



**UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO RIO DE JANEIRO**  
**INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL**

**DISSERTAÇÃO**

**RELAÇÕES ENTRE FATORES AMBIENTAIS E DIMORFISMOS ALAR E SEXUAL  
EM *RHAGOVELIA ROBUSTA* GOULD, 1931 (INSECTA: HEMIPTERA: VELIIDAE)**

**Oséias Martins Magalhães**

**Seropédica, 2019**



**UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO RIO DE JANEIRO**  
**INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL**

**RELAÇÕES ENTRE FATORES AMBIENTAIS E DIMORFISMOS ALAR E SEXUAL  
EM *RHAGOVELIA ROBUSTA* GOULD, 1931 (INSECTA: HEMIPTERA: VELIIDAE)**

**Oséias Martins Magalhães**

Orientador:

**Dr. Felipe Ferraz Figueiredo Moreira**

Coorientadora:

**Dr<sup>a</sup> Carolina Branco Dale Coutinho**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Mestre em Biologia Animal.

Área de concentração: Biodiversidade Animal

Seropédica, 2019

M188r Magalhães, Oséias Martins, 1988-  
RELAÇÕES ENTRE FATORES AMBIENTAIS E DIMORFISMOS  
ALAR E SEXUAL EM Rhagovelia robusta GOULD, 1931  
(INSECTA: HEMIPTERA: VELIIDAE) / Oséias Martins  
Magalhães. - 2019.  
76 f.

Orientador: Felipe Ferraz Figueiredo Moreira.  
Dissertação (Mestrado). -- Universidade Federal Rural  
do Rio de Janeiro, Pós-Graduação em Biologia Animal,  
2019.

1. Morfologia. 2. Dimorfismo. 3. Insetos. 4.  
Heteroptera. 5. Ecologia. I. Moreira, Felipe Ferraz  
Figueiredo, 1984-, orient. II Universidade Federal  
Rural do Rio de Janeiro. Pós-Graduação em Biologia  
Animal III. Título.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de  
Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) -  
Código de Financiamento 001

**UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DO RIO DE JANEIRO**  
**INSTITUTO DE BIOLOGIA**  
**PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL**

**OSÉIAS MARTINS MAGALHÃES**

**RELAÇÕES ENTRE FATORES AMBIENTAIS E DIMORFISMOS ALAR E SEXUAL  
EM *Rhagovelia robusta* GOULD, 1931 (INSECTA: HEMIPTERA: VELIIDAE)**

Dissertação submetida como requisito parcial para obtenção do grau de **Mestre em Ciências** no Curso de Pós-Graduação em Biologia Animal, Área de Concentração em Biodiversidade Animal.

DISSERTAÇÃO APROVADA EM 21/02/2019

---

Dr. Felipe Ferraz Figueiredo Moreira  
(Orientador)  
Fundação Oswaldo Cruz

---

Dra. Fernanda Avelino Capistrano da Silva  
Faculdades São José

---

Dra. Tatiana Nascimento Dociele  
Universidade Federal do Rio de Janeiro

## AGRADECIMENTOS

Ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, por propiciar discussões produtivas e fundamentais à minha formação.

Ao Instituto Oswaldo Cruz e ao Laboratório de Biodiversidade Entomológica, por disponibilizarem toda a infraestrutura necessária para a realização deste trabalho.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior, pela bolsa de mestrado (#código 001).

À Fundação Oswaldo Cruz, pela concessão das passagens e diárias para realização do treinamento intensivo em morfometria geométrica (#PCDP: 001767/180).

Ao orientador e amigo Dr. Felipe Ferraz Figueiredo Moreira, por todas as discussões diretamente ligadas a este projeto e apoio ofertado desde a iniciação científica.

À coorientadora Dr<sup>a</sup> Carolina Branco Dale Coutinho, pela oportunidade para discussão a respeito do desenvolvimento deste trabalho, principalmente sobre o estudo morfológico.

Ao Ms. Fabiano Stefanello, por todo o apoio dado e constantes discussões a respeito dos métodos empregados e resultados obtidos, quanto às análises morfométricas e estatísticas utilizadas neste trabalho.

À Ms. Núbia França da Silva Giehl, por disponibilizar o material analisado neste projeto e pelo apoio com a metodologia empregada na avaliação ecológica deste trabalho.

Aos docentes do Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, pelos ensinamentos, conselhos e discussões ao longo das disciplinas de mestrado.

Aos colegas do Laboratório de Biodiversidade Entomológica, pela amizade, longas discussões sobre diversos temas e pelos momentos memoráveis.

Aos colegas Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, com quem tive a satisfação de compartilhar conhecimentos e momentos interessantes.

À minha esposa Andrezza Santiago Campolino, pela compreensão, dedicação, amor e por estar sempre ao meu lado nos momentos difíceis me apoiando e cuidando de nossa família.

Ao meu filho Nicolas, um lindo presente ganho durante o mestrado.

Aos meus queridos pais, Francisco das Chagas Magalhães e Terezinha de Matos Martins Novo Magalhães, por todo o carinho, constante apoio, dedicação e confiança depositados em mim.

Aos meus sogros André Luís de Souza Campolino e Patrícia Santiago Campolino, pelo apoio ofertado durante esta trajetória.

Ao meu amigo Ms Ricardo dos Santos Silva, pelos ensinamentos, incentivo e pelas discussões proveitosas desde a faculdade.

Ao professor Ms André Luiz de Azevedo, pela primeira motivação e estímulo aos estudos dos insetos.

A todos os amigos, familiares e colegas que passaram por minha vida e contribuíram de alguma maneira.

## ÍNDICE

<b>RESUMO</b> .....	<b>viii</b>
<b>ABSTRACT</b> .....	<b>ix</b>
<b>INTRODUÇÃO GERAL</b> .....	<b>10</b>
<b>OBJETIVOS</b> .....	<b>12</b>
Objetivo geral.....	12
Objetivos específicos.....	12
<b>REFERÊNCIAS</b> .....	<b>13</b>

### **CAPÍTULO 1 -EFEITO DOS FATORES AMBIENTAIS NA DETERMINAÇÃO DE FORMAS ALARES DE *RHAGOVELIA ROBUSTA* GOULD, 1931 (INSECTA: HEMIPTERA: VELIIDAE)**

<b>Resumo</b> .....	<b>17</b>
<b>Abstract</b> .....	<b>18</b>
<b>1. Introdução</b> .....	<b>19</b>
<b>2. Material e Métodos</b> .....	<b>21</b>
<b>2.1. Área de estudo</b> .....	<b>21</b>
<b>2.2. Coletas bióticas e abióticas</b> .....	<b>22</b>
<b>2.3. Processamento de dados</b> .....	<b>23</b>
<b>3. Resultados</b> .....	<b>24</b>
<b>3.1. Fatores que afetam o desenvolvimento</b> .....	<b>24</b>
<b>3.2. Fatores que influenciam a abundância de morfotipos alares</b> .....	<b>26</b>
<b>4. Discussão</b> .....	<b>27</b>
<b>Referências</b> .....	<b>30</b>

### **CAPÍTULO 2 - RELAÇÕES ENTRE DIMORFISMOS ALAR E SEXUAL EM *RHAGOVELIA ROBUSTA* GOULD, 1931 (INSECTA: HEMIPTERA: VELIIDAE)**

<b>Resumo</b> .....	<b>37</b>
<b>Abstract</b> .....	<b>38</b>
<b>1. Introdução</b> .....	<b>39</b>
<b>2. Material e métodos</b> .....	<b>40</b>
<b>2.1. Área de estudo</b> .....	<b>40</b>
<b>2.2. Análise morfológica tradicional</b> .....	<b>42</b>
<b>2.3. Morfometria geométrica</b> .....	<b>43</b>
<b>2.4. Integração entre estruturas</b> .....	<b>45</b>

