do que as fêmeas.

Já vimos que o tamanho corporal de machos e fêmeas pode ser influenciado pela temperatura, que varia em uma escala geográfica muito ampla, sendo o equador a região mais quente e os pólos, as regiões mais frias do planeta. Agora vamos ver como o tamanho corporal pode ser influenciado por outro fator ambiental que varia tanto no tempo quanto no espaço: a quantidade de comida. Mudanças na dieta podem ser perceptíveis em uma mesma população ao longo do tempo. Por exemplo, devido a melhorias na quantidade e na qualidade dos alimentos consumidos pela população colombiana no século XX, atualmente somos 8 cm maiores do que éramos 100 anos atrás! Da mesma forma, em países onde a população tem acesso à alimentação vasta e de qualidade, homens e mulheres são mais altos do que em países onde uma grande parcela da população não se alimenta bem. Para ilustrar o que estou dizendo, compare a altura média de homens e mulheres na Coreia do Sul e na Coreia do Norte. Ambos os países estão muito próximos e suas populações são indistinguíveis de um ponto de vista genético. Entretanto, por causa da restrição alimentar em que vive boa parte dos norte coreanos, a estatura média de homens e mulheres neste país é, em média, 5 cm menor do que a média dos sul coreanos melhor alimentados (Tabela 1). Mas a comida, assim como a temperatura, não influencia de forma igual os machos e as fêmeas. Estudos com humanos já mostraram que homens adolescentes privados de uma alimentação de qualidade têm uma maior redução na estatura do que mulheres que sofreram a mesma carência nutricional durante a adolescência. Da mesma forma, experimentos em laboratório mostraram que machos de algumas espécies de insetos são mais sensíveis a dietas pobres do que as fêmeas. Como explicar essas diferenças entre machos e fêmeas? É aqui que entra a última peça do quebra-cabeça, a genética.

Não é nenhum segredo que, se os pais são altos, os filhos provavelmente também serão altos. A altura é em grande parte determinada pela genética. Porém, ao contrário do que muitos podem pensar, a altura nos humanos e em muitas outras espécies de animais não é determinada por um único gene. A determinação da altura na nossa espécie, por exemplo, depende de cerca de 400 genes que atuam juntos. É como se cada gene contribuísse com menos de meio centímetro da sua altura! Como se isso não fosse suficiente, a história é ainda um pouco mais complexa e interessante. A expressão final da altura depende ainda do que comemos ao longo do desenvolvimento. Muitos dos genes que determinam o tamanho corporal são “ativados” pela alimentação. Gêmeos idênticos podem nos ajudar a

compreender melhor o efeito da alimentação, pois possuem exatamente o mesmo conjunto de genes. Quando os gêmeos compartilham a mesma placenta, pode ser que um deles tenha uma conexão maior à placenta e receba, por isso, mais nutrientes na barriga da mãe durante o período de gestação. Essa situação pode causar uma diferença de tamanho entre os gêmeos ao nascer, que pode se manter durante o resto do desenvolvimento. Nesse exemplo, o tamanho é uma característica dependente da condição nutricional, pois, só quando o gêmeo é bem alimentado durante o desenvolvimento, os genes que regulam a expressão desta característica se ativam para produzir um bebê grande.

Agora vamos integrar tudo o que já vimos para entender como a condição nutricional pode influenciar o dimorfismo sexual. Começaremos pensando em uma espécie com dimorfismo sexual evidente, na qual os machos estão sob seleção sexual, ou seja, machos maiores têm maior probabilidade de se acasalar e deixar filhotes quando comparados a machos pequenos. Quando filhotes machos e fêmeas dessa espécie são criados sob dois tipos de dieta, uma rica e outra pobre em nutrientes, é possível observar que a resposta de machos e fêmeas é diferente. Machos criados em uma dieta rica são geralmente maiores do que aqueles criados em dieta pobre. Curiosamente, o tamanho das fêmeas não varia muito entre dietas rica e pobre. O que isso significa? Primeiro, que o tamanho corporal depende da dieta, assim como já havíamos visto antes. Segundo, que a diferença de tamanho corporal entre os indivíduos de um determinado sexo criados em dieta rica e dieta pobre indica o quanto o tamanho é dependente da condição alimentar. Terceiro, que o sexo que está sob seleção sexual mais intensa (no nosso exemplo, os machos) é mais sensível à condição alimentar. Finalmente, como só o tamanho dos machos se incrementa com a dieta rica, conforme a disponibilidade de alimento aumenta, o dimorfismo sexual deve aumentar também (Figura 3). Em outras palavras, pelo menos uma parte do dimorfismo sexual observado nas espécies de animais depende da condição alimentar ou da disponibilidade de alimento no ambiente.

Você pode estar se perguntando por que o tamanho dos machos é mais sensível à condição alimentar do que o tamanho das fêmeas? É uma excelente pergunta e os pesquisadores ainda debatem sobre qual é a melhor resposta. Uma possível explicação propõe que características relacionadas à seleção sexual intensa, ou seja, aquelas que mais influenciam o sucesso reprodutivo dos machos, são determinadas por vários genes ativados somente quando o ambiente oferece recursos alimentares em abundância (Figura 3). Dessa forma, o tamanho de uma característica sexualmente selecionada representa para as fêmeas um sinal honesto da condição alimentar que os machos tiveram durante seu

desenvolvimento. Machos pequenos provavelmente comeram mal, e isso pode ser um mau sinal da sua qualidade como caçador, por exemplo. Além disso, a evolução da dependência de condição ajuda a resolver um conflito crucial com o qual os machos se deparam durante o desenvolvimento: destinar recursos limitados para características que permitem a sobrevivência ou para características que favorecem a reprodução? Machos que destinam muitos recursos para características que favorecem a reprodução podem viver pouco e nem chegar a se acasalar. Portanto, a dependência de condição é um mecanismo de regulação genética que permite a alocação de recursos em reprodução de forma proporcional à sua disponibilidade durante o desenvolvimento dos machos. Somente machos que adquiriram recursos suficientes conseguirão ativar seus genes para incremento de tamanho em características sexualmente selecionadas, tais como tamanho corporal ou o tamanho do armamento.

Figura 3. Esquema de como o dimorfismo sexual em tamanho pode ser dependente da condição alimentar dos machos. Quando um macho é bem alimentado durante o desenvolvimento, um gene regulador é ativado e este, por sua vez, ativa a expressão de vários genes que promovem incremento de tamanho corporal (caixinhas azuis ao lado da fita de DNA). As fêmeas não possuem o gene regulador e sua altura não é fortemente influenciada pela alimentação durante o desenvolvimento. Somente genes que se expressam independentemente da condição alimentar (caixinhas cinzas ao lado da fita de DNA) se expressam para determinar o tamanho corporal das fêmeas. Os genes que se expressam independentemente de condição também estão presentes nos machos e é a expressão adicional dos genes dependentes de condição que faz com que surja o dimorfismo sexual em tamanho (régua entre o macho e a fêmea).

No meu mestrado, estava interessada em entender como a temperatura e a disponibilidade de alimento influenciam o tamanho corporal e a intensidade do dimorfismo sexual em diferentes populações de uma espécie. A maioria dos estudos sobre dimorfismo sexual está focada em comparações entre espécies diferentes. Estudos comparando populações de uma mesma espécie são mais escassos e quase todos estão restritos a poucas populações que ocupam extensões geográficas pequenas, onde a variação de temperatura e alimento é relativamente pequena. Escolhi estudar um inseto, a tesourinha *Labidura xanthopus*, pois esta espécie está amplamente distribuída no Brasil, indo desde o nordeste até o extremo sul do país, ocupando a faixa litorânea. Assim como outras espécies de tesourinhas, a espécie que estudei possui dimorfismo sexual bem evidente, com machos maiores do que fêmeas (Figura 4A). Além de investigar como o tamanho corporal de machos e fêmeas varia entre populações, medi também o comprimento das pinças localizadas no final do corpo, que conferem o nome popular às tesourinhas. Essas pinças estão presentes em machos e fêmeas, pois são usadas para captura de alimento (Figura 4B) e defesa contra predadores (Figura 4C). Nos machos, porém, as pinças são maiores (Figura 4A) e usadas também como instrumento para segurar as fêmeas durante o acasalamento (Figura 4D) e como arma em brigas pelo acesso a parceiras sexuais (Figura 4E).

Figura 4. (A) Macho e fêmea de uma tesourinha com o típico dimorfismo sexual no tamanho do corpo e no comprimento das pinças. (B) Tesourinha capturando uma formiga com suas pinças. (C) Tesourinha em postura de defesa contra um predador. Nessa posição, o indivíduo arqueia a pinça para frente e a mantém aberta em uma tentativa de “beliscar” o agressor. (D) Casal de tesourinhas durante a cópula. Note que o macho (esquerda) segura o abdômen da fêmea com sua pinças. (E) Dois machos durante uma briga em que as pinças são usadas para infligir “beliscões” no rival.

O trabalho, que envolveu a colaboração ativa do meu orientador Glauco Machado e do meu co-orientador Bruno A. Buzatto, foi realizado em duas etapas complementares. Na primeira etapa, viajei do Ceará ao Rio Grande do Sul, acompanhando a costa leste brasileira por mais de 4.000 km. A cada 200 km, mais ou menos, eu e minha equipe de apoio paramos para coletar tesourinhas adultas (machos e fêmeas) que caminhavam sobre a areia da praia durante a noite. No total, coletamos cerca de 2.000 indivíduos pertencentes a 20 populações que vão desde climas bem quentes até climas bem frios. Em laboratório, medimos o tamanho de machos e fêmeas para responder três perguntas principais: (1) O tamanho do corpo das tesourinhas diminui com o aumento da temperatura, assim como seria esperado para um organismo de sangue frio? (2) A temperatura influencia de forma diferente o tamanho de machos e fêmeas? (3) O dimorfismo sexual é maior nas populações de clima quente, onde a disponibilidade de comida permite que os machos cresçam mais? Com essa parte do estudo, estava interessada em testar se a regra de Bergmann se aplica a diferentes populações de uma espécie de inseto. Além disso, tentei colocar os resultados em um contexto mais geral, ressaltando a importância das diferenças entre as respostas de machos e fêmeas às condições ambientais, e pesquisando se os resultados observados para o tamanho corporal são similares àqueles observados para o comprimento das pinças. Essa foi também a conexão entre os dois capítulos que compõem a dissertação.

Na segunda etapa, testamos a influência do alimento na relação entre dimorfismo sexual e dependência de condição. Para isso, levamos para o laboratório tesourinhas provenientes de duas populações localizadas nos extremos do gradiente ambiental, ou seja, uma de clima quente, no Ceará, e outra de clima frio, no Rio Grande do Sul. Como as tesourinhas são fáceis de serem mantidas em cativeiro e possuem um ciclo de vida curto, foi possível criar quase 1.000 indivíduos sob condições controladas. A um grupo de indivíduos de cada população oferecemos alimento em grande quantidade durante todo o desenvolvimento. A outro grupo, oferecemos uma dieta restrita durante todo o desenvolvimento. Para cada indivíduo que se tornou adulto em cada grupo, medimos várias características morfológicas, incluindo o tamanho do corpo e o tamanho das pinças. Com esse experimento, queríamos saber se o efeito da alimentação sobre o tamanho é o mesmo para machos e fêmeas. Dado que o tamanho das pinças parece ser mais importante do que o tamanho corporal para determinar o sucesso de acasalamento dos machos, é razoável supor que a seleção sexual é mais forte sobre o tamanho do armamento. Portanto, nos perguntamos também se uma característica sexualmente selecionada, como o tamanho das pinças, seria mais dependente de condição do que o tamanho de qualquer outra característica corporal.

Por fim, investigamos se a relação entre a dependência de condição e a intensidade do dimorfismo sexual são diferentes nas duas populações estudadas.

Se você ficou curioso para saber as respostas para as questões levantadas acima, tem duas opções: (1) pular os dois próximos capítulos e ir direto até as conclusões gerais, onde matarei sua curiosidade usando a mesma linguagem desta introdução geral à dissertação, ou (2) ler os dois capítulos a seguir que, embora cheios de jargão e outras idiossincrasias do método científico, oferecem informações detalhadas que satisfarão sua sede de conhecimento mais específico. Independentemente de qual opção você deseja seguir, espero que encontre aqui uma leitura interessante e estimulante.

Capítulo 1

Variações inter-sexuais e inter-populacionais no tamanho do corpo e do armamento na tesourinha *Labidura xanthopus* (Insecta: Dermaptera)

Solimary García Hernández^{1,3}, Bruno A. Buzatto² & Glauco Machado^{1,3}

¹Programa de Pós-graduação em Ecologia, Departamento de Ecologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, Rua do Matão, trav. 14, no. 321, São Paulo, SP, 05508-900, Brazil

²Centre for Evolutionary Biology, School of Animal Biology (M092), The University of Western Australia, 35 Stirling Highway, Crawley, WA 6009, Australia

³LAGE do Departamento de Ecologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, Rua do Matão, trav. 14, no. 321, São Paulo, SP, 05508-900, Brazil

Resumo

Estudos experimentais com artrópodes demonstram que a plasticidade no tamanho corporal em resposta à variação de temperatura e dieta difere entre machos e fêmeas. Como temperatura e disponibilidade de alimento variam no espaço, espera-se encontrar variações inter-sexuais e inter-populacionais no tamanho dos indivíduos. Neste estudo, usamos a tesourinha *Labidura xanthopus* (Dermaptera) para investigar como o tamanho corporal e o tamanho dos fórceps de machos e fêmeas variam em um gradiente natural de temperatura. Para isso, amostramos 20 localidades ao longo da costa leste brasileira, compreendendo uma variação latitudinal de 30,9°. Em populações onde a temperatura é alta, o tamanho corporal de ambos os sexos foi menor do que em populações onde a temperatura é baixa. A magnitude do efeito da temperatura sobre o tamanho do corpo e do armamento foi maior para machos do que para fêmeas. Entretanto, apesar do tamanho corporal médio dos machos ser consistentemente maior do que o das fêmeas, a magnitude do dimorfismo sexual não variou ao longo do gradiente de temperatura. Em relação ao armamento, a resposta dos sexos foi diferente ao longo do gradiente de temperatura: para machos, houve uma relação ligeiramente negativa entre o comprimento relativo do fórceps e a temperatura, enquanto para fêmeas esta relação foi ligeiramente positiva. Portanto, a magnitude do dimorfismo sexual no armamento diminuiu ao longo do gradiente de temperatura. Em conclusão, diferenças na resposta de machos e fêmeas a condições ambientais podem influenciar variações geográficas no dimorfismo sexual de tamanho corporal e de estruturas usadas como armamento.

Palavras-chave: dependência de condição, dimorfismo sexual, disponibilidade de recursos, plasticidade fenotípica, relação temperatura-tamanho.

Introdução

O tamanho corporal é determinado por fatores genéticos e ambientais, mas somente nos últimos anos a importância da plasticidade fenotípica começou a ser explorada de forma mais detalhada (revisão em Stillwell *et al.*, 2010). Estudos experimentais demonstraram que tanto a temperatura quanto a dieta induzem plasticidade no tamanho corporal de ectotérmicos, modulando mecanismos moleculares e fisiológicos que determinam as taxas de crescimento e/ou a duração do tempo de desenvolvimento (e.g., Atkinson, 1994; Atkinson & Sibly, 1997; Nijhout, 2003; Davidowitz & Nijhout, 2004; Stillwell *et al.*, 2007; Teder, 2014). Por exemplo, a exposição a altas temperaturas durante o desenvolvimento pode resultar em adultos pequenos, pois elas aumentam a taxa de crescimento e reduzem o tempo de desenvolvimento (Atkinson, 1994; Atkinson & Sibly, 1997). Apesar de variar em direção e magnitude entre espécies, a relação temperatura-tamanho é negativa na grande maioria dos casos (revisões em Forster *et al.*, 2012; Klok & Harrison, 2013). Em uma escala espacial ampla, o efeito da temperatura sobre tamanho dos adultos pode explicar um padrão macroecológico conhecido como *regra de Bergmann*, segundo a qual indivíduos de populações que vivem em climas frios são maiores do que aqueles que vivem em climas quentes (e.g., Atkinson & Sibly, 1997; Blackburn *et al.*, 1999; Stillwell *et al.*, 2007; Chow & Gaston, 2010). Em relação à dieta, a taxa de crescimento aumenta com a disponibilidade de recursos alimentares e, geralmente, o tamanho alcançado na idade adulta é maior (Atkinson & Sibly, 1997; Kelly *et al.*, 2014). Em insetos, esse padrão se deve ao fato de que uma dieta de alta qualidade aumenta a taxa de crescimento e permite que os indivíduos alcancem um peso crítico maior antes da última muda (e.g., Davidowitz & Nijhout, 2004).

Estudos recentes com artrópodes demonstraram que a plasticidade no tamanho corporal em resposta à variação de temperatura e dieta pode diferir bastante entre machos e fêmeas, influenciando assim a magnitude do dimorfismo sexual (revisão em Stillwell *et al.*, 2010). Na mosca *Chrysomya megacephala*, por exemplo, populações de locais quentes possuem um menor grau de dimorfismo sexual do que populações de locais frios (Hu *et al.*, 2010). Adicionalmente, manipulações experimentais de dieta demonstraram que a mariposa *Manduca sexta* (Stillwell *et al.*, 2014) e a mosca *Telostylinus angusticollis* (Bonduriansky, 2007a) são monomórficas em relação ao tamanho corporal quando se desenvolvem em um ambiente com comida de baixa qualidade. Entretanto, quando se desenvolvem em um ambiente com comida de alta qualidade, o dimorfismo sexual se torna evidente, com machos maiores do que fêmeas. Uma das hipóteses para explicar diferenças sexuais na plasticidade fenotípica é a

dependência de condição, que prediz que caracteres sob seleção direcional mais intensa serão mais sensíveis às condições ambientais e, conseqüentemente, serão mais plásticos que outros caracteres (e.g., Cotton *et al.*, 2004; Bonduriansky, 2007a,b; Emlen *et al.*, 2012). Nesse sentido, armamentos e ornamentos que estão sob seleção sexual direcional mais intensa deverão ser mais sensíveis às condições ambientais e mais plásticos que outras estruturas corporais sob seleção sexual direcional menos intensa (Bonduriansky, 2007a,b). Da mesma forma, indivíduos do sexo que está sendo selecionado em favor de um tamanho corporal maior serão mais sensíveis às condições ambientais e a plasticidade do tamanho do corpo será maior do que nos indivíduos do sexo pequeno (Stillwell *et al.*, 2010).

Dado que a temperatura e a disponibilidade de alimento variam no espaço, espera-se encontrar variação inter-populacional no tamanho corporal dos adultos e na magnitude do dimorfismo sexual (Chow & Gaston, 2010; Stillwell *et al.*, 2010). Entretanto, poucos estudos exploraram como o tamanho corporal de machos e fêmeas varia em escalas geográficas amplas (e.g., Blanckenhorn *et al.*, 2006; Zhang *et al.*, 2012; Painting *et al.*, 2014). Adicionalmente, são ainda mais raros os estudos que exploraram padrões de variação macro-ecológica em caracteres sob seleção direcional intensa, tais como armamentos (e.g., Painting *et al.*, 2014). As tesourinhas (Dermaptera) são um bom modelo de estudo para abordar essas questões, pois possuem dimorfismo sexual no tamanho corporal e no comprimento dos fórceps, um par de cercos modificados no extremo posterior do abdômen. Os fórceps são utilizados pelos machos como estrutura de cortejo e como armamento em combates intra-sexuais (Moore & Wilson, 1993; Briceño & Eberhard, 1995; Walker & Fell, 2000; Kamimura, 2014). Machos com fórceps mais compridos se acasalam mais freqüentemente que machos com fórceps curtos, independentemente do tamanho corporal (Tomkins & Simmons, 1998). Além disso, o comprimento dos fórceps está positivamente relacionado à habilidade competitiva dos machos, sendo um melhor preditor do resultado de combates do que o tamanho corporal (Radesäter & Halldórsdóttir, 1993). Esses resultados sugerem que o tamanho do armamento está sob seleção direcional mais intensa do que o tamanho corporal.

