

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA MARIA
CENTRO DE CIÊNCIAS NATURAIS E EXATAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIODIVERSIDADE ANIMAL**

**ARMAS E SEXO: DEPENDÊNCIA DE CONDIÇÃO EM
COMPONENTES DO ARMAMENTO DE *Hyaella bonariensis*
(CRUSTACEA: AMPHIPODA)**

DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

Fernando Benso Lopes

**Santa Maria, RS, Brasil
2019**

**ARMAS E SEXO: DEPENDÊNCIA DE CONDIÇÃO EM
COMPONENTES DO ARMAMENTO DE *Hyaella bonariensis*
(CRUSTACEA: AMPHIPODA)**

Fernando Benso Lopes

Dissertação apresentada ao Curso de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal, da Universidade Federal de Santa Maria (UFSM, RS), como requisito parcial para a obtenção do título de **Mestre em Biodiversidade Animal**

Orientador: Prof. Dr. Sandro Santos
Coorientador: Dr. Alexandre V. Palaoro

Santa Maria, RS, Brasil

2019

Benso-Lopes, Fernando
ARMAS E SEXO: DEPENDÊNCIA DE CONDIÇÃO EM COMPONENTES
DO ARMAMENTO DE *Hyaella bonariensis* (CRUSTACEA:
AMPHIPODA) / Fernando Benso Lopes.- 2019.
47 p.; 30 cm

Orientador: Sandro Santos
Coorientador: Alexandre Palaoro
Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Santa
Maria, Centro de Ciências Naturais e Exatas, Programa de
Pós-Graduação em Biodiversidade Animal, RS, 2019

1. Ecologia 2. Seleção Sexual 3. Dependência de
condição 4. Armamento 5. Crustacea I. Santos, Sandro
II. Palaoro, Alexandre III. Título.

Sistema de geração automática de ficha catalográfica da UFSM. Dados fornecidos pelo autor(a). Sob supervisão da Direção da Divisão de Processos Técnicos da Biblioteca Central. Bibliotecária responsável Paula Schoenfeldt Patta CRB 10/1728.

© 2019

Todos os direitos autorais reservados a Fernando Benso Lopes. A reprodução de partes ou do todo deste trabalho só poderá ser feita mediante a citação da fonte. Endereço: Rua Duque de Caxias, 1295, Apto 1005, Bairro Centro, Santa Maria, RS. CEP: 97015-190.
Fone: (55) 984453230; E-mail: fernando.benso@gmail.com

Fernando Benso Lopes

**ARMAS E SEXO: DEPENDÊNCIA DE CONDIÇÃO EM COMPONENTES DO
ARMAMENTO DE *Hyaella bonariensis* (CRUSTACEA: AMPHIPODA)**

Dissertação apresentada ao Curso de Pós-Graduação
em Biodiversidade Animal, da Universidade Federal de
Santa Maria (UFSM, RS), como requisito parcial para
a obtenção do título de **Mestre em Biodiversidade
Animal**

Aprovado em 21 de Fevereiro de 2019:



Sandro Santos, Dr. (UFSM)
(Presidente/Orientador)



Paula Beatriz de Araújo, Dra. (UFRGS-RS)



Paulo Enrique Cardoso Peixoto, Dr. (UFMG-MG)

Santa Maria, RS
2019

Aos meus pais e ao meu irmão,
pelo incentivo e pelo apoio constante.

Agradecimentos

Escrever uma dissertação não é um processo fácil, e grande parte dele só é possível graças à ajuda de muitas pessoas que tornaram minha jornada até aqui possível. Em especial gostaria de agradecer:

Aos meus pais Maria Cleusa e Helio Julio, ao meu irmão Felipe e a minha vó (madrinha) Gentila por tudo que eles fizeram por mim até hoje. Minha família sempre me apoiou em todas as minhas escolhas que fiz e sempre me deu amor e força em todos os momentos que eram necessários. Sou muito agradecido por tudo mesmo e espero que saibam que nada disso teria acontecido sem vocês.

À Capes pela bolsa de Mestrado, e ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal pela estrutura.

Aos componentes da banca, Dra. Paula Beatriz de Araújo e ao Dr. Paulo Enrique Cardoso Peixoto pela gentileza em aceitar o convite e pela disposição de melhorar esse trabalho.

Ao meu orientador, Dr. Sandro Santos por ter aceitado me orientar. Agradeço por todos os conselhos, as conversas que tivemos, por acreditar na minha capacidade e pela paciência que o senhor teve comigo durante esse tempo. À Dra. Marlise Ladvocat Bartholomei Santos pela ajuda com material e conselhos ao longo durante a minha jornada.

Ao meu grande amigo e coorientador, Dr. Alexandre V. Palaoro por toda a amizade e pela paciência. Durante o tempo da graduação e mestrado tu se tornou um dos meus melhores amigos. Além de tu ser o exemplo de profissional que um dia eu quero ser, é uma das pessoas que mais acreditou no meu potencial. Te agradeço por todas as bebedeiras (que não foram poucas), piadas ruins, baladinhas “top” vulgo CE (R.I.P.) e por todo o apoio durante esses anos. Foi graças a você que pude evoluir como profissional e como pessoa. Saiba que te considero como um irmão e sempre que eu puder ajudar é só me avisar.

Aos meus amigos de graduação: Felipe, Amanda, Momo, Humberto e Vinícius. Mesmo depois da graduação não perdemos o contato e sou muito grato por todas as festas, conversas e aventuras que tivemos juntos. Ao Felipe, por toda a parceria e bebedeiras que tivemos (Jaguari está de prova, né Lupita? kkk). Valeu por todo o apoio e conselhos cara. À Amanda, por ser a pessoa especial que apareceu na minha vida e por ser a pessoa com quem eu sempre pude contar pra tudo. À Momo, por toda a parceria, conversas e sushis. Ao Humberto e Vinícius pelas aventuras do ano novo e pelas histórias que ficaram na

memória pra sempre (cadê o celular do Felipe?).

Aos amigos que a Biologia me trouxe: Raíssa, Rafael, Anne e Malu. À Raíssa por todo o apoio nos momentos difíceis, por toda a paciência (que eu tive e que tu teve né? Kkk) e por ser essa pessoa maravilhosa que apareceu na minha vida. Ainda vamos ligar muito um pro outro para chorar “as pitangas”. Ao Rafael, por todas as festas, conversas e aventuras que começaram com “Cara, abre uma cerveja e confia em mim”. À Anne, que além de ser minha colega de laboratório, também é uma amiga muito especial. Obrigado por todas as festas e conversas que tivemos nesse tempo. À Malu, pela incrível parceria e por ser essa pessoa especial que tive o prazer de conhecer.

Aos meus amigos de Laboratório (até os que já saíram) e de vizinhança: Marcelo, Andressa, Jéssica, tia Bianca, Glaucia, Cristiane, Juliana, Ivanice e Cristina. Ao Marcelo pelos inúmeros conselhos, palavras de apoio e festas. Obrigado mesmo por todo o incentivo e piadas ruins (Aquele carro não foi Palio para mim! kkk). À Andressa pelos inúmeros conselhos (e foram muitos, mesmo), pelas tortas de limão e por ser essa amiga incrível. Tu sempre me ajudou quando podia, valeu mesmo. À Jessica pela ajuda com o desenho maravilhoso presente na dissertação, e ainda por cima não quis nem uma cerveja como pagamento. Obrigado mesmo a todos que fizeram e fazem parte da minha jornada no laboratório, por todas as festas, junções e piadas.

Aos amigos que os anos de PPG me trouxe: Thaís, Carla, Bruno, Victor e Dani. À Thaís por todos os conselhos, ajudas e julgamentos durante esses dois anos de mestrado. Tu é uma amiga incrível e uma pessoa sensacional. À Carla e ao Bruno, pelas festas e risadas. Vocês são ótimos amigos e exemplos de profissionais, obrigado por todas as aventuras. Vocês são ótimos (Sofááááá). A Dani e ao Victor por sempre terem permitido me convidar pra casa deles durante esse tempo. Obrigado por todas as conversas e junções que tivemos.

Obrigado Mauricio pela ajuda com o programa das fotos. Aos meus colegas da turma de mestrado, obrigado por todas as conversas e risadas que tivemos. Todos vocês são muito especiais para mim, obrigado mesmo por fazerem parte da minha vida e por todo o apoio que recebi.

“Há três coisas que todo sábio teme: O mar na tormenta, uma noite sem luar e a ira de um homem gentil.”

Patrick Rothfuss

RESUMO

ARMAS E SEXO: DEPENDÊNCIA DE CONDIÇÃO EM COMPONENTES DO ARMAMENTO DE *Hyaella bonariensis* (CRUSTACEA: AMPHIPODA)

AUTOR: Fernando Benso Lopes

ORIENTADOR: Sandro Santos

COORIENTADOR: Alexandre V. Palaoro

A dependência de condição é quando a capacidade do indivíduo desenvolver uma característica depende dos genes que irão expressar a característica e depende dos recursos que o indivíduo acumulou. Então, indivíduos em melhor condição irão desenvolver mais o determinado traço do que os indivíduos em pior condição. Exemplos de traços dependentes de condição são os traços sexuais secundários, como os armamentos. Os armamentos são estruturas utilizadas em confrontos entre machos para garantir o acesso a um recurso. Porém, trabalhos de dependência de condição em armamentos só utilizam o tamanho para representar o armamento. Nós argumentamos que o armamento pode ser dividido em três componentes: tamanho, forma e músculo. Somente o tamanho do armamento não garante o sucesso reprodutivo do indivíduo e o acesso ao recurso, o sucesso reprodutivo também depende da musculatura e da forma desse armamento. Isso porque a musculatura é responsável pela força que o armamento gera e a forma garante que o armamento irá conseguir aplicar essa força. Para o aumento de tamanho e musculatura é necessário que o indivíduo tenha mais recursos, o que significa mais custos. Enquanto que a forma é somente uma modificação de tamanho, o que não seria tão custoso. Por cada componente ter custos diferentes, nós investigamos se o tamanho, a musculatura e a forma mostram a mesma dependência de condição. Para isso, coletamos machos e fêmeas do crustáceo *Hyaella bonariensis* e mensuramos seu tamanho corporal usando medições lineares da cabeça dos indivíduos. Mensuramos a forma e tamanho dos armamentos, representados pelo par posterior dos gnatópodos, através de métodos de morfometria geométrica. Já a musculatura, nós medimos a área da massa muscular presente nos gnatópodos. Com essas variáveis, testamos se tamanho, forma e músculo dos gnatópodos difeririam quanto a seu tamanho relativo (i.e., inclinação e intercepto – tamanho relativo ao tamanho corporal) e variação (i.e., valores dos resíduos) da relação entre o gnatópodo e tamanho corporal (nossa estimativa de condição). Nossos resultados mostram que o tamanho do gnatópodo posterior dos machos tem intercepto maior e mais variação do que os gnatópodos anteriores e os gnatópodos homólogos presentes nas fêmeas. A musculatura do gnatópodo posterior dos machos tem um investimento e intercepto maior, além de ser mais variável do que os demais gnatópodos. Já para a forma, os gnatópodos posteriores são diferentes em investimento dos demais, porém não tem uma variação maior. Conforme esperávamos, o tamanho e a musculatura são dependentes de condição por terem interceptos e variações maiores dos demais gnatópodos. A forma, porém, não é dependente de condição por apresentar o mesmo investimento, intercepto e variação dos gnatópodos análogos. Além disso, se a forma tem uma restrição biomecânica, a sua variação deve ser herdada e não necessariamente relacionada a condição individual. Isso pode estar gerando uma maior diversidade de forma entre os armamentos.

Palavras-chave: Dependência de condição. Armamento. Hyalellidae. Morfometria geométrica

ABSTRACT

ARMAS E SEXO: DEPENDÊNCIA DE CONDIÇÃO EM COMPONENTES DO ARMAMENTO DE *Hyaella bonariensis* (CRUSTACEA: AMPHIPODA)

AUTOR: Fernando Benso Lopes

ORIENTADOR: Sandro Santos

COORIENTADOR: Alexandre V. Palaoro

Condition dependence is when an individual's ability to develop a trait depends on the genes that will express the trait and depends on the resources the individual has accumulated. Then, higher quality individuals will develop the trait more than lower quality individuals. Examples of traits that are condition dependent are secondary sexual traits, such as animal weapons. Weapons are structures used in male-male fights to secure resources. However, studies have only looked at condition dependency on weapon size. We argue that weapons can be divided into size, shape and muscle components because the increase in weapon size does not increase the individual's reproductive success and access to resources. This increase will also depend on muscle and shape. This is because the musculature is responsible for the force that the weapon generates, and the shape ensures that the weapon will be able to apply that force. Increasing size and musculature requires the individual to have more resources, which means more costs, while shape is likely fine-tune adjustments which would not be as costly. Thus, because the different components have different production and maintenance costs, we investigated whether size, musculature and shape show the same condition dependence. For this, we collected males and females of *Hyaella bonariensis* and measured their body size using linear head measurements. We measured the shape and size of the weapons, represented by the posterior pair of gnathopods, using geometric morphometric methods. For the musculature, we measured the area of muscle mass present within the gnathopods. With these variables, we tested whether size, shape and muscle size of the gnathopods would differ regarding their relative size (i.e., slope and intercept - size relative to body size) and variation (i.e., residual values) of the relationship between the gnathopod and body size (our proxy of condition). Our results show that the size of the posterior gnathopod of males has a larger intercept and more variation than the anterior gnathopods and homologous female gnathopods. The muscle size of the male posterior gnathopod has a higher investment and intercept, and is more variable than the other gnathopods. For shape, the posterior gnathopods are different in investment from the others, but are not more variable. As we expected, size and muscle are condition dependent as they have larger intercepts and more variation than other gnathopods. Shape, however, is not condition dependent because it presents the same investment, intercept and variation among gnathopods. Also, if shape has any sort of biomechanical constraint, variation would need to be genetically inherited. This may be one mechanism to generate the large diversity of weapons we observe in nature.