<b>3. Resultados .....</b>	<b>46</b>
<b>3.1. Amostragem populacional .....</b>	<b>46</b>
<b>3.2. Morfometria tradicional.....</b>	<b>47</b>
<b>3.3. Estruturas Dimorfismo alar .....</b>	<b>47</b>
<b>3.2. Dimorfismo sexual .....</b>	<b>56</b>
<b>3.2. Integração entre fêmur posterior e pronoto de machos .....</b>	<b>65</b>
<b>4. Discussão .....</b>	<b>66</b>
<b>Referências .....</b>	<b>68</b>
<b>CONCLUSÃO GERAL .....</b>	<b>73</b>



## RESUMO

Em Gerromorpha, é possível observar dois fenômenos bem estudados em áreas temperadas: o polimorfismo alar, em que indivíduos de determinadas espécies podem ser ápteros, micrópteros, braquípteros ou macrópteros, havendo coexistência de diferentes formas em uma mesma população; e a variação de características somáticas entre machos e fêmeas, as quais podem estar relacionadas ao conflito sexual. *Rhagovelia robusta* Gould, 1931 é uma espécie onde tais fenômenos ocorrem de modo evidente. Assim, esta dissertação teve como objetivo geral definir as relações entre os dimorfismos alar e sexual em *R. robusta*, além do papel de fatores ambientais na determinação das formas alares. Primeiramente, foram avaliados os padrões de forma e tamanho de diferentes formas alares e sexos de *R. robusta* e quais as relações entre os dimorfismos alar e sexual. Foi observado que há variações significativas de determinadas estruturas entre machos e fêmeas, assim como de machos de diferentes formas alares. Nos machos, pronoto e fêmur posterior sofrem modificações alométricas, que estão integradas entre si. Tal integração está ligada às respostas adaptativas às necessidades de dispersão e reprodução. Posteriormente, foi analisado como fatores ambientais influenciam na abundância das formas alares de *R. robusta*. Evidenciou-se que diferentes condições climáticas ocorrentes durante o período de desenvolvimento influenciam na abundância do morfotipo macróptero. A maior abundância dele foi associada a temperaturas médias maiores e estações chuvosas, enquanto foi influenciada negativamente por temperaturas menores e épocas secas. Esses resultados refletem a adaptação da espécie, através de morfotipos diferentes, à variabilidade da disponibilidade de recursos ao longo do tempo. Em épocas secas, o ambiente é mais homogêneo e há menos recursos disponíveis, sendo menos viável investir no aparato de voo e custos envolvidos na dispersão. Por outro lado, os machos ápteros proporcionalmente mais abundantes nessa época tem maior capacidade de cópula, garantindo uma maior taxa de reprodução e a continuidade da população no habitat. Em épocas de alta pluviosidade, com maior heterogeneidade e disponibilidade de recursos, é possível maior investimento no desenvolvimento de indivíduos macrópteros e na dispersão para novas áreas.

**Palavras-chaves:** Gerromorpha; conflito sexual; seleção sexual; dispersão; morfometria; fatores climáticos.

## ABSTRACT

Gerromorpha display two phenomena well studied in temperate areas: alary polymorphism, in some species individuals can be apterous, micropterous, brachypterous, or macropterous, with different forms coexisting in a same population; and the variation of somatic characteristics between males and females, which can be relate to sexual conflict. *Rhagovelia robusta* Gould, 1931 is a species where both phenomena are evident. Thus, the present dissertation aims to define the relations between alary and sexual dimorphism in *R. robusta*, as well as the role of environmental factors in the determination of alary forms. We evaluated patterns of shape and size in different alary forms and sexes of *R. robusta* and the relations between alary and sexual dimorphisms. Our results shows the significant variations on certain structures between males and females, as well as between males of different alary forms. Males presents allometric modifications on the pronotum and posterior femur, and appear are integrated to each other. Such integration is tied to the adaptive responses to the needs for dispersal and reproduction. Subsequently, we analyzed how environmental factors influence the abundance of alary forms of *R. robusta*. Our results show that different climatic conditions, occurring during the developing period of the individuals, influence the abundance of the alate morphotype. A higher abundance is associated to higher mean temperatures and rainy seasons, while it is negatively affected by lower temperatures and dry seasons. These results reflect the adaptation of the species, through the different morphotypes, to the variable resource availability through time. During dry seasons, the environment is more homogeneous and there are less resources, thus it is less viable to invest in the flight apparatus and the costs involved in the dispersion. On the other hand, the apterous males that are proportionally more abundant during these periods have higher copulation capacity, ensuring a higher reproduction rate and the continuity of the species in the habitat. During high pluviosity seasons, with higher heterogeneity and resource availability, it is possible to invest more in the development of alate individuals and in the dispersion to new areas.

**Keywords:** Gerromorpha; sexual conflict; sexual selection; dispersal; morphometry; Climatic factors.

## INTRODUÇÃO GERAL

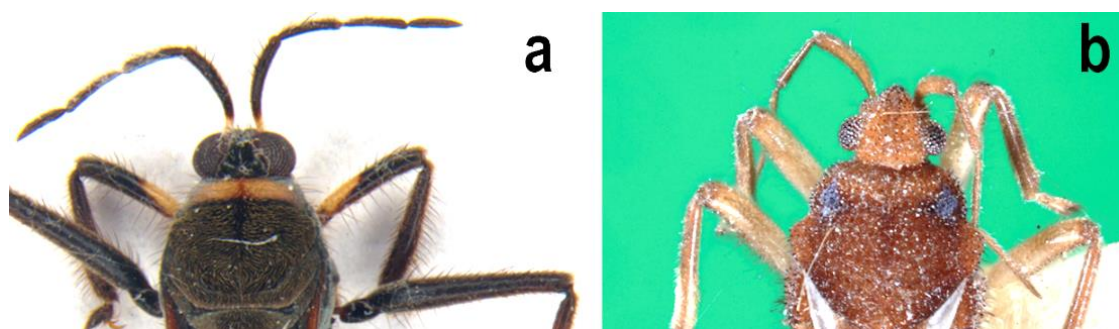
Percevejos (Insecta: Hemiptera: Heteroptera) são um grupo de insetos mundialmente distribuído, com mais de 40.000 espécies descritas (Panizzi & Parra 2012). Eles possuem grande importância, pois certos grupos podem causar danos diretos às culturas de alimentos ou servir como vetores de doenças para plantas, animais domésticos e humanos (Grazia & Fernandes 2012). A grande maioria das espécies de percevejos é terrestre, entretanto muitas outras são ligadas a corpos de água. Das sete infraordens de Heteroptera, Nepomorpha constitui um táxon de percevejos verdadeiramente aquáticos, e Gerromorpha compreende as espécies primariamente semi-aquáticas (Moreira 2015).

Dentre os percevejos semi-aquáticos muitas espécies são polimórficas (Andersen 1981, 1982, 1993; 2004). O polimorfismo, em Heteropteros aquáticos, é caracterizado pela ocorrência de dois ou mais fenótipos em uma população de forma simultânea, sendo um tipo de variação descontínua, formada por categorias morfológicas discretas (Vepsäläinen 1973; Järvinen & Vepsäläinen 1976; Kaitala & Dingle 1993; Andersen 1993). A coexistência de diferentes fenótipos por um longo período temporal, sem que um deles prevaleça e torne a população monomórfica, é possível se os morfotipos tiverem a mesma aptidão, ou se apresentarem maior aptidão quando raros na população (Ridley 1993). Em Gerromorpha, um dos fenômenos mais interessantes e bem estudados em áreas temperadas é o polimorfismo alar, em que indivíduos de determinadas espécies podem ser ápteros (sem asas), micrópteros (asas muito curtas), braquípteros (asas curtas e rudimentares) ou macrópteros (asas longas) (Figura 1) dependendo das condições ambientais, havendo coexistência de diferentes formas em uma mesma população (Brinkhurst 1959; Hirooka *et al.* 2016; Sun *et al.* 2018).