Tanto o prótorax quanto os fórceps estão presentes em tesourinhas de ambos os sexos, de forma que a expressão destes caracteres está sujeita a uma correlação genética inter-sexual que atua contra a evolução do dimorfismo sexual (Rice & Chippindale 2001). Entretanto, estudos experimentais demonstraram que o tamanho corporal (largura do prótorax) e o tamanho do armamento (comprimento dos fórceps) são dependentes da

condição, pois machos criados com dieta rica durante o desenvolvimento são maiores do que aqueles criados com dieta pobre (Tomkins, 1999). Além de explicar diferenças sexuais na plasticidade fenotípica, a dependência de condição provê também um mecanismo que reduz a correlação genética inter-sexual, permitindo assim a evolução do dimorfismo sexual (Rowe & Houle 1996; Bonduriansky 2007b). De acordo com esse mecanismo, machos bem alimentados poderiam investir mais recursos em caracteres sexuais secundários e, conseqüentemente, a magnitude do dimorfismo sexual se incrementaria com a disponibilidade de alimento (Bonduriansky 2007a). Vale ressaltar, porém que o tamanho corporal das tesourinhas adultas também responde diretamente à temperatura, pois os indivíduos criados com a mesma dieta se desenvolvem mais rapidamente em altas temperaturas, gerando adultos menores (Knabke & Grigarick, 1971; Lemos *et al.*, 1998).

Labidura xanthopus (Labiduridae) é uma tesourinha com ampla distribuição geográfica, que ocorre desde regiões de clima quente no norte da América do Sul até regiões de clima frio no sul deste continente (Fig. 1). Assim como outras espécies da ordem, machos possuem tamanho corporal maior e armamento mais desenvolvido do que fêmeas (Fig. 1). A espécie, portanto, é um bom modelo para investigar variações inter-sexuais e inter-populacionais no tamanho do corpo e do armamento ao longo de um gradiente ambiental. Dado que diferentes variáveis ambientais podem interagir produzindo padrões complexos de plasticidade (Stillwell *et al.*, 2010), é difícil prever como o tamanho do corpo e do armamento vão variar em uma escala ampla. Considerando somente o efeito direto da temperatura sobre as taxas de desenvolvimento, prevemos que (1A) quanto mais quente uma localidade, menor será o tamanho do corpo e do armamento em ambos os sexos. Entretanto, a produtividade primária está positivamente correlacionada com a temperatura (Grosso, 2008), o que faz com que a disponibilidade de recursos alimentares seja maior em climas quentes (ver Anexo 1). Portanto, considerando somente o efeito indireto da temperatura por meio do incremento na disponibilidade de alimento, prevemos que (1B) quanto mais quente uma localidade, maior será o tamanho do corpo e do armamento em ambos os sexos. Independentemente da direção da resposta que encontrarmos, prevemos que (2) a magnitude do efeito da temperatura sobre o tamanho do corpo e do armamento será maior para machos, que supostamente estão sob seleção sexual mais intensa do que as fêmeas e, portanto, deverão ser mais sensíveis às condições ambientais (Bonduriansky, 2007b). Por fim, prevemos que (3) por efeito da dependência de condição, a magnitude do dimorfismo sexual se incrementará com a temperatura, que será nossa variável operacional para a disponibilidade de recursos alimentares (ver Anexo 1).

Material & métodos

Espécie de estudo

Labidura xanthopus habita o supra-litoral em praias de areia, onde os adultos escavam túneis ou se escondem embaixo de acúmulos de detrito para se refugiar durante o dia. Durante a noite, os indivíduos forrageiam ativamente no médio e supra-litoral, onde se alimentam de diversos artrópodes, incluindo co-específicos (ver lista de presas na Tabela 1A: Anexo 1). Observações de longo prazo realizadas na praia da Barra do Una, litoral sul do estado de São Paulo, indicam que os indivíduos estão ativos durante todo o ano, embora a densidade populacional seja menor no inverno do que no verão.

Amostragem das populações

Entre setembro de 2013 e janeiro de 2014, período correspondente à primavera-verão, coletamos indivíduos adultos de *L. xanthopus* em 20 localidades ao longo da costa leste do Brasil em um gradiente latitudinal de 30,9° (Tabela 1; Fig. 1). O litoral brasileiro possui muitas barreiras geográficas, tais como estuários e falésias, que fazem com que as praias não sejam um contínuo para as populações de *L. xanthopus*. De qualquer forma, amostramos em localidades distanciadas por no mínimo 30 km a fim de assegurar que os indivíduos pertenciam a populações diferentes. Considerando todos os pontos amostrais, a distância média ($\pm$ DP) entre duas localidades contíguas foi de 221 ± 347 km. Apesar de termos realizado um esforço amostral de 240 h em 20 localidades entre Touros (estado do Rio Grande do Norte) e Regência (estado do Espírito Santo), não encontramos nenhuma praia onde *L. xanthopus* estivesse presente e isso explica a lacuna de cerca de 1.500 km na amostragem (Fig. 1).

Em cada localidade, definimos a zona da praia com maior quantidade de acúmulos de detrito e com mais de 500 m de extensão como área de amostragem. Entre 19 h e 24 h, procuramos ativamente por indivíduos adultos de *L. xanthopus* no médio e supra-litoral. Realizamos procura ativa por um total de 9 horas/pessoa, que foram distribuídas em uma a três noites, evitando amostragens em condições ambientais extremas, tais como tempestades ou ressacas. Coletamos no mínimo 30 machos e 30 fêmeas em cada localidade, exceto em Tremembé (estado do Ceará), onde encontramos somente 19 fêmeas (Tabela 1).

Fig. 1. Mapa da América do Sul, com destaque à costa leste brasileira onde amostramos as populações de *Labidura xanthopus*. Os pontos identificados com números representam as localidades onde realizamos as amostragens. Os triângulos representam localidades visitadas, porém onde *L. xanthopus* estava ausente. Ao lado direito, apresentamos fotos em escala de três casais representativos de três populações (os números em cada localidade são os mesmos apresentados na Tabela 1). O macho aparece na parte inferior e a fêmea na parte superior de cada casal. Para facilitar a comparação, a linha pontilhada demarca a base dos fórceps para todos os indivíduos.

Coleta de dados morfológicos

Dos indivíduos adultos de *L. xanthopus* coletados em campo, fotografamos 1.306 machos e 857 fêmeas em vista dorsal no laboratório (Tabela 1). Usamos o programa *ImageJ* (Abràmoff *et al.*, 2004) para fazer as medições da largura do protórax (distância linear entre as margens laterais anteriores do segmento) e do comprimento dos fórceps (acompanhando sua curvatura, desde a articulação com o último tergito do abdômen até a extremidade posterior da estrutura). Assim como em estudos anteriores com outras espécies de Dermaptera, consideramos a largura do protórax como uma medida de tamanho corporal e o comprimento dos fórceps como uma medida do tamanho do armamento (Simmons & Tomkins, 1996).

Tabela 1. Descrição geral das localidades amostradas em campo e caracterização das populações amostradas em cada localidade. Número de indivíduos medidos, tamanho médio do corpo (largura do protórax em mm) e do armamento (comprimento dos fórceps em mm) para cada sexo.

Localidade	Longitude (°W)	Latitude (°S)	Temperatura média anual*	Número de machos	Número de fêmeas	Protórax (machos)	Protórax (fêmeas)	Fórceps (machos)	Fórceps (fêmeas)
1. Paracurú, CE	39,0089	3,3982	25,9	34	35	2,00	1,92	6,28	4,87
2. Tremembé, CE	37,2861	4,7457	25,6	34	19	2,24	2,00	7,49	5,02
3. Touros, RN	35,4169	5,2243	25,0	85	36	2,09	1,94	7,17	5,39
4. Regência, ES	39,8202	19,6529	22,3	168	42	2,31	2,26	8,19	6,92
5. Itapemirim, ES	40,8037	21,0053	21,7	34	45	2,35	2,27	7,53	6,14
6. Itabapoana, RJ	40,9601	21,3048	21,2	73	38	2,23	2,17	7,18	5,94
7. São Fco. de Itabapoana, RJ	41,0536	21,5838	21,3	59	58	2,52	2,36	9,02	6,70
8. Búzios, RJ	41,9846	22,7173	21,2	85	50	2,23	2,21	7,62	6,31
9. Mangaratiba, RJ	44,0006	22,9418	19,7	38	52	2,53	2,39	8,94	6,66
10. Ubatumirim, SP	44,8967	23,3355	19,9	50	41	2,49	2,29	9,38	6,63
11. Itaguaré, SP	45,9787	23,7890	20,0	42	39	2,38	2,22	8,65	6,64
12. Barra do Uma, SP	47,0698	24,4423	19,0	65	43	2,32	2,21	8,75	6,63
13. Ilha Comprida, SP	47,8969	25,0216	18,6	143	64	2,34	2,26	8,84	6,83
14. Pontal do Paraná, PR	48,4054	25,6120	18,0	30	40	2,31	2,23	8,40	6,58
15. Palhoça, SC	48,5862	27,8270	17,1	33	41	2,34	2,36	8,12	6,75
16. Laguna, SC	48,7452	28,4021	17,5	122	40	2,25	2,22	7,81	6,42
17. Rondinha, RS	49,8236	29,4731	18,0	94	46	2,36	2,23	9,10	6,85
18. São Simão, RS	50,6811	30,9756	18,1	40	40	2,29	2,25	8,05	6,65
19. Cassino, RS	52,3790	32,5068	17,8	45	44	3,22	2,80	14,59	8,19
20. Barra do Chuí, RS	53,3696	33,7423	17,3	32	44	3,27	2,86	14,31	8,42

Notas: Siglas dos estados: CE = Ceará, RN = Rio Grande do Norte, ES = Espírito Santo, RJ = Rio de Janeiro, SP = São Paulo, PR = Paraná, SC = Santa Catarina, RS = Rio Grande do Sul. Longitude e Latitude: obtivemos as coordenadas da cada localidade com o programa *Google Earth* (Google Inc., 2013). (*) Temperatura média anual (°C) = ((temp. max. mês 1 + ... + temp. max. mês 12)/12 + (temp. min. mês 1 + ... + temp. min. mês 12)/12)/2.

Dados climáticos

Usamos a temperatura média anual (*Annual Mean Temperature*, BIO1) como variável climática para as análises descritas a seguir. Os dados climáticos estão disponíveis na página *Worldclim* (<http://www.worldclim.org>) e foram obtidos a partir de interpolações de dados mensais representativos das últimas cinco décadas. Extraímos os valores de temperatura média anual para uma área circular de 3 km de raio ao redor das coordenadas centrais de cada localidade amostrada usando o programa SAM – *Spatial Analysis in Macroecology* v.4.0 (Rangel *et al.*, 2010). Os valores de temperatura média anual para todas as localidades encontram-se na Tabela 1.

Análise de dados

Para testar se a largura do protórax e o comprimento dos fórceps estão negativamente ou positivamente relacionados à temperatura média anual e se a inclinação da reta dos machos difere da reta das fêmeas, ajustamos um modelo linear de efeitos mistos para cada variável resposta, no qual incluímos a temperatura, o sexo e a interação entre essas duas variáveis como efeitos fixos e a identidade da população amostrada como variável aleatória. No modelo referente ao comprimento dos fórceps, controlamos o efeito do tamanho corporal dos indivíduos incluindo também a largura do protórax como co-variável. Para facilitar a representação gráfica e a interpretação dos resultados, criamos uma nova variável a partir dos resíduos da regressão linear entre comprimento dos fórceps e a largura do protórax (ver Anexo 2). Essa nova variável, que chamaremos de comprimento relativo dos fórceps, representa a variação no comprimento dos fórceps que não é explicada pelo tamanho do corpo. Para manter as unidades, somamos a média do comprimento dos fórceps aos resíduos obtidos e, posteriormente, centralizamos e padronizamos os valores obtidos. Dessa forma, as unidades do comprimento relativo dos fórceps correspondem a unidades de desvios padrão, assim como no modelo de largura do protórax. Em todos os modelos, centralizamos e padronizamos as variáveis respostas e as preditoras contínuas. O procedimento de padronização que adotamos divide o valor centralizado por duas vezes o desvio padrão de forma que os coeficientes das variáveis preditoras contínuas sejam interpretados da mesma forma que os coeficientes da variável categórica ‘sexo’ (Gelman, 2008). Esse procedimento permite também a interpretação dos efeitos

principais na presença de interação e também permite a comparação da magnitude dos efeitos dentro do modelo e entre diferentes modelos (Schielzeth *et al.*, 2010).

Uma análise exploratória dos resíduos dos modelos indicou a presença de auto-correlação espacial e heterogeneidade de variâncias nas variáveis resposta. Para obter estimativas precisas dos coeficientes, consideramos explicitamente a estrutura espacial (Diniz-Filho *et al.*, 2013) e a heteroscedasticidade nos resíduos em cada modelo (Cleasby & Nakagawa, 2011). Para controlar a auto-correlação, usamos as coordenadas das localidades para testar diferentes estruturas de correlação espacial (esférica, exponencial, linear e gaussiana) com as classes de estrutura de correlação *corStruct* do pacote *nlme* (Pinheiro *et al.*, 2015). Como todos os indivíduos coletados em uma população estavam associados a um único dado de latitude e longitude, e a estrutura de correlação não permite coordenadas repetidas entre observações, foi necessário adicionar um pequeno ruído aleatório ($\leq 0,00001^\circ$) à latitude de cada indivíduo coletado. Para levar em consideração a heteroscedasticidade, testamos diferentes funções de variância e combinações destas funções a fim de modelar a variância em função das variáveis preditoras (temperatura e sexo). Seguindo as sugestões propostas por Cleasby & Nakagawa (2011), usamos as funções *varPower*/*varComb* disponíveis no pacote *nlme* (Pinheiro *et al.*, 2015). Definimos o modelo com a estrutura de auto-correlação espacial e função de variância que melhor se ajustou aos dados usando o critério de informação de Akaike (Burnham & Anderson, 2002; ver Anexo 3).

Em todos os modelos ajustados neste estudo, estimamos os parâmetros com REML (*restricted maximum likelihood*) e realizamos todas as análises usando o programa R versão 3.1.2 (R Core Team, 2014).

Resultados

A temperatura média anual teve um efeito negativo sobre o tamanho do corpo dos adultos de *L. xanthopus* (Tabela 2; Fig. 2). A magnitude do efeito indica que, para cada unidade de desvio padrão de aumento na temperatura média anual, a largura média do protórax dos adultos diminui 0,4 unidades de desvio padrão. Já o efeito do sexo indica que a largura média do protórax dos machos é 0,22 unidades de desvio padrão maior do que das fêmeas (Tabela 2; Fig. 2A). A magnitude do efeito da temperatura sobre a largura média do protórax é só um pouco maior nos machos do que nas fêmeas (Tabela 2). Conseqüentemente o efeito da interação entre sexo e

temperatura média anual foi muito pequeno (Tabela 2) e as retas de machos e fêmeas foram praticamente paralelas (Fig. 2A).

Devido à estreita relação entre o comprimento dos fórceps e a largura do protórax (Anexo 2), a co-variável com maior efeito sobre o comprimento dos fórceps foi a largura do protórax (Tabela 2). O comprimento relativo dos fórceps nos machos foi, em média, 0,37 unidades de desvio padrão maior do que nas fêmeas. Com o aumento da temperatura média anual, o comprimento relativo dos fórceps das fêmeas aumenta, enquanto o comprimento relativo dos fórceps dos machos diminui. A magnitude do efeito da temperatura é maior sobre o comprimento relativo médio dos fórceps dos machos do que das fêmeas (Tabela 2). Finalmente, o efeito da interação entre sexo e temperatura média anual indica que, com o aumento da temperatura, a diferença de comprimento relativo dos fórceps entre machos e fêmeas diminui (Tabela 2; Fig. 2B).

Tabela 2. Resultado dos modelos lineares de efeitos mistos para os efeitos da temperatura média anual e do sexo sobre a largura do protórax e o comprimento dos fórceps em adultos de *Labidura xanthopus*. Todos os coeficientes (*b*) estão expressos em unidades de desvio padrão de forma a serem interpretados como magnitude do efeito. Como as variáveis foram padronizadas e centralizadas, as estimativas dos interceptos e interações são calculadas na média (ou seja 0) das variáveis preditoras.

Variáveis preditoras	<i>b</i> ± EP	gl	t	p
Largura do protórax				
Intercepto (fêmeas)	-0,0921 ± 0,0658	2141	-1,40	0,1620
Intercepto (machos)	0,1277 ± 0,1033	2141	1,20	0,2163
Temperatura média anual (inclinação para fêmeas)	-0,4527 ± 0,1198	18	-1,40	0,0014
Temperatura média anual (inclinação para machos)	-0,4764 ± 0,1862	18	-2,6	0,0197
Sexo (diferença nos interceptos de machos de fêmeas)	0,2198 ± 0,0448	2141	4,92	<0,0001
Sexo (macho) * Temperatura média anual (diferença nas inclinações de machos e fêmeas)	-0,0237 ± 0,0804	2141	-0,29	0,7685
Comprimento dos fórceps				
Intercepto (fêmeas)	-0,2399 ± 0,0226	2140	-10,62	<0,0001
Intercepto (machos)	0,1317 ± 0,0229	2140	5,74	<0,0001
Temperatura média anual (inclinação para fêmeas)	0,0543 ± 0,0424	18	1,28	0,2165
Temperatura média anual (inclinação para machos)	-0,0847 ± 0,0426	18	-1,98	0,0624
Largura do protórax	0,7213 ± 0,0097	2140	74,06	<0,0001
Sexo (diferença nos interceptos de machos de fêmeas)	0,3716 ± 0,0068	2140	54,60	<0,0001
Sexo (macho) * Temperatura média anual (diferença nas inclinações de machos e fêmeas)	-0,1390 ± 0,0111	2140	-12,52	<0,0001

Fig. 2. Variação da (A) largura do protórax e do (B) comprimento relativo dos fórceps de machos (pontos azuis) e fêmeas (pontos vermelhos) de *Labidura xanthopus* em uma gradiente de temperatura ao longo da costa leste brasileira. No total, amostramos 2.163 indivíduos pertencentes a 20 populações. A largura do protórax, o comprimento relativo dos fórceps e a temperatura média anual foram padronizados e centralizados (ver métodos para mais detalhes).

Discussão

Neste estudo, investigamos variações inter-sexuais e inter-populacionais no tamanho do corpo e do armamento na tesourinha *L. xanthopus*. Nossos resultados mostram que, em populações onde a temperatura é alta, o tamanho corporal dos indivíduos foi menor do que em populações onde a temperatura é baixa, o que apóia a previsão 1A. A magnitude do efeito da temperatura sobre o tamanho do corpo e do armamento foi maior para machos do que para fêmeas, o que apóia a previsão 2. Entretanto, apesar do tamanho corporal médio dos machos ser maior do que o das fêmeas em quase todas as populações (Tabela 1), a magnitude do dimorfismo sexual não variou ao longo do gradiente de temperatura. Em relação ao armamento, a resposta dos sexos foi diferente ao longo do gradiente de temperatura: para machos, houve uma relação ligeiramente negativa entre o comprimento relativo do fórceps e a temperatura, enquanto para fêmeas esta relação foi ligeiramente positiva. Portanto, a magnitude do dimorfismo sexual no armamento diminuiu ao longo do gradiente de temperatura. Seja para o tamanho do corpo ou do armamento, os resultados obtidos refutam a previsão 3. A seguir, discutiremos esses resultados a fim de entender como diferenças sexuais na resposta a variáveis ambientais podem influenciar os padrões macro-ecológicos que encontramos.