Keywords: Condition dependence. Weapons. Hyaellidae. Geometric morphometry

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO GERAL.....	1
1.1. Seleção sexual e armamentos.....	1
1.2. Dependência de condição.....	2
1.3. Morfologia e ecologia de <i>Hyalella</i> (Crustacea: Amphipoda).....	4
2. OBJETIVOS.....	6
2.1. Objetivo geral.....	6
2.2. Objetivos específicos.....	6
3. CAPÍTULO 1 - TAMANHO NÃO É TUDO: EXPRESSÃO DE DEPENDÊNCIA DE CONDIÇÃO EM TAMANHO, MÚSCULO E FORMA NO ARMAMENTO DE <i>Hyalella bonariensis</i> (CRUSTACEA: AMPHIPODA).....	7
Resumo.....	8
Introdução.....	9
Métodos.....	12
<i>Coleta de indivíduos e fotografias</i>	12
<i>Fotografias</i>	12
<i>Morfometria geométrica</i>	13
<i>Medida de dependência de condição</i>	14
<i>Análises estatísticas</i>	14
Resultados.....	16
<i>Tamanho do centroide dos armamentos</i>	16
<i>Musculatura dos armamentos</i>	17
<i>Forma dos armamentos</i>	17
Discussão.....	17
<i>Tamanho e Músculo</i>	18
<i>Forma</i>	18
<i>Diversificação de armamentos</i>	19
Referências.....	21
FIGURAS.....	24
TABELAS.....	32
4. REFERÊNCIAS GERAIS.....	35

1. INTRODUÇÃO GERAL

1.1. Seleção sexual e armamentos

A seleção sexual é o mecanismo proposto por Darwin para entender um conjunto de características (ou traços) que não se encaixavam na seleção natural por diminuir a sobrevivência (ANDERSSON, 1994). A seleção sexual favorece a evolução de traços que aumentam o sucesso reprodutivo de um dos sexos, mas que não participam diretamente da cópula (e.g., genitália). Por causa do seu papel no aumento do sucesso reprodutivo, esses traços são conhecidos como traços sexuais secundários e podem variar de adaptações na morfologia do indivíduo até estratégias comportamentais.... (ANDERSSON, 1994).

A seleção sexual pode influenciar os traços sexuais secundários de duas maneiras: pela escolha do parceiro (usaremos a escolha da fêmea pelo macho como exemplo para padronizar explicações, mas o mesmo pode funcionar para machos escolhendo fêmeas; seleção intersexual) ou por competição entre machos por fêmeas (seleção intrasexual; PARKER, 1979). No processo de escolha do parceiro, a fêmea normalmente tem preferência por machos que possuem traços maiores e mais chamativos (ANDERSSON e SIMMONS, 2006). Isso porque o traço pode demonstrar os benefícios diretos para a fêmea na escolha daquele macho, e.g., a habilidade do macho de território, proteção e/ou alimento (ANDERSSON e SIMMONS, 2006). Existem outros motivos que também explicam essa preferência como alelos da fêmea que induzem essa escolha por traços exagerados (FISHER, 1930; ZAHAVI, 1975; EBERHARD, 1996; ANDERSSON e SIMMONS, 2006). A competição entre machos, por sua vez, pode favorecer traços que auxiliem os machos a conseguirem mais parceiros sexuais do que os outros machos da população (ANDERSSON, 1994). Esses traços podem ser o favorecimento de estratégias de busca pelo parceiro, comportamento de guarda ou modificações morfológicas para os confrontos entre indivíduos do mesmo sexo, os chamados armamentos (ANDERSSON, 1994). Por exemplo, se confrontos agressivos são a forma de garantir maior acesso a parceiros, a seleção sexual deve, então, favorecer armamentos que consigam vencer mais confrontos (DALOSTO et al., 2019).

O armamento é um traço usado em confrontos entre indivíduos para monopolizar um recurso (EMLEN, 2008). Como armamentos maiores tendem a vencer mais confrontos (VIEIRA e PEIXOTO 2013), é esperado que ao longo do tempo evolutivo armamentos cada vez maiores sejam favorecidos (BONDURIANSKY e ROWE 2005).

Por isso, os armamentos podem estar sob influência de uma forte seleção direcional para o aumento de seu tamanho. A ideia da seleção direcional para o aumento do tamanho dos armamentos já foi demonstrada em um grande número de trabalhos empíricos (veja tabela 1 de O'BRIEN et al., 2017). Porém, a despeito da seleção direcional, para que o indivíduo consiga subjugar um oponente e ter aumento no sucesso reprodutivo, o indivíduo precisa de mais do que um armamento grande (MCCULLOUGH et al., 2014) – o armamento precisa ser vantajoso mecanicamente.

A vantagem mecânica é a capacidade do armamento de transformar a força gerada pelos músculos em movimento, ou, neste caso, de aplicar a força gerada pelos músculos em rivais e vencer confrontos. Por isso, o armamento pode ser dividido em mais componentes do que apenas tamanho. O primeiro componente seria a força gerada pela musculatura anexa ao armamento enquanto que a capacidade de aplicar essa força é dependente do segundo componente, a forma do armamento (EMLEN, 2008). Se esses dois componentes são responsáveis por aumentar a probabilidade de vencer confrontos, ambos componentes podem também estar sob seleção sexual. Caso estejam, então é possível que a musculatura esteja sob seleção direcional (similar ao que ocorre com tamanho), pois a força bruta do portador do armamento tende a aumentar conforme a musculatura do indivíduo aumenta. A forma, por sua vez, não está necessariamente sob seleção direcional. Uma vez que a forma está relacionada a vantagem mecânica do armamento, modificações aleatórias na forma podem diminuir a eficiência na hora de transformar a força muscular em movimento. Ao diminuir a eficiência, o indivíduo diminuiria sua chance de vencer o confronto e, portanto, diminuiria seu sucesso reprodutivo. Logo, as modificações de forma tenderiam a maximizar a vantagem mecânica do armamento e diminuir a variação. Por isso, esperamos que a musculatura esteja sob seleção direcional, mas que a forma esteja sob seleção estabilizadora.

1.2. Dependência de condição

Condição pode ser definida como a quantidade de recursos metabólicos que um indivíduo pode acumular e em como ele usa esses recursos para aumentar seu sucesso reprodutivo (BONDURIANSKY e ROWE, 2005). A condição do indivíduo afeta o desenvolvimento da morfologia como um todo. Porém, alguns traços parecem ser mais influenciados pela condição, como os traços sexuais secundários (ROWE e HOULE, 1996). A condição também pode estar relacionada ao sistema imune do indivíduo, como, por exemplo, indivíduos em melhor condição possuem sistemas imunes mais eficientes

do que os indivíduos em pior condição (ROWE e HOULE, 1996). Traços sensíveis a condição do indivíduo, ou seja, traços que possuem seu desenvolvimento influenciados pela condição do indivíduo, são chamados de traços dependentes de condição. A dependência de condição se aplica a qualquer traço secundário exagerado influenciado pela seleção sexual, como, por exemplos, os armamentos (ANDERSSON, 1982). A dependência a condição viabiliza uma demanda conflitante entre os custos de sobrevivência e o exagero dessas características. Assim, embora todas as características possam ser afetadas pela condição até certo ponto, espera-se que traços sexualmente selecionados desenvolvam maior sensibilidade à condição do que traços não sexuais (BONDURIANSKY e DAY, 2003; BONDURIANSKY e ROWE, 2005; ROHNER e BLANCKENHORN, 2018).

Existem diferentes maneiras de testar se há dependência de condição em traços sexuais secundários. Alguns estudos testam a dependência de condição usando manipulação experimental de situações de estresse recursos (veja COTTON et al., 2004; BONDURIANSKY, 2007a; SACCHI et. al., 2015; COTHRAN e JEYASINGH, 2010). As manipulações são feitas em dois ou mais tratamentos, como: parasitado versus não parasitado; alta predação versus baixa predação e/ou pouco alimento versus muito alimento (qualidade ou quantidade). Então, a resposta dos traços sexuais secundários aos tratamentos de estresse é comparada a respostas de traços não sexuais. Espera-se que traços dependentes de condição tenham menor desenvolvimento como resposta quando em situações de maior estresse (as situações de estresse seriam quando parasitados, sob predação ou pouco alimento).

Outra maneira de investigar a dependência de condição é considerando a inclinação alométrica da relação entre tamanho do corpo e traços sexuais secundários (veja BONDURIANSKY e DAY, 2003; BONDURIANSKY, 2007b; ROHNER e BLANCKENHORN, 2018). A inclinação alométrica é uma medida de quão desproporcional é o crescimento de um traço em relação ao tamanho do corpo (BONDURIANSKY, 2007b). De modo que as inclinações mais íngremes implicam em uma maior alocação de recursos para o traço, enquanto inclinações mais baixas implicam em menor alocação de recursos, e, conseqüentemente, traços menores do que o esperado ao acaso (BONDURIANSKY, 2007b; ROHNER e BLANCKENHORN, 2018). Também pode-se comparar a variação na expressão de um traço sexual secundário homólogo entre os sexos para avaliar dependência de condição. Se o traço sexual dos machos possui uma maior variação no traço do que as fêmeas, pode-se inferir que há dependência de condição no traço dos machos. Porém, nos estudos aqui citados que testam a dependência de

condição nos armamentos, apenas o tamanho é utilizado como medida para representar o armamento. Os estudos anteriores sobre dependência de condição em armamentos não avaliam variáveis como forma e musculatura, o que, do nosso ponto de vista, torna incompleta a avaliação do armamento como traço sexual secundário.

1.3. Morfologia e ecologia de *Hyaella* (Crustacea: Amphipoda)

Hyaella Smith, 1874 é um gênero de crustáceos anfípodos (exemplificado pela espécie da Figura 1) de água doce que se distribuem ao longo de todo o continente americano (BUENO et al., 2014). Como os demais anfípodos, são crustáceos caracterizados pela ausência de carapaça, corpo geralmente comprimido lateralmente e presença de três pares de urópodos (BUENO et al., 2014). A maior parte das espécies é bentônica aderindo-se a vegetação presentes nas margens de rios, lagos e áreas alagadas (SEREJO e SIQUEIRA, 2018). Os indivíduos desse gênero, assim como todos os crustáceos, têm crescimento contínuo ao longo de todo o seu ciclo de vida, sendo que as taxas de crescimento diminuem quando o indivíduo atinge a maturidade sexual (WELLBORN, 1994). Em geral, machos de *Hyaella* são corporalmente maiores que as fêmeas (CASTIGLIONE et al. 2016). Ambos os sexos apresentam os dois primeiros pares de pereiópodos modificados, os gnatópodos (WELLBORN e COTHTAN, 2007). Os gnatópodos anteriores e posteriores têm papéis diferentes entre si e entre os sexos. Nas fêmeas, ambos os gnatópodos são exclusivamente utilizados para a alimentação (CONLAN, 1991). Nos machos, porém, o gnatópodo posterior é hipertrofiado e é usado durante confrontos pela posse das fêmeas (HUME et. al. 2005). Já os gnatópodos anteriores são utilizados para segurar as fêmeas durante uma guarda pré-copulatória (BOROWSKY, 1984; HUME et. al. 2005; COTHRAN e JEYASINGH, 2010; CASTIGLIONI et al., 2016). Estudos de campo e em laboratório já demonstraram que o sucesso de acasalamento dos machos aumenta com o tamanho do gnatópodo posterior (WELLBORN e COTHRAN, 2007). Logo, o gnatópodo posterior pode ser influenciado pela seleção sexual.

Espécies que guardam as fêmeas antes da cópula possuem gnatópodos posteriores maiores do que espécies que não realizam a guarda das fêmeas (CONLAN, 1991). No primeiro caso, os machos brigam pela posse das fêmeas e fazem a cópula, sem carregá-las num cuidado pré-copulatório. Os gnatópodos posteriores são geralmente modificados, podendo apresentar espinhos, dentes e ganchos (CONLAN, 1991; JORMALAINEN, 1998).

Além disso, existe um trabalho com *Hyaella azteca* que sugere a dependência de

condição nos gnatópodos posteriores através de manipulação experimental de situações de alta e baixa disponibilidade de alimento e de qualidade do alimento (COTHRAN e JEYASINGH, 2010). Um dos motivos que tornam estudar a dependência de condição nos armamentos em indivíduos do gênero *Hyaella* é que além do armamento (gnatópodo posterior), os machos dependem de mais um traço para garantir o sucesso reprodutivo (WELLBORN e COTHTAN, 2007). Ou seja, eles precisam conseguir segurar à fêmea enquanto as disputam com potenciais oponentes (HUME et. al. 2005). Esses traços são interessantes para se investigar como a pressão da seleção sexual influencia no investimento dos armamentos desses indivíduos.