Muitas espécies de Gerromorpha apresentam, além do polimorfismo alar, alterações na forma de determinadas estruturas relacionadas às variações do tamanho geral do corpo. Tais relações geométricas são denominadas alométricas [mudança na proporção de tamanho de estruturas em relação ao tamanho do corpo (Huxley & Teissier 1936; Gold 1966; Gayon 2000)] e geralmente refletem mudanças nos requisitos fisiológicos ou estruturais associados às alterações no tamanho corporal, ou surgem como consequência de respostas indiretas e correlacionadas do corpo (Schmidt-Nielsen 1984; LaBarbera 1989; Riess 1989; Fairbairn 1992; Calder 1996). Essas variações morfológicas são fortemente relacionadas à especialização ecológica dos vários morfotipos presente na população, sugerindo que a seleção dos mesmos reflete as condições ambientais nas quais cada indivíduo está inserido (Fairbairn 1992).

Além disso, também ocorre o dimorfismo sexual em percevejos semi-aquáticos, sendo consequência do surgimento de características em machos e/ou fêmeas relacionadas ao conflito e seleção sexuais (Arnqvist & Rowe 2005; Perry & Rowe 2012). A interação entre polimorfismo alar, alometria de estruturas relacionadas ao voo ou seleção sexual e dimorfismo sexual pode acabar por gerar morfotipos mais bem capacitados para a reprodução ou para a dispersão. Por exemplo, enquanto um morfotipo áptero poderia apresentar uma vantagem reprodutiva derivada de modificações corporais não relacionadas ao voo, um morfotipo macróptero demonstraria uma vantagem na dispersão, garantindo a perpetuação da espécie através da fixação de novas populações. A ocorrência e abundância de cada um dependeriam das condições vivenciadas pela população parental (Harrison 1980; Roff 1986; Harada & Spence 2000; Harada & Nishimoto 2007; Hirooka *et al.* 2016).

Dentre os representantes de Gerromorpha, *Rhagovelia* Mayr, 1865 (Veliidae: Rhagoveliinae) é um dos mais facilmente reconhecíveis, devido à modificação de garras e arólios da perna mediana em um leque plumoso que auxilia no deslocamento na superfície da água. São comuns em rios e riachos compondo a guilda de insetos predadores que vivem na superfície da água (Andersen 1982; Polhemus 1997). Trata-se, ainda, de um dos gêneros mais diversos da infraordem, com quase 200 espécies descritas somente nas Américas, e um dos grupos dominantes da fauna neustônica neotropical (Padilla-Gil & Moreira 2013). Em meio às espécies desse gênero, *R. robusta* Gould, 1931 é um bom exemplo dos fenômenos mencionados anteriormente. Visando a compreensão dos mesmos, bem como das possíveis causas para a manutenção dos diferentes morfotipos nas populações, o presente trabalho foi dividido em dois capítulos. O primeiro avalia os padrões e relações entre os dimorfismos alar e sexual presentes na espécie. No segundo, foi avaliado se/e como fatores abióticos locais ou climáticos sazonais influenciam o desenvolvimento dos indivíduos da espécie, modelando e/ou selecionando as diferentes formas alares.



## **OBJETIVOS**

### **Objetivo geral**

- Definir as relações entre fatores ambientais e dimorfismos alar e sexual em *Rhagovelia robusta* Gould, 1931

### **Objetivos específicos**

- Determinar como fatores ambientais influenciam na determinação e abundância das formas alares.
- Definir as relações na forma e tamanho do pronoto e fêmur posterior de machos ápteros e macrópteros;
- Analisar e comparar padrões morfométricos (comprimento e largura) de machos e fêmeas, ápteros e macrópteros;
- Analisar e comparar padrões de forma e tamanho dos fêmures posteriores de machos e fêmeas, ápteros e macrópteros;

## REFERÊNCIAS

- Andersen, N. M. (1981). Semiaquatic bugs: phylogeny and classification of the Hebridae (Heteroptera: Gerromorpha) with revisions of Timasius, Neotimasius and Hyrcanus. *Systematic Entomology*, 6(4), 377-412.
- Andersen, N. M. (1982). The semiaquatic bugs (Heteroptera, Gerromorpha), phylogeny, adaptations, biogeography and classification. *Entomonograph*, 3, 1-455.
- Andersen, N. M. (1993). Classification, phylogeny, and zoogeography of the pond skater genus Gerris Fabricius (Hemiptera: Gerridae). *Canadian Journal of Zoology*, 71(12), 2473-2508.
- Arnqvist, G., & Rowe, L. (2005). Sexual conflict Princeton University Press. *Princeton, New Jersey*, 1-381.
- Brinkhurst, R. O. (1959). Alary polymorphism in the Gerroidea (Hemiptera-Heteroptera). *The Journal of Animal Ecology*, 211-230.
- Calder, W. A. (1996). *Size, function, and life history*. Courier Corporation, 488pp.
- Fairbairn, D. J. (1992). The origins of allometry: size and shape polymorphism in the common waterstrider, *Gerris remigis* Say (Heteroptera, Gerridae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 45(2), 167-186.
- Gayon, J. (2000). History of the concept of allometry. *American Zoologist*, 40(5), 748-758.

- Gould, S. J. (1966). Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biological Reviews*, 41(4), 587-638.
- Grazia J., Fernandes J.A.M. (2012). Subordem Heteroptera Linnaeus, 1758. In: Rafael J.A., Melo G.A.R., de Carvalho C.J.B., Casari S.A. & Constantino R. (eds) *Insetos do Brasil: Diversidade e Taxonomia*. Editora Holos, Ribeirão Preto, pp369-398.
- Harada, T., & Nishimoto, T. (2007). Feeding conditions modify the photoperiodically induced dispersal of the water strider, *Aquarius paludum* (Heteroptera: Gerridae). *European Journal of Entomology*, 104(1), 33-37.
- Harada, T., & Spence, J. R. (2000). Nymphal density and life histories of two water striders (Hemiptera: Gerridae). *The Canadian Entomologist*, 132(3), 353-363.
- Harrison, R. G. (1980). Dispersal polymorphisms in insects. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11(1), 95-118.
- Hirooka, Y., Hagizuka, C., & Ohshima, I. (2016). The effect of combinations of food insects for continuous rearing of the wing polymorphic water strider *Limnogonus fossarum fossarum* (Hemiptera: Gerridae). *Journal of Insect Science*, 16(1), 1-7.
- Huxley, J. S., & Teissier, G. (1936). Terminologie et notation dans la description de la croissance relative. *Comptes Rendus des Séances de la Société de Biologie et ses filiales*, 121, 934-936.
- Järvinen, O., & Vepsäläinen, K. (1976). Wing dimorphism as an adaptive strategy in water-striders (Gerris). *Hereditas*, 84(1), 61-68.
- Kaitala, A., & Dingle, H. (1993). Wing dimorphism, territoriality and mating frequency of the waterstrider *Aquarius remigis* (Say). *Annales Zoologici Fennici*, 163-168.
- LaBarbera, M. (1989). Analyzing body size as a factor in ecology and evolution. *Annual review of ecology and systematics*, 20(1), 97-117.
- Moreira F.F.F. (2015). The Semiaquatic Gerromorphans. In: Panizzi A.R., Grazia, J. (eds) *True bugs (Heteroptera) of the Neotropics*. Springer Science Business Media, Dordrecht, pp113-156.