A menor disponibilidade de alimento nas localidades de clima frio (Anexo 1) poderia ter afetado negativamente o tamanho corporal dos adultos de *L. xanthopus*, assim como já foi descrito para várias espécies de insetos (Atkinson & Sibly, 1997), incluindo representantes da super-ordem Orthopteroidea, à qual pertence a ordem Dermaptera (Kelly *et al.*, 2014). Entretanto, os resultados obtidos aqui sugerem que o efeito direto da temperatura sobre o tamanho corporal parece ser mais forte do que o efeito indireto da temperatura por meio da disponibilidade de alimento. Experimentos de laboratório com tesourinhas indicam que o tamanho corporal é, de fato, fenotipicamente plástico e segue a relação temperatura-tamanho, com adultos apresentando tamanhos maiores quando criados sob baixas temperaturas (Knabke & Grigarick, 1971; Lemos *et al.*, 1998). Apesar de desconhecemos os mecanismos fisiológicos que fazem com que indivíduos criados sob baixas temperaturas retardem o crescimento e alcancem tamanhos maiores como adultos, o padrão macro-ecológico descrito aqui é congruente com os resultados obtidos sob condições controladas de temperatura. Não é possível saber, porém, se a variação encontrada em campo se deve

à plasticidade fenotípica ou a uma resposta evolutiva das populações locais a diferenças de temperatura. Para avaliarmos a importância relativa da plasticidade fenotípica e da diferenciação genética entre populações, são necessários experimentos em laboratório, com indivíduos provenientes de duas ou mais populações que ocorrem em condições climáticas contrastantes (Stillwell *et al.*, 2010; ver Capítulo 2).

Para ambos os sexos, detectamos um forte efeito do tamanho corporal sobre o tamanho do armamento (Anexo 2) — um padrão esperado, pois a maioria das características morfológicas dos insetos co-varia com o tamanho corporal (Emlen & Nijhout, 2000). Entretanto, o efeito da temperatura sobre o tamanho relativo do armamento foi fraco tanto para machos quanto para fêmeas (Tabela 2). O único estudo que investigou padrões macro-ecológicos relacionados à variação de tamanho em armamentos encontrou que a alometria do rostro nos machos do besouro *Lasiorhynchus barbicornis* diminui com o aumento da latitude (Painting *et al.*, 2014), que provavelmente está negativamente correlacionada com a temperatura. Apesar de não termos estudado variações nos coeficientes alométricos do armamento em *L. xanthopus*, o comprimento relativo dos fórceps provê informação análoga. Ao contrário dos resultados obtidos para o rostro do besouro, o comprimento relativo dos fórceps dos machos apresentou uma redução sutil com o incremento da temperatura (Tabela 2). Uma explicação para o padrão que encontramos é que o possível efeito negativo da temperatura sobre o tamanho relativo do armamento pode ser contrabalançado pelo efeito positivo que a maior disponibilidade de alimento teria sobre a condição corporal dos machos e sobre o maior investimento em caracteres sexualmente selecionados, tais como armamentos.

Assim como sugerimos para os machos, é possível que a disponibilidade de alimento explique em parte a relação positiva encontrada entre a temperatura e o comprimento relativo dos fórceps das fêmeas. Na tesourinha *Forficula auricularia*, a fecundidade das fêmeas é negativamente influenciada pela restrição de comida durante o último instar, pois limita o desenvolvimento dos ovários (Wong & Köllner, 2014). Dado que a restrição alimentar intensifica a demanda conflitante (*trade-off*) entre investimento somático e reprodutivo (Harshman & Zera, 2007), em ambientes frios e com pouca disponibilidade de recursos, fêmeas de *L. xanthopus* devem investir relativamente mais em ovos e menos no comprimento do fórceps do que em ambientes com maior disponibilidade de alimento. Portanto, a pressão seletiva sobre o

incremento de fecundidade poderia alterar os padrões de alocação de recursos nas fêmeas, alterando assim o investimento relativo nos fórceps. Independentemente do processo subjacente aos padrões macro-ecológicos reportados aqui para machos e fêmeas, os resultados obtidos reforçam a noção de que diferentes variáveis ambientais podem interagir produzindo padrões complexos de plasticidade (Stillwell *et al.*, 2010), que podem variar entre estruturas e entre sexos (e.g., Krasnov *et al.*, 1996; Jang *et al.*, 2009; Okada & Miyatake, 2010).

Estudos intra-específicos com insetos encontraram que, em geral, machos possuem clinas latitudinais de tamanho corporal mais inclinadas do que as fêmeas (revisão em Blanckenhorn *et al.*, 2006). Para *L. xanthopus*, a reta que descreve a relação entre temperatura e largura do prótorax para machos está consistentemente acima da reta das fêmeas (Fig. 1A), indicando que machos são sempre maiores que fêmeas. Entretanto, as retas de machos e fêmeas são quase paralelas ao longo de todo o gradiente de temperatura, indicando que não há uma variação clinal na magnitude do dimorfismo sexual em tamanho (Fig. 1A). Por outro lado, a reta que descreve a relação entre temperatura e comprimento relativo dos fórceps dos machos também está consistentemente acima da reta das fêmeas, porém, em virtude das diferenças de inclinação, a magnitude do dimorfismo sexual no tamanho relativo do armamento diminuiu com o aumento de temperatura (Fig. 2B). Esse resultado contradiz a noção de que é a resposta condicional do fenótipo masculino à disponibilidade de alimento que determina a variação macro-ecológica na magnitude do dimorfismo sexual em tamanho (Stillwell *et al.*, 2010).

Os resultados apresentados aqui têm implicações importantes para a polêmica sobre como deve ser a variação inter-populacional em características morfológicas sob diferentes regimes de seleção (Stillwell *et al.*, 2010). Segundo a hipótese da canalização, características sob seleção direcional mais intensa devem ser menos plásticas do que características sob seleção direcional menos intensa (Fairbairn, 2005). Por outro lado, a hipótese da dependência de condição prediz que características sob seleção direcional mais intensa devem ser mais plásticas do que características sob seleção direcional menos intensa (e.g., Rowe & Houle, 1996; Cotton *et al.*, 2004; Bonduriansky, 2007a,b; Emlen *et al.*, 2012). Para *L. xanthopus*, a magnitude da variação no tamanho do armamento foi maior do que no tamanho corporal (Tabela 2). Esse padrão apóia a hipótese da dependência de condição, pois o tamanho do armamento parece estar sob

seleção direcional mais do que o tamanho corporal em tesourinhas (Radesäter & Halldórsdóttir, 1993; Tomkins & Simmons, 1998). Adicionalmente, a magnitude do efeito da temperatura sobre o tamanho do corpo e do armamento também foi consistentemente maior para os machos. Esse padrão também apóia uma previsão importante da hipótese de dependência de condição, segundo a qual machos devem ser mais plásticos e mais sensíveis a variações ambientais (Bonduriansky, 2007a).

Em conclusão, a variação inter-sexual e inter-populacional do tamanho corporal e do armamento em *L. xanthopus* parece ser influenciada por respostas complexas às variáveis ambientais sob as quais os indivíduos se desenvolveram. Pela primeira vez, foram testadas previsões macro-ecológicas sobre a variação no tamanho corporal e do armamento embasadas na hipótese de dependência de condição. Nossos resultados provêm evidência que apóia a hipótese de que o sexo que está sob maior pressão de seleção sexual (o masculino, neste caso) é mais sensível às condições ambientais. Entretanto, a variação clinal na magnitude do dimorfismo sexual, particularmente no comprimento relativo dos fórceps, não depende unicamente do fenótipo masculino. Machos e fêmeas exibiram respostas fenotípicas distintas ao longo do gradiente ambiental, gerando um padrão inesperado de variação na magnitude do dimorfismo sexual ao longo do gradiente ambiental. Apesar dos efeitos negativos da temperatura sobre o tamanho dos indivíduos, o efeito positivo da disponibilidade de alimento também parece ter um efeito importante sobre os padrões encontrados. Portanto, para compreender melhor o efeito da alimentação sobre a variação intra-sexual e inter-populacional do tamanho precisamos de estudos experimentais em laboratório que mantenham a temperatura constante (e.g., Stillwell *et al.*, 2014; Okada & Miyatake, 2010; Cassidy *et al.*, 2013; Dmitriew & Blanckenhorn, 2014). Uma vez que os fórceps estão presentes tanto em machos quanto em fêmeas, mas estão sob seleção sexual mais intensa nos machos, as tesourinhas oferecem uma oportunidade única para estudar os processos responsáveis pela co-evolução entre dimorfismo sexual e dependência de condição.

Agradecimentos

Agradecemos a Rodrigo Lopes, John A. Uribe, Erika M. Santana, Andrea Albín, Rodrigo Postiglioni, Ivna Vasconcelos, Nathan Pinheiro e Isabelly Silva pela assistência durante a coleta de dados em campo, a John A. Uribe pela colaboração na tomada das

fotografias e na coleta de dados morfométricos, a Francisco D'Albertas pela ajuda com a criação do mapa de temperatura, a Norton Gianuca pela informação sobre locais de ocorrência da espécie estudada, a Yoshitaka Kamimura pela ajuda na identificação da espécie estudada, a Rogelio Macías Ordóñez por discussões e sugestões ao longo de todo o desenvolvimento deste trabalho e a Eduardo A. Santos, Danilo Muniz e Jordi Moya Laraño pela ajuda com os métodos analíticos. Este projeto foi financiado pela Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP: 12/50229-1, 12/23135-6). GM é bolsista de produtividade do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq).

Referências

- Abràmoff, M.D., Magalhães, P.J. & Ram, S.J. (2004) Image processing with ImageJ. *Biophotonics International*, **11**, 36-42.
- Atkinson, D. (1994) Temperature and organism size — A biological law for ectotherms? *Advances in Ecological Research*, **25**, 1-58.
- Atkinson, D. & Sibly, R.M. (1997) Why are organisms usually bigger in colder environments? Making sense of a life history puzzle. *Trends in Ecology and Evolution*, **12**, 235-239.
- Blackburn, T.M., Gaston, K.J. & Loder, N. (1999) Geographic gradients in body size : a clarification of Bergmann's rule. *Diversity and Distributions*, **5**, 165-174.
- Blanckenhorn, W.U., Stillwell, R.C., Young, K.A., Fox, C.W. & Ashton, K.G. (2006) When Rensch meets Bergmann: does sexual size dimorphism change systematically with latitude? *Evolution*, **60**, 2004-2011.
- Bonduriansky, R. (2007a) The evolution of condition-dependent sexual dimorphism. *The American Naturalist*, **169**, 9-19.
- Bonduriansky, R. (2007b) The genetic architecture of sexual dimorphism : the potential roles of genomic imprinting and condition-dependence. *Sex, Size and Gender Roles: Evolutionary Studies of Sexual Size Dimorphism* (eds. D.J. Fairbairn, W.U. Blanckenhorn & T. Székely), pp. 176-184. Oxford Oxford, UK: University Press.
- Briceno, R.D. & Eberhard, W.G. (1995) *The Functional Morphology of Male Cerci and Associated Characters in 13 Species of Tropical Earwigs (Dermaptera: Forficulidae, Labiidae, Carcinophoridae, Pygidicranidae)*. Washington, DC: Smithsonian Institution Press.

- Burnham, K.K.P. & Anderson, D.R.D. (2002) *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*, 2nd ed. New York, NY: Springer-Verlag.
- Cassidy, E.J., Bath, E., Chenoweth, S.F. & Bonduriansky, R. (2014) Sex - specific patterns of morphological diversification: evolution of reaction norms and static allometries in neriid flies. *Evolution*, **68**, 368-383.
- Chown, S.L. & Gaston, K.J. (2010) Body size variation in insects: a macroecological perspective. *Biological Reviews*, **85**, 139-169.
- Chown, S.L., Gaston, K.J. & Robinson, D. (2004) Macrophysiology: large-scale patterns in physiological traits and their ecological implications. *Functional Ecology*, **18**, 159-167.
- Cleasby, I.R. & Nakagawa, S. (2011) Neglected biological patterns in the residuals. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **65**, 2361-2372.
- Cotton, S., Fowler, K. & Pomiankowski, A. (2004) Condition dependence of sexual ornament size and variation in the stalk-eyed fly *Cyrtodiopsis dalmanni* (Diptera: Diopsidae). *Evolution*, **58**, 1038-1046.
- Davidowitz, G. & Nijhout, H.F. (2004) The physiological basis of reaction norms: the interaction among growth rate, the duration of growth and body size. *Integrative and Comparative Biology*, **44**, 443-449.
- Dmitriew, C. & Blanckenhorn, W.U. (2014) Condition dependence and the maintenance of genetic variance in a sexually dimorphic black scavenger fly. *Journal of Evolutionary Biology*, **27**, 2408-2419.
- Diniz-Filho, J.A.F., Bini, L.M. & Hawkins, B.A. (2003) Spatial autocorrelation and red herrings in geographical ecology. *Global Ecology and Biogeography*, **12**, 53-64.
- Emlen, D.J. & Nijhout, H.F. (2000) The development and evolution of exaggerated morphologies in insects. *Annual Review of Entomology*, **45**, 661-708.
- Emlen, D.J., Warren, I.A., Johns, A., Dworkin, I. & Lavine, L.C. (2012) A mechanism of extreme growth and reliable signaling in sexually selected ornaments and weapons. *Science*, **337**, 860-864.
- Fairbairn, D.J. (2005) Allometry for sexual size dimorphism: testing two hypotheses for Rensch's rule in the water strider *Aquarius remigis*. *The American Naturalist*, **166**, 69-84.
- Forster, J., Hirst, A.G. & Atkinson, D. (2012) Warming-induced reductions in body size are greater in aquatic than terrestrial species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **109**, 19310-19314.

- Gelman, A. (2008) Scaling regression inputs by dividing by two standard deviations. *Statistics in Medicine*, **27**, 2865–2873.
- Del Grosso, S., Parton, W., Stohlgren, T., Zheng, D., Bachelet, D., Prince, S., Hibbard, K. & Olson, R. (2008) Global potential net primary production predicted from vegetation class, precipitation and temperature. *Ecology*, **89**, 2117–2126.
- Harshman, L.G., & Zera, A.J. (2007) The cost of reproduction: the devil in the details. *Trends in Ecology & Evolution*, **22**, 80–86.
- Hu, Y., Xie, Y., Zhu, F., Wang, C. & Lei, C. (2010) Variation in sexual size dimorphism among populations: Testing the differential-plasticity hypothesis. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **137**, 204–209.
- Jang, Y., Won, Y. & Choe, J.C. (2009) Convergent and divergent patterns of morphological differentiation a wood cricket *Gryllus fultoni* (Orthoptera : Gryllidae). *BMC Evolutionary Biology*, **9**, 27–38.
- Kamimura, Y. (2014) Pre- and post-copulatory sexual selection and the evolution of sexually dimorphic traits in earwigs (Dermaptera). *Entomological Science*, **17**, 139–166.
- Kelly, C.D., Neyer, A.A. & Gress, B.E. (2014) Sex-specific life history responses to nymphal diet quality and immune status in a field cricket. *Journal of Evolutionary Biology*, **27**, 381–390.
- Klok, C.J. & Harrison, J.F. (2013) The temperature size rule in arthropods: independent of macro-environmental variables but size dependent. *Integrative and Comparative Biology*, **53**, 557–570.
- Knabke, J.J. & Grigarick, A.A. (1971) Biology of the African earwig, *Euborellia cincticollis* (Gerstaecker) in California and comparative notes on *Euborellia annulipes* (Lucas). *Hilgardia*, **41**, 157–194.
- Krasnov, B., Ward, D. & Shenbrot, G. (1996) Body size and leg length variation in several species of darkling beetles (Coleoptera : Tenebrionidae) along a rainfall and altitudinal gradient in the Negev Desert (Israel). *Journal of Arid Environments*, **34**, 477–489.
- Lemos, W.P., Medeiros, R.S. & Ramalho, F.S. (1998) Influência da temperatura no desenvolvimento de *Euborellia annulipes* (Lucas) (Dermaptera: Anisolabididae), predador do bicudo-do-algodoeiro. *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil*, **27**, 67–76.

- Moore, A.J. & Wilson, P. (1993) The evolution of sexually dimorphic earwig forceps: social interactions among adults of the toothed earwig, *Vostox apicedentatus*. *Behavioral Ecology*, **4**, 40–48.
- Nijhout, H.F. (2003) The control of body size in insects. *Developmental Biology*, **261**, 1–9.
- Okada, K. & Miyatake, T. (2010) Plasticity of size and allometry in multiple sexually selected traits in an armed beetle *Gnatocerus cornutus*. *Evolutionary Ecology*, **24**, 1339–1351.
- Painting, C.J., Buckley, T.R. & Holwell, G.I. (2014) Weapon allometry varies with latitude in the New Zealand giraffe weevil. *Journal of Evolutionary Biology*, **27**, 2864–2870.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D. & R Core Team (2015). nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-120, URL <http://CRAN.R-project.org/package=nlme>.
- R Core Team (2014). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Radesater, T. & Halldórsdóttir, H. (1993) Two male types of the common earwig: male-male competition and mating success. *Ethology*, **95**, 89–96.
- Rangel, T.F., Diniz-Filho, J.A.F. & Bini, L.M. (2010) SAM: a comprehensive application for spatial analysis in macroecology. *Ecography*, **33**, 46–50.
- Rice, W.R., & Chippindale, A.K. (2001) Intersexual ontogenetic conflict. *Journal of Evolutionary Biology*, **14**, 685–693.
- Rowe, L. & Houle, D. (1996) The lek paradox and the capture of genetic variance by condition dependent traits. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **263**, 1415–1421.
- Schielzeth, H. (2010) Simple means to improve the interpretability of regression coefficients. *Methods in Ecology and Evolution*, **1**, 103–113.
- Simmons, L.W. & Tomkins, J.L. (1996) Sexual selection and the allometry of earwig forceps. *Evolutionary Ecology*, **10**, 97–104.
- Stillwell, R.C., Blanckenhorn, W.U., Teder, T., Davidowitz, G. & Fox, C.W. (2010) Sex differences in phenotypic plasticity affect variation in sexual size dimorphism in insects: from physiology to evolution. *Annual Review of Entomology*, **55**, 227–245.

- Stillwell, R.C., Daws, A. & Davidowitz, G. (2014) The ontogeny of sexual size dimorphism of a moth: when do males and females grow apart? *PLoS ONE*, **9**, e106548.
- Stillwell, R.C. & Fox, C.W. (2007) Environmental effects on sexual size dimorphism of a seed-feeding beetle. *Oecologia*, **153**, 273–280.
- Tomkins, J.L. (1999) Environmental and genetic determinants of the male forceps length dimorphism in the European earwig *Forficula auricularia* L. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **47**, 1–8.
- Tomkins, J. & Simmons, L.W. (1998) Female choice and manipulations of forceps size and symmetry in the earwig *Forficula auricularia* L. *Animal Behaviour*, **56**, 347–356.
- Walker, K.A. & Fell, R.D. (2001) Courtship roles of male and female European earwigs, *Forficula auricularia* L. (Dermaptera : Forficulidae), and sexual use of forceps. *Journal of Insect Behavior*, **14**, 1–17.
- Wong, J.W.Y. & Kölliker, M. (2014) Effects of food restriction across stages of juvenile and early adult development on body weight, survival and adult life history. *Journal of Evolutionary Biology*, **27**, 2420–2430.
- Zhang, L., Ma, X., Jiang, J. & Lu, X.I.N. (2012) Stronger condition dependence in female size explains altitudinal variation in sexual size dimorphism of a Tibetan frog. *Biological Journal of the Linnean Society*, **107**, 558–565.