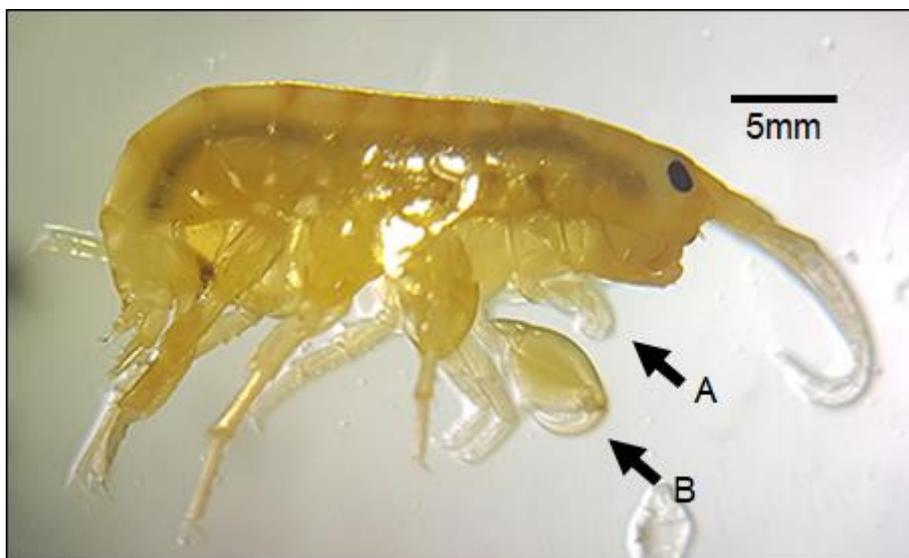


Figura 1. *Hyaella bonariensis*. Na foto estão indicados o gnatópodos anterior (A) e o gnatópodo posterior dos machos (B). Foto tirada por Fernando Benso Lopes.

2. OBJETIVOS

2.1. Objetivo geral

Nosso objetivo foi investigar a dependência de condição nos três componentes do armamento: tamanho, músculo e forma.

2.2. Objetivos específicos

- Testar se os armamentos dos machos são maiores e se apresentam um tamanho relativo maior (tamanho relativo; tamanho do gnatópodo em relação ao tamanho do corpo – inclinação e intercepto) em relação aos gnatópodos da fêmea;
- Testar se a variação de tamanhos (ou seja, se a os valores referentes aos resíduos) é maior no armamento do macho, em relação ao segurador e aos da fêmea;
- Testar se a musculatura dos armamentos dos machos é maior em relação ao par anterior e a ambos os gnatópodos das fêmeas; e se apresenta uma musculatura relativa maior (musculatura relativa; musculatura do gnatópodo em relação ao tamanho do corpo – inclinação e intercepto) em relação ao par anterior e aos gnatópodos da fêmea;
- Testar se a variação de musculatura (ou seja, se a os valores referentes aos resíduos) é maior no armamento do macho, em relação ao segurador e aos da fêmea);
- Testar se a forma do armamento será igual em relação aos demais gnatópodos (ou seja, se as modificações em forma serão as mesmas entre os gnatópodos);
- Testar se a variação na forma do armamento seria menor do que a variação dos demais gnatópodos;

**3. CAPÍTULO 1 - TAMANHO NÃO É TUDO: EXPRESSÃO DE
DEPENDÊNCIA DE CONDIÇÃO EM TAMANHO, MÚSCULO E FORMA
NO ARMAMENTO DE *Hyaella bonariensis* (CRUSTACEA:
AMPHIPODA)**

**TAMANHO NÃO É TUDO: EXPRESSÃO DE DEPENDÊNCIA DE
CONDIÇÃO EM TAMANHO, MÚSCULO E FORMA NO ARMAMENTO DE
Hyaella bonariensis (CRUSTACEA: AMPHIPODA)**

Fernando Benso-Lopes^{1,*}, Alexandre V. Palaoro² e Sandro Santos¹

¹Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal, Universidade Federal de
Santa Maria, Santa Maria, Brazil.

²Departamento de Ecologia, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brazil.

*E-mail do autor correspondente: fernando.benso@gmail.com

Resumo

A dependência de condição é quando a capacidade do indivíduo desenvolver uma característica depende dos genes que irão expressar a característica e depende dos recursos que o indivíduo acumulou. Exemplos de traços que sejam dependentes de condição são os traços sexuais secundários, como os armamentos. Os armamentos são traços utilizados em confrontos entre machos para garantir o acesso a um recurso. Apesar de estudos focarem apenas no tamanho de armamentos, outros componentes como músculo e forma também podem ser importantes para determinar o vencedor de um confronto. Os indivíduos de uma espécie de crustáceos anfípodos, *Hyaella bonariensis*, apresentam dois pares de gnatópodos que influenciam na aptidão reprodutiva dos indivíduos. O gnatópodo posterior dos machos é utilizado como armamento. Nosso objetivo foi investigar se os componentes dos armamentos (i.e., tamanho, forma e músculo), mostram dependência de condição. Para isso, coletamos machos e fêmeas de *H. bonariensis* e mensuramos seu tamanho corporal, através de medições lineares da cabeça dos indivíduos. Já a forma e tamanho dos armamentos foram mensurados através de morfometria geométrica. Com essas variáveis, testamos se tamanho, forma e musculo dos gnatópodos diferiram quanto ao seu desenvolvimento, quanto a relação de cada uma com o tamanho do corpo e se as variáveis são diferentes entre os indivíduos (variação). A relação entre o tamanho e a musculatura do gnatópodo com o tamanho corporal é maior no armamento em comparação as fêmeas, e a variação dessas relações também é maior nos machos do que nas fêmeas. Já a forma dos armamentos é mais desenvolvida e tem uma variação menor que os demais gnatópodos. Esses resultados nos sugerem que a forma dos armamentos pode não ser dependente de condição, devido à sua restrição biomecânica. Por outro lado, tamanho e musculatura aparentemente são dependentes de condição.

Palavras-chave: Dependência de condição. Armamento. Hyaellidae. Morfometria geométrica

Introdução

A seleção sexual favorece a evolução de traços que aumentam o sucesso reprodutivo (ANDERSSON, 1982). Um exemplo disso são os traços sexuais secundários usados pelos machos durante disputas agressivas, os chamados armamentos (ANDERSSON, 1982). Como os portadores de armas maiores tendem a vencer mais confrontos (VIEIRA e PEIXOTO, 2013), é esperado um aumento no tamanho dos armamentos ao longo de um tempo evolutivo (BONDURIANSKY e ROWE 2005). Além disso, o tamanho dos armamentos é variável entre os indivíduos, e podemos encontrar indivíduos do mesmo estágio ontogenético com armamentos maiores e com armamento menores (BONDURIANSKY e ROWE, 2005). Essa variabilidade dos armamentos pode ser explicada por diferentes motivos, sendo um deles sendo a variação genética de uma determinada população (COTTON et al., 2004). Outra explicação, seria que traços sexuais secundários dependem da condição do indivíduo para serem expressos (ROWE e HOULE, 1996; BONDURIANSKY, 2007b). A condição pode ser a aquisição de certa quantidade de recursos (i.e., alimento), uma alta eficiência em se reproduzir ou até mesmo a eficiência do sistema imune (BONDURIANSKY e DAY, 2003). Neste caso, indivíduos em melhores condições expressariam traços maiores e melhores do que indivíduos em piores condições por terem mais recursos (ROWE e HOULE, 1996). Apesar de a condição afetar o desenvolvimento de um indivíduo como um todo, traços sexuais secundários como os armamentos são particularmente sensíveis a condição (BONDURIANSKY, 2007b), porque armamentos podem trazer custos ao portador, como diminuir a locomoção ou aumentar o metabolismo basal do indivíduo (BONDURIANSKY e ROWE, 2005; MCCULLOUGH et. al., 2012). Por isso, um indivíduo que porta um armamento grande e forte é um sinal honesto de um indivíduo de alta qualidade (ROWE e HOULE, 1996; MCCULLOUGH et. al., 2015). Isso torna os traços sexuais secundários sinais confiáveis para as fêmeas, como indicadores da qualidade do macho (ROWE e HOULE, 1996). Logo, os indivíduos de boa qualidade investirão mais nesses traços sexuais do que indivíduos de pior qualidade, já que os traços sexuais secundários são custosos e dependem de certas condições, o que resulta em alta variabilidade fenotípica dos armamentos.

Alguns trabalhos demonstram dependência de condição em armamentos, avaliando o quanto o tamanho dos armamentos é dependente de condição (ANDERSSON, 1994; COTHRAN e JEYASINGH, 2010; ROHNER e BLANCKENHORN, 2018). A dependência de condição pode ser demonstrada ao

comparar a diferença no investimento e na variabilidade no tamanho do armamento com traços não-sexuais (ROWE e HOULE, 1996). A dependência de condição também pode ser avaliada caso a fêmea porte um traço homólogo ao do macho. Neste caso, a magnitude do dimorfismo sexual é um indicativo do quanto de condição o macho precisa para portar um armamento maior (BONDURIANSKY, 2007a). Porém, todos esses métodos focam apenas no tamanho dos armamentos (EMLEN 2008, O'BRIEN et al. 2019). Outros componentes do armamento além do tamanho podem influenciar o sucesso reprodutivo dos machos (EMLEN, 2008).

A musculatura e a forma de uma arma podem ser responsáveis pela capacidade do indivíduo de vencer lutas. A musculatura do armamento é responsável pela força gerada pelo armamento (EMLEN, 2008). Músculos maiores, portanto, aumentam a probabilidade de um indivíduo vencer confrontos, monopolizar recursos e aumentar seu sucesso reprodutivo. Por isso, ao longo do tempo evolutivo, espera-se que indivíduos com mais músculos se reproduzam mais e deixem mais descendentes que indivíduos com menos músculos (EMLEN, 2008). Além disso, o armamento também precisa ser capaz de aplicar a força gerada pelo músculo em seu oponente e isso é garantido pela forma do armamento (MCCULLOUGH et al., 2014). Então, para que o indivíduo consiga vencer confrontos, garantir mais recursos e aumentar o seu sucesso reprodutivo, o armamento necessita de mais componentes além do tamanho.

Como a musculatura do armamento é o que garante a força do indivíduo para vencer confrontos, é natural que exista um investimento no desenvolvimento desse componente. Porém, com mais músculos, os indivíduos precisam consumir mais oxigênio para manter essa musculatura, aumentando o metabolismo basal dos indivíduos e necessitando de mais energia para ser mantido (BYWATER et al., 2014). Logo, tanto para produzir quanto para manter o tamanho desses músculos o indivíduo necessita de mais nutrientes (ALLEN e LEVINTON 2007), aumentando o custo metabólico para portar armamentos (O'BRIEN et al. 2019). Se músculos são importantes para vencer confrontos, esperaríamos que quanto mais músculo melhor, pois mais força será gerada. Porém, se músculos são custosos, só os indivíduos de melhor condição conseguirão manter esse componente. Por esses motivos, é possível que a musculatura seja um componente do armamento que dependa de condição.

Armamentos necessitam ser vantajosos mecanicamente para vencer confrontos por recursos, sendo a vantagem mecânica diretamente relacionada a aspectos biomecânicos (MCCULLOUGH et. al, 2014). Por exemplo, os besouros rinocerontes (*Dynastes hercules*) têm chifres longos na cabeça e no tórax que funcionam como uma

pinça para apertar e deslocar os adversários das árvores (MCCULLOUGH et al., 2014). A forma desses chifres é adaptada para suportar o estresse da briga, além de otimizar a força gerada pelo portador (MCCULLOUGH et al., 2014). Além disso, a vantagem mecânica está diretamente relacionada à forma que o armamento possui – armamentos com formas muito variáveis perdem a eficiência em sobrepujar oponentes (GOYENS et al. 2014). Então, para que o indivíduo ganhe confrontos a variação na forma do armamento da população deve ser baixa. A forma é apenas uma modificação das proporções de uma estrutura, ou seja, um “ajuste fino” ao tamanho do armamento (KLINGENBERG, 2016). Se a forma do armamento tem uma variabilidade restrita e são apenas modificações nas proporções do tamanho, o custo fisiológico em investir nessa forma deverá ser o mesmo que os traços não sexuais. Então, o armamento ser ou não mecanicamente vantajoso não seria afetado pelas condições do indivíduo. Somando esses fatores, o investimento na forma para vencer os confrontos não deve ser custoso ao macho. Se a forma não é um custo para o portador e a variabilidade do armamento é delimitada por sua biomecânica, então apesar de que tamanho e músculo devam ser dependentes de condição, a forma pode não ser que não seja.