- Padilla-Gil, D. N., & Moreira, F. F. (2013). Checklist, taxonomy and distribution of the Rhagovelia Mayr, 1865 (Hemiptera: Heteroptera: Veliidae) of the Americas. *Zootaxa*, 3640, 409-424.
- Panizzi A.R. & Parra J.R.P. (2012). *Insect Bioecology and Nutrition for Integrated Pest Management*. CRC Press, 750pp.
- Perry, J.C. & Rowe, L. (2012). Sexual Conflict and Antagonistic Coevolution across Water Strider Populations. *Evolution*, 552 (66), 544-557.
- Polhemus D.A. (1997). *Systematics of the genus Rhagovelia Mayr (Heteroptera: Veliidae) in the Western Hemisphere (exclusive of the angustipes complex)*. Entomological Society of America, Lanham, 386pp.
- Ridley M. (1993). *Evolution*. Blackwell Scientific Publications, Boston. 670pp.
- Riess M.J. (1989). *The Allometry of Growth and Reproduction*. Cambridge University Press, 200pp.
- Roff, D. A. (1986). The evolution of wing dimorphism in insects. *Evolution*, 40(5), 1009-1020.
- Schmidt-Nielsen, K. (1984). *Scaling: why is animal size so important?*. Cambridge University Press, 253pp.
- Sun, X. Y., Wang, Y. H., Dong, Z. E., Wu, H. Y., Chen, P. P., & Xie, Q. (2018). Identifying Differential Gene Expression in Wing Polymorphism of Adult Males of the Largest Water Strider: De novo Transcriptome Assembly for Gigantometra gigas (Hemiptera: Gerridae). *Journal of Insect Science*, 18(6), 1-10.
- Vepsäläinen, K. (1973). The distribution and habitats of Gerris Fabr. species (Heteroptera, Gerridae) in Finland. *Annales Zoologici Fennici*, 419-444.



## **CAPÍTULO 1**

### **EFEITO DOS FATORES AMBIENTAIS NA DETERMINAÇÃO DE FORMAS ALARES DE *RHAGOVELIA ROBUSTA* GOULD, 1931 (INSECTA: HEMIPTERA: VELIIDAE)**

Oseias Martins Magalhães; Núbia França da Silva Giehl; Karina Dias-Silva; Felipe Ferraz  
Figueiredo Moreira

## Resumo

O voo é uma característica importante dos insetos, que exerceu um papel fundamental no seu sucesso evolutivo. Na maioria dos insetos a dispersão está interligada ao voo, responsável por aumentar o alcance dispersivo e relacionado à procura por recursos, indivíduos coespecíficos ou diminuição de condições nocivas. Quando há di- ou polimorfismo alar, os indivíduos alados tendem a percorrer distâncias maiores, enquanto os que não são capazes de voar tendem a estar mais relacionados com a fixação da população em determinadas áreas. Este estudo analisou como fatores climáticos sazonais e abióticos locais influenciam a seleção das formas alares de *Rhagovelia robusta*, Gould, 1931. Foram avaliados três pontos do córrego Bacaba, um riacho de Cerrado, mensalmente durante um ano, bimestralmente no segundo, e trimestralmente a partir do terceiro, entre junho de 2011 e julho de 2015. As variáveis ambientais aferidas foram: temperatura do ar, precipitação, insolação, umidade relativa do ar, fotoperíodo, pH, temperatura da água, turbidez da água, oxigênio dissolvido, condutividade elétrica, largura, profundidade e vazão do riacho. Fatores abióticos locais não influenciaram na abundância de nenhuma das duas formas alares. Por outro lado, condições climáticas sazonais ocorrentes durante o período de desenvolvimento dos indivíduos influenciaram a proporção dos morfotipos alares. O aumento da abundância do morfotipo alado foi associado à temperatura atmosférica média e precipitação elevadas, enquanto a do áptero não sofreu influência do ambiente. A temperatura do ambiente afeta diretamente as ações enzimáticas dos insetos desde o período embrionário até o término do seu desenvolvimento, podendo influenciar diretamente na determinação de sua forma alar. Já a precipitação está relacionada com a heterogeneidade do habitat e maior disponibilidade de recursos. A flutuação desses fatores influencia na quantidade e/ou qualidade de nutrientes disponíveis para a fêmea antes da postura, estágios embrionários e/ou os estágios de desenvolvimento ninfal. Épocas secas levaram à diminuição da abundância de indivíduos adultos alados, enquanto a estação chuvosa proporcionou o seu aumento, indicando que fatores climáticos sazonais estariam modulando a distribuição das formas alares presentes na população de *R. robusta*. Uma maior disponibilidade de recursos propiciou aumento do investimento no aparato de voo e na dispersão, enquanto em épocas com menos recursos disponíveis houve maior proporção de indivíduos ápteros, que no caso dos machos tem maior capacidade de cópula.

**Palavras-chaves:** Gerromorpha; desenvolvimento; dispersão; distribuição temporal; fatores climáticos.

## Abstract

Flight is an important characteristic of the insects, which has a crucial role in their evolutive success. Dispersion is related to the flight in most insects, being responsible to increase the dispersal range and related to the search for resources, conspecific individuals, or the decrease of harmful conditions. When there is alary di- or polymorphism, the alate individuals tend to travel further distances, whereas those that cannot fly tend to be related to the fixation of the population in certain areas. This study analyzed how seasonal climatic and local abiotic factors influence the selection of alary forms of *Rhagovalia robusta*, Gould, 1931. Three stations in the Bacaba stream, Cerrado biome, were evaluated monthly through a year, bimonthly during the second, and quarterly from the third year on, between June 2011 and July 2015. The following environmental variables were scored: air temperature, precipitation, insolation, relative humidity, photoperiod, pH, water temperature, water turbidity, dissolved oxygen, electric conductivity, width, depth, and flow rate of the stream. Local abiotic factors did not interfere in the abundance of either alary forms. On the other hand, seasonal climatic conditions during the development period of the individuals induced changes in the proportion between the alary forms. An increase in the abundance of the alate morphotype was associated to elevated atmospheric temperature and precipitation, whereas that of the apterous was not affected by the environment. Environmental temperature directly affects the enzymatic actions of the insects since the embryonic period to the end of their development, and can directly influence the determination of their alary forms. Precipitation is related to habitat heterogeneity and higher resource availability. The fluctuation of these factors has an effect on the quantity and/or quality of nutrients available to the female before the posture, embryonic stage and/or the instars of nymphal development. Dry periods are characterized by a decrease in the abundance of alate individuals, while the rainy season led to its increase, indicating that seasonal climatic factors modulate the proportion of alary forms in the population of *R. robusta*. A higher resource availability propitiated an increase in the investment in the flight apparatus and the dispersion, whereas during periods with fewer resources there was an increase in the proportion of apterous individuals, which in the case of the males have higher mating capacity.

**Keywords:** Gerromorpha; development; dispersion; temporal distribution; climatic factors

## 1. Introdução

A capacidade de voo é uma característica importante dos insetos, e exerce um papel fundamental no seu sucesso evolutivo (Roff & Fairbairn 1991; Wagner & Liebherr 1992). Entretanto, um grande número de espécies apresenta polimorfismo alar, com variação da forma e comprimento da asa, ausência da mesma, e/ou ainda da massa muscular das estruturas ligadas ao voo. Tais fenômenos são resultantes da interação genótipo-heterogeneidade do ambiente, por meio de controle hormonal (Southwood 1961; Roff 1986; Andersen 1993). O polimorfismo alar tem sido intensamente estudado por ecólogos, biólogos evolucionistas, morfologistas e fisiologistas por décadas, especialmente em espécies de clima temperado (Southwood 1962; Harrison 1980; Wagner & Liebherr 1992; Zera & Denno 1997). Tais estudos contribuíram para a compreensão da dispersão, dinâmica populacional, relações intraespecíficas (Denno & Grissell 1979; Denno *et al.* 1980), evolução da história de vida (Denno *et al.* 1991) e adaptações fisiológicas (Hardie & Lees 1985; Nijhout 1994).