Anexo 1

Observações sobre a amplitude da dieta de *Labidura xanthopus*

Para identificar quais itens alimentares são consumidos por indivíduos de *Labidura xanthopus*, realizamos observações de eventos de predação em condições de laboratório. Para isso, oferecemos aos indivíduos (ninfas e adultos) uma grande variedade de artrópodes coletados em campo na praia da Barra do Una, estado de São Paulo, e registramos aqueles que eram consumidos (Tabela A1). Ao longo de todo o trabalho em campo, também registramos potenciais itens consumidos pelas tesourinhas quando encontrávamos indivíduos se alimentando (Tabela A1). Como resultado, sabemos quais são os artrópodes que, de fato, são predados pelas tesourinhas. Vale destacar, porém, que algumas das observações realizadas em campo e em laboratório indicam que tanto juvenis quanto adultos consomem carcaças de animais mortos (Tabela A1). Dada a grande dificuldade contabilizar a disponibilidade de carcaças em cada localidade, consideramos como disponibilidade de recursos alimentares apenas artrópodes vivos (ver abaixo).

Tabela A1. Itens alimentares consumidos por juvenis e adultos da tesourinha *Labidura xanthopus*. O número entre parênteses representa o número de indivíduos oferecidos às tesourinhas. O ponto de interrogação indica que não temos observações em campo de tesourinhas se alimentando de um determinado item.

Item	Local	
	Laboratório	Campo
Co-específicos adultos (n = 15)	Sim	Sim
Co-específicos jovens (n = 24)	Sim	Sim
Besouros grandes (> 15 mm; n = 3)	Não	?
Besouros pequenos (< 10 mm; n = 30)	Não	Sim
Larvas de besouros (n = 17)	Sim	Sim
Formigas (n = 15)	Não	?
Operários de cupins (n = 55)	Sim	?
Soldados de cupins (n = 15)	Sim	?
Grilos (n = 20)	Sim	?
Aranhas (n = 16)	Sim	Sim
Baratas (n = 17)	Sim	Sim
Tisanópteros (n = 1)	Sim	?
Anfípodes (n = 55)	Sim	Sim
Diversos artrópodes mortos (n = 16)	Sim	Sim
Matéria vegetal (n = 10)	Não	?

Para testar a premissa de que a disponibilidade de recursos alimentares está positivamente relacionada à temperatura, realizamos uma amostragem de potenciais itens alimentares para *L. xanthopus* em todas as populações estudadas (ver Fig. 1). A fim de tornar mais comparável a disponibilidade de presas em diferentes localidades, concentramos as amostragens nos acúmulos de detrito do supra-litoral. Adicionalmente, realizamos as coletas sempre no período da tarde, quando muitas das presas potenciais estão abrigadas nesses acúmulos. A cada 10 m de distância, coletamos uma amostra de aproximadamente 0,0086 m³ de detritos e colocamos todo o material em extratores *Winkler* com malha de 1 cm². Após processamento do material no extrator, ensacamos o peneirado e realizamos posteriormente a triagem dos artrópodes, que foram fixados em álcool 70%. Finalmente, contabilizamos apenas os itens alimentares (presas) que, de fato, fazem parte da dieta de *L. xanthopus* (ver Tabela A1). Consideramos esses itens como sendo a disponibilidade de recursos alimentares em cada praia amostrada. Em apoio à premissa, encontramos que existe uma relação positiva entre temperatura média anual e o número médio de presas potenciais em cada localidade ($F = 6,965$; $gl = 19$; $p = 0,016$; Fig. A1).

Figura A1. Regressão linear simples entre a temperatura média anual e o número médio de pressas potenciais coletadas em acúmulos de detritos em cada localidade amostrada. Consideramos como presas potenciais somente os itens alimentares que são efetivamente consumidos por indivíduos de *Labidura xanthopus*.

Anexo 2

Fig. A2. Regressão linear entre o comprimento dos fórceps e a largura do protórax na tesourinha *Labidura xanthopus*. No total, amostramos 2.163 indivíduos pertencentes a 20 populações distribuídas ao longo da costa leste brasileira. Machos são representados em azul e fêmeas, em vermelho. Note que as inclinações das retas diferem entre machos e fêmeas.

Tabela A2. Resultado do modelo de regressão linear da relação entre tamanho do corpo (largura do protórax) e o tamanho do armamento (comprimento dos fórceps) para adultos de *Labidura xanthopus*.

Variáveis preditoras	$b \pm EP$	gl	t	p
Intercepto	$-0,6942 \pm 0,1872$	2159	-3,708	0,0002
Largura do protórax	$3,1868 \pm 0,0812$	2159	39,234	<0,0001
Sexo (macho)	$-5,8727 \pm 0,2214$	2159	-26,525	<0,0001
Largura do protórax*Sexo (macho)	$3,2296 \pm 0,0952$	2159	33,923	<0,0001

Anexo 3

Para o modelo de largura de protórax e de comprimento de fórceps, testamos várias estruturas de correlação espacial e de variância. Dado que a temperatura varia continuamente no espaço geográfico, poderia ser possível prever o valor do tamanho das características morfológicas dos indivíduos em uma localidade a partir do valor estimado em localidades espacialmente próximas. Quando isso acontece, os dados não são independentes e existe auto-correlação espacial que pode aumentar a probabilidade de erro do tipo I (Legendre, 1993). Para incluir a estrutura espacial, testamos diferentes modelos de estrutura espacial (esférica, exponencial, linear e gaussiana), usando as classes de estruturas de correlação *corStruct* do pacote *nlme* (Pinheiro *et al.*, 2015), que leva em conta as coordenadas geográficas das localidades amostradas. Adicionalmente, estudos nos quais as medidas de machos e fêmeas dimórficos são incluídas dentro da mesma análise, e nos quais a relação entre qualidade ambiental e variação fenotípica é esperada, podem apresentar heteroscedasticidade nos resíduos (Cleasby & Nakagawa, 2011). Essa variância nos resíduos do modelo pode estar relacionada a uma variável preditora contínua particular (Zuur *et al.*, 2009). Como os resíduos dos modelos apresentaram heterogeneidade de variância, testamos diferentes funções de variância, considerando que a temperatura e o sexo são os fatores que causam a heteroscedasticidade. As estruturas de correlação espacial e as funções de variância testadas estão na Tabela A3a, e os resultados obtidos são apresentados na Tabela A3b.

Referências

- Cleasby, I.R. & Nakagawa, S. (2011) Neglected biological patterns in the residuals. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **65**, 2361–2372.
- Legendre, P. (1993) Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm?. *Ecology*, **74**, 1659-1673.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D. & R Core Team (2015). nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-120, URL <http://CRAN.R-project.org/package=nlme>.
- Zuur, A., Ieno, E.N., Walker, N., Saveliev, A.A. & Smith, G.M. (2009) *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer Science & Business Media.

Tabela A3a. Estruturas de auto-correlação espacial e funções de variância testadas para o modelo de largura do protórax e comprimento do fórceps.

Modelos	AIC do modelo	
	Protórax	Forcéps*
Sem estrutura espacial nem função de variância	1166,243	-1988,587
Estrutura de auto-correlação espacial		
<i>correlação</i> = Exponencial (1, fórmula = $\sim$ Longitude + Latitude)	1168,031	-1443,258
<i>correlação</i> = Gaussiana (1, fórmula = $\sim$ Longitude + Latitude)	1168,244	Não converge
<i>correlação</i> = Linear (1, fórmula = $\sim$ Longitude + Latitude)	1168,031	-1443,258
<i>correlação</i> = Esférica (1, fórmula = $\sim$ Longitude + Latitude)	1168,031	Não converge
Função de variância		
<i>pesos</i> = poder da preditora (fórmula = $\sim$ Temperatura) ¹	1148,301	-2148,680
<i>pesos</i> = poder da preditora (fórmula = $\sim$ Temperatura Sexo) ²	846,190	-2162,973
<i>pesos</i> = variância constante (fórmula = ~ 1 Sexo) ³	860,046	-1991,935
<i>pesos</i> = variância combinada (variância constante (fórmula = ~ 1 Sexo), poder da preditora (fórmula = $\sim$ Temperatura)) ⁴	841,926	-2165,324
<i>pesos</i> = variância combinada (variância constante (fórmula ~ 1 Sexo), poder da preditora (fórmula = $\sim$ Temperatura Sexo))⁵	838,122	-2209,447*
Função de variância com estrutura espacial (Exponencial)		
<i>pesos</i> = poder da preditora (fórmula = $\sim$ Temperatura) ¹	1149,986	-1575,452
<i>pesos</i> = poder da preditora (fórmula = $\sim$ Temperatura Sexo) ²	699,634	-2160,973
<i>pesos</i> = variância constante (fórmula = ~ 1 Sexo) ³	703,901	-1990,011
<i>pesos</i> = variância combinada (variância constante (fórmula = ~ 1 Sexo), poder da preditora (fórmula = $\sim$ Temperatura))⁴	697,115	-2163,394
<i>pesos</i> = variância combinada (variância constante (fórmula = ~ 1 Sexo), poder da preditora (fórmula = $\sim$ Temperatura Sexo)) ⁵	697,823	-2207,447

* As estimativas do modelo obtidas unicamente com função de variância são similares às obtidas com o modelo que inclui a função de variância e a estrutura espacial, sugerindo que existe pouca auto-correlação espacial.

¹ A variância residual aumenta com a temperatura de forma similar para machos e fêmeas.

² A variância residual aumenta com a temperatura, mas ajusta parâmetros separados para machos e fêmeas.

³ A variância residual difere entre machos e fêmeas, sendo um sexo mais variável que o outro, independentemente da temperatura.

⁴ A variância residual aumenta com a temperatura e a relação difere entre machos e fêmeas.

⁵ A variância residual difere entre machos e fêmeas, sendo um sexo mais variável que o outro, mas também especifica o efeito da temperatura sobre a variância de machos e fêmeas separadamente.

Tabela A3b. Resultados das estruturas de auto-correlação espacial e funções de variância selecionadas para o modelo de largura do protórax e comprimento do fórceps.

Largura do protórax	Comprimento dos fórceps
Combinação das funções de variância: Estrutura: diferentes desvios padrão por estrato Fórmula: $\sim 1 \mid \text{Sexo}$ Estimativa dos parâmetros: Macho = 1,0000000; Fêmea = 0,5470038 Estrutura: Poder de variância da covariável Fórmula: $\sim \text{Temperatura}$ Estimativa do parâmetro: Expoente: -0.3837143 Estrutura de correlação: Correlação espacial exponencial Fórmula: $\sim \text{Longitude} + \text{Latitude} \mid \text{População}$ Estimativa dos parâmetros: Amplitude = 4279,2534150; Nugget* = 0,4053842	Combinação das funções de variância: Estrutura: diferentes desvios padrão por estrato Fórmula: $\sim 1 \mid \text{Sexo}$ Estimativa dos parâmetros: Macho = 1,0000000; Fêmea = 0,000461908 Estrutura: Poder de variância da covariável, diferentes estratos Fórmula: $\sim \text{Temperatura} \mid \text{Sexo}$ Estimativa dos parâmetros: Macho = -2,7538397; Fêmea = -0,3526767

*É o ponto inicial da curva que corresponde ao valor no eixo y quando x é zero.

Capítulo 2

Diferenças inter-sexuais e inter-populacionais na dependência de condição e suas implicações para a magnitude do dimorfismo sexual em um inseto hemimetábolo

Solimary García Hernández^{1,3}, Bruno A. Buzatto² & Glauco Machado^{1,3}

¹Programa de Pós-graduação em Ecologia, Departamento de Ecologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, Rua do Matão, trav. 14, no. 321, São Paulo, SP, 05508-900, Brazil

²Centre for Evolutionary Biology, School of Animal Biology (M092), The University of Western Australia, 35 Stirling Highway, Crawley, WA 6009, Australia

³LAGE do Departamento de Ecologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, Rua do Matão, trav. 14, no. 321, São Paulo, SP, 05508-900, Brazil

Resumo

A hipótese da *dependência de condição* propõe que uma característica sexualmente selecionada em um dos sexos deveria ser mais sensível à condição do que a característica homóloga do sexo oposto. Como consequência, deveria haver uma covariação positiva entre o grau de dimorfismo sexual das características morfológicas e o grau de dependência de condição destas características. Neste estudo, testamos a relação entre o grau de dimorfismo sexual e a diferença inter-sexual na dependência de condição em várias características sexualmente e não sexualmente selecionadas. Para isso, manipulamos experimentalmente a disponibilidade de recursos alimentares durante o desenvolvimento de indivíduos da tesourinha *Labidura xanthopus* (Dermaptera: Labiduridae) provenientes de uma população de clima tropical e uma de clima temperado. Nossos resultados indicam que nas duas populações o dimorfismo sexual é causado por diferenças sexuais na dependência de condição e que machos e fêmeas diferem não apenas na magnitude da resposta, mas também na direção. Ao contrário dos resultados obtidos anteriormente para insetos holometábolos, com o aumento na disponibilidade de alimento, machos não investem relativamente mais na expressão de características sexualmente selecionadas. Além disso, quando bem alimentadas, fêmeas reduzem o investimento relativo em estruturas que são sexualmente selecionadas nos machos. Dado que hemimetábolos, como as tesourinhas, não sofrem uma reorganização radical do plano de corpo antes da última muda, é possível que exista uma maior integração fenotípica entre diferentes partes do corpo, o que pode levar a respostas correlacionadas de dependência de condição entre características sob diferentes regimes de seleção. Estudos experimentais com outros táxons são necessários para investigar a generalidade dos padrões reportados aqui. Adicionalmente, mais estudos experimentais comparando populações com diferenças marcantes de condições ambientais poderão lançar luz sobre quais pressões ecológicas podem ter favorecido a evolução do dimorfismo sexual dependente de condição.

Palavras-chave: características sexuais secundárias, Dermaptera, disponibilidade de recursos, plasticidade fenotípica, seleção sexual.

Introdução

O dimorfismo sexual refere-se a diferenças fenotípicas entre machos e fêmeas de uma mesma espécie, geralmente em características sexuais secundárias que não possuem nenhum papel direto na transferência de gametas (Andersson, 1994). Um dos maiores desafios à evolução do dimorfismo sexual é que a expressão de determinadas características sexualmente selecionadas em um sexo está sujeita a uma correlação genética com o outro sexo (Rice & Chippindale, 2001; Bonduriansky, 2007b; Fairbairn, 2007). Quando os genes responsáveis pela expressão de características sexualmente selecionadas estão presentes em ambos os sexos, a correlação genética inter-sexual gera um conflito intra-*locus* que dificulta que machos e fêmeas possam divergir livremente para seus respectivos ótimos fenotípicos (Bonduriansky & Chenoweth, 2009). Os genes que codificam o tamanho corporal, por exemplo, estão presentes tanto em machos quanto em fêmeas e, portanto, estão sujeitos a uma correlação genética inter-sexual. Dado que em muitas espécies machos maiores obtêm maior sucesso reprodutivo (Andersson, 1994), a seleção direcional sobre os machos deveria levar à evolução de fêmeas maiores em virtude da correlação genética inter-sexual. Entretanto, o maior tamanho corporal em fêmeas pode afastá-las de seu ótimo fenotípico relacionado à viabilidade, por exemplo (Arnqvist & Rowe, 2005). Nesse cenário hipotético, a pressão de seleção contra o crescimento de tamanho corporal nas fêmeas agiria contra o crescimento de machos ao longo do tempo evolutivo, restringindo a magnitude do dimorfismo sexual. Para que o dimorfismo sexual possa evoluir, portanto, é necessário que a arquitetura genética dos sexos mude e a correlação genética seja reduzida ou mesmo eliminada (Rice & Chippindale, 2001; Bonduriansky, 2007b; Fairbairn, 2007).

Uma possível alteração na arquitetura genética ocorre quando genes que codificam caracteres sexuais secundários migram para cromossomos sexuais e passam a ser expressos somente no sexo que está sob seleção sexual mais intensa (revisão em Roldan & Gomendio, 1999). Mais recentemente, porém, a hipótese da *dependência de condição* vem ganhando força como uma explicação adicional e talvez mais geral sobre como a arquitetura genética pode se modificar e permitir a evolução do dimorfismo sexual (revisão em Bonduriansky, 2007b). Essa hipótese prevê uma forma de epistasia na qual a expressão de uma característica sexual secundária em um dos sexos estaria vinculada a uma série de *loci* relacionados à eficiência na obtenção e alocação de recursos que determinam a condição corporal. Tal efeito epistático ocorreria em apenas

um dos sexos, de forma que a expressão de uma característica sexual secundária não afetaria a estrutura homóloga no outro sexo, mitigando assim o conflito intra-*locus* promovido pela correlação genética inter-sexual. Portanto, a captura da variação genética em vários *loci* que influenciam a obtenção e alocação de recursos em características sexuais secundárias em um dos sexos resultaria em uma grande diferença fenotípica (ou seja, dimorfismo) entre machos e fêmeas (Bonduriansky, 2007b).

Segundo a hipótese do dimorfismo sexual dependente de condição, o grau de dimorfismo sexual em uma característica pode indicar o custo pago pelos indivíduos para expressar tal característica, se a magnitude deste custo for determinada principalmente pelo grau de dependência de condição (Rowe & Houle, 1996; Bonduriansky, 2007a). Logo, uma característica sexualmente selecionada em um dos sexos deveria ser mais sensível à condição, se manifestando exageradamente apenas nos indivíduos em boa condição (e.g. Bonduriansky, 2007a) e sendo relativamente menor nos indivíduos em má condição (e.g. Cotton *et al.*, 2004a,c). Assim, a característica exibirá um maior grau de dependência à condição do que a característica homóloga do sexo oposto. Como consequência, deveria haver uma co-variação positiva entre o grau de dimorfismo sexual das características morfológicas e o grau de dependência de condição destas características. Essa previsão teórica tem apoio empírico em três estudos realizados com insetos holometábolos da ordem Diptera (Bonduriansky & Rowe, 2005; Bonduriansky 2007a; Oudin *et al.*, 2015). Não se sabe, porém, o grau de generalidade da relação entre dimorfismo sexual e dependência da condição, pois táxons com desenvolvimento hemimetábolo ainda não foram estudados. Adicionalmente, não se sabe se a relação entre o dimorfismo sexual e o grau de dependência de condição de diversas características morfológicas varia entre populações naturais e se tal variação ocorre em resposta à disponibilidade de recursos alimentares. Um estudo recente demonstrou que a ornamentação de machos da perdiz-nival *Lagopus lagopus scoticus* (Phasianidae) é mais dependente de condição em ambientes com alta abundância de parasitas (Vergara *et al.*, 2012). Assim como parasitas, a escassez de alimento também debilita a condição corporal e impõe custos à expressão de características sexuais secundárias (Norris & Evans, 1999). A previsão, portanto, é que o grau de dependência de condição de características sexuais secundárias seja maior em ambientes onde os custos de sua expressão são maiores, ou seja, onde a disponibilidade de recursos alimentares é menor.