Anfípodes de água doce possuem armamentos que são utilizados para vencer confrontos e garantir o acesso as fêmeas (WELLBORN e COTHTAN, 2007). Os machos de *Hyaella bonariensis* Bond-Buckup, Araujo e Santos 2008, por exemplo, utilizam o primeiro par de apêndices torácicos, os gnatópodos anteriores (daqui para frente “segurador”), para segurar a fêmea pelo segundo segmento coxal durante o período de guarda pré-copulatória. O segundo par de apêndices torácicos de machos, os gnatópodos posteriores (daqui para frente “armamento”) são utilizados como armamento em confrontos para evitar o roubo de fêmeas durante a guarda pré-copulatória (BOROWSKY, 1984; COTHRAN e JEYASINGH, 2010; CASTIGLIONI et al., 2016). O armamento é uma estrutura morfológica em formato de garra, com a ausência de um dedo fixo, em que o dactilo se fecha sobre o própodo (POORE, 2004, Figura 1B). As fêmeas também possuem dois pares de gnatópodos, mas esses são utilizados primariamente na alimentação, não possuindo função em nenhum aspecto sexual. Já foi demonstrado que o sucesso reprodutivo dos machos aumenta à medida que o tamanho do armamento aumenta (WELLBORN, 1995; COTHRAN e JEYASINGH, 2010). Além disso, a variabilidade de tamanho do segurador, armamento e de tamanho corporal dos machos de *Hyaella azteca* aumenta à medida que a disponibilidade de recursos diminui (COTHRAN e JEYASINGH, 2010). Esse aumento na variabilidade significa que em situações de baixa disponibilidade de recursos, apenas os machos de melhor condição

conseguem investir em tamanho por ele ser um custo. Porém, não se sabe como isso afeta o investimento na forma e no músculo. Assim, esperamos que o tamanho e músculo sejam dependentes de condição e, pelo custo, que apenas os machos em melhor condição consigam investir em ambos. Esperamos que a forma não seja dependente de condição, já que a forma é um “ajuste fino” do tamanho do armamento.

Métodos

Coleta de indivíduos e fotografias

Nós coletamos 94 fêmeas e 96 machos de *Hyalella bonariensis* utilizando uma rede de mão (malha de 250 μ m), em uma área rural denominada Portal do Roio, no município de Silveira Martins (29°39'25,14"S, 53°37'33,53"O). Após, levamos os indivíduos para o laboratório onde foram crioanestesiados e sacrificados. Para as fotografias, separamos a cabeça, os gnatópodos anteriores e posteriores dos indivíduos de ambos os sexos em lâminas de microscopia distintas. Seccionamos a cabeça na junção com o exoesqueleto do tórax, e seccionamos os gnatópodos anteriores e posteriores na junção da placa coxal com o exoesqueleto do tórax. Coramos a cabeça e ambos os pares de gnatópodos dos machos e fêmeas com rosa bengala para facilitar a visualização de músculos e contornos. Fixamos os gnatópodos anterior e posterior do lado direito em vista ventral em lâminas de microscopia, utilizando meio de Hoyer para fixação entre lâmina e lamínula (MOREK et. al., 2016). Para impermeabilizar as lâminas, utilizamos verniz vitral (Acrilex incolor, 37 ml).

Fotografias

Fotografamos a cabeça dos indivíduos sob uma escala milimétrica, utilizando uma lupa (Leica EZ4 HD) com uma câmera digital adaptada (OLYMPUS PEN E-PL1) e mensuramos o seu comprimento (medida de tamanho corporal; Edwards & Cowell, 1992). Ao finalizar as fotos da cabeça, nós as armazenamos em eppendorfs de 1,5 ml com álcool 70% e as depositamos na coleção científica do Núcleo de Estudos em Biodiversidade aquática da UFSM. Fotografamos cinco vezes os pares de gnatópodos anteriores e posteriores de ambos os sexos em um microscópio (Zeiss PrimoStar com AxioCam ERc5s), cada vez com um foco micrométrico diferente. Empilhamos as cinco fotos no programa Adobe Photoshop CC (Adobe Systems; Mountain View, CA), pois esse processo alinha e mescla os pontos mais nítidos das fotos em uma só, para que as

extremidades da estrutura fossem as mais nítidas possíveis. Como eram muitos indivíduos, automatizamos a repetição do processo de empilhamento usando um software *macro* (C language, <http://www.mouserecorder.com>). O processo de empilhamento resultou em 360 fotos (94 gnatópodos anteriores e 94 gnatópodos posteriores de fêmeas; 96 gnatópodos anteriores e 96 gnatópodos posteriores de machos) para as análises de morfometria geométrica. Posicionamos todos os gnatópodos em vista ventral. Como não há diferença entre o gnatópodo esquerdo e direito, nós usamos apenas os gnatópodo direito para as fotos. Para medirmos a área do músculo calculamos a área muscular corada pelo rosa-bengala nos gnatópodos anteriores e posteriores de ambos os sexos (Figura 1). Utilizamos como área muscular apenas os músculos corados em rosa que se prendem ao apódema do armamento (Figura 1). Todas as medidas foram realizadas com o auxílio do programa ImageJ (SCHNEIDER et al., 2012).

Morfometria geométrica

Nós digitalizamos seis marcos anatômicos (“*landmarks*”) e oito marcos pseudo-anatômicos (“*semilandmarks*”) para o gnatópodos anterior (segurador) e posterior (armamento) no programa TPSdig2 (ROHLF, 2015; Figura 1). *Landmarks* são considerados marcos anatômicos homólogos que representam características biológicas da forma e tamanho de estruturas homólogas (FORNEL e CORDEIRO-ESTRELA, 2012). Já os *semilandmarks* ou marcos pseudo-anatômicos são aqueles em que a homologia é menos confiável por se tratar de pontos dispostos equidistantes para cobrir uma distância de determinada região da estrutura (BOOKSTEIN, 1997). Os marcos anatômicos são as distâncias entre um conjunto de pontos em um plano cartesiano, que podem ser convertidos variáveis numéricas a partir de um referencial. Marcamos os *landmarks* 1 e 2 na junção do própodo com o carpo, os *landmarks* 3 e 4 na junção do própodo com dactilo e os *landmarks* 5 e 6 no tubérculo ao qual o dactilo pressiona. Ambos os conjuntos de pontos são sobrepostos em uma análise generalizada de Procrustes (GPA; ADAMS et al., 2013). Os *landmarks* e *semilandmarks* são sobrepostos, organizados em uma mesma escala de tamanho e rotacionados até todos os pontos estarem alinhados (BOOKSTEIN, 1997). Ao fazer isso, diminuimos a distância euclidiana entre os pontos da primeira até a última estrutura analisada (i.e., distância de Procrustes; ADAMS et al., 2013). Durante a sobreposição, os *semilandmarks* são deslocados para diminuir as diferenças de forma entre cada um dos indivíduos (ROHLF, 2015). O centroide é calculado como a raiz quadrada da soma das distâncias euclidianas de cada marco anatômico. Utilizamos o tamanho do centroide nas análises como equivalente da variável

de tamanho do gnatópodo. Realizamos todas as análises de morfometria geométrica utilizando o pacote "*geomorph*" do software R versão 3.5.0 (R core Team, 2018; ADAMS et al., 2013).

Medida de dependência de condição

Os trabalhos que testam a dependência de condição o fazem usando o tamanho relativo (relação entre traço e condição - inclinação e intercepto; ROHNER e BLANCKENHORN, 2018) como um guia. O tamanho relativo é usado em espécies que tem seu crescimento determinado a um único estágio da vida. Exemplos disso seriam em insetos holometábolos, em que os recursos utilizados para o desenvolvimento dos traços são aqueles disponíveis no início da metamorfose. Logo, a inclinação funciona como um indicador da magnitude de dependência (ROHNER e BLANCKENHORN, 2018). Porém, nos indivíduos com o crescimento indeterminado, como no caso dos crustáceos, no qual o desenvolvimento dos traços ocorre por um longo período e/ou crescem irregularmente apenas durante etapas ou estações de vida específicas e não sobrepostas, os indicadores de dependência de condição são mais complicados. Isso porque nesses casos os indivíduos podem retardar seu crescimento para aumentar sua condição durante o desenvolvimento do traço (ROHNER e BLANCKENHORN, 2018). Logo, o armamento do indivíduo que retarda o crescimento pode ser maior em comparação aos armamentos para indivíduos com a mesma média de tamanho corporal. Então, a variação de tamanhos dos armamentos na população (resíduos) será alta e a força da relação (tamanho do armamento com tamanho corporal) será baixa. Logo, quanto mais forte a relação entre armamento e condição (menos resíduos), menor vai ser a dependência de condição e vice-versa (Figura 2; análise dos resíduos). Espera-se que os componentes dependentes de condição tenham um tamanho relativo maiores que os demais traços e tenham mais resíduos.

Análises estatísticas

Nossa hipótese é que o tamanho e os músculos do segundo par de gnatópodos dos machos (armamento) seriam dependentes de condição, enquanto a forma não seria dependente de condição. Para isso, comparamos o armamento dos machos com os controles naturais, ou seja, o primeiro par de gnatópodos dos machos (segurador) e os gnatópodos das fêmeas. Como indicativo de condição, utilizamos o tamanho da cabeça. Já foi demonstrado que o tamanho da cabeça em *Hyalella* está correlacionado com sua massa corporal e o tamanho do cefalotórax (COTHRAN e JEYASINGH, 2010;

EDWARDS e COWELL, 1992).

Nossa primeira previsão é de que o centroide do armamento dos machos é relativamente (tamanho relativo) maior do que o centroide do segurador e do que ambos os gnatópodos homólogos correspondentes nas fêmeas (Figura 2). A segunda previsão é de que a área do músculo armamento dos machos é maior relativamente do que a área do músculo do segurador e do que a área dos gnatópodos homólogos das fêmeas (Figura 2). Para ambas as previsões, utilizamos um modelo generalizado de quadrados mínimos (GLS; PEKÁR e BRABEC, 2016). Para o teste de tamanho as variáveis foram: o tamanho do centroide como variável resposta e o comprimento da cabeça, o sexo e a identidade do gnatópodo como variáveis preditoras. Para os testes de área do músculo as variáveis foram: a raiz quadrada da área do músculo como variável resposta e o comprimento da cabeça, o sexo e a identidade do gnatópodo como variáveis dependentes. Usamos a função “*gls*” do pacote “*nlme*” no software R (PINHEIRO et al., 2017).

Nossa terceira previsão é de que o armamento dos machos tem uma maior variação em tamanho do que o segurador e do que os gnatópodos homólogos correspondentes nas fêmeas (Figura 2). Já a quarta previsão é de que o armamento tem uma maior variação de músculo do que o anterior e do que ambos os gnatópodos homólogos das fêmeas (Figura 2). Para testar a variação dos resíduos, nós realizamos um teste de Levene para ambas as previsões. Esperamos que a distribuição dos resíduos seja heterogênea e que a variância dos resíduos do armamento dos machos seja maior do que nos outros gnatópodos. Definimos como variável resposta os resíduos absolutos do modelo GLS. A variável preditora foi dividida em quatro categorias: a interação entre a identidade dos gnatópodos (segurador – gnatópodo anterior; ou armamento – gnatópodo posterior) e o sexo dos indivíduos. Fizemos o teste utilizando a função “*leveneTest*” do pacote “*car*” no software R (FOX, 2016).

Nossa quinta previsão é de que a forma do armamento não mudará conforme o gnatópodo cresce, e que a forma do armamento será diferente em relação ao segurador e aos gnatópodos da fêmea (Figura 2). Primeiro, ordenamos os valores da GPA usando uma análise de componentes principais (PCA) e determinamos visualmente se as formas do armamento, do gnatópodo segurador e os gnatópodos das fêmeas diferem substancialmente entre si. Em seguida, comparamos se a forma relativa entre os armamentos muda em relação a forma dos demais gnatópodos. Sendo os valores da GPA uma medida dependente multivariada, podemos ter alterações em relação ao número de modificações na forma entre as estruturas (i.e., magnitude) e/ou modificações em relação à maneira com a qual a forma muda, tendo ângulos diferentes de modificação conforme

o animal cresce (i.e., direção). Se a forma não for dependente de condição, esperamos a forma do armamento seja semelhante e não tenha modificações em comparação aos demais gnatópodos, independentemente do tamanho corporal dos indivíduos (condição). Esperamos não encontrar diferenças entre a magnitude e a direção das inclinações de ambos os gnatópodos de machos e fêmeas. Para isso, fizemos uma ANOVA de Procrustes, utilizando os valores da GPA como variáveis respostas e o centroide (em log), o sexo e a identidade do gnatópodo como variáveis preditoras (GOODALL, 1991). Para testar se há uma diferença entre os investimentos e se era na magnitude ou na direção da inclinação, usamos a função “*advanced.procD.lm*”. Ambas as funções estão no pacote “*geomorph*” do programa R.

Nossa sexta previsão era de que a forma seria menos variável nos armamentos do que no segurador dos machos e do que nos gnatópodos homólogos das fêmeas. Nós esperávamos que a forma do armamento dos machos tivesse menos resíduos em relação a forma consenso do que os demais gnatópodos. Para isso, nós fizemos um teste de disparidade morfológica para testarmos a variação na forma entre os gnatópodos. Essa análise utiliza os resíduos fornecidos pela ANOVA de Procrustes em um teste par a par entre os gnatópodos. Para isso, utilizamos a função “*morphol.disparity*” do pacote “*geomorph*”.