A dispersão por meio do voo, na maioria dos insetos, está relacionada à procura por recursos, reprodução e diminuição de condições nocivas como competição e predação, e até mesmo alterações ambientais (Harrison 1980). Esse mecanismo é um importante recurso que influencia o sucesso da colonização de novos habitats (Harrison 1980; Ahlroth *et al.* 1999; Van Belleghem 2015), por aumentar o alcance dispersivo. Quando há di- ou polimorfismo alar, os indivíduos alados tendem a percorrer distâncias maiores quando comparados com aqueles da mesma espécie sem capacidade de voo (Simmons & Thomas 2004).

Dentre os insetos, os percevejos (Insecta: Hemiptera: Heteroptera) formam um dos grupos mais diversos (Panizzi & Parra 2012). A grande maioria das espécies de percevejos é terrestre, todavia muitas outras são ligadas aos corpos de água. Das sete infraordens de Heteroptera, os percevejos verdadeiramente aquáticos constituem Nepomorpha, e as espécies primariamente semi-aquáticas pertencem a Gerromorpha (Moreira 2015). Os percevejos semi-aquáticos apresentam adaptações que lhes permitem a locomoção sobre a superfície d'água, e muitas espécies apresentam polimorfismo alar (Andersen 1982; Andersen 1993), incluindo populações compostas exclusivamente por organismos ápteros a populações mistas, na qual indivíduos ápteros coexistem com indivíduos alados (Brinkhurst 1959; Andersen 1982).

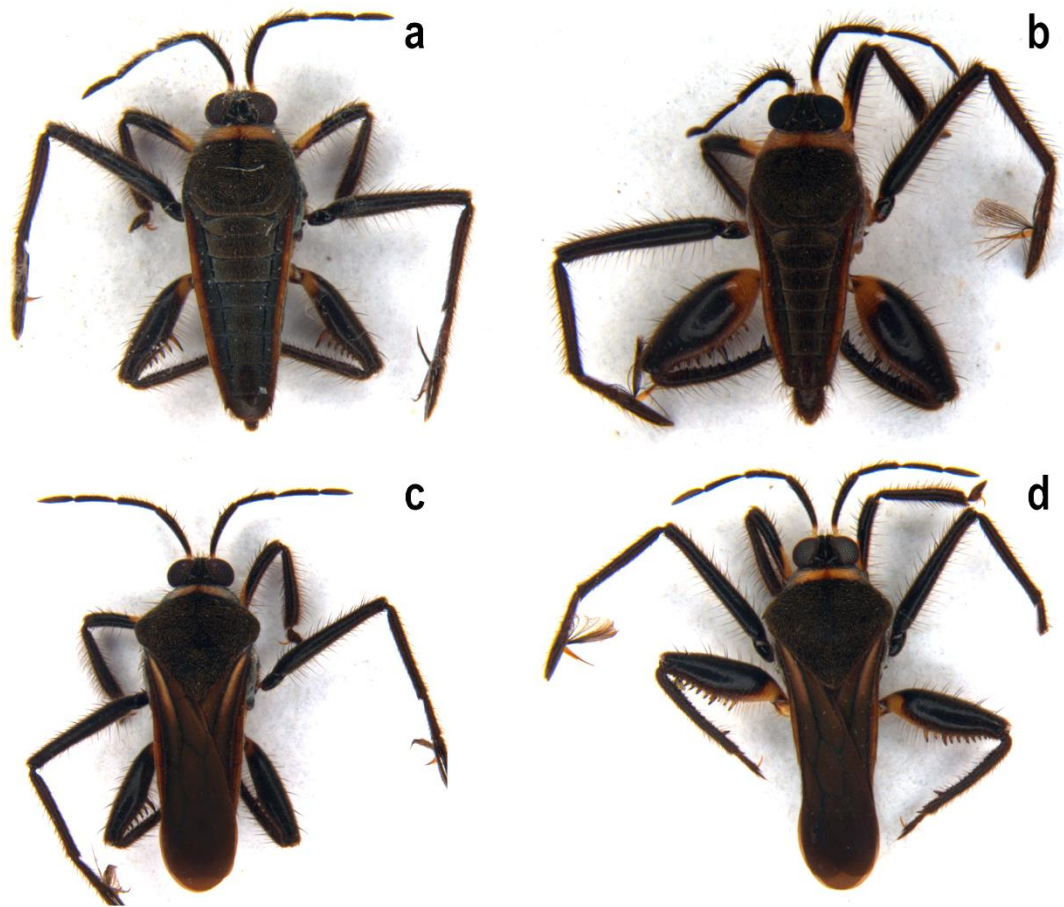
Espécies nas quais o polimorfismo alar ocorre tendem a expressar fenótipos alados principalmente quando as condições do ambiente são prejudiciais à população como um todo.

O sucesso e manutenção da população é alcançado, então, pela dispersão dos indivíduos alados para locais com condições ótimas (Southwood 1961; Andersen 1993). Outro fator que pode influenciar diretamente o polimorfismo alar em percevejos semi-aquáticos é o dimorfismo entre os sexos, associado ao conflito e seleção sexuais (Khila *et al.* 2012; Crumière *et al.* 2018).

Estudos do polimorfismo alar indicam que existe interação significativa entre a dispersão e outros traços-chave da história de vida dos insetos, como a reprodução (Denno, Olmstead & McCloud 1989; Roff & Fairbairn 1991; Denno 1994). Em numerosas espécies polimórficas, a capacidade de voo, com presença de asas totalmente desenvolvidas e maior quantidade de músculos pterotorácicos se correlaciona negativamente com o desenvolvimento de estruturas relacionadas à reprodução (Zera & Denno 1997). Assume-se, portanto, que a capacidade de voo e a reprodução são energeticamente caras e competem por recursos dos indivíduos, ocorrendo assim *trade-offs* [definido por Kneitel & Chase (2004) como o conflito (evolutivo) entre características relacionadas às atividades fundamentais dos organismos] entre esses dois aspectos de história de vida (Denno, Olmstead & McCloud 1989; Zera & Denno 1997).

*Rhagovelia robusta* Gould, 1931 (Figura 1) é um exemplo de espécie com tais características. A mesma possui dimorfismo alar e sexual. As fêmeas possuem fêmur posterior delgado e com poucos espinhos, independente da condição alar, enquanto as dos machos são mais robustas, curvadas e com número maior de espinhos. Ao mesmo tempo, indivíduos machos, mas de formas alares distintas, possuem pernas posteriores com diferentes graus de modificação.

O objetivo deste estudo foi avaliar como fatores ambientais podem influenciar na determinação e abundância das formas alares de *R. robusta*. Para verificar a influência do ambiente no período de incubação, embriogênese e desenvolvimento de *R. robusta*, testam-se as hipóteses (i) variações sazonais dos fatores ambientais durante a pré-postura, incubação e desenvolvimento influenciam na determinação dos morfotipos alares na fase adulta e (ii) a divergência de recursos entre as estações do ano, durante o período de pré-postura, incubação e desenvolvimento, influencia a determinação das formas alares. Quanto à abundância de morfotipos alares adultos, foram testadas as hipóteses (iii) de que variações temporais / espaciais dos fatores abióticos locais proporcionam mudanças na abundância dos morfotipos alares de *R. robusta* e (iv) haverá diferenciação na abundância de morfotipos dentre as estações, devido a influência de cada uma nos períodos de pré-postura, incubação e desenvolvimento.



**Figura 1.** *Rhagovelia robusta* em vista dorsal. a. Fêmea áptera; b. Fêmea macróptera; c. Macho áptero; d. Macho macróptero.

## 2. Material e Métodos

### 2.1. Área de estudo

O estudo foi realizado em trechos do Córrego Bacaba de 1<sup>a</sup> a 2<sup>a</sup> ordem de acordo com a classificação de Strahler (1957). Os pontos de coleta localizam-se no Município de Nova Xavantina, área de Cerrado do Estado de Mato Grosso (P1: 14° 43' 3,495"S / 52° 21' 48,341" W; P2: 14° 43' 10,495" S / 52° 21' 35,075" W; P3: 14° 43' 14,801" S / 52° 21' 35,635" W; Figura 2). O córrego está inserido em área de vegetação natural em regeneração e se encontram margeado por vegetação ripária densa com árvores semidecíduas de grande porte rodeadas por vegetação de pequeno e médio porte típica de Cerrado (Marimon *et al.* 2010). A região apresenta clima Tropical tipo Aw (savana com chuvas de verão) segundo a classificação de Köppen (1990; modificada por Peel *et al.* 2007), com duas estações bem definidas: verão chuvoso, de outubro a abril, e inverno seco, de maio a setembro.