Neste estudo, testamos a relação entre o grau de dependência de condição de características sexuais secundárias e a disponibilidade de recursos alimentares usando como modelo de estudo um inseto hemimetábolo, a tesourinha *Labidura xanthopus* (Dermaptera: Labiduridae). A espécie habita toda a faixa litorânea ao longo da costa leste brasileira e apresenta grande variação inter-populacional na magnitude do dimorfismo sexual (Capítulo 1). Adicionalmente, a disponibilidade de alimento nas localidades do norte com clima tropical é maior do que nas localidades do sul com clima temperado (Capítulo 1). Assim como outras espécies de tesourinhas, *L. xanthopus* apresenta marcado dimorfismo sexual no tamanho corporal e no comprimento dos fórceps, um par de cercos modificados no extremo posterior do abdômen. Apesar dos fórceps estarem presentes em ambos os sexos e serem usados para captura alimento e defesa contra predadores, nos machos, os fórceps são utilizados também como estrutura de cortejo e como armamento em combates intra-sexuais (Moore & Wilson, 1993; Briceño & Eberhard, 1995; Walker & Fell, 2001; Kamimura, 2014). Estudos com outras espécies de tesourinhas sugerem que o comprimento dos fórceps dos machos está sob intensa seleção direcional (Radesäter & Halldórsdóttir, 1993; Tomkins & Simmons, 1998). Adicionalmente, experimentos em laboratório demonstram que o comprimento dos fórceps é dependente de condição, pois machos criados em dieta rica desenvolvem fórceps mais longos do que machos criados em dieta pobre (Tomkins, 1999).

Por efeito da dependência de condição, prevemos que (1) a magnitude do dimorfismo sexual no tamanho corporal se incrementará com a disponibilidade de recursos alimentares. Embora todas as partes do corpo de *L. xanthopus* devam exibir algum grau de plasticidade, prevemos que (2) características sexuais secundárias dos machos que estão sob seleção mais intensa serão mais dependentes de condição do que as características masculinas sob seleção sexual menos intensa. Além disso, prevemos que (3) características sexuais secundárias dos machos serão mais dependentes de condição do que as características homólogas nas fêmeas, independentemente da população de origem. Conseqüentemente, prevemos que (4) haverá uma relação positiva entre o grau de dimorfismo sexual e a diferença inter-sexual na dependência de condição. Por fim, prevemos que (5) a relação entre a dependência de condição e dimorfismo sexual entre múltiplas partes do corpo será mais forte em populações de clima temperado, onde a disponibilidade de recursos alimentares é menor (Capítulo 1). Para testar essas previsões, selecionamos duas populações de *L. xanthopus* que ocorrem

nos extremos da distribuição latitudinal da espécie ao longo da costa brasileira e realizamos um experimento em laboratório no qual manipulamos a disponibilidade de recursos alimentares.

Materiais & métodos

Amostragem das populações

Em janeiro de 2014, período correspondente ao verão no hemisfério sul, coletamos 20 fêmeas e 20 machos adultos de *L. xanthopus* em Paracurú, estado do Ceará (39,0089O; 3,3982S), e a mesma quantidade de indivíduos de cada sexo em Rondinha, estado de Rio Grande do Sul (49,8236O; 29,4731S), Brasil. Paracurú é uma localidade de clima tropical (*sensu* Peel *et al.*, 2007), caracterizada por possuir uma temperatura média anual de 25,9 °C. Rondinha, por outro lado, é uma localidade de clima temperado (*sensu* Peel *et al.*, 2007), caracterizada por possuir uma temperatura média anual de 18 °C. Para facilitar a leitura do texto a partir daqui, chamaremos Paracurú e Rondinha de população tropical e população temperada, respectivamente.

Tanto na população tropical quanto na temperada, a abundância populacional de *L. xanthopus* era alta, o que facilitou a coleta dos indivíduos para o experimento descrito a seguir. Adicionalmente, as praias amostradas em ambas as localidades possuem várias semelhanças, tais como uma ampla zona de supra-litoral, não possuem desembocaduras de rios próximas à zona de amostragem, possuem uma longa linha de acúmulos de detritos no supra-litoral e são pouco antropizadas. Em um estudo prévio, porém, demonstramos que disponibilidade de recursos alimentares para os indivíduos de *L. xanthopus* era quase duas vezes maior na população tropical do que na temperada (Capítulo 1).

Condições de criação em laboratório

Mantivemos cada indivíduo coletado em uma placa de Petri individual com 9 cm de diâmetro. Em cada placa, colocamos alimento (ração comercial para cachorro) e água *ad libitum*. Como não sabíamos se as fêmeas já haviam copulado em campo, uma semana após a aclimação em laboratório, formamos 20 pares macho-fêmea aleatórios com os indivíduos coletados em cada uma das duas populações. Mantivemos cada casal em uma mesma placa de Petri por 48 h e registramos os acasalamentos de forma a

assegurar que as fêmeas teriam seus ovos fertilizados. Alguns dias após a cópula, todas as fêmeas colocaram ovos sobre um substrato de papel úmido que disponibilizamos em suas placas individuais. Como o cuidado maternal oferecido pelas fêmeas é indispensável para a viabilidade dos ovos, logo após a oviposição, mantivemos as fêmeas com sua prole em completa escuridão e não oferecemos nenhum alimento até a eclosão de todas as ninfas (Köl liker, 2007; Boos *et al.*, 2014). Para fins de análise estatística (ver abaixo), classificamos as ninfas eclodidas de uma mesma fêmea como pertencentes a uma *família*.

Um a três dias após a eclosão de todas as ninfas, transferimos cada ninfa para uma placa de Petri individual com diâmetro de 9 cm. Para cada uma das ninfas, disponibilizamos comida (ração comercial para cachorro) em grande quantidade e a renovamos em intervalos regulares de três dias. Dentro de cada placa, disponibilizamos também água em uma bola de algodão umedecido para manter a umidade elevada. Monitoramos os indivíduos periodicamente para registrar a presença de resíduos de exúvia (geralmente a cutícula dos fórceps), que usamos como indicativo de que havia ocorrido uma muda. Durante todo o desenvolvimento das ninfas, mantivemos a temperatura na sala de criação em torno dos 23 °C e um ciclo de luminosidade de 12 h de luz por dia. Como no ambiente natural as ninfas possuem hábitos noturnos e durante o dia se mantêm refugiadas em tocas na areia, cobrimos parcialmente as placas de Petri com papelão para criar um ambiente de penumbra durante o dia.

Manipulação da dieta

Quando as ninfas mudaram para o quarto estágio, as alocamos aleatoriamente para um dos dois grupos experimentais descritos a seguir. No grupo ‘bem alimentado’, oferecíamos, em média, 45% do peso das ninfas em pelotas de ração comercial para peixe carnívoro (Anexo 1) a cada três dias durante todo o quarto estágio. A cada mudança de estágio, as ninfas passaram a receber a cada três dias o dobro de pelotas que haviam recebido no estágio anterior. No grupo ‘mal alimentado’, oferecíamos, em média, 15% do peso das ninfas em pelotas de ração comercial para peixe carnívoro a cada três dias durante todo o quarto estágio. Assim como no grupo bem alimentado, a cada mudança de estágio, as ninfas passaram a receber a cada três dias o dobro de pelotas que haviam recebido no estágio anterior. Duplicar a quantidade de comida

para ajustar a dieta a cada estágio ninfal é procedimento padrão quando se está manipulando a condição corporal de tesourinhas (e.g. Meunier & Kölliker, 2012; Wong & Kölliker, 2014).

Dado que as ninfas de quarto estágio provenientes da população temperada eram maiores (média $\pm$ DP = $0,0311 \pm 0,0077$ g) do que as ninfas provenientes da população tropical ($0,0190 \pm 0,0084$ g), determinamos quantidades iniciais de pelotas de ração diferentes para cada população. Considerando que o peso seco médio de uma pelota de ração é $0,0045 \pm 0,0006$ g, as ninfas de quarto estágio da população temperada no grupo bem alimentado receberam três pelotas, enquanto as do grupo mal alimentado receberam uma pelota e meia. Já as ninfas de quarto estágio da população tropical no grupo bem alimentado receberam uma pelota e meia, enquanto as do grupo mal alimentado receberam meia pelota. Dois a 15 dias após a emergência dos adultos, congelamos os indivíduos para realizar as medições descritas no tópico a seguir.

No fim do experimento, percebemos plasticidade no desenvolvimento de *L. xanthopus* (Anexo 2). Independentemente da dieta, indivíduos provenientes das duas populações apresentaram uma grande variação no número total de estágios até a emergência do adulto (4 a 7 estágios). Adicionalmente, indivíduos mal alimentados consistentemente demoraram mais tempo até emergirem como adultos, o que fez com que alguns indivíduos mal alimentados consumissem tanta comida quanto indivíduos bem alimentados (Anexo 2). Essa variação indesejada dentro de um dos grupos experimentais poderia gerar um ruído no efeito da dieta sobre a magnitude do dimorfismo sexual. Para evitar esse problema, medimos a dependência de condição como o efeito da quantidade de pelotas consumidas pelos indivíduos (entre o quarto e o último estágio ninfal) sobre o tamanho de cada característica analisada (ver mais detalhes abaixo). Portanto, ao contrário de estudos prévios que categorizaram a dieta dos indivíduos como pobre ou rica (e.g. Cotton *et al.*, 2004a; Tomkins *et al.*, 1999; Bonduriansky, 2007a), usamos uma medida contínua da quantidade de recursos alimentares adquirida pelos indivíduos ao longo do desenvolvimento. De acordo com essa medida, consideramos que indivíduos que consumiram mais pelotas estavam em melhor condição do que aqueles que consumiram menos pelotas.

Coleta de dados morfológicos

Obtivemos um total de 540 indivíduos adultos de *L. xanthopus* descendentes das 20 fêmeas da população tropical, e 590 indivíduos adultos descendentes das 20 fêmeas da população temperada. Selecionamos aleatoriamente oito machos e oito fêmeas (quatro de cada grupo experimental) de cada uma das famílias para cada uma das populações. Dado que a proporção sexual e o número de adultos por família variou entre os grupos experimentais, nem sempre conseguimos o número estipulado de machos e fêmeas por família e por população. Quando esse número não foi alcançado, descartamos as famílias com tamanho amostral insuficiente, exceto duas famílias da população tropical, para as quais faltava somente um indivíduo para conseguir o número estipulado. Portanto, no total, medimos 414 indivíduos pertencentes a 11 famílias da população tropical e 240 indivíduos pertencentes a 15 famílias da população temperada.

Fotografamos dorsal e lateralmente todos os indivíduos selecionados e tomamos nove medidas de cada indivíduo usando o programa *ImageJ* (Abràmoff *et al.*, 2004): (1) comprimento do olho esquerdo, (2) largura da cabeça, (3) largura do protórax, (4) comprimento do fêmur da primeira perna direita, (5) comprimento da asa anterior (i.e. élitro) esquerda, (6) comprimento do último tergito abdominal, (7) largura do último tergito abdominal, (8) largura da base do fórceps esquerdo e (9) comprimento do fórceps esquerdo (Fig. 1). Classificamos o comprimento do olho, a largura da cabeça, a largura do protórax, o comprimento da perna e o comprimento da asa como características não sexualmente selecionadas, pois não temos evidências de que estas estruturas sejam usadas pelos machos em interações inter- ou intra-sexuais. Por outro lado, classificamos as características associadas ao último tergito abdominal e ao fórceps como sendo sexualmente selecionadas, pois todas elas estão diretamente envolvidas em interações inter- ou intra-sexuais, tais como cortejo e brigas entre machos (Briceño & Eberhard, 1995).

Análises estatísticas

Dentre as cinco características não sexualmente selecionadas, a largura do protórax e da cabeça foram aquelas que melhor resumiram a variação em todas as outras características mensuradas, pois exibiram as cargas mais altas (protórax: -0,460; cabeça: -0,457) no primeiro componente principal em uma análise de PCA usando

dados padronizados (i.e., transformados em *z-scores*). Para que nossos resultados fossem comparáveis a outros estudos já realizados com Dermaptera (e.g., Simmons & Tomkins, 1996), selecionamos a largura do protórax como medida de tamanho corporal.

Fig. 1. Vista dorsal de um macho de *Labidura xanthopus* indicando as medições realizadas: (1) comprimento do olho (co), medido entre a parte mais distal do olho até a parte mais proximal; (2) largura da cabeça (lc), medida entre os olhos; (3) largura do protórax (lp), medida entre as margens laterais anteriores do pronoto; (4) comprimento do fêmur da primeira perna (cp), medido entre as articulações trocânter-fêmur e fêmur-tíbia; (5) comprimento da asa anterior (ca), medido desde a articulação do élitro com o tórax até a extremidade posterior do élitro, mantendo uma linha paralela ao comprimento do corpo; (6) comprimento do último tergito abdominal (ct), medido seguindo a sutura média que percorre longitudinalmente o segmento; (7) largura do último tergito abdominal (lt), medido na parte mais distal do corpo, na base dos fórceps; (8) largura do fórceps (lf), medida na base desta estrutura; (9) comprimento do fórceps (cf), medido acompanhando sua curvatura, desde a articulação com o último tergito abdominal até a extremidade posterior da estrutura.

Para calcular o grau de dependência de condição da expressão do tamanho corporal e de cada característica morfológica estudada, ajustamos um modelo linear de efeitos mistos para cada característica, no qual incluímos a dieta (quantidade total de pelotas consumidas ao longo do experimento), o sexo e a interação entre essas duas variáveis como efeitos fixos e a identidade das famílias como variável aleatória. Em todos os modelos (exceto para a largura do protórax), controlamos o efeito do tamanho corporal dos indivíduos incluindo também a largura do protórax como co-variável. Centralizamos e padronizamos as variáveis preditoras contínuas em todos os modelos. O procedimento de padronização que adotamos divide o valor centralizado por duas vezes o desvio padrão de forma que os coeficientes das variáveis preditoras contínuas

sejam interpretados da mesma forma que os coeficientes da variável categórica 'sexo' (Gelman, 2008). Esse procedimento permite também a interpretação dos efeitos principais na presença de interação e a comparação da magnitude dos efeitos dentro do modelo e entre diferentes modelos (Schielzeth *et al.*, 2010). Portanto, conseguimos comparar o grau de dependência de condição entre os sexos e entre diferentes características. Como métrica do grau de dependência da condição, usamos a inclinação da reta que descreve o efeito da dieta sobre cada característica avaliada, considerando machos e fêmeas isoladamente. Essa inclinação indica a magnitude do incremento (ou decréscimo) do tamanho da característica com o aumento da condição.

Para facilitar a representação gráfica e a interpretação dos resultados, criamos novas variáveis resposta a partir dos resíduos da regressão linear entre o tamanho de cada característica e a largura do protórax. Essas novas variáveis representam a variação no tamanho da característica que não é explicada pelo tamanho do corpo, ou seja, são medidas relativas ao tamanho do corpo. Para manter as unidades, somamos a média do tamanho de cada característica aos resíduos obtidos e, posteriormente, centralizamos e padronizamos os valores obtidos. Dessa forma, as unidades de todas as variáveis respostas correspondem a unidades de desvios padrão.

Uma análise exploratória dos resíduos dos modelos indicou a presença de heterogeneidade de variâncias nas variáveis resposta. Para levar em consideração a heteroscedasticidade, testamos diferentes funções de variância e combinações destas funções a fim de modelar a variância em função das variáveis preditoras (dieta e sexo). Seguindo as sugestões propostas por Cleasby & Nakagawa (2011), usamos as funções *varPower/varComb* disponíveis no pacote *nlme* (Pinheiro *et al.*, 2015). Definimos o modelo com função de variância que melhor se ajustou aos dados usando o critério de informação de Akaike (Burnham & Anderson, 2002; Anexo 3).

Para testar se o grau de dimorfismo sexual e a diferença inter-sexual na dependência de condição estão mais fortemente relacionados na população temperada do que na tropical, ajustamos uma regressão linear simples entre o dimorfismo sexual das características e a diferença no grau de dependência de condição entre machos e fêmeas de cada população. Calculamos o dimorfismo sexual em cada uma das características usando o índice recomendado por Lovich & Gibbons (1992). De acordo com esse índice (IDS), o dimorfismo sexual é calculado como: (tamanho médio da característica do macho) / (tamanho médio da característica da fêmea) - 1. Dado que

indivíduos da mesma família podem ser mais similares entre si do que indivíduos de diferentes famílias, calculamos o IDS para cada característica em cada uma das famílias. Posteriormente, calculamos a média das médias familiares do IDS para cada característica. Com isso, obtivemos um único valor de dimorfismo sexual para cada uma das oito características de cada população. A métrica para a diferença no grau de dependência da condição entre machos e fêmeas foi o valor do efeito da interação entre a quantidade total de pelotas consumidas e sexo nos modelos lineares de efeitos mistos realizados para cada característica morfológica em cada uma das duas populações.

Em todos os modelos ajustados neste estudo, estimamos os parâmetros com REML (*restricted maximum likelihood*) e realizamos todas as análises usando o programa R versão 3.1.2 (R Core Team, 2014).

Resultados

Descrição geral dos dados

O tamanho médio de todas as características dos indivíduos de *L. xanthopus* que fizeram parte do experimento, discriminado por sexo e população, está sumarizado na Tabela 1. Como padrão geral, observamos que o dimorfismo sexual no tamanho das características sexualmente selecionadas é maior do que das características não sexualmente selecionadas. Ao contrário do padrão observado em campo (Capítulo 1), o tamanho corporal dos machos não foi maior do que das fêmeas em nenhuma das duas populações (Anexo 4).

Efeito da dieta sobre o tamanho

Com o aumento na quantidade de comida consumida pelos indivíduos, houve um incremento no tamanho corporal dos adultos nas duas populações (tropical: $F_{1,159} = 72,20$; $p < 0,0001$; temperada: $F_{1,222} = 111,80$; $p < 0,0001$; Fig. 2), sendo a magnitude do efeito ligeiramente maior na população tropical. Não houve uma interação significativa entre a quantidade de comida e o sexo em nenhuma das duas populações (Tabela 2; Fig. 2). Esse resultado está de acordo com a informação obtida com o IDS, segundo o qual as populações criadas em laboratório são monomórficas em relação ao tamanho corporal (Tabela 1).

Tabela 1. Descrição geral das nove características morfológicas medidas nos indivíduos da tesourinha *Labidura xanthopus* criados em laboratório e provenientes de uma população tropical e de uma temperada. Para cada população, são apresentados o tamanho médio ($\pm$ DP) e o índice de dimorfismo sexual (IDS) de cada característica. O tamanho amostral para cada sexo está apresentado entre parênteses.

Característica	População tropical			População temperada		
	Fêmeas (n = 86)	Machos (n = 88)	IDS	Fêmeas (n = 120)	Machos (n = 120)	IDS
Tamanho corporal						
Largura do protórax	1,90 $\pm$ 0,16	1,91 $\pm$ 0,20	0,008	2,24 $\pm$ 0,11	2,21 $\pm$ 0,16	-0,039
Não sexualmente selecionadas						
Comprimento do olho	0,87 $\pm$ 0,06	0,85 $\pm$ 0,08	0,025	0,98 $\pm$ 0,06	0,94 $\pm$ 0,07	-0,017
Largura da cabeça	1,40 $\pm$ 0,11	1,40 $\pm$ 0,14	0,005	1,61 $\pm$ 0,08	1,59 $\pm$ 0,10	-0,008
Comprimento da perna	2,13 $\pm$ 0,16	2,15 $\pm$ 0,22	0,009	2,44 $\pm$ 0,16	2,42 $\pm$ 0,17	-0,014
Comprimento da asa	2,86 $\pm$ 0,32	2,99 $\pm$ 0,45	0,048	3,53 $\pm$ 0,29	3,59 $\pm$ 0,36	0,016
Sexualmente selecionadas						
Comprimento do tergito	1,96 $\pm$ 0,28	2,63 $\pm$ 0,53	0,342	2,21 $\pm$ 0,26	2,96 $\pm$ 0,46	0,343
Largura do tergito	2,32 $\pm$ 0,22	3,12 $\pm$ 0,62	0,346	2,76 $\pm$ 0,20	3,84 $\pm$ 0,62	0,391
Largura do fórceps	0,92 $\pm$ 0,10	1,05 $\pm$ 0,19	0,145	1,11 $\pm$ 0,08	1,29 $\pm$ 0,18	0,157
Comprimento do fórceps	4,71 $\pm$ 0,64	5,55 $\pm$ 1,01	0,179	6,11 $\pm$ 0,32	7,29 $\pm$ 0,91	0,191

Fig. 2. Efeito da dieta sobre o tamanho corporal (largura do protórax) de 174 indivíduos de *Labidura xanthopus* da população tropical e 240 indivíduos da população temperada. Machos são representados em azul e fêmeas, em vermelho. Variáveis centralizadas e padronizadas. Para detalhes dos resultados dos modelos, ver Tabela 2 e Anexo 5.