Resultados

Tamanho do centroide dos armamentos

O centroide do armamento dos machos foi de $6,29 \pm 0,12$ (média \pm DP), enquanto para o segurador foi $5,36 \pm 0,08$. Para as fêmeas, o centróide do gnatópodo posterior foi $5,29 \pm 0,08$ e para o gnatópodo anterior foi $5,13 \pm 0,08$. O armamento tem tamanho maior que o gnatópodo segurador dos machos (Figura 3; Tabela 1), e também é maior que ambos os gnatópodos das fêmeas (Figura 3; Tabela 1). Porém, o tamanho relativo do armamento não é maior do que o segurador ou que os gnatópodos das fêmeas (Figura 3; Tabela 1). O tamanho relativo do segurador das fêmeas também é semelhante quando comparados a ambos os gnatópodos das fêmeas (Figura 3; Tabela 1). A variação de tamanho do armamento dos machos foi maior do que a variação de tamanho do gnatópodo segurador e dos gnatópodos das fêmeas (Levene; $gl = 3$, $F = 6,54$; $p < 0,001$; Figura 4).

Musculatura dos armamentos

A área do músculo do armamento dos machos foi $0,052 \pm 0,013 \text{ mm}^2$ (média \pm DP), enquanto para o gnatópodo segurador foi $0,004 \pm 0,001 \text{ mm}^2$. Para as fêmeas, a média encontrada para o gnatópodo posterior foi $0,003 \pm 0,0006 \text{ mm}^2$ e para o gnatópodo anterior foi $0,002 \pm 0,0006 \text{ mm}^2$. O armamento dos machos tem uma musculatura maior do que o gnatópodo segurador e do que ambos os gnatópodos das fêmeas (Figura 5; Tabela 2). A musculatura do armamento tem uma variação maior do que a musculatura do gnatópodo segurador e do que os gnatópodos correspondentes nas fêmeas (Levene; $gl = 3$, $F = 52,30$; $p < 0,001$; Figura 6). A variação do gnatópodo segurador é semelhante a variação de ambos os gnatópodos (anterior e posterior) das fêmeas.

Forma dos armamentos

De acordo com a PCA (Figura 7), a forma do armamento dos machos é visualmente diferente da forma do gnatópodo segurador dos machos e das formas dos gnatópodos das fêmeas. O primeiro eixo separou a forma do gnatópodo posterior, enquanto o segundo eixo separa a forma dos gnatópodos anterior e posterior, sendo que o armamento ficou no quadrante negativo enquanto os seguradores ficaram no quadrante positivo. Com relação às modificações em forma, nós não encontramos diferença na forma relativa dos armamentos (o quanto à forma muda conforme o gnatópodo cresce) em comparação ao gnatópodo segurador e aos gnatópodos correspondentes nas fêmeas (Tabela 3a). Porém, o armamento e o gnatópodo segurador têm ângulos de modificação diferentes em relação aos gnatópodos homólogos correspondentes nas fêmeas (Tabela 3b). Já a variação da forma do armamento (resíduos de Procrustes = 0,0020; $p < 0,001$) é menor do que a variação do gnatópodo segurador (0,0042) e menor do que em ambos os gnatópodos das fêmeas (anterior: 0,0039 e posterior: 0,0044).

Discussão

O armamento possui tamanho e musculatura relativa maior que os demais gnatópodos, o que sugere que o tamanho e a musculatura dos armamentos são dependentes de condição, enquanto que a forma não é. Primeiro, apesar do tamanho relativo do armamento ser semelhante aos demais, ele é maior e mais variável que o segurador e que os gnatópodos das fêmeas. Já foi demonstrado que nos casos em que o armamento não é utilizado como sinal de qualidade para as fêmeas, não é esperado que a inclinação seja diferente, mas somente que o tamanho do armamento seja diferente de

outras características do portador (MCCULLOUGH et al., 2016). Levando em consideração esses dois fatores e que a ideia de dependência de condição para o tamanho do gnatópodo já tenha sido demonstrada para outras espécies do gênero *Hyaella* (COTHRAN e JEYASINGH, 2010), temos uma soma de evidências que sugerem que tamanho do armamento de *H. bonariensis* também é dependente de condição. Segundo os indivíduos têm uma musculatura relativa do armamento maior e mais variável que a musculatura relativa dos demais gnatópodos. Esses resultados sugerem que a musculatura também é dependente de condição. Terceiro, nossos resultados indicam que a forma do armamento não se modifica e que não é tão variável quanto esperado teoricamente para que seja considerado um traço dependente de condição. Então, o que temos com esses três principais resultados é que diferentes componentes do armamento apresentam diferentes sensibilidades ao estresse. A seguir, discutiremos as implicações dessas diferenças para o armamento.

Tamanho e Músculo

A maioria dos traços de um indivíduo tem seu desenvolvimento afetado em certo nível por situações de estresse e pouco acesso a recurso (ROHNER e BLANCKENHORN, 2018). Porém, o desenvolvimento de traços dependentes de condição é bem mais sensível a essas situações (BONDURIANSKY e ROWE, 2005). Como o tamanho e a musculatura são dependentes de condição, ambos os componentes irão ter seu desenvolvimento comprometido (ROWE e HOULE, 1996). Então, indivíduos com gnatópodo grande também serão aqueles com mais músculos e vice-versa. Isso pode indicar que não existam sinais desonestos em confrontos entre machos de *H. bonariensis*. Durante e/ou antes dos confrontos os indivíduos podem blefar sobre sua condição para que o adversário desista antes da interação escalar para agressão física. Porém, se não há armamentos grandes com músculos grandes, não há blefe. O tamanho do gnatópodo pode servir como indicativo de habilidade de luta do indivíduo (PARKER, 1974). Além disso, como o tamanho e o músculo estão correlacionados a condição, não se sabe qual a importância de cada um durante os confrontos e durante a escolha da fêmea. Seria interessante avaliar como os indivíduos de *H. bonariensis* tomam suas decisões durante confrontos, e como o gnatópodo influencia nisso.

Forma

Com relação à forma dos armamentos, a variação encontrada foi menor do que em

relação aos gnatópodos seguradores e aos traços homólogos nas fêmeas. Devido à relação forma e função, o gnatópodo posterior dos machos deve ter sua forma restringida para que não perca sua vantagem mecânica. Muito provavelmente, essa perda de vantagem mecânica é um custo que causaria desvantagens ao afetar a chance de vencer nos confrontos, não trazendo benefícios ao indivíduo (MCCULLOUGH et al., 2014). Pode-se sugerir que com os custos de não vencer os confrontos e não ter acesso aos recursos, é possível que a seleção sexual sobre a forma seja estabilizada. Além disso, se a forma não está dependendo da condição do indivíduo, então toda a variação existe na forma do armamento é herdada geneticamente (MARROIG e CHEVERUD, 2004). Se a forma está sendo herdada geneticamente e a variação de formas do armamento de *H. bonariensis* é baixa, isso pode estar gerando especiação entre diferentes populações ao longo do tempo evolutivo.

Diversificação de armamentos

O tamanho e músculo parecem estar correlacionados por serem dependentes de condição. A exposição a situações de estresse que alterem a condição do indivíduo devem causar um aumento na variabilidade desses dois componentes e não da forma em si (BONDURIANSKY e ROWE, 2005). Como o tamanho e o músculo tem inerentemente mais variabilidade, justamente por ela estar sendo causada tanto por fatores genéticos quanto pela dependência de condição, é possível esperar que ao longo do tempo evolutivo a seleção favoreça uma maior diversificação desses componentes. Isso porque além de toda a variação genética, há também a magnitude de dependência de condição que está sendo passada pelas gerações. Logo, o tamanho e a musculatura dos armamentos devem estar evoluindo mais rapidamente do que a forma. Se usarmos como exemplo as espécies de besouro da família Lucanidae (Figura 8), a diferença maior que pode ser observada na figura é na variabilidade de tamanhos desses armamentos e não da forma (Emlen, 2008). Se observarmos atentamente, todos os armamentos apresentam diferenças em seus tamanhos, podendo ser possível até categorizar esses indivíduos. Então, é possível que esse descompasso entre dependência de condição e não dependência gere a diversidade encontrada nos armamentos.

Em conclusão, encontramos diferentes resultados para o tamanho, a musculatura e a forma do armamento em *H. bonariensis*. O tamanho e a musculatura do armamento são dependentes de condição, enquanto a forma não é. Possivelmente, traços em que o investimento no seu desenvolvimento é essencial para o benefício do indivíduo, mas que

sejam custosos, acabam sendo dependentes de condição. Isso porque a dependência de condição acaba permitindo uma flexibilização desse investimento para que o indivíduo de pior condição ainda tenha chance de ter algum sucesso reprodutivo, mesmo com poucos recursos. Nossos diferentes resultados para os três componentes do armamento sugerem que a seleção sexual deve estar atuando separadamente nesses componentes. Como os componentes têm diferentes funções no confronto e diferentes custos, a expressão fenotípica desses traços deve ser diferente.

Referências

- ADAMS, D. C.; ROHLF, F. J.; SLICE, D. E. A field comes of age: geometric morphometrics in the 21st century. **Hystrix**, v. 24, n. 1, p. 7-14, 2013.
- ALLEN, B. J.; LEVINTON, J. S. Costs of bearing a sexually selected ornamental weapon in a fiddler crab. **Functional Ecology**, v. 21, n. 1, p. 154-161, 2007.
- ANDERSSON, M. B. Sexual selection, natural selection and quality advertisement. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 17, n. 4, p. 375-393, 1982.
- ANDERSSON, M. B. Sexual selection. **Princeton: Princeton University Press**, 1994.
- ARNOLD, S. J. Morphology, performance and fitness. **American Zoologist**, v. 23, n. 2, p. 347-361, 1983.
- BONDURIANSKY, R. The evolution of condition-dependent sexual dimorphism. **The American Naturalist**, v. 169, n. 1, p. 9-19, 2007a.
- BONDURIANSKY, R. Sexual selection and allometry: a critical reappraisal of evidence and ideas. **Evolution**, v. 61, n. 4, p. 838-849, 2007b.
- BONDURIANSKY, R.; ROWE, L. Sexual selection, genetic architecture, and the condition dependence of body shape in the sexually dimorphic fly *Prochyliza xanthostoma* (Piophilidae). **Evolution**, v. 59, n. 1, p. 138-151, 2005.
- BONDURIANSKY, R.; DAY, T. The evolution of static allometry in sexually selected traits. **Evolution**, v. 57, n. 11, p. 2450-2458, 2003.
- BOOKSTEIN, F.L. Morphometric tools for landmark data: Geometry and Biology. **Cambridge: Cambridge University Press**, p. 435, 1997.
- BOROWSKY, B. The use of the males' gnathopods during precopulation in some gammaridean amphipods. **Crustaceana**, v. 47, n. 3, p. 245-250, 1984.
- BYWATER, C.; WHITE, C. R.; WILSON, R. Metabolic incentives for dishonest signals of strength in crustaceans. **Journal of Experimental Biology**, v. 217, p. 2848-2850, 2014.
- CASTIGLIONI, D. D. S. et al. P. Population dynamics of a freshwater amphipod from South America (Crustacea, Amphipoda, Hyalellidae). **Nauplius**, v. 24, 2016.
- COTHRAN, R. D.; JEYASINGH, P. D. Condition dependence of a sexually selected trait in a crustacean species complex: importance of the ecological context. **Evolution: International Journal of Organic Evolution**, v. 64, n. 9, p. 2535-2546, 2010.
- COTTON, S.; FOWLER, K.; POMIANKOWSKI, A. Do sexual ornaments demonstrate heightened condition-dependent expression as predicted by the handicap hypothesis? **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 271, p. 1541, p. 771, 2004.
- EDWARDS, T. D.; COWELL, B. C. Population dynamics and secondary production of *Hyalella azteca* (Amphipoda) in Typha stands of a subtropical Florida lake. **Journal of the North American Benthological Society**, v. 11, n. 1, p. 69-79, 1992.

- EMLEN, D. J. The evolution of animal weapons. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 39, p. 387–413, 2008.
- FORNEL, R.; CORDEIRO-ESTRELA, P. Morfometria geométrica e a quantificação da forma dos organismos. **Temas em Biologia: Edição comemorativa aos 20 anos do Curso de Ciências Biológicas e aos 5 anos do PPG-Ecologia da URI Campus de Erechim**, v. 20, p. 101-120, 2012.
- FOX, J. Applied regression analysis and generalized linear models. **California: Sage Publications**, 2016.
- GERALD, G. W.; THIESEN, K. E. Locomotor hindrance of carrying an enlarged sexually selected structure on inclines for male fiddler crabs. **Journal of Zoology**, v. 294, n. 2, p. 129-138, 2014.
- GOODALL, C. Procrustes methods in the statistical analysis of shape. **Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Methodological)**, p. 285-339, 1991
- GOYENS, J. et. al. Biomechanical determinants of bite force dimorphism in *Cyclommatus metallifer* stag beetles. **The Journal of Experimental Biology**, v. 217, p. 1065-1071, 2014.
- KLINGENBERG, C. P. Size, shape, and form: concepts of allometry in geometric morphometrics. **Development Genes and Evolution**, v. 226, n. 3, p. 113-137, 2016.
- MARROIG, G.; CHEVERUD, J. M. Did natural selection or genetic drift produce the cranial diversification of neotropical monkeys? **The American Naturalist**, v. 163, n. 3, p. 417-428, 2004.
- MCCULLOUGH, E. L. et. al. Variation in the allometry of exaggerated rhinoceros beetle horns. **Animal Behaviour**, v. 109, p. 133-140, 2015.
- MCCULLOUGH, E. L.; WEINGARDEN, P. R.; EMLLEN, D. J. Costs of elaborate weapons in a rhinoceros beetle: how difficult is it to fly with a big horn? **Behavioral Ecology**, v. 23, n. 5, p. 1042-1048, 2012.
- MCCULLOUGH, E. L.; TOBALSKE, B. W.; EMLLEN, D. J. Structural adaptations to diverse fighting styles in sexually selected weapons. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 111, n. 40, p. 14484-14488, 2014.
- MCCULLOUGH, E. L.; MILLER, C. W.; EMLLEN, D. J. Why sexually selected weapons are not ornaments. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 31, n. 10, p. 742-751, 2016.
- MCLAIN, D. K. et al. Performance capacity of fiddler crab males with regenerated versus original claws and success by claw type in territorial contests. **Ethology, Ecology & Evolution**, v. 22, n. 1, p. 37-49, 2010.
- MOREK, W. et al. An experimental test of eutardigrade preparation methods for light microscopy. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 178, n. 4, p. 785-793, 2016.
- O'BRIEN, D. M. et al. On the evolution of extreme structures: static scaling and the function of sexually selected signals. **Animal Behaviour**, v. 144, p. 95-108, 2018.