## 2.2. Coletas bióticas e abióticas

Espécimes de *R. robusta* foram obtidos entre junho de 2011 e julho de 2015 como parte do projeto PELD/CNPq (#558069/2009-6 e 403725/2012-7). As amostras foram realizadas mensalmente no primeiro ano, bimestralmente no segundo e trimestralmente a partir do terceiro. Para o estudo da influência dos fatores abióticos locais sobre a abundância de *R. robusta*, foi utilizada apenas a amostra obtida no primeiro ano de projeto (junho de 2011 a maio de 2012). Para a amostragem biológica, foram utilizados coadores e peneiras com 18cm de diâmetro e malha fina, usando método de varredura com área fixa em transecções lineares de 100m (De Marco 1998), as quais foram georreferenciadas. A identificação específica de *Rhagovelia* foi feita com base em Polhemus (1997) e Magalhães, Moreira e Galvão (2016). Em seguida, os espécimes foram categorizados de acordo com o sexo e forma alar. Todo o material obtido foi fixado e preservado em etanol a 85%, sendo posteriormente depositado na Coleção Zoobotânica “James Alexander Ratter”, Universidade do Estado de Mato Grosso, Nova Xavantina, Brasil.

Dados meteorológicos de temperatura do ar ( $^{\circ}\text{C}$ ), precipitação (mm), insolação ( $\text{W}/\text{m}^2$ ) e umidade relativa do ar ( $\text{g}/\text{m}^3$ ) foram obtidos do banco de dados online do com o Instituto Nacional de Meteorologia (INMET), estação Xavantina, Nova Xavantina, MT. O fotoperíodo foi obtido através do cálculo proposto por Silva (2000).

Os fatores abióticos locais aferidos em cada ponto foram: pH, temperatura da água ( $^{\circ}\text{C}$ ), turbidez da água (NTU), oxigênio dissolvido (OD)  $\text{mg}/\text{L}$ -1, condutividade elétrica  $\mu\text{m}/\text{s}$  com sonda multipâmetros, a largura do riacho medida com fita métrica, a profundidade com régua graduada e a vazão com molinete.

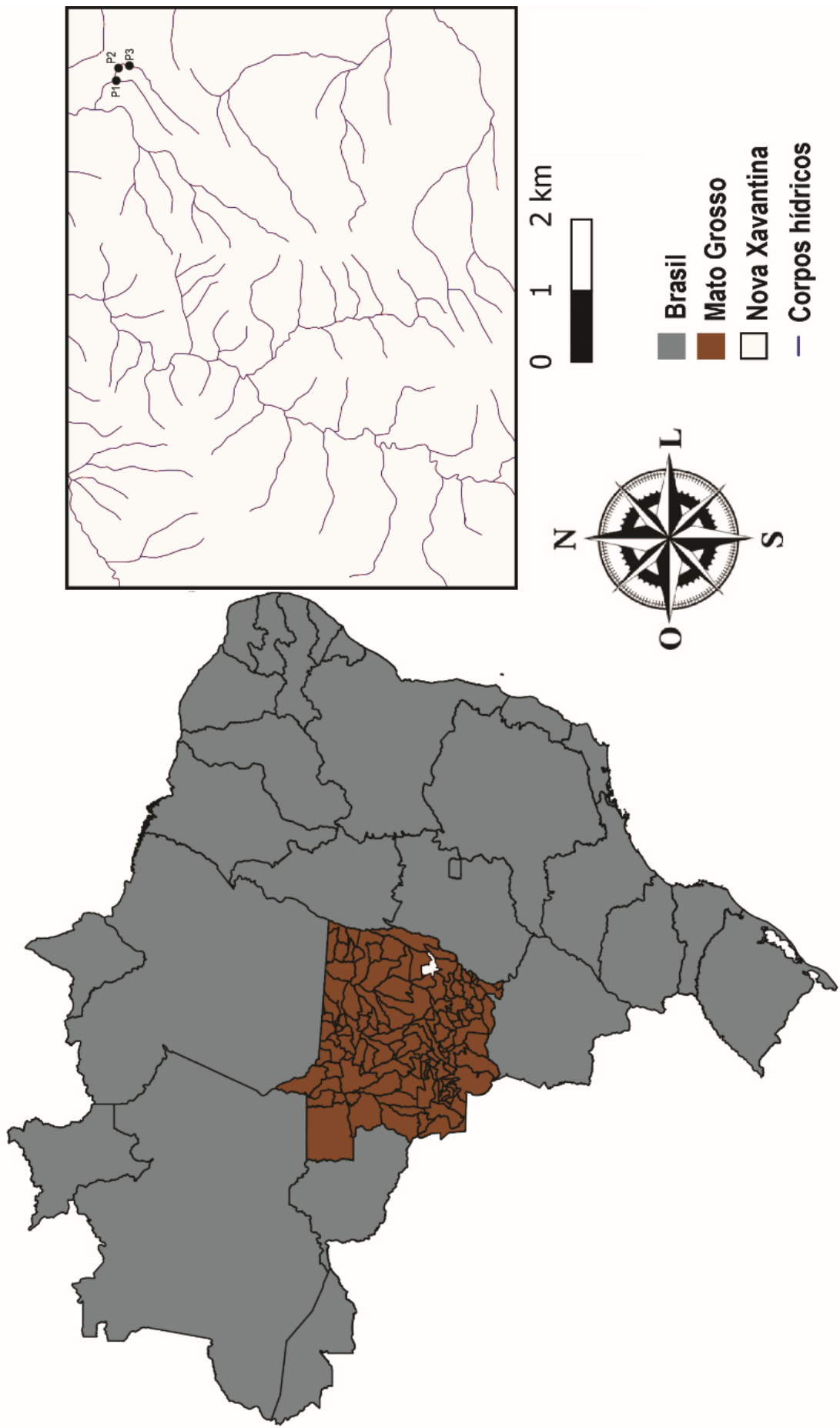


Figura 2. Localização dos sítios de coleta no Córrego Bacaba, Nova Xavantina, Mato Grosso, Brasil.

### 2.3. Processamento de dados



Antes de testar quais fatores meteorológicos afetam o desenvolvimento de *R. robusta*, foi calculada a provável data de postura dos indivíduos coletados na fase adulta, considerando-se um ciclo de vida de aproximadamente 56 dias (A. Khila & M.E. Santos, dados não publicados). Posteriormente, foi feita a média dos fatores meteorológicos que afetaram a região 15 dias antes e 15 dias depois da possível data de postura, somando 30 dias.

Os pressupostos de normalidade e homogeneidade, além da colinearidade das variáveis predictoras foram testados, sendo a última avaliada através matriz de correlação de Pearson com critério de corte de 70%.

Para testar o efeito dos fatores meteorológicos e das variáveis ambientais locais sobre o desenvolvimento de formas alares de *R. robusta*, foi feita uma Análise de Redundância (RDA). A RDA é um método que combina regressão e análise de Componentes Principais (PCA) para a análise conjunta de variáveis bióticas e abióticas (Legendre & Legendre 1998; Leps & Smilauer 2003). A RDA difere da Análise de Correspondência Canônica (CCA) por apresentar uma resposta linear das espécies ao gradiente ambiental.