De forma geral, características sexualmente e não sexualmente selecionadas nos machos responderam de forma similar ao incremento da quantidade de comida na população tropical, pois o efeito médio da dieta foi 0,1453 e 0,1727, respectivamente. Entre as quatro características mais dependentes de condição, estão o comprimento da asa, o comprimento do tergito, a largura do fórceps e a largura da cabeça — destas, duas são sexualmente selecionadas e duas não (Tabela 2; Fig. 3). Quando comparada entre sexos, a magnitude do efeito da quantidade de comida sobre características homólogas sempre foi maior nos machos, especialmente para as características sexualmente selecionadas (Tabela 2; Fig. 3). A interação entre quantidade de comida e sexo foi significativa para o comprimento do tergito, a largura do fórceps e o comprimento do fórceps (Tabela 2; Fig. 3). Vale ressaltar, porém, que a interação significativa entre dieta e o comprimento relativo do fórceps não se deve unicamente a um efeito positivo da quantidade de comida sobre esta estrutura nos machos, mas também a um efeito negativo que o aumento da quantidade de comida teve sobre o comprimento relativo do fórceps nas fêmeas. Esse foi o único efeito negativo causado pelo incremento na quantidade de comida na população tropical (Tabela 2; Fig. 3).

As características sexualmente e não sexualmente selecionadas nos machos da população temperada responderam de forma similar ao incremento da quantidade de comida na população temperada, pois o efeito médio da dieta foi 0,1368 e 0,1314, respectivamente. Entre as quatro características mais dependentes de condição, estão a largura do tergito, o comprimento da asa, o comprimento do olho e a largura do fórceps — destas, duas são sexualmente selecionadas e duas não (Tabela 2; Fig. 3). Quando comparada entre sexos, a magnitude do efeito da quantidade de comida sobre características homólogas quase sempre foi maior nos machos, especialmente nas características sexualmente selecionadas (Tabela 2; Fig. 3). A interação entre quantidade de comida e sexo foi significativa para todas as características sexualmente selecionadas (Tabela 2; Fig. 3). Essas interações, porém, não se devem exclusivamente a um efeito positivo da quantidade de comida sobre o tamanho relativo das características masculinas, mas também a um efeito negativo que o aumento da quantidade de comida teve sobre o tamanho relativo das características femininas (Tabela 2; Fig. 3).

Tabela 2. Magnitude do efeito (inclinação da reta, $b \pm EP$) da quantidade de comida sobre o tamanho de sete características morfológicas em adultos da tesourinha *Labidura xanthopus*, e a diferença sexual em magnitude do efeito (módulo da interação entre quantidade de comida e sexo) entre machos e fêmeas das duas populações estudadas. Todos os coeficientes b estão expressos em unidades de desvio padrão de forma a serem interpretados como magnitude do efeito, e o sinal do coeficiente indica a direção deste efeito. Como as variáveis foram padronizadas e centralizadas, as estimativas dos interceptos e interações são calculadas na média (ou seja, no valor 0) das variáveis preditoras. Interações significativas ressaltadas em negrito. A representação gráfica dos resultados apresentados aqui está na Fig. 3.

Característica	População tropical			População temperada		
	Fêmeas	Machos	Interação	Fêmeas	Machos	Interação
Tamanho corporal						
<i>Protórax</i>	0,5456 ± 0,0824	0,5366 ± 0,0732	0,0089 ± 0,0970	0,4567 ± 0,0523	0,5420 ± 0,0776	0,0853 ± 0,0917
Não-sexuais						
<i>Comprimento do olho</i>	0,0672 ± 0,0952	0,0776 ± 0,0675	0,0104 ± 0,1006	0,1326 ± 0,0607	0,1364 ± 0,0634	0,0038 ± 0,0731
<i>Largura da cabeça</i>	0,1077 ± 0,0626	0,1760 ± 0,0441	0,0683 ± 0,0620	0,0454 ± 0,0405	0,1030 ± 0,0402	0,0576 ± 0,0495
<i>Comprimento da perna</i>	0,0746 ± 0,0434	0,1219 ± 0,0305	0,0473 ± 0,0429	0,1067 ± 0,0669	0,0654 ± 0,0669	0,0413 ± 0,0826
<i>Comprimento da asa</i>	0,2905 ± 0,0630	0,3153 ± 0,0509	0,0248 ± 0,0676	0,1611 ± 0,0403	0,2206 ± 0,0499	0,0595 ± 0,0557
Sexuais						
<i>Comprimento do tergito</i>	0,0255 ± 0,0956	0,2292 ± 0,0573	0,2037 ± 0,0935	-0,0262 ± 0,0383	0,0979 ± 0,0495	0,1241 ± 0,0553
<i>Largura do tergito</i>	0,0269 ± 0,0238	0,1336 ± 0,0552	0,1067 ± 0,0558	-0,0130 ± 0,0140	0,2277 ± 0,0457	0,2407 ± 0,0455
<i>Largura do fórceps</i>	0,0455 ± 0,0437	0,1785 ± 0,0630	0,1330 ± 0,0651	-0,0398 ± 0,0280	0,1314 ± 0,0535	0,1712 ± 0,0544
<i>Comprimento do fórceps</i>	-0,1090 ± 0,0484	0,0399 ± 0,0508	0,1489 ± 0,0567	-0,1622 ± 0,0277	0,0901 ± 0,0494	0,2523 ± 0,0499

Fig. 3. Efeito da quantidade de comida sobre cada uma das características morfológicas de indivíduos da tesourinha *Labidura xanthopus* provenientes de uma população tropical e uma população temperada. As características não sexualmente selecionadas (comprimento do olho, largura da cabeça, comprimento da perna e comprimento da asa) estão apresentadas na primeira linha e as características sexualmente selecionadas estão apresentadas na segunda linha para cada população. As retas são apresentadas para machos (pontos azuis) e fêmeas (pontos vermelhos) separadamente. Todas as variáveis foram centralizadas e padronizadas.

Para as duas populações, houve uma correlação positiva e significativa entre o índice de dimorfismo sexual e a diferença inter-sexual no grau de dependência de condição (tropical: $F_{1,6} = 11,81$; $p = 0,0137$; $R^2 = 0,60$; temperada: $F_{1,6} = 9,667$; $p = 0,0287$; $R^2 = 0,55$; Fig. 4). Todas as características sexualmente selecionadas apresentaram valores altos de dimorfismo sexual (Tabela 1) e de diferença inter-sexual na dependência de condição (Tabela 2; Fig. 4). Por outro lado, as características não sexualmente selecionadas apresentaram valores baixos tanto no índice de dimorfismo sexual (Tabela 1) quanto na diferença inter-sexual na dependência de condição (Tabela 2; Fig. 4). Em relação à diferença entre populações, não encontramos diferenças significativas entre a inclinação ($t = -0,413$; $p = 0,6866$) e o intercepto ($t = -0,214$; $p = 0,8345$) das retas que relacionam o dimorfismo sexual à diferença inter-sexual na dependência da condição (Fig. 4). No entanto, a diferença inter-sexual na dependência de condição foi maior para quase todas as características da população temperada (exceto para o comprimento do tergito e a largura da cabeça; Fig. 4).

Fig. 4. Relação entre o grau de dimorfismo sexual e a diferença inter-sexual no grau de dependência da condição de oito características morfológicas da tesourinha *Labidura xanthopus* (as siglas em cada ponto identificam a característica em questão e são as mesmas apresentadas na Fig. 1). Todas as características sexualmente selecionadas estão no quadrante superior direito, indicando que, para este conjunto de características, tanto a diferença inter-sexual no grau de dependência da condição quanto o índice de dimorfismo sexual são mais pronunciados do que para características não sexualmente selecionadas. São apresentadas as retas da regressão para a população tropical (pontos laranja; $a = -0,03726$, $b = 1,8124$) e para a população temperada (pontos verdes; $a = -0,05715$, $b = 1,50829$).

Discussão

Neste estudo, testamos a relação entre o dimorfismo sexual e o grau de dependência de condição de quatro características sexualmente e quatro não sexualmente selecionadas, manipulando experimentalmente a disponibilidade de recursos alimentares durante o desenvolvimento de indivíduos da tesourinha *L. xanthopus* provenientes de uma população tropical e uma temperada. O tamanho corporal foi dependente de condição nas duas populações, mas ao contrário do esperado pela previsão 1, com o aumento na quantidade de alimento consumido não houve um aumento do dimorfismo sexual no tamanho corporal. Também encontramos que a expressão das características sexualmente selecionadas nos machos não é necessariamente mais dependente de condição do que a expressão das características não sexualmente selecionadas, o que refuta a previsão 2. Entretanto, as características sexualmente selecionadas dos machos são consistentemente mais dependentes de condição do que as características homólogas das fêmeas, o que apóia a previsão 3. Adicionalmente, detectamos uma co-variação positiva entre o dimorfismo sexual e a diferença sexual na dependência de condição das partes do corpo estudadas, o que apóia a previsão 4. Por fim, essa relação entre dimorfismo sexual e dependência de condição não diferiu entre a população temperada e tropical, refutando assim a previsão 5. A seguir, discutiremos esses resultados a fim de entender como a variação na alimentação pode revelar diferenças sexuais no investimento relativo em características que estão sob diferentes regimes seletivos. Exploraremos também se as diferenças sexuais na resposta à disponibilidade de alimento observadas em laboratório podem explicar os padrões de variação inter-populacional observados em campo (Capítulo 1).

A teoria prevê que o dimorfismo sexual no tamanho corporal evolua quando os ótimos adaptativos de fêmeas e machos são diferentes (Fairbain, 2007). Entretanto, se existe seleção direcional favorecendo um tamanho corporal maior em ambos os sexos, espera-se encontrar pouco ou nenhum dimorfismo sexual. A seleção por fecundidade sobre as fêmeas e a seleção intra- e/ou inter-sexual atuando sobre os machos são as principais forças que favorecem um grande tamanho corporal em insetos (Stillwell *et al.*, 2010). Em algumas espécies de tesourinhas, fêmeas com maior tamanho corporal produzem maior número de ovos (e.g. Miller & Zink, 2012; Wong & Kölliker, 2014). De forma similar, machos maiores têm vantagens na competição intra-sexual (e.g. Forslund, 2000). É possível, portanto, que tanto a seleção por fecundidade sobre as

fêmeas quanto a seleção intra-sexual sobre os machos favoreçam tamanhos maiores em *L. xanthopus*, fazendo com que a magnitude do dimorfismo sexual no tamanho corporal seja muito pequena. Vale destacar, porém, que o tamanho corporal em ambos os sexos foi dependente de condição, assim como seria esperado para uma característica sob forte seleção direcional (Rowe & Houle, 1996; Bonduriansky, 2007a). Nos insetos holometábolos estudados até o momento, a seleção direcional favorecendo tamanhos maiores parece ser mais intensa sobre machos. Conseqüentemente, a resposta à dependência de condição mais pronunciada nos machos leva a um incremento no dimorfismo sexual quando os indivíduos são criados sob condições de dieta rica (e.g. Bonduriansky, 2007a; Cotton *et al.*, 2004a,c). Em *L. xanthopus*, um regime seletivo similar e direcional favorecendo indivíduos maiores em ambos os sexos poderia explicar a resposta de dependência de condição que observamos no experimento.

Embora seja relativamente comum que as características morfológicas que estão sob seleção sexual mais intensa sejam mais dependentes de condição (revisão em Cotton *et al.*, 2004b), este padrão não foi confirmado no nosso experimento. Algumas características, tais como o comprimento das asas, foram fortemente dependentes de condição, apesar de não estarem diretamente envolvidas em interações intra- ou inter-sexuais nas espécies de tesourinhas estudadas até o momento (e.g. Moore & Wilson, 1993; Briceño & Eberhard, 1995). Embora alguns trabalhos também relatem características não sexualmente selecionadas com um alto grau de dependência da condição, incluindo a coloração dorsal do percevejo *Phymata americana* (Punzalan *et al.*, 2008) e a concentração protéica linfática na libélula *Hetaerina americana* (Jiménez-Cortés & Córdoba-Aguilar, 2013), pouco se sabe sobre como diferentes estruturas e tecidos respondem à nutrição. Só recentemente foi publicado um trabalho que rejeitou a hipótese de que existe uma maquinaria genética e fisiológica comum como base da sensibilidade à nutrição de características sexualmente e não sexualmente selecionadas (Kijimoto *et al.*, 2014). Segundo esse estudo, a maquinaria depende da parte do corpo estudada, o que deve dificultar o surgimento de padrões gerais de resposta à condição. Além da idiosincrasia da resposta das diferentes partes do corpo, existe a possibilidade de que um padrão de covariância fenotípica resulte em uma resposta correlacionada de dependência de condição entre características sexualmente e não sexualmente selecionadas (Punzalan *et al.*, 2008).

O tamanho relativo do fórceps, que se supõe estar sob intensa seleção sexual direcional nos machos de outras espécies de Dermaptera (Radesäter & Halldórsdóttir, 1993; Tomkins & Simmons, 1998; revisão em Kamimura, 2014), apresentou pouca dependência de condição, o que é uma resposta esperada para características que estão sob seleção estabilizadora ou seleção direcional fraca (Delcourt & Rundle, 2011). Como tesourinhas do gênero de *Labidura* usam os fórceps não somente em interações intra- e inter-sexuais, mas também para defesa e captura de alimento (e.g. Ammar & Farrag, 1974; Schelinger *et al.*, 1959), é possível que a seleção natural atue contra o aumento do comprimento dos fórceps em *L. xanthopus*, fazendo com que esta estrutura esteja, na verdade, sob seleção estabilizadora nos machos, o que impediria seu crescimento exagerado. Outra possibilidade é que exista uma demanda conflitante (*trade-off*) de alocação de recursos entre diferentes partes do corpo que compartilham um desenvolvimento comum, assim como reportado para insetos holometábolos (Nijhout & Emlen, 1998; Moczek & Nijhout, 2004; Tomkins *et al.*, 2005). Nesse sentido, a resposta positiva do comprimento e da largura do último tergito abdominal, de onde partem os músculos que controlam o funcionamento dos fórceps, pode significar que uma maior alocação de recursos na musculatura associada ao armamento inviabiliza um grande aumento no comprimento dos fórceps nos machos. Tal mecanismo de demanda conflitante, porém, é pouco conhecido e pouco explorado em insetos hemimetábolos (ver Tomkins *et al.*, 2005), nos quais os discos imaginais que controlam o desenvolvimento de partes específicas do corpo estão ausentes (Truman & Riddiford, 2002; Minelli, 2003).

Quase todas as características sexualmente selecionadas dos machos foram mais sensíveis à condição nutricional do que as características homólogas das fêmeas, exceto o comprimento relativo do fórceps. Para as duas populações estudadas, o tamanho do fórceps das fêmeas respondeu mais sensivelmente à condição, embora de forma negativa, ou seja, fêmeas investiram menos no comprimento relativo do fórceps. Até onde sabemos, não existem registros de respostas negativas ao incremento na disponibilidade de recursos alimentares em insetos. Em todos os casos em que foi detectada uma resposta plástica ao incremento na disponibilidade de recursos alimentares, o efeito foi positivo, seja para machos ou para fêmeas (Bonduriansky & Rowe, 2005; Bonduriansky 2007a; Oudin *et al.*, 2015). De acordo com a teoria, uma das vantagens seletivas proporcionadas pela dependência de condição é a otimização das demandas conflitantes entre viabilidade e expressão de características sexuais

secundárias (Nur & Hasson, 1984; Rowe & Houle, 1996). Da perspectiva feminina, portanto, uma possível resposta dependente de condição seria direcionar recursos para incremento de tamanho corporal e maior produção de ovos em detrimento de outras características morfológicas que oferecem um menor retorno em termos de aptidão, tais como os fórceps. Nesse sentido, vale destacar que a resposta das fêmeas para todas as características sexualmente selecionadas foi negativa na população temperada, onde a baixa oferta de alimento (Capítulo 1) deve incrementar as demandas conflitantes de alocação de recursos. Esses resultados reforçam a sugestão de que fêmeas podem apresentar respostas plásticas à disponibilidade de alimento que variam não apenas em magnitude, mas também em direção quando comparadas aos machos (Stillwell *et al.*, 2010).

Nossos resultados estão de acordo com a previsão de que o dimorfismo sexual está correlacionado positivamente com a diferença no grau de dependência de condição entre os sexos (Rowe & Houle, 1996; Bonduriansky & Rowe, 2005; Bonduriansky, 2007a). Adicionalmente, nossos resultados mostram que características sexualmente selecionadas dos machos são mais dimórficas e apresentam uma maior diferença inter-sexual na dependência de condição. Características não sexualmente selecionadas são, por sua vez, as menos dimórficas e possuem um menor grau de diferença inter-sexual. Em um estudo semelhante, Bonduriansky (2007b) também demonstrou que características sexualmente selecionadas nos machos da mosca *Telostylinus angusticollis* (Diptera: Neriidae) respondem de forma positiva e mais intensa à disponibilidade de recursos alimentares, sendo assim mais dimórficas. Nos machos de *L. xanthopus*, porém, as diferenças sexuais no grau de dependência de condição não se devem exclusivamente a respostas positivas dos machos, mas também a respostas negativas das fêmeas. Ainda que uma característica seja fortemente dependente de condição, sua expressão não estará relacionada ao dimorfismo sexual se o grau de dependência de condição não diferir entre os sexos. O comprimento da asa, por exemplo, foi fortemente dependente de condição, mas não diferiu entre machos e fêmeas. Nossos resultados, portanto, mostram que diferenças sexuais na direção da resposta à dependência de condição podem incrementar ainda mais a magnitude do dimorfismo sexual e que esse padrão é mais evidente em características que estão sob seleção sexual mais intensa em um dos sexos (neste caso, os machos).

A comparação da relação entre o dimorfismo sexual e a diferença sexual dependente de condição entre as populações não apóia a hipótese de que a menor disponibilidade de recursos alimentares na população temperada favorece a evolução da dependência de condição. Apesar das inclinações das retas terem sido similares entre as duas populações, a resposta diferencial entre sexos à disponibilidade de alimento na população temperada foi mais intensa do que na população tropical. Adicionalmente, o índice de dimorfismo sexual das características sexualmente selecionadas na população temperada foi maior do que na população tropical. Por fim, na população temperada, a resposta plástica das fêmeas foi negativa para todas as características sexualmente selecionadas. Esses resultados sugerem que, da perspectiva feminina, investir em características com baixo retorno em termos de aptidão, tais como armamentos, é ainda mais desvantajoso e custoso onde a oferta de alimento é menor. Em conjunto, esses dados indicam que existem diferenças populacionais nas respostas fenotípicas de machos e fêmeas, mas que tais diferenças não alteram o padrão de correlação entre a dependência de condição e o dimorfismo sexual em *L. xanthopus*. O padrão que encontramos em laboratório difere daquele reportado para a ornamentação masculina na perdiz-nival *Lagopus lagopus scoticus* (Phasianidae) em condições naturais. Nessa espécie, a dependência de condição é maior em ambientes com alta abundância de parasitas, ou seja, onde o custo da expressão de características sexuais exageradas é maior (Vergara *et al.*, 2012).