- PARKER, G. A. et al. Sexual selection and sexual conflict. **Sexual Selection and Reproductive Competition in Insects**, v. 123, p. 166, 1979.
- PEKÁR, S., BRABEC, M. Marginal models via GLS: A convenient yet neglected tool for the analysis of correlated data in the behavioural sciences. **Ethology**, v.122, p. 621-631, 2016.
- PINHEIRO J. et al.; R Core Team. nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. **R package version**, v. 3, p.1-131, 2017.
- POORE, G. C. B. Marine Decapod Crustacea of southern Australia: a guide to their identification. **CSIRO Publishing**, 2004.
- ROHLF, F. J. The tps series of software. **Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy**, v. 26, n. 1, p. 9-12, 2015.
- ROHNER, P. T.; BLANCKENHORN, W. U. A Comparative study of the role of sex-specific condition dependence in the evolution of sexually dimorphic traits. **The American Naturalist**, v.192, n. 6, p. E000–E000, 2018.
- ROWE, L.; HOULE, D. The lek paradox and the capture of genetic variance by condition dependent traits. **Proceedings of the Royal Society of London B**, v. 263, n. 1375, p. 1415-1421, 1996.
- SCHNEIDER, C. A.; RASBAND, W. S.; ELICEIRI, K. W. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. **Nature methods**, v. 9, n. 7, p. 671, 2012.
- R core TEAM, R. C.: A Language and Environment for Statistical Computing. **R Foundation for Statistical Computing**. 2018.
- VIEIRA, M. C.; PEIXOTO, P. E. C. Winners and losers: a meta-analysis of functional determinants of fighting ability in arthropod contests. **Functional Ecology**, v. 27, n. 2, p. 305-313, 2013.
- WELLBORN, G. A. Determinants of reproductive success in freshwater amphipod species that experience different mortality regimes. **Animal Behaviour**, v. 50, n. 2, p. 353-363, 1995.
- WELLBORN, G. A. Trade-off between competitive ability and antipredator adaptation in a freshwater amphipod species complex. **Ecology**, v. 83, n. 1, p. 129-136, 2002.
- WELLBORN, G. A.; COTHRAN, R. D. Ecology and evolution of mating behavior in freshwater amphipods. **Evolutionary ecology of social and sexual systems**. **Oxford University Press, Oxford**, p. 147-167, 2007.

FIGURAS

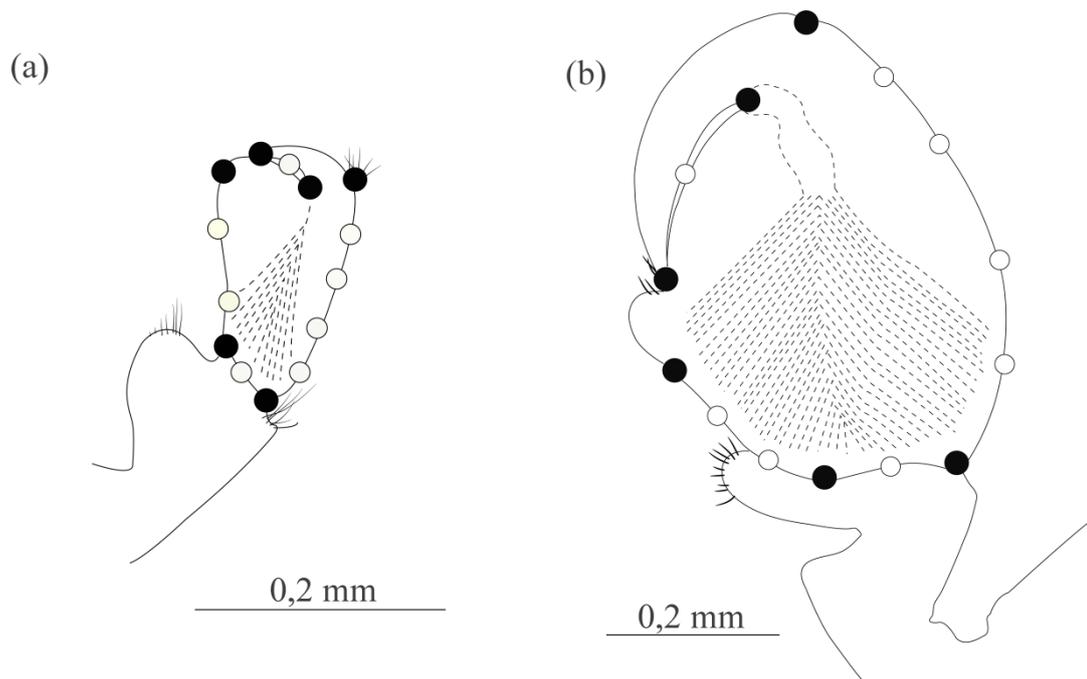


Figura 1. Desenho esquemático do gnatópodo segurador (A) e do armamento dos machos (B). Círculos escuros representam *landmarks*, e os círculos claros *semilandmarks*. Determinamos como a área muscular a área da massa muscular representada pelas linhas pontilhadas que se prende ao apódema, e está dentro do própodo de todos os gnatópodos amostrados.

O que esperamos para os diferentes componentes do armamento?

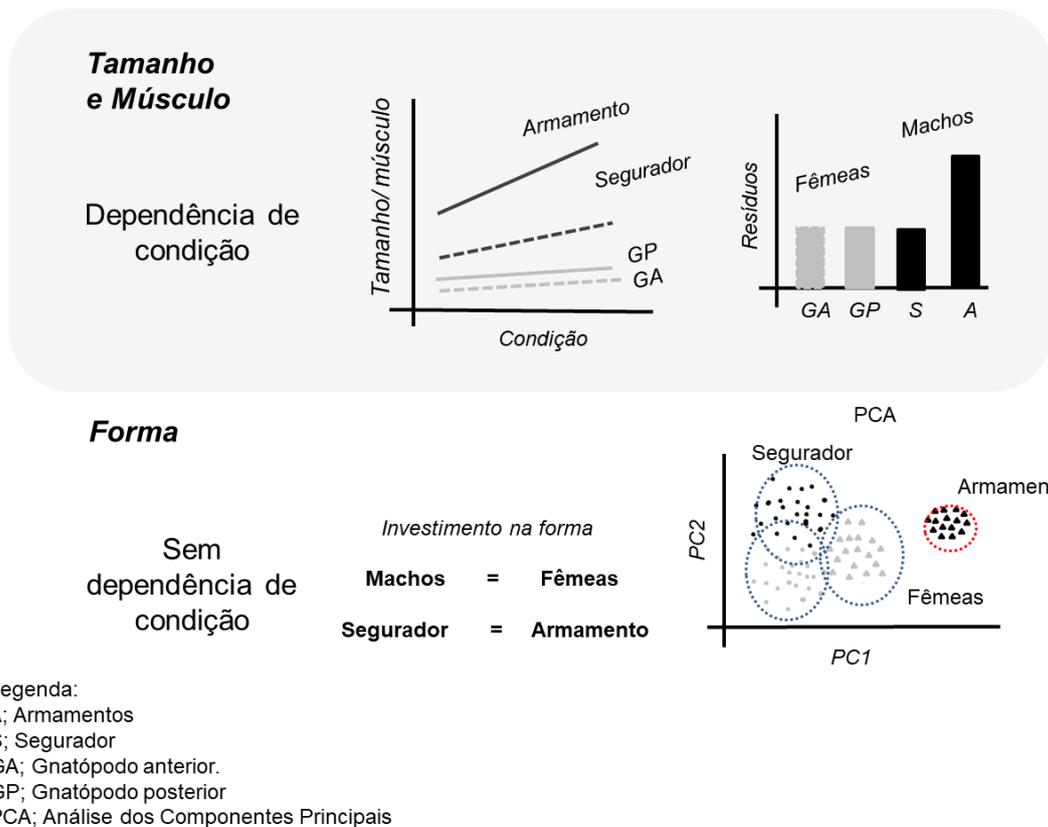


Figura 2. Descrição esquemática do trabalho. Primeiro testamos se os armamentos dos machos apresentam um tamanho relativo maior que o segurador e os gnatópodos da fêmea (inclinação e intercepto); testamos se a variação de tamanhos (ou seja, se a quantidade de resíduos ou variância) é maior no armamento do macho, em relação ao segurador e aos da fêmea. Segundo, fizemos os mesmos testes para a musculatura do armamento (inclinação e intercepto) e para variação de musculatura. Terceiro testamos o investimento na forma do armamento será igual em relação aos demais gnatópodos (ou seja, se as modificações em forma serão as mesmas entre os gnatópodos); Testamos se a forma do armamento seria menos variável do que os demais gnatópodos (nós esperamos que a dispersão dos pontos no armamento, os círculos em pontilhado, seja menor nos armamentos; esperamos também encontrar valores menores de disparidade morfológica para o armamento em relação ao segurador e aos gnatópodos das fêmeas).

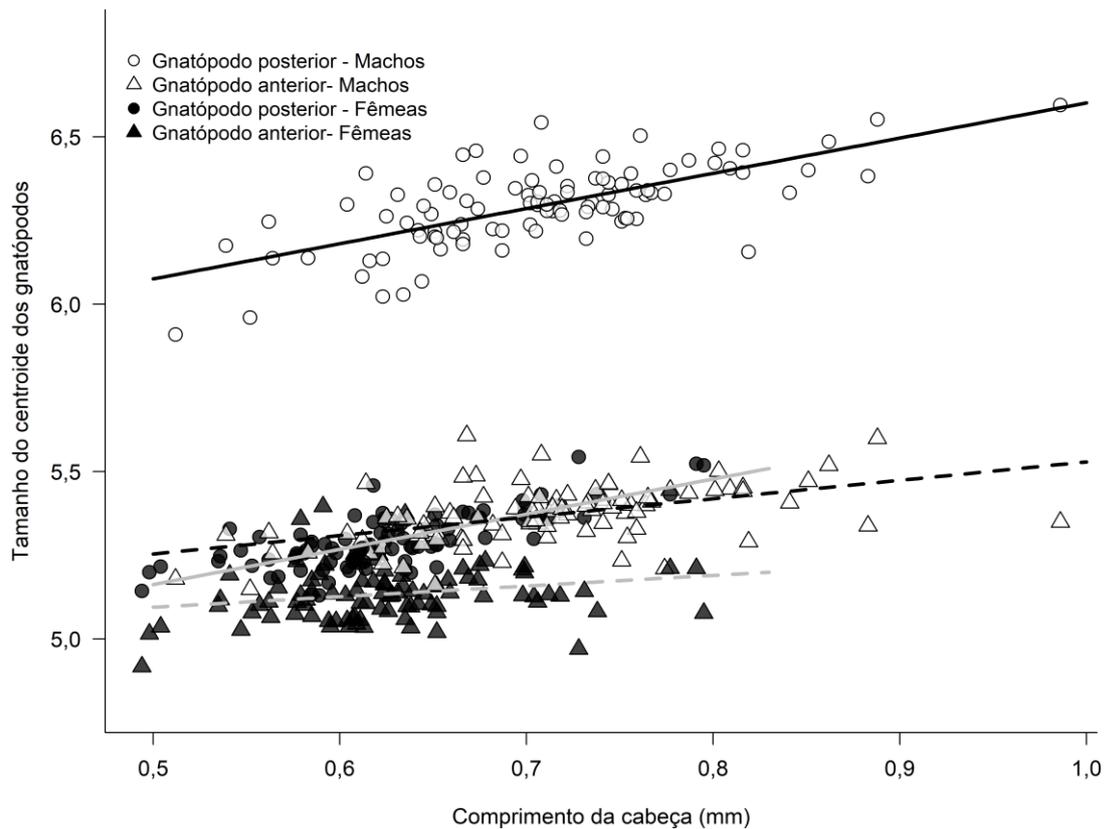


Figura 3. Relação entre o comprimento da cabeça e tamanho do centroide dos gnatópodos. Gnatópodo posterior representado pela linha contínua, enquanto que o anterior é pela linha pontilhada. A linha de cor preta representa os machos e as linhas de cor cinza as fêmeas. O tamanho do armamento dos machos é maior do que o segurador e do que os gnatópodos correspondentes nas fêmeas. O tamanho relativo do armamento não é diferente do que o tamanho relativo do gnatópodo segurador.