Para avaliar o efeito da variação temporal (diferentes épocas do ano) no desenvolvimento e na abundância de morfotipos, na fase adulta, de *R. robusta*, foram realizadas Análises de Variâncias (ANOVAs One-Way). Para a variância temporal, os meses foram categorizados em duas estações referentes à variação climática regional: chuvas (outubro a abril) e seca (maio a setembro).

As análises foram realizadas no software R 3.3.4 (R Development Core Team 2018) com os pacotes *Vegan* (Oksanen *et al.* 2013), *DPLYR* (Wickham *et al.* 2016), *Base* (Becker *et al.* 1988), *Stats* (R Core Team 2018) e *GGPUBR* (Kassambara 2017), sendo as variáveis abióticas e bióticas transformadas em  $\log(x+1)$ .

### **3. Resultados**

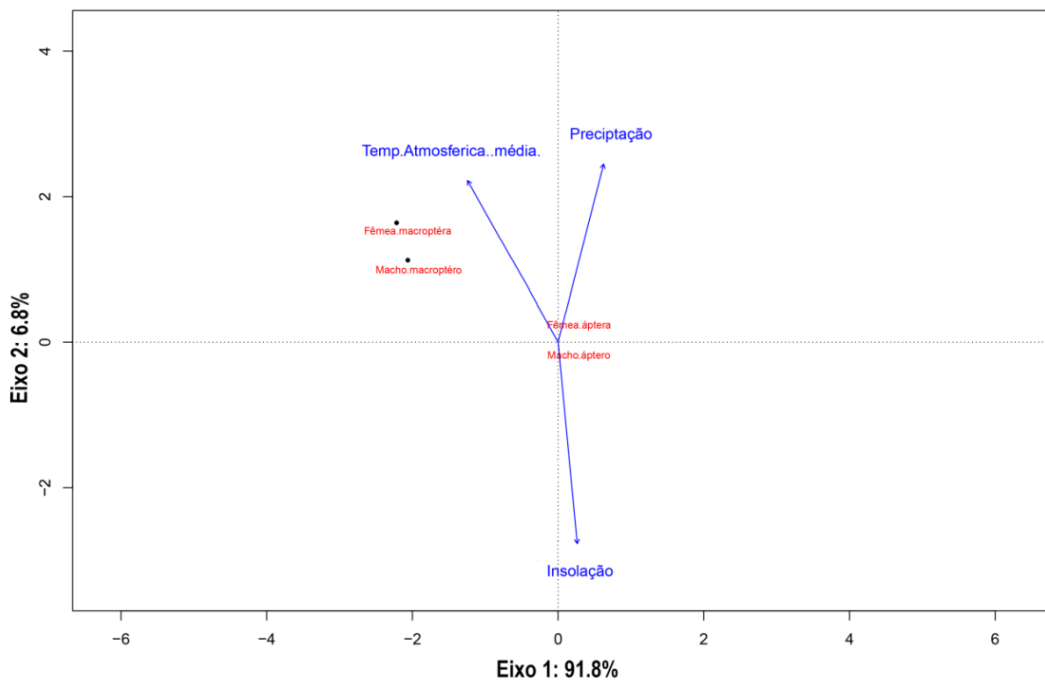
Após a realização da correlação de Pearson, foram excluídos da análise o fotoperíodo, por não apresentar variação temporal significativa ( $P > 0,01$ ), e umidade relativa do ar, por apresentar correlação com a temperatura atmosférica.

#### **3.1. Fatores que afetam os períodos de pré-postura, incubação e desenvolvimento**

Foram coletados 1027 indivíduos de *R. robusta*. A estação que apresentou maior abundância de morfotipos no geral foi à seca no ano de 2011 ( $n = 183$ ) e a estação chuvosa de

2012, a com menor abundancia (n = 70). A RDA evidenciou que a abundância de morfotipos macrópteros é influenciada positivamente pelo aumento de temperaturas atmosféricas médias e precipitação, enquanto a abundância de morfotipos ápteros mostraram pouca associação com características ambientais (F= 1,886, P=0; Figura 3).

Houve diferença significativa na abundância de morfotipos alares considerando as estações do ano (F= 2.797; P= 0.009; Figura 4). Enquanto estações secas propiciam baixa da expressão do fenótipo macróptero, a chuvosa proporcionou seu aumento.



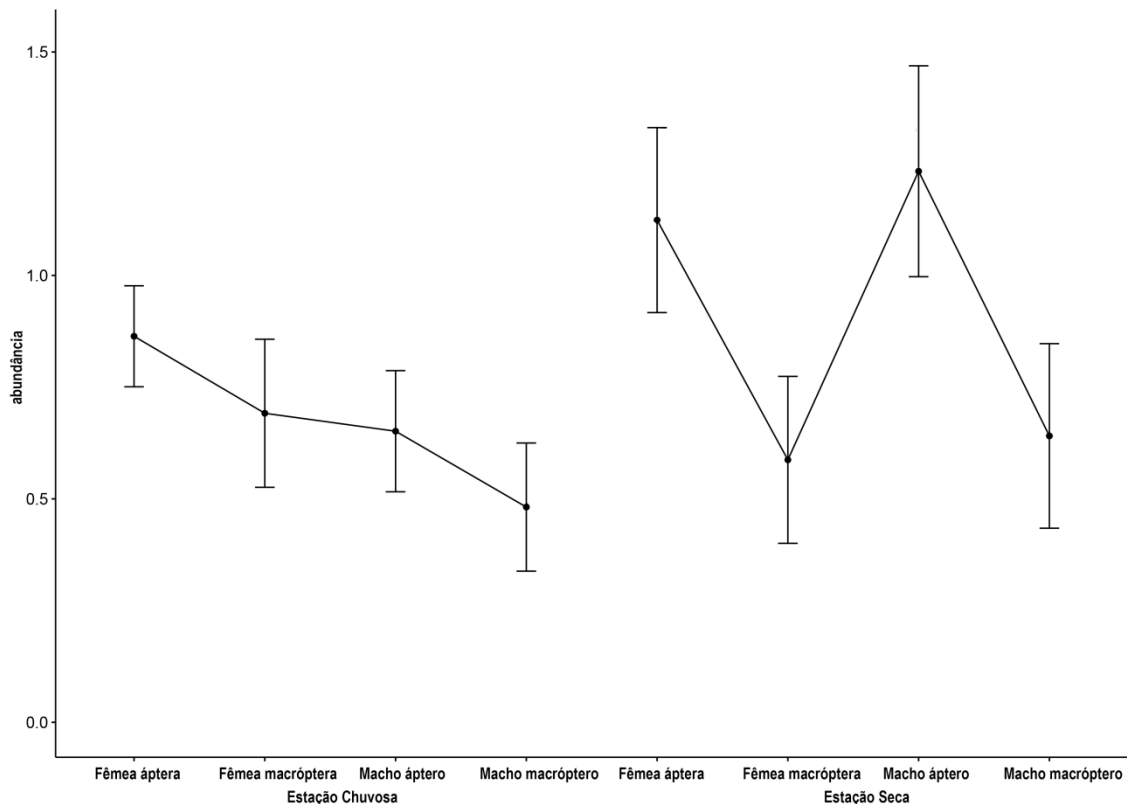
**Figura 3.** Análise de redundância (RDA) da abundância dos morfotipos de *Rhagovalia robusta* e fatores ambientais que influenciam no desenvolvimento das formas alares (F= 1,886, P=0).

ncia

**Figura 4.** Comparação das médias de abundância dos morfotipos de *Rhagovelia robusta* afetados pelas estações climáticas durante seu desenvolvimento ( $F= 2.797$ ;  $P= 0.009$ ).

### **3.2. Fatores que influenciam a abundância de morfotipos alares**

A população amostrada no período de 2011 foi representada por 399 indivíduos. O mês com maior abundância de morfotipos no geral foi julho ( $n = 70$ ) e setembro, o menos abundante ( $n = 2$ ). As variáveis ambientais não exerceram efeito sobre a abundância ( $F= 5.281$ ;  $P=0.268$ ). Por outro lado, houve diferença significativa na abundância de morfotipos ápteros e macrópteros considerando-se as estações ao longo do ano ( $F= 2.281$ ,  $P=0.002$ ; Figura 4).