Independente da população de origem, o aumento do tamanho corporal com o aumento da disponibilidade de alimento indica que a variação de tamanho observada em campo se deve, principalmente, ao efeito direto da temperatura, pois no norte, onde a oferta de comida é maior, os indivíduos de *L. xanthopus* foram menores do que no sul (ver Capítulo 1). Além disso, o aumento no consumo de alimento durante o experimento não promoveu o surgimento de dimorfismo sexual no tamanho corporal, indicando que a alta disponibilidade de alimentos em climas tropicais não deve promover um maior dimorfismo sexual no tamanho do corpo *L. xanthopus*, assim como observado no Capítulo 1. Entretanto, os resultados obtidos no experimento não apóiam nossa explicação de que a variação inter-populacional no tamanho relativo do armamento de machos e fêmeas observada em campo (Capítulo 1) é causada pela disponibilidade de alimento. De acordo com os resultados de laboratório, o padrão que deveria ser gerado pelo aumento na disponibilidade de alimento seria o oposto daquele observado em campo. Por efeito de dependência de condição, o tamanho

relativo do fórceps dos machos deveria aumentar com o aumento da temperatura média anual e da disponibilidade de alimento. Já o tamanho relativo do fórceps das fêmeas deveria diminuir. Alguns fatores biológicos, tais como a densidade de co-específicos (e.g. Tomkins & Brown, 2004) e a incidência de parasitas, predadores e patógenos (Jacobs & Zuk, 2011), podem co-variá com a temperatura ambiental e influenciar a expressão de características sexuais secundárias. Sugerimos, portanto, que a resposta observada em campo é consequência de uma interação de muitos fatores bióticos e abióticos. Apesar de ser difícil manipular experimentalmente em laboratório a incidência de inimigos naturais, a densidade populacional é uma variável que pode ser manipulada facilmente e cujo efeito sobre a expressão de características sexualmente selecionadas pode ser investigado em conjunto com outras variáveis, tais como disponibilidade de alimento e temperatura (e.g. Tomkins, 1999).

Em conclusão, nossos resultados indicam que o dimorfismo sexual na tesourinha *L. xanthopus* é causado por diferenças sexuais na dependência de condição e que machos e fêmeas diferem não apenas na magnitude da resposta, mas também na direção. Esse padrão contrasta com os resultados obtidos anteriormente para insetos holometábolos, nos quais a dependência de condição foi uma resposta majoritariamente masculina e a direção da resposta das fêmeas foi sempre congruente com os machos (e.g. Bonduriansky & Rowe, 2005; Bonduriansky 2007a; Oudin *et al.*, 2015). Quando em condições de alta disponibilidade de recursos alimentares, fêmeas de tesourinhas reduzem o investimento relativo em estruturas que são sexualmente selecionadas nos machos, o que deve aumentar o investimento de recursos em características que conferem maior retorno em termos de aptidão, incluindo o tamanho corporal. Da perspectiva masculina, nossos resultados mostram que a expressão das características sexualmente selecionadas não é mais dependente de condição do que a expressão das características não sexualmente selecionadas, o que também contradiz as evidências disponíveis para insetos holometábolos. Dado que hemimetábolos não sofrem uma re-organização radical do plano de corpo antes da última muda, é possível que exista uma maior integração fenotípica entre diferentes partes do corpo, o que pode levar a respostas correlacionadas de dependência de condição entre características sob diferentes regimes de seleção. Com os dados disponíveis até o momento, entretanto, não é possível saber se as respostas de fêmeas e machos são uma particularidade dos Dermaptera ou correspondem ao padrão geral para insetos hemimetábolos. Portanto, estudos experimentais com outros táxons são necessários

para investigar a generalidade dos padrões reportados aqui. Além disso, mais estudos experimentais comparando populações com diferenças marcantes de condições ambientais poderão lançar luz sobre quais pressões ecológicas podem ter favorecido a evolução e/ou manutenção da dependência de condição em insetos.

Agradecimentos

Agradecemos a John A. Uribe, Rodrigo Lopes, Ivna Vasconcelos e Nathan Pinheiro pela ajuda durante a coleta dos indivíduos em campo, a John A. Uribe pela colaboração na tomada das fotografias, na coleta de dados morfométricos e assistência no laboratório, a Rogelio Macías Ordóñez por discussões e sugestões ao longo de todo o desenvolvimento deste trabalho e a Eduardo A. Santos, Gustavo “Billy” Requena e Russell Bonduriansky pela ajuda com os métodos analíticos e discussões sobre a interpretação dos resultados. Este projeto foi financiado pela Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP 12/50229-1, 12/23135-6). GM é bolsista de produtividade do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq).

Referências

- Abràmoff, M.D., Magalhães, P.J. & Ram, S.J. (2004) Image processing with ImageJ. *Biophotonics international*, **11**, 36-42.
- Ammar, E.D. & Farrag, S.M. (1974) Studies on the behaviour and biology of the earwig *Labidura riparia* Pallas (Dermaptera, Labiduridae). *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, **75**, 189-196.
- Andersson, M.B. (1994) *Sexual Selection*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Arnqvist, G. & Rowe, L (2005) *Sexual Conflict*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Bonduriansky, R. (2007a) The evolution of condition-dependent sexual dimorphism. *The American Naturalist*, **169**, 9-19.
- Bonduriansky, R. (2007b) The genetic architecture of sexual dimorphism : the potential roles of genomic imprinting and condition-dependence. *Sex, Size and Gender Roles: Evolutionary Studies of Sexual Size Dimorphism* (eds. D.J. Fairbairn, W.U. Blanckenhorn & T. Székely), pp. 176-184. Oxford University Press, Oxford, UK.

- Bonduriansky, R. & Chenoweth, S.F. (2009) Intralocus sexual conflict. *Trends in Ecology & Evolution*, **24**, 280-288.
- Bonduriansky, R. & Rowe, L. (2005) Intralocus sexual conflict and the genetic architecture of sexually dimorphic traits in *Prochyliza xanthostoma* (Diptera: Piophilidae). *Evolution*, **59**, 1965-1975.
- Boos, S., Meunier, J., Pichon, S. & Kölliker, M. (2014) Maternal care provides antifungal protection to eggs in the European earwig. *Behavioral Ecology*, **25**, 754-761.
- Briceno, R.D. & Eberhard, W.G. (1995) *The Functional Morphology of Male Cerci and Associated Characters in 13 Species of Tropical Earwigs (Dermaptera: Forficulidae, Labiidae, Carcinophoridae, Pygidicranidae)*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- Burnham, K.K.P. & Anderson, D.R.D. (2002) *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach (2nd Ed)*. Springer-Verlag, New York.
- Cleasby, I.R. & Nakagawa, S. (2011) Neglected biological patterns in the residuals. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **65**, 2361-2372.
- Cotton, S., Fowler, K. & Pomiankowski, A. (2004a) Condition dependence of sexual ornament size and variation in the stalk-eyed fly *Cyrtodiopsis dalmanni* (Diptera: Diopsidae). *Evolution*, **58**, 1038-1046.
- Cotton, S., Fowler, K. & Pomiankowski, A. (2004b) Do sexual ornaments demonstrate heightened condition-dependent expression as predicted by the handicap hypothesis? *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, **271**, 771-783.
- Cotton, S., Fowler, K. & Pomiankowski, A. (2004c) Heightened condition dependence is not a general feature of male eyespan in stalk-eyed flies (Diptera: Diopsidae). *Journal of Evolutionary Biology*, **17**, 1310-1316.
- Delcourt, M. & Rundle, H.D. (2011) Condition dependence of a multicomponent sexual display trait in *Drosophila serrata*. *The American Naturalist*, **177**, 812-823.
- Fairbairn, D.J. (2007) Introduction: the enigma of sexual size dimorphism. *Sex, Size and Gender Roles: Evolutionary studies of sexual size dimorphism*. (eds. D.J. Fairbairn, W.U. Blanckenhorn & T. Székely), pp. 1-15. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Förslund, P. (2000) Male-male competition and large size mating advantage in European earwigs, *Forficula auricularia*. *Animal Behaviour*, **59**, 753-762.
- Gelman, A. (2008) Scaling regression inputs by dividing by two standard deviations. *Statistics in Medicine*, **27**, 2865-2873.

- Jacobs, A.C. & Zuk, M. (2011) Sexual selection and parasites. *Ecoimmunology*. (eds. Demas G.E. & R.J. Nelson.), pp. 468–496. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Jiménez-Cortés, J.G., & Córdoba-Aguilar, A. (2013) Condition dependence and trade-offs of sexual versus non-sexual traits in an insect. *Journal of Ethology*, **31**, 275–284.
- Kamimura, Y. (2014) Pre- and postcopulatory sexual selection and the evolution of sexually dimorphic traits in earwigs (Dermaptera). *Entomological Science*, **17**, 139–166.
- Kijimoto, T., Snell-Rood, E.C., Pespeni, M.H., Rocha, G., Kafadar, K. & Moczek, A.P. (2014) The nutritionally responsive transcriptome of the polyphenic beetle *Onthophagus taurus* and the importance of sexual dimorphism and body region. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **281**, 1–9.
- Kölliker, M. (2007) Benefits and costs of earwig (*Forficula auricularia*) family life. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **61**, 1489–1497.
- Lovich, J.E. & Gibbons, J.W. (1992) A review of techniques for quantifying sexual size dimorphism. *Growth, Development, and Aging*, **56**, 269–281.
- Meunier, J. & Kölliker, M. (2012) When it is costly to have a caring mother: food limitation erases the benefits of parental care in earwigs. *Biology Letters*, **8**, 547–550.
- Miller, J.S., & Zink, A.G. (2012) Parental care trade-offs and the role of filial cannibalism in the maritime earwig, *Anisolabis maritima*. *Animal Behaviour*, **83**, 1387–1394.
- Minelli, A. (2003) *The Development of Animal Form*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Moczek, A.P. & Nijhout, H.F. (2004) Trade - offs during the development of primary and secondary sexual traits in a horned beetle. *The American Naturalist*, **163**, 184–191.
- Moore, A.J., and Wilson, P. (1993) The evolution of sexually dimorphic earwig forceps: Social interactions among adults of the toothed earwig, *Vostox apicedentatus*. *Behavioral Ecology*, **4**, 40–48.
- Nijhout, H.F. & Emlen, D.J. (1998) Competition among body parts in the development and evolution of insect morphology. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **95**, 3685–3689.
- Norris, K., & Evans, M.R. (2000) Ecological immunology: life history trade-offs and immune defense in birds. *Behavioral Ecology*, **11**, 19–26.
- Nur, N. & Hasson, O. (1984)

- Phenotypic plasticity and the handicap principle. *Journal of Theoretical Biology*, **110**, 275–297.
- Oudin, M.J., Bonduriansky, R. & Rundle, H.D. (2015) Experimental evidence of condition - dependent sexual dimorphism in the weakly dimorphic antler fly *Protopiophila litigata* (Diptera: Piophilidae). *Biological Journal of the Linnean Society*, early view.
- Peel, M.C., Finlayson, B.L. & McMahon, T.A. (2007) Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. *Hydrology and Earth System Sciences Discussions, Copernicus Publications*, **4**, 439–473.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D. & R Core Team (2015) nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-120, URL <http://CRAN.R-project.org/package=nlme>.
- Punzalan, D., Cooray, M., Helen Rodd, F. & Rowe, L. (2008) Condition dependence of sexually dimorphic colouration and longevity in the ambush bug *Phymata americana*. *Journal of Evolutionary Biology*, **21**, 1297–1306.
- R Core Team (2014) *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Radesater, T. & Halldórsdóttir, H. (1993) Two male types of the common earwig: male-male competition and mating success. *Ethology*, **95**, 89–96.
- Rice, W.R. & Chippindale, A.K. (2001) Intersexual ontogenetic conflict. *Journal of Evolutionary Biology*, **14**, 685–693.
- Roldan, E.R.S. & Gomendio, M. (1999) The Y chromosome as a battle ground for sexual selection. *Trends in Ecology & Evolution*, **14**, 58–62.
- Rowe, L. & Houle, D. (1996) The lek paradox and the capture of genetic variance by condition dependent traits. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **263**, 1415–1421.
- Schielzeth, H. (2010) Simple means to improve the interpretability of regression coefficients. *Methods in Ecology and Evolution*, **1**, 103–113.
- Schlenger, E.I., VanDenBosch, R. & Dietrick, E.J. (1959) Biological notes on the predaceous earwig *Labidura riparia* (Pallas), a recent immigrant to California (Dermaptera: Labiduridae). *Journal of Economic Entomology*, **52**, 247–249.
- Simmons, L.W. & Tomkins, J.L. (1996) Sexual selection and the allometry of earwig forceps. *Evolutionary Ecology*, **10**, 97–104.

- Stillwell, R.C., Blanckenhorn, W.U., Teder, T., Davidowitz, G. & Fox, C.W. (2010) Sex differences in phenotypic plasticity affect variation in sexual size dimorphism in insects: from physiology to evolution. *Annual Review of Entomology*, **55**, 227–245.
- Tomkins, J.L. (1999) Environmental and genetic determinants of the male forceps length dimorphism in the European earwig *Forficula auricularia* L. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **47**, 1–8.
- Tomkins, J.L., Kotiaho, J.S. & LeBas, N.R. (2005) Phenotypic plasticity in the developmental integration of morphological trade-offs and secondary sexual trait compensation. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **272**, 543–551.
- Tomkins, J.L. & Brown, G.S. (2004) Population density drives the local evolution of a threshold dimorphism. *Nature*, **431**, 1099–1103.
- Tomkins, J.L. & Simmons, L.W. (1998) Female choice and manipulations of forceps size and symmetry in the earwig *Forficula auricularia* L. *Animal Behaviour*, **56**, 347–356.
- Truman, J.W. & Riddiford, L.M. (2002) Endocrine insights into the evolution of metamorphosis in insects. *Annual Review of Entomology*, **47**, 467–500.
- Vergara, P., Mougeot, F., Leckie, F. & Redpath, S.M. (2012) Environmental heterogeneity influences the reliability of secondary sexual traits as condition indicators. *Journal of evolutionary biology*, **25**, 20–28.
- Walker, K.A. & Fell, R.D. (2001) Courtship roles of male and female European earwigs, *Forficula auricularia* L. (Dermaptera: Forficulidae), and sexual use of forceps. *Journal of Insect Behavior*, **14**, 1–17.
- Wong, J.W.Y. & Kölliker, M. (2014) Effects of food restriction across stages of juvenile and early adult development on body weight, survival and adult life history. *Journal of Evolutionary Biology*, **27**, 2420–2430.

Anexo 1

A dieta artificial fornecida aos indivíduos de *Labidura xanthopus* no laboratório contém nutrientes similares àqueles consumidos no ambiente natural, pois os compostos são de origem animal (Box A1), tais como o anfípode (*Gammarus* spp.). Adicionalmente, é provável que outros componentes da dieta artificial (peixes e mexilhões) também façam parte da dieta natural da espécie, pois são comumente encontrados mortos nos acúmulos de detritos onde as tesourinhas forrageiam. No ambiente natural, a quantidade e não a qualidade do alimento disponível deve flutuar no tempo. Portanto, variamos a quantidade e não a qualidade da dieta no experimento com *L. xanthopus*. Nosso protocolo está de acordo com a sugestão de Cotton *et al.* (2004), segundo a qual os indivíduos devem receber dietas realistas durante a manipulação experimental da condição. Ao fornecer uma dieta realista, podemos comparar os resultados observados em campo com aqueles obtidos em laboratório.

Referências

Cotton, S., Fowler, K. & Pomiankowski, A. (2004) Do sexual ornaments demonstrate heightened condition-dependent expression as predicted by the handicap hypothesis?. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, **271**, 771-783.

Box A1. Composição da ração oferecida a indivíduos da tesourinha *Labidura xanthopus* durante o experimento de laboratório.

Sera granured para peixes carnívoros (ciclídeos) contém derivados de peixe, crustáceos (*krill* e *gammarus*), mexilhão, farinha de trigo e farinha de milho. No total, a porcentagem de proteína é de 42,2%, gorduras 10,3% e fibras 2,8%. Contém também vitaminas (B, C, D3, E, A, B1) e minerais (cálcio e fósforo).

Anexo 2

Fig. A2. (A) Quantidade média ($\pm$ SD) de comida consumida e (B) tempo médio ($\pm$ SD) de desenvolvimento durante para os dois grupos experimentais ('mal alimentados' e 'bem alimentados'). Nos gráficos, estão discriminadas as duas populações estudadas.

Anexo 3

Estudos nos quais as medidas de machos e fêmeas dimórficos são incluídas dentro da mesma análise, e nos quais a relação entre qualidade ambiental e variação fenotípica é esperada, podem apresentar heteroscedasticidade nos resíduos (Cleasby & Nakagawa, 2011). Essa variância nos resíduos do modelo pode estar relacionada a uma variável preditora contínua particular (Zuur *et al.*, 2009). Como os resíduos de todos os modelos apresentaram heterogeneidade de variância, testamos diferentes funções de variância, considerando que a quantidade de comida e o sexo são os fatores que causam a heteroscedasticidade. As funções de variância testadas estão na Tabela A3a e os resultados obtidos são apresentados na Tabela A3b.

Referências

- Cleasby, I.R. & Nakagawa, S. (2011) Neglected biological patterns in the residuals. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **65**, 2361–2372.
- Zuur, A., Ieno, E.N., Walker, N., Saveliev, A.A. & Smith, G.M. (2009) *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer Science & Business Media, New York.

Tabela A3a. Seleção de modelos com e sem funções de variância (2 e 3) para a largura do protórax e todas as outras características morfológicas estudadas. Em negrito, os valores de AIC que indicam o melhor ajuste.

Característica	População tropical			População temperada		
	AIC do modelo			AIC do modelo		
	1 ^a	2 ^b	3 ^c	1 ^a	2 ^b	3 ^c
Tamanho corporal						
<i>Protórax</i>	105.01	97.28	81.91	227.96	228.82	210.77
Não-sexuais						
<i>Comprimento do olho</i>	51.60	35.72	37.71	151.62	151.44	152.92
<i>Largura da cabeça</i>	-93.56	-115.69	-113.71	-61.36	-59.56	-59.94
<i>Comprimento da perna</i>	33.00	34.41	34.81	166.88	167.94	169.25
<i>Comprimento da asa</i>	-49.43	-62.01	-65.03	1.61	3.53	-2.22
Sexuais						
<i>Comprimento do tergito</i>	12.08	6.68	7.30	-26.28	-24.65	-31.51
<i>Largura do tergito</i>	-119.99	-119.31	-177.69	-169.69	-168.15	-279.22
<i>Largura do fórceps</i>	9.61	-53.89	-99.55	-39.40	-39.55	-84.20
<i>Comprimento do fórceps</i>	-72.26	-85.24	-105.56	-80.73	-79.03	-106.82

a. Modelo sem especificar função de variância.

b. Modelo com *Pesos* = Poder da preditora (fórmula = ~ Quantidade de comida). A variância residual aumenta com a quantidade de comida de forma similar para machos e fêmeas.

c. Modelo com *Pesos* = Poder da preditora (fórmula = ~ Quantidade de comida | Sexo). A variância residual aumenta com a quantidade de comida, mas ajusta parâmetros separados para machos e fêmeas.

Tabela A3b. Resultados das funções de variância que foram selecionadas para os modelos. As funções de variância são as mesmas explicadas na Tabela A3a.

População tropical	População temperada
Largura do protórax Função de variância: 3 Parâmetro estimado: Fêmea = 0,0616; Macho = 0,2282	Largura do protórax Função de variância: 3 Parâmetro estimado: Fêmea = -0,3021; Macho = -0,1673
Comprimento do olho Função de variância: 2 Parâmetro estimado: 0,4191	Comprimento do olho Função de variância: 2 Parâmetro estimado: -0,0803
Largura da cabeça Função de variância: 2 Parâmetro estimado: 0,3585	Comprimento da asa Função de variância: 3 Parâmetro estimado: Fêmea = -0,1330; Macho = -0,0484
Comprimento da asa Função de variância: 3 Parâmetro estimado: Fêmea = 0,1627; Macho = 0,2581	Comprimento do tergito Função de variância: 3 Parâmetro estimado: Fêmea = -0,1491; Macho = -0,0561
Comprimento do tergito Função de variância: 2 Parâmetro estimado: 0,2509	Largura do tergito Função de variância: 3 Parâmetro estimado: Fêmea = -0,3091; Macho = 0,1230
Largura do tergito Função de variância: 3 Parâmetro estimado: Fêmea = -0,3663; Macho = 0,1924	Largura do fórceps Função de variância: 3 Parâmetro estimado: Fêmea = -0,2483; Macho = -0,0019
Largura do fórceps Função de variância: 3 Parâmetro estimado: Fêmea = 0,0950; Macho = 0,4290	Comprimento do fórceps Função de variância: 3 Parâmetro estimado: Fêmea = -0,0341; Macho = 0,1941
Comprimento do fórceps Função de variância: 3 Parâmetro estimado: Fêmea = 0,0047; Macho = 0,2367	

Anexo 4

Fig. A4. Distribuição de frequência do tamanho do corpo (largura do protórax) e do comprimento absoluto do armamento (largura do fórceps) para os indivíduos de *Labidura xanthopus* coletados em campo (ver Capítulo 1) e criados em laboratório. Nos gráficos, os dados estão discriminados por sexo e por população (tropical x temperada). O índice de dimorfismo sexual (IDS) para o tamanho do corpo da população tropical foi 0,04 e 0,008 para o campo e para o laboratório, respectivamente. Para a população temperada, o IDS foi 0,05 e -0,039 para o campo e para o laboratório, respectivamente. O IDS para o tamanho do armamento da população tropical foi 0,28 e 0,18 para o campo e para o laboratório, respectivamente. Para a população temperada, o índice foi 0,33 e 0,19 para o campo e para laboratório, respectivamente.

Anexo 5

Tabela A5. Resultados dos modelos lineares de efeitos mistos para avaliar os efeitos da quantidade de comida e do sexo sobre o tamanho de oito características do corpo em adultos da tesourinha *Labidura xanthopus* provenientes de duas populações, uma tropical e outra temperada. Como as variáveis foram padronizadas e centralizadas, as estimativas dos interceptos e interações são calculadas na média (ou seja, no valor 0) das variáveis preditoras. Apresentamos os intervalos de confiança (IC95%) para as estimativas da interação entre comida e sexo. Todos os coeficientes (*b*) estão expressos em unidades de desvio padrão de forma a serem interpretados como a magnitude do efeito.

Característica	População tropical			População temperada		
	<i>b</i> ± EP	<i>t</i>	<i>p</i>	<i>b</i> ± EP	<i>t</i>	<i>p</i>
Tamanho corporal						
Largura do protórax						
(Intercepto)	0,0551 ± 0,1246	0,44	0,6589	0,0930 ± 0,0528	1,76	0,0798
Comida total	0,5456 ± 0,0824	6,62	0,0000	0,4567 ± 0,0523	8,73	0,0000
Sexo (macho)	-0,1222 ± 0,0434	-2,82	0,0055	-0,1789 ± 0,0462	-3,87	0,0001
Comida * Sexo (macho)	-0,0089 ± 0,0976	-0,09	0,9272	0,0853 ± 0,0917	0,93	0,3533
	(IC95% = -0,1839; 0,2017)			(IC95% = -0,0954; 0,2661)		
Não sexualmente selecionadas						
Comprimento do olho						
(Intercepto)	0,1003 ±0,0429	2,34	0,0206	0,1291 ± 0,0554	2,33	0,0208
Comida total	0,0672 ± 0,0953	0,71	0,4813	0,1326 ± 0,0607	2,19	0,0298
Sexo (macho)	-0,2015 ± 0,0423	-4,76	<0,0001	-0,2657 ± 0,0395	-6,72	<0,0001
Protórax	0,8053 ± 0,0532	15,15	<0,0001	0,6044 ± 0,0539	11,22	<0,0001
Comida * Sexo (macho)	0,0104 ± 0,1006	0,10	0,9180	0,0038 ± 0,0731	0,05	0,9583
	(IC95% = -0,1884; 0,2091)			(IC95% = -0,1402; 0,1479)		
Largura da cabeça						
(Intercepto)	0,0152 ± 0,0410	0,37	0,7112	0,0274 ± 0,0353	0,78	0,4380
Comida total	0,1077 ± 0,0626	1,72	0,0874	0,0454 ± 0,0405	1,12	0,2632
Sexo (macho)	-0,0431 ± 0,0263	-1,64	0,1025	-0,0593 ± 0,0252	-2,36	0,0194
Protórax	0,8022 ± 0,0391	20,49	<0,0001	0,8714 ± 0,0348	25,02	<0,0001

Comida * Sexo (macho)	0,0683 ± 0,0620 (IC95% = -0,0541; 0,1906)	1,10	0,2723	0,0576 ± 0,0495 (IC95% = -0,040; 0,1552)	1,16	0,2464
<i>Comprimento da perna</i>						
(Intercepto)	0,0105 ± 0,0284	0,37	0,7112	0,0045 ± 0,0398	0,11	0,9108
Comida total	0,0746 ± 0,0434	1,72	0,0874	0,1067 ± 0,0669	1,60	0,1118
Sexo (macho)	-0,0299 ± 0,0182	-1,64	0,1025	-0,0057 ± 0,0421	-0,14	0,8925
Protórax	0,5558 ± 0,0271	20,49	<0,0001	0,7296 ± 0,0559	13,06	<0,0001
Comida*Sexo(macho)	0,0473 ± 0,0429 (IC95% = -0,03749; 0,1321)	1,10	0,2723	-0,0413 ± 0,0826 (IC95% = -0,2041; 0,1215)	-0,50	0,6173
<i>Comprimento da asa</i>						
(Intercepto)	-0,0300 ± 0,0333	-0,90	0,3688	-0,0700 ± 0,0463	-1,51	0,1315
Comida total	0,2905 ± 0,0630	4,61	<0,0001	0,1611 ± 0,0403	3,99	0,0001
Sexo (macho)	0,0496 ± 0,0294	1,69	0,0932	0,1346 ± 0,0285	4,73	<0,0001
Protórax	0,7661 ± 0,0436	17,57	<0,0001	0,7809 ± 0,0405	19,30	<0,0001
Comida *Sexo (macho)	0,0248 ± 0,0676 (IC95% = -0,1087; 0,1583)	0,37	0,7140	0,0595 ± 0,0557 (IC95% = -0,0502; 0,1692)	1,07	0,2864
Sexualmente selecionadas						
<i>Comprimento do tergito</i>						
(Intercepto)	-0,2951 ± 0,0542	-5,44	<0,0001	-0,3859 ± 0,0194	-19,85	<0,0001
Comida total	0,0256 ± 0,0956	0,27	0,7896	-0,0262 ± 0,0383	-0,68	0,4948
Sexo (macho)	0,5562 ± 0,0389	14,31	<0,0001	0,7607 ± 0,0284	26,83	<0,0001
Protórax	0,7124 ± 0,0530	13,43	<0,0001	0,5119 ± 0,0369	13,88	<0,0001
Comida *Sexo (macho)	0,2037 ± 0,0935 (IC95% = 0,0190; 0,3884)	2,18	0,0309	0,1241 ± 0,0553 (IC95% = 0,0152; 0,2330)	2,25	0,0258
<i>Largura do tergito</i>						
(Intercepto)	-0,3162 ± 0,0218	-14,48	<0,0001	-0,4012 ± 0,0098	-40,96	<0,0001
Comida total	0,0269 ± 0,0239	1,13	0,2616	-0,0130 ± 0,0140	-0,93	0,3549
Sexo (macho)	0,6098 ± 0,0289	21,13	<0,0001	0,7806 ± 0,0231	33,72	<0,0001
Protórax	0,4866 ± 0,0253	19,20	<0,0001	0,3525 ± 0,0182	19,41	<0,0001
Comida * Sexo (macho)	0,1067 ± 0,0558 (IC95% = -0,0035; 0,2170)	1,91	0,0577	0,2407 ± 0,0455 (IC95% = 0,1510; 0,3303)	5,29	<0,0001
<i>Largura do fórceps</i>						
(Intercepto)	-0,1876 ± 0,0318	-5,89	<0,0001	-0,3037 ± 0,0202	-15,05	<0,0001

Comida total	0,0455 ± 0,0438	1,04	0,3002	-0,0398 ± 0,0280	-1,42	0,1559
Sexo (macho)	0,3511 ± 0,0295	11,90	<0,0001	0,5926 ± 0,0279	21,26	<0,0001
Protórax	0,7061 ± 0,0390	18,10	<0,0001	0,6093 ± 0,0330	18,45	<0,0001
Comida * Sexo (macho)	0,1330 ± 0,0651	2,04	0,0426	0,1712 ± 0,0544	3,15	0,0019
	(IC95% = 0,0045; 0,2615)			(IC95% = 0,0641; 0,2784)		
<hr/>						
<i>Comprimento do fórceps</i>						
(Intercepto)	-0,2313 ± 0,0411	-5,63	0,0000	-0,3712 ± 0,0244	-15,19	<0,0001
Comida total	-0,1090 ± 0,0484	-2,25	0,0257	-0,1622 ± 0,0277	-5,85	<0,0001
Sexo (macho)	0,4349 ± 0,0264	16,47	<0,0001	0,7206 ± 0,0256	28,12	<0,0001
Protórax	0,6141 ± 0,0420	14,62	<0,0001	0,5563 ± 0,0313	17,76	<0,0001
Comida * Sexo (macho)	0,1489 ± 0,0568	2,62	0,0096	0,2523 ± 0,0499	5,05	<0,0001
	(IC95% = 0,0367; 0,2611)			(IC95% = 0,1539; 0,3507)		

Conclusão geral

Bem, vou começar apresentando para vocês as respostas para as perguntas que foram levantadas na Introdução geral. Na primeira etapa do trabalho, que se refere ao padrão de variação geográfica do dimorfismo sexual, nossa primeira pergunta era se o tamanho do corpo das tesourinhas diminui com o aumento da temperatura. Encontramos que, em populações onde a temperatura é alta, o tamanho corporal dos adultos foi menor do que em populações onde a temperatura é baixa, assim como seria esperado para um organismo de sangue frio (Figura 1A). Nossa segunda pergunta foi se a temperatura influencia de forma diferente o tamanho corporal de machos e fêmeas. Os resultados mostram de forma clara que o efeito da temperatura sobre o tamanho corporal de machos e fêmeas é similar (Figura 1A). Por fim, nossa terceira pergunta foi se o dimorfismo sexual era maior nas populações de clima quente, onde a disponibilidade de comida permite que os machos cresçam mais. Como o efeito da temperatura sobre o tamanho corporal de machos e fêmeas foi similar, a intensidade do dimorfismo sexual não variou ao longo do gradiente de temperatura (Figura 1A). Os resultados referentes ao tamanho do armamento foram diferentes daqueles obtidos para o tamanho corporal. Encontramos que o comprimento das pinças de machos e fêmeas responde de forma contrastante ao gradiente de temperatura. Para machos, houve uma relação ligeiramente negativa entre o comprimento das pinças e a temperatura, enquanto para fêmeas esta relação foi ligeiramente positiva (Figura 1B). Como consequência, a intensidade do dimorfismo sexual no armamento diminuiu ao longo do gradiente de temperatura (Figura 1B).

Com os resultados da primeira etapa, aprendemos várias coisas. A primeira lição é que a variação sexual e populacional no tamanho corporal das tesourinhas parece ser influenciada majoritariamente pela temperatura na qual os indivíduos se desenvolveram. A segunda lição é que a variação na disponibilidade de comida não parece afetar diferentemente o tamanho corporal de machos e fêmeas. Se fosse o caso, o dimorfismo sexual deveria se incrementar em populações de clima quente, onde a maior disponibilidade de comida poderia fazer com que indivíduos de um dos sexos (no caso da espécie estudada, os machos) crescessem mais. A terceira lição é que a regra de Bergmann se aplica a diferentes populações de uma mesma espécie de tesourinha, pois em climas mais frios o tamanho médio dos adultos é maior do que em climas quentes (Figura 1A). Em relação à variação sexual e populacional no tamanho do armamento, também aprendemos lições importantes. Apesar do padrão geral que encontramos diferir do que seria esperado pela hipótese de

dependência de condição, nossos resultados apóiam a hipótese de que o sexo que está sob maior pressão de seleção sexual (o masculino) é mais sensível às condições ambientais. Vale destacar, porém, que a variação geográfica na intensidade do dimorfismo sexual no comprimento das pinças não depende somente da resposta dos machos, pois as fêmeas também responderam à variação de temperatura (Figura 1B). Com o experimento realizado na segunda etapa do trabalho, tentamos entender melhor os processos que podem ter gerado esse padrão inesperado de variação no tamanho do armamento de machos e fêmeas.

Figura 1. (A) Variação do tamanho corporal e (B) do comprimento das pinças da tesourinha *Labidura xanthopus* ao longo de um gradiente natural de temperatura média anual, desde o clima frio da região temperada até o clima quente da região tropical. O dimorfismo sexual nos dois gráficos é indicado pela diferença entre a reta dos machos (linha azul) e das fêmeas (linha vermelha). Para tamanho do corpo, o dimorfismo é igual ao longo do gradiente ambiental. Já o dimorfismo no comprimento das pinças aumenta em direção aos climas mais frios.

Na segunda etapa do projeto, que se refere ao experimento realizado em laboratório, tínhamos três perguntas principais. A primeira foi se o efeito da alimentação sobre o tamanho corporal é o mesmo para machos e fêmeas. Nossos resultados mostram que tanto o tamanho corporal de machos quanto o de fêmeas responde positivamente ao incremento na disponibilidade de alimento, mas não existe uma diferença sexual nesta resposta (Figura 2A). A segunda foi se características sexualmente selecionadas, como o comprimento das pinças, seriam mais dependentes de condição do que o tamanho de características não sexualmente selecionadas, como o comprimento das asas e das pernas, por exemplo. Ao olharmos em detalhe o efeito da alimentação em oito características morfológicas (sendo quatro sexualmente selecionadas e quatro não), encontramos que o efeito da alimentação sobre as características associadas às pinças foi maior para os machos do que para as fêmeas, assim como seria esperado (Figura 2B). Curiosamente, o comprimento das pinças dos machos especificamente não foi mais dependente de condição do que o tamanho de outras características corporais que não são sexualmente selecionadas. Adicionalmente, confirmamos que o alimento tem uma forte influência na relação entre o grau de dimorfismo sexual e a diferença inter-sexual no grau de dependência da condição (Figura 2B). Isso significa que as estruturas mais dimórficas sexualmente são aquelas em que a resposta à dependência de condição mais difere entre machos e fêmeas (Figura 2B). Nossa última pergunta foi se a relação entre o grau de dimorfismo sexual e a diferença inter-sexual no grau de dependência da condição difere entre uma população de clima quente e outra de clima frio. Ao contrário do que esperávamos, encontramos que esta relação claramente não difere entre populações.

Com os resultados obtidos na fase experimental, aprendemos que machos e fêmeas de tesourinhas aumentam de tamanho corporal quando criados em dieta rica. Aparentemente, indivíduos de ambos os sexos se beneficiam por possuírem um tamanho corporal maior. Fêmeas grandes devem conseguir produzir mais ovos, enquanto machos grandes devem ser mais capazes de ganhar combates pelo acesso a parceiras sexuais. Além disso, aprendemos que existe uma grande variação sexual no grau de dependência de condição de diferentes partes do corpo (Figura 2B). Entretanto, nossos resultados mostram que características sexualmente selecionadas nos machos respondem positivamente e de forma mais marcada do que as mesmas estruturas nas fêmeas (Figura 2B). Assim como já havia sido descrito para algumas outras espécies de insetos, o dimorfismo sexual na tesourinha estudada é causado principalmente pela diferença na dependência de condição entre os sexos. Ao contrário dos estudos prévios, porém, a dependência de condição não

envolveu exclusivamente uma resposta positiva dos machos. Para várias características avaliadas, especialmente aqueles que são sexualmente selecionadas nos machos, as fêmeas apresentaram uma resposta negativa, o que incrementou a intensidade do dimorfismo sexual (Figura 2B). Nossa interpretação para esse resultado é que fêmeas bem alimentadas preferem usar os recursos alimentares obtidos para fazer mais ovos e não para investir em estruturas como as pinças, que são mais importantes para o sucesso reprodutivo dos machos. Portanto, a relação entre dimorfismo sexual e dependência de condição não é influenciada exclusivamente pela seleção sexual sobre os machos, mas também pela seleção por fecundidade nas fêmeas.

Figura 2. (A) Variação do tamanho corporal dos adultos de *Labidura xanthopus* com o aumento na quantidade de comida. (B) Variação do tamanho de quatro características sexualmente selecionadas e quatro não sexualmente selecionadas com o aumento na quantidade de comida. As medidas de abdome 1 e 2 referem-se à largura e ao comprimento do segmento abdominal no qual as pinças estão inseridas. Já as medidas pinça 1 e 2 referem-se à largura da base da pinça e ao seu comprimento total, respectivamente. Para todos os gráficos, o dimorfismo sexual é a diferença entre a reta dos machos (linha azul) e das fêmeas (linha vermelha).

Para encerrar, vamos usar o que aprendemos sobre os processos na fase experimental para explicar melhor os padrões que encontramos na natureza. No experimento, o aumento no consumo de alimento não promoveu o surgimento de dimorfismo sexual no tamanho corporal, indicando que a ausência de dimorfismo sexual no tamanho corporal observado em campo era exatamente o que seria esperado para *Labidura xanthopus*. Além disso, o decréscimo no tamanho corporal que observamos a partir das populações de clima frio até as populações de clima quente (Figura 1A) parece representar somente uma resposta à temperatura ambiental. Em relação à variação no comprimento das pinças que observamos em campo, não encontramos evidência experimental que apóie que a resposta contrastante de machos e fêmeas (Figura 1B) seja causada pela disponibilidade de alimento. De acordo com os resultados obtidos em laboratório, o padrão geral que a disponibilidade de alimento deveria gerar sobre a variação no comprimento das pinças é exatamente o oposto do que foi encontrado em campo. Isso sugere que outros fatores que não levamos em consideração neste estudo podem exercer um papel importante na resposta de machos e fêmeas em relação ao tamanho do armamento. Para melhorar nossa compreensão sobre os processos que causam a variação entre populações no comprimento das pinças, recomendamos que pesquisas futuras considerem a densidade populacional, que sabidamente tem efeito importante sobre a intensidade de competição por recursos e parceiras sexuais.

Aqui termina a história que eu queria contar. Da minha perspectiva pessoal, um dos maiores aprendizados que levo do mestrado é que entender padrões em escalas amplas é um desafio enorme. Mesmo depois de um estudo experimental detalhado visando entender processos, alguns padrões encontrados em campo permanecem sem uma explicação adequada. Assim como na maioria dos trabalhos em ciência, portanto, este projeto respondeu algumas questões e levantou muitas outras, que só poderão ser esclarecidas com mais estudos. Espero que você tenha se interessado pela história que contei aqui e que, assim como eu, resolva tentar desvendar como e por que o dimorfismo sexual varia ao longo de gradientes ambientais.