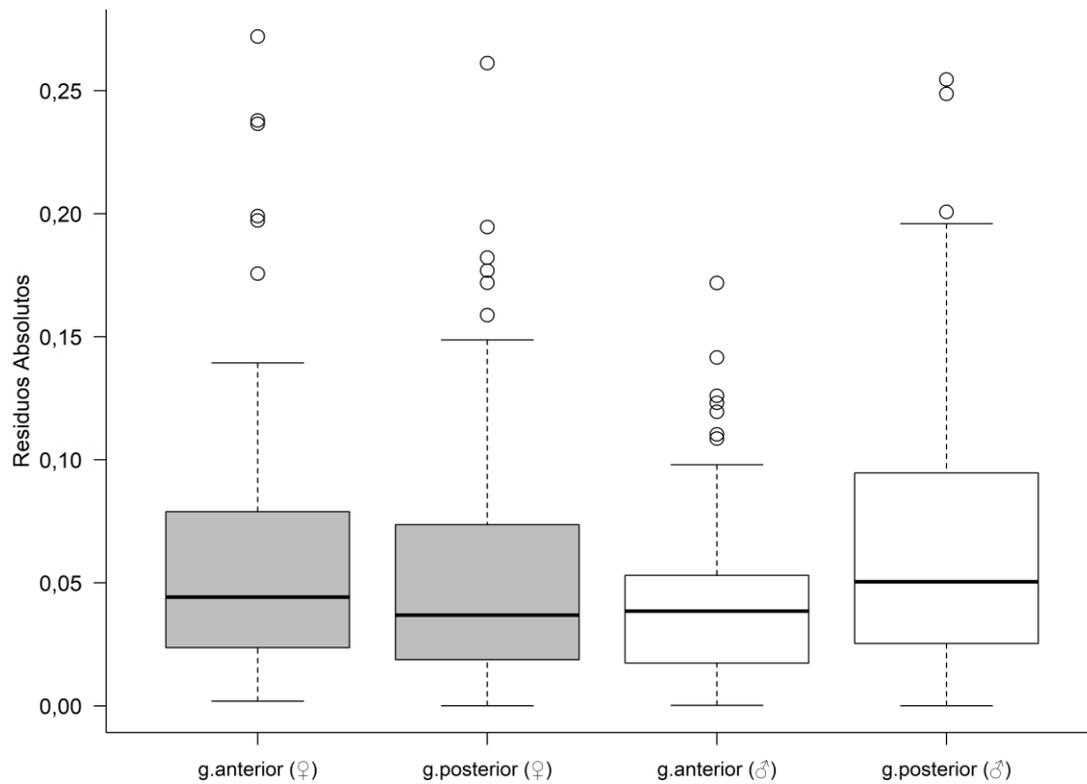


Figura 4. Resíduos absolutos da relação entre tamanho do centroide dos gnatóporos anterior e posterior e tamanho da cabeça. As cores em cinza representam os valores de resíduos das fêmeas, enquanto que os valores em branco representam os resíduos dos machos. A quantidade dos resíduos dos armamentos dos machos é maior e diferente do que o gnatópodo segurador e maior do que a do gnatópodo posterior das fêmeas.

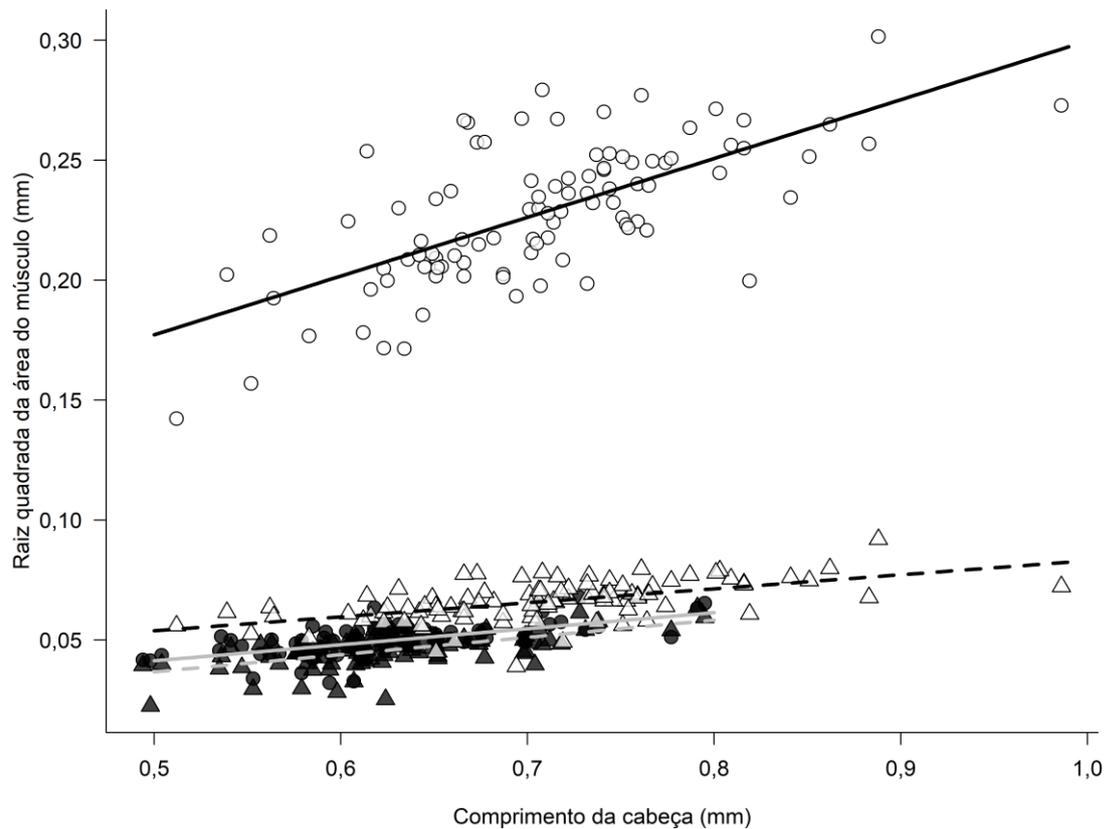


Figura 5. Relação entre o comprimento da cabeça e a raiz quadrada da área do músculo dos gnatópodos (mm). Gnatópodo posterior representado pela linha contínua, enquanto que o anterior é pela linha pontilhada. A linha de cor preta representa os machos e as linhas de cor cinza as fêmeas. A musculatura relativa do armamento é maior que o encontrado no gnatópodo segurador e em ambos os gnatópodos correspondentes nas fêmeas.

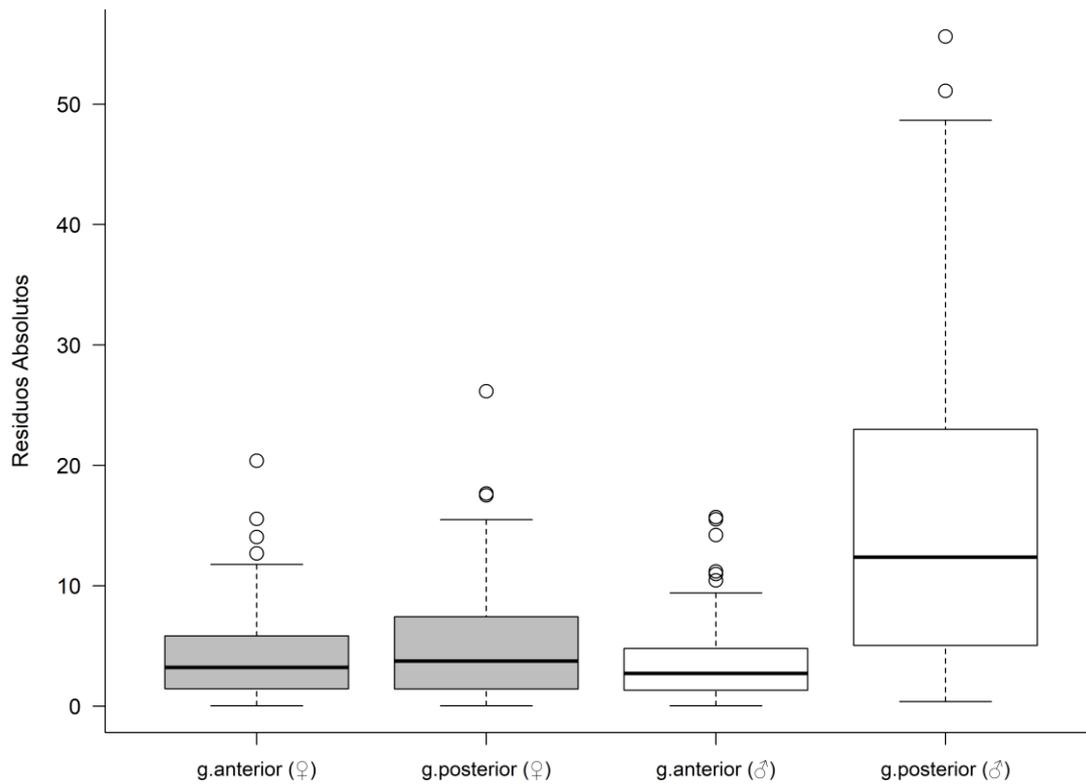


Figura 6. Resíduos absolutos da relação entre raiz quadrada da área do músculo e tamanho da cabeça dos pares de gnatópodos (g. anterior e g. posterior). As cores em cinza representam os valores de resíduos das fêmeas, enquanto que os valores em branco representam os resíduos dos machos. A quantidade dos resíduos da musculatura do armamento é maior do que a dos demais gnatópodos.

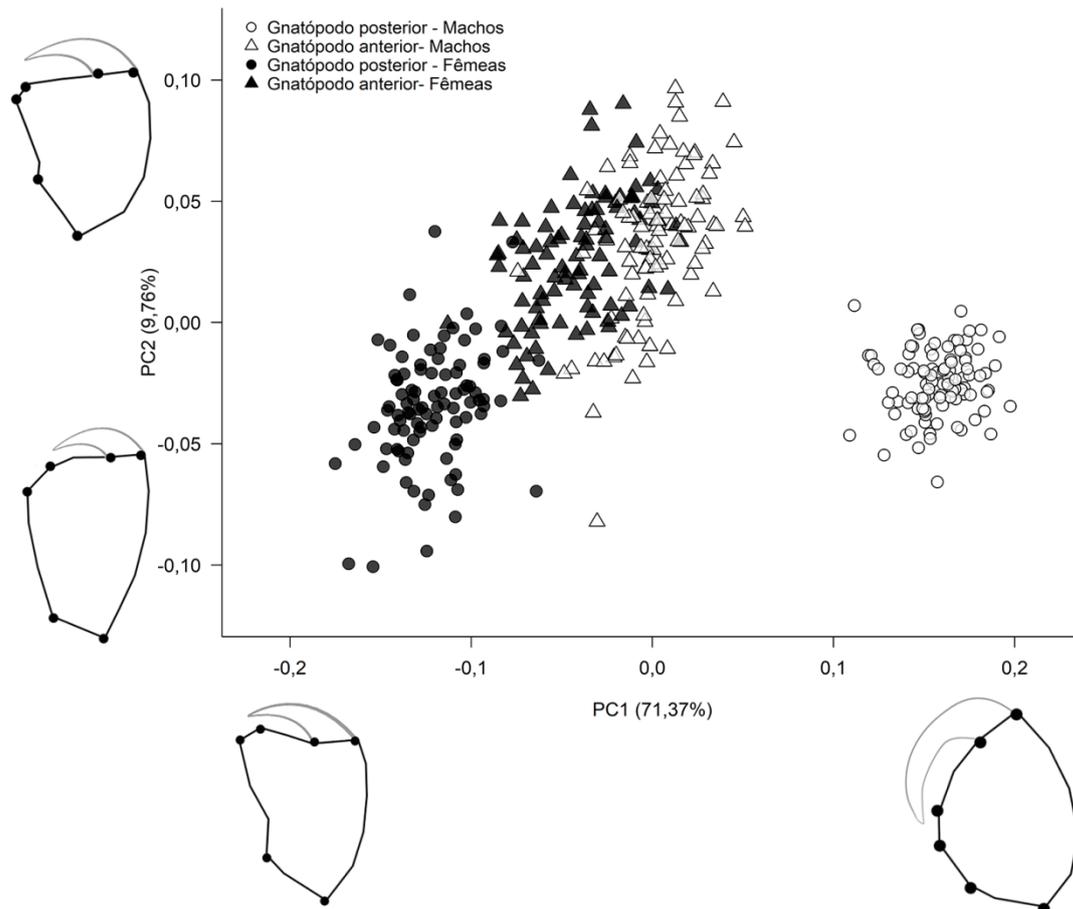


Figura 7. Análise de componentes principais; PC1 separou o gnatópodo posterior dos machos, o armamento, do gnatópodo posterior da fêmea e dos anteriores de ambos os sexos. Enquanto o PC2 separou as formas dos gnatópodos posteriores dos anteriores de ambos os sexos. Os contornos de forma próximos aos eixos representam as formas consenso dos mínimos e máximos de cada um dos eixos. Os pontos representam os a posição dos “*landmarks*” em cada uma das formas. Os dactilos em cinza são meras representações gráficas baseadas em uma imagem real de gnatópodo que mais se aproximou do consenso, eles foram representados apenas para ajudar na interpretação das imagens.