**Figura 5.** Comparação das médias de abundância das formas alares de *Rhagovelia robusta* durante as estações climáticas no primeiro ano de coletas ( $F= 2.281, P=0.002$ )

#### 4. Discussão

O polimorfismo alar ocorre em várias ordens de insetos, especialmente em Orthoptera, Coleoptera e Hemiptera (Harrison 1980; Zera, Innes & Saks 1982; Andersen 1993). Tal fenômeno é comum em percevejos semi-aquáticos devido aos seus habitats bidimensionais, em que o voo pode ser prescindível (Simmons e Thomas 2004; Moreira 2015). Além das diferenças no comprimento da asa, indivíduos de formas alares distintas frequentemente apresentam outras características díspares, tais como o grau de desenvolvimento dos músculos de voo, duração do desenvolvimento ninfal, tempo para a primeira reprodução, fertilidade, diapausa (Andersen 1973; Vepsäläinen 1974; Harrison, 1980) e maior desenvolvimento de outras estruturas (Khila *et al.* 2012).

Os mecanismos que influenciam a expressão da forma alada em percevejos semi-aquáticos são bem estudados nas regiões temperadas (Andersen 1973, Andersen 1993, Ahlroth *et al.* 1999), entretanto, pouco se sabe sobre esse fenômeno em ambientes tropicais. Em regiões temperadas, a expressão desse atributo está primeiramente relacionada à sazonalidade, principalmente à flutuação da temperatura e à reprodução de populações que passam por

diapausa durante o inverno, o que é desencadeado pelo fotoperíodo curto no inverno (Vepsäläinen 1978; Andersen 1993). Sabe-se ainda que o potencial reprodutivo de organismos ápteros é maior em locais estáveis ou com menores variações ambientais (Andersen 1993).

Os resultados aqui apresentados descartam fatores ligados ao fotoperíodo, pois na região não houve variação significativa ao longo do tempo, e insolação, cujo os indivíduos demonstraram pouca associação. Em contrapartida, demonstram que a proporção das formas alares na população adulta é determinada pela precipitação e temperatura ocorrentes durante os períodos pré-postura e de incubação dos ovos, desenvolvimento embrionário e ninfal, corroborando a hipótese (i). Temperatura e precipitação afetam positivamente a abundância de indivíduos macrópteros. Enquanto, nenhum dos fatores analisados afetou significativamente a abundância de indivíduos ápteros.

Estudos anteriores relataram que a temperatura do ambiente afeta diretamente as ações enzimáticas dos insetos desde período embrionário até o término do seu desenvolvimento (Howe 1967). Por exemplo, em determinadas espécies de pulgão, sabe-se que a temperatura influencia fortemente o desenvolvimento de um organismo em um adulto alado ou áptero (Johnson 1966; Lamb e White 1966; Schaefers e Judge 1971). A temperatura também influencia a fixação do traço vestigial alado em *Drosophila melanogaster* Meigen, 1830 (Stanley 1931). Já em *Rhodnius robustus* Larrousse, 1927, a temperatura exerce função direta na ação enzimática durante seu desenvolvimento, alterando seu metabolismo e proporcionando a ocorrência de ecdises defeituosas e interrupções no processo da muda imaginal (Curto de Casas 1999; Rocha *et al.* 2001). Pequenas mudanças podem afetar a dinâmica metabólica do inseto, tendo em vista que altas temperaturas estimulam a velocidade das ações enzimáticas, enquanto o desenvolvimento e/ou o metabolismo do inseto necessitam de um padrão limitado pela reação enzimática mais lenta (Hearon 1952; Howe 1967; Janković-Hladni 2018). O aumento das reações enzimáticas pode alterar a morfologia externa do indivíduo através de estímulos hormonais, antes inativos (Matthee 1951; Andrewartha 1952; Nagaba *et al.* 2011). Assim, sugere-se que o aumento da temperatura atmosférica aumenta a ação enzimática, que por sua vez, através de sinalizadores catalíticos estimulantes e/ou inibitórios afetam a produção hormonal e, assim, há expressão da forma alada.

Segundo Fairbairn & Desranleau (1987) e Harada & Nishimoto (2007), altos níveis de precipitação estão relacionados com a heterogeneidade espacial ou temporal do habitat. Em um corpo hídrico, o aumento das chuvas está diretamente ligado a entrada e uma maior

disponibilidade de nutrientes (Esteves 1988; Hirooka *et al.* 2016), graças ao aumento da produtividade primária líquida dos ecossistemas, que proporciona um aumento energético significativo nos outros níveis tróficos (Krohne 2001; Odum & Barret 2011; Paiva & Fernandes 2016). Assim, é sugerido que a modificação desses fatores ecológicos influencia na quantidade e/ou qualidade de nutrientes disponíveis para a fêmea antes da postura e/ou os estádios de desenvolvimento ninfal. Isso garante maior aporte de energia, possibilitando o aumento da abundância de indivíduos alados nas próximas gerações filiais, sem influenciar a abundância do morfotipo áptero (Vepsäläinen 1974; Fairbairn & Desranleau 1987; Fairbairn 1988; Andersen 1993).

As variações na população proporcionadas pela mudança sazonal influenciaram apenas na flutuação da abundância dos indivíduos macrópteros durante os períodos de pré-postura, incubação e desenvolvimento, podendo ser explicados pela variação da temperatura e precipitação, esse resultado sustenta a hipótese (ii).

Os fatores abióticos locais não afetaram a abundância dos morfotipos da população rejeitando a hipótese (iii). Quanto a esses fatores sabe-se que os córregos de Cerrado alternam naturalmente períodos de intensa diminuição de vazão e pulsos rápidos de inundação (Bispo *et al.* 2001), além de apresentarem pouca variação abiótica temporal (Giehl *et al.* 2015). Desse modo, acredita-se que insetos que são amplamente distribuídos devem estar mais adaptados a variações no regime das águas e de suas variáveis físico-químicas, sendo capazes de recolonizar o ambiente após o distúrbio ou resistir a ele (Giehl *et al.* 2015; Brasil *et al.* 2017). *Rhagovelia robusta* possui ampla distribuição em todo Brasil (Moreira 2015) e, no presente estudo, foi coletado em todos os meses do ano, demonstrando ser generalista, e possivelmente com ampla plasticidade ambiental.

O fato da população apresentar variações na abundância de morfotipos ao longo estações do ano corroborou a hipótese (iv), ocorrendo provavelmente devido às variações climáticas sazonais serem de eventos naturais, que alternam a disponibilidade de recursos no ambiente. Dessa forma, um ambiente com maior estabilidade e continuidade do habitat, proporcionados pela estação seca (Fairbairn & Desranleau 1987), tende a propiciar o aumento do fenótipo áptero, levando em consideração que os machos ápteros são mais adaptados a reprodução (Crumière 2018). Em contrapartida, habitats com maior heterogeneidade espacial ou temporal variável típicos das estações chuvosas (Fairbairn & Desranleau 1987) tende a elevar o fenótipo macróptero na população uma vez que esses são mais aptos a dispersão e demandam maior

investimento energético (Vepsäläinen 1974; Fairbairn & Desranleau 1987; Fairbairn 1988; Andersen 1993).

Desta forma, A população de *Rhagovelia robusta* no córrego Bacaba é modulada em resposta a pressão imposta por fatores climáticos sazonais.

## Referências

- Ahlroth P., Alatalo R.V., Hyvarinen E., Suhonen J. (1999) Geographical variation in wing polymorphism of the waterstrider *Aquarius najas* (Heteroptera, Gerridae). *Journal of Evolutionary Biology* 12(1), 156-160.
- Andersen N.M. (1