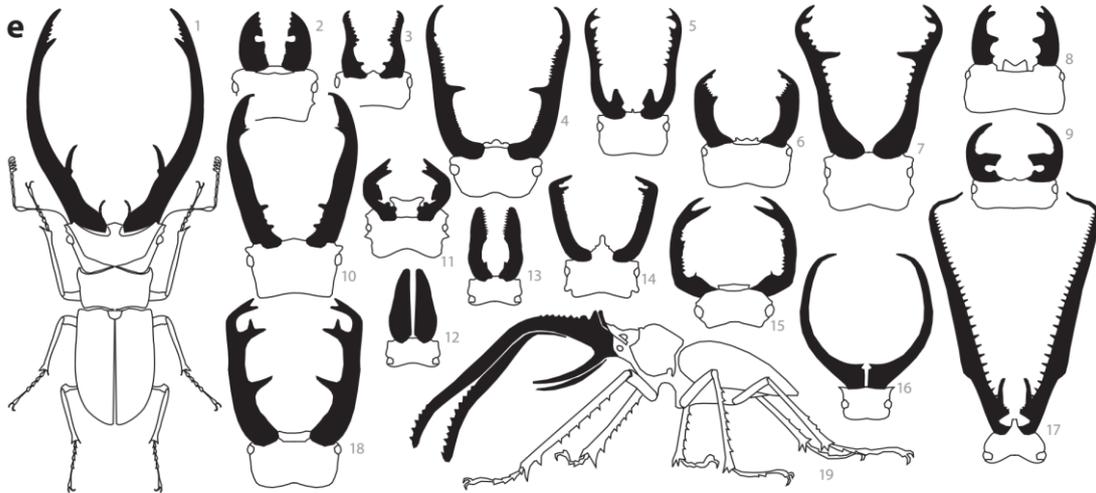


Figura 8. Besouros da família Lucanidae. Figura esquemática para exemplificar a diversidade de armamentos. A diferença maior que pode ser observada na figura é na variabilidade de tamanhos desses armamentos e não da forma. 1, *Cyclommatus elaphus*; 2, *Odontolabis latipennis*; 3, *Prosopocoilus serricornis*; 4, *Hexarthrius mandibularis*; 5, *P. bison*; 6, *Dorcus titanus*; 7, *P. giraffa*; 8, *D. alcides*; 9, *Aegus punctipennis*; 10, *Cyclommatus giraffa*; 11, *Mesotopus tarandus*; 12, *Colophon primosi*; 13, *P. sericeus*; 14, *Weinreichius perroti*; 15, *Rhaetulus speciosus*; 16, *Sphaenognathus feisthameli*; 17, *Chiasognathus grantii*; 18, *O. femoralis*; 19, *Chiasognathus grantii*. Figura retirada de Emlen, D. J. (2008).

TABELAS

Tabela 1. Resultado do modelo GLS do tamanho do armamento dos machos com o tamanho do segurador e dos gnatópodos homólogos nas fêmeas. O centroide foi a variável resposta enquanto que o tamanho corporal, o sexo e a identidade do gnatópodo foram as variáveis preditoras. A abreviação G. significa gnatópodo. Valores do intercepto e inclinação com os intervalos de confiança, graus de liberdade, valores de F e o valor de P para cada estrutura. Os valores de p abaixo de 0,05 significam que os valores encontrados na estimativa são diferentes ao compararmos as estruturas e que os valores encontrados não são ao acaso.

Apêndice	Estimativas	Estimativa (IC 2,5%; 97,5%)	gl (380)	F	p
(a) Machos					
Armamento	Intercepto	5,54 (4,62; 6,46)	1	1550,1	<0,001
Armamento	Inclinação	1,05 (-0,36; 2,45)	1	1	0,31
Segurador	Intercepto	4,97 (4,57; 5,37)	1	2672,3	<0,001
Segurador	Inclinação	0,55 (-0,07; 1,16)	1	0,2	0,63
(b) Fêmeas					
G. posterior	Intercepto	4,63 (4,24; 5,03)	1	3797,9	<0,001
G. posterior	Inclinação	1,05 (0,42; 1,66)	1	839	<0,001
G. anterior	Intercepto	4,93 (4,75; 5,11)	1	2169020,9	<0,001
G. anterior	Inclinação	0,31 (0,03; 0,59)	1	2160,4	<0,001

Tabela 2. Resultado do modelo GLS da musculatura do armamento dos machos com o tamanho do segurador e dos gnatópodos homólogos nas fêmeas. A raiz quadrada da área do músculo foi a variável resposta enquanto que o tamanho corporal, o sexo e a identidade do gnatópodo foram as variáveis preditoras. A abreviação G. significa gnatópodo. Valores do intercepto e inclinação com os intervalos de confiança, graus de liberdade, valores de F e o valor de P para cada estrutura. Os valores de p abaixo de 0,05 significam que os valores encontrados na estimativa são diferentes ao compararmos as estruturas e que os valores encontrados não são ao acaso.

Apêndice	Estimativas	Estimativa (IC 2,5%; 97,5%)	gl (380)	F	p
(a) Machos					
Armamento	Intercepto	0,054 (-0,035; 0,144)	1	3542,26	<0,001
Armamento	Inclinação	0,245 (0,110; 0,379)	1	35,67	<0,001
Segurador	Intercepto	0,024 (-0,005; 0,054)	1	975,44	<0,001
Segurador	Inclinação	0,058 (0,012; 0,104)	1	0,44	0,50
(b) Fêmeas					
G. posterior	Intercepto	0,007 (-0,020; 0,036)	1	733,38	<0,001
G. posterior	Inclinação	0,066 (0,021; 0,112)	1	670,31	<0,001
G. anterior	Intercepto	0,0007 (-0,011; 0,012)	1	28326,63	<0,001
G. anterior	Inclinação	0,07 (0,052; 0,091)	1	1039,57	<0,001

Tabela 3. Resultados da ANOVA Procrustes, em que usamos as coordenadas de Procrustes (forma) como variável dependente, enquanto o centroide (em log), o sexo e a identidade do gnatópodo como variáveis independentes. As colunas e linhas estão divididas pelo tipo gnatópodo (G.) e pelo sexo do indivíduo. (a) Tabela contendo as comparações par a par para a magnitude do vetor (o comprimento do vetor, ou a quantidade de mudança de forma por tamanho). A diagonal superior indica os tamanhos dos efeitos e a diagonal inferior os valores p. Valores em negrito são significativos. (b) Tabela contendo as comparações pareadas para a direção dos vetores (ou seja, a direção geral na qual a forma está mudando em um formato / plano cartesiano). A diagonal superior indica os tamanhos dos efeitos e a diagonal inferior os valores p.

(a) Magnitude do vetor	G. anterior; fêmea	G. posterior; fêmea	G. anterior; macho	G. posterior; macho
G. anterior; fêmea	-	0,4773	-1,1642	-4,1961
G. posterior; fêmea	0,2803	-	0,6906	-3,9795
Segurador; macho	0,9156	0,3065	-	-3,9050
Armamento; macho	1,0000	0,9999	1,0000	-
(b) Direção do vetor	G. anterior; fêmea	G. posterior; fêmea	G. anterior; macho	G. posterior; macho
G. anterior; fêmea	-	1,1554	4,4234	4,9427
G. posterior; fêmea	0,1307	-	1,8189	3,7520
Segurador; macho	0,0003	0,0030	-	2,7781
Armamento; macho	0,0002	0,0003	0,0025	-

4. REFERÊNCIAS GERAIS

- ANDERSSON, M. B. Sexual selection, natural selection and quality advertisement. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 17, n. 4, p. 375-393, 1982.
- ANDERSSON, M. B. Sexual selection. **Princeton: Princeton University Press**, 1994.
- ANDERSSON, M.; SIMMONS, W. Sexual selection and mate choice. **Trends in ecology & evolution**, v. 21, n. 6, p. 296-302, 2006.
- BONDURIANSKY, R. The evolution of condition-dependent sexual dimorphism. **The American Naturalist**, v. 169, n. 1, p. 9-19, 2007a.
- BONDURIANSKY, R. Sexual selection and allometry: a critical reappraisal of evidence and ideas. **Evolution**, v. 61, n. 4, p. 838-849, 2007b.
- BONDURIANSKY, R.; ROWE, L. Sexual selection, genetic architecture, and the condition dependence of body shape in the sexually dimorphic fly *Prochyliza xanthostoma* (Piophilidae). **Evolution**, v. 59, n. 1, p. 138-151, 2005.
- BONDURIANSKY, R.; DAY, T. The evolution of static allometry in sexually selected traits. **Evolution**, v. 57, n. 11, p. 2450-2458, 2003.
- BOROWSKY, B. The use of the males gnathopods during precopulation in some gammaridean amphipods. **Crustaceana**, v. 47, n. 3, p. 245-250, 1984.
- BUENO, A. A. P.; RODRIGUES, S. G.; ARAUJO, P. B. O estado da arte do gênero *Hyaella* Smith, 1874 (Crustacea, Amphipoda, Senticaudata, Hyaellidae) no Brasil. **Tópicos de atualização em ciências aquáticas**, v. 1, p. 57-88, 2014.
- CASTIGLIONI, D. D. S. et al. P. Population dynamics of a freshwater amphipod from South America (Crustacea, Amphipoda, Hyaellidae). **Nauplius**, v. 24, 2016.
- CONLAN, K. E. Precopulatory mating behavior and sexual dimorphism in the amphipod Crustacea. In: **VIIIth International Colloquium on Amphipoda** (pp. 255-282). Springer, Dordrecht, 1991.
- COTHRAN, R. D.; JEYASINGH, P. D. Condition dependence of a sexually selected trait in a crustacean species complex: importance of the ecological context. **Evolution: International Journal of Organic Evolution**, v. 64, n. 9, p. 2535-2546, 2010.
- COTTON, S.; FOWLER, K.; POMIANKOWSKI, A. Do sexual ornaments demonstrate heightened condition-dependent expression as predicted by the handicap hypothesis? **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 271, p. 1541, p. 771, 2004.
- EBERHARD, William. Female control: sexual selection by cryptic female choice. **Princeton: Princeton University Press**, 1996.
- FISHER, R. A. The Genetical Theory of Natural Selection. **Oxford: Clarendon Press**, 1930.
- HUME, K. D.; ELWOOD, R. W.; DICK, J. T.; MORRISON, J. Sexual dimorphism in amphipods: the role of male posterior gnathopods revealed in *Gammarus pulex*. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, v. 58, n. 3, p. 264-269, 2005.

- JORMALAINEN, V. Precopulatory mate guarding in crustaceans: male competitive strategy and intersexual conflict. **The Quarterly Review of Biology**, v. 73, n. 3, p. 275-304, 1998.
- MCCULLOUGH, E. L.; TOBALSKE, B. W.; EMLEN, D. J. Structural adaptations to diverse fighting styles in sexually selected weapons. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 111, n. 40, p. 14484-14488, 2014.
- O'BRIEN, D. M.; KATSUKI, M.; EMLEN, D. J. Selection on an extreme weapon in the frog-legged leaf beetle (*Sagra femorata*). **Evolution**, v. 71, n. 11, p. 2584-2598, 2017.
- PARKER, G. A. et al. Sexual selection and sexual conflict. **Sexual selection and reproductive competition in insects**, v. 123, p. 166, 1979.
- ROHNER, P. T.; BLANCKENHORN, W. U. A Comparative Study of the Role of Sex-Specific Condition Dependence in the Evolution of Sexually Dimorphic Traits. **The American Naturalist**, v.192, n. 6, p. E000–E000, 2018.
- ROWE, L.; HOULE, D. The lek paradox and the capture of genetic variance by condition dependent traits. **Proceedings of the Royal Society of London B**, v. 263, n. 1375, p. 1415-1421, 1996.
- SACCHI, Roberto et al. Context-dependent expression of sexual dimorphism in island populations of the common wall lizard (*Podarcis muralis*). **Biological journal of the Linnean Society**, v. 114, n. 3, p. 552-565, 2015.
- SEREJO, C.; SIQUEIRA, S. Catalogue of the Order Amphipoda from Brazil (Crustacea, Peracarida): Suborders Amphilochidea, Senticaudata and Order Ingolfiellida. **Zootaxa**, v. 4431, n. 1, p. 1-139, 2018.
- TULLIS, A.; STRAUBE, C. HT. The metabolic cost of carrying a sexually selected trait in the male fiddler crab *Uca pugilator*. **Journal of Experimental Biology**, v. 220, n. 20, p. 3641-3648, 2017.
- WELLBORN, G. A. The mechanistic basis of body size differences between two *Hyalella* (Amphipoda) species. **Journal of Freshwater Ecology**, v. 9, n. 2, p. 159-168, 1994.
- WELLBORN, G. A.; COTHRAN, R. D. Ecology and evolution of mating behavior in freshwater amphipods. **Evolutionary ecology of social and sexual systems**. Oxford University Press, Oxford, p. 147-167, 2007.
- ZAHAVI, A. Mate selection—a selection for a handicap. **Journal of theoretical Biology**, v. 53, n. 1, p. 205-214, 1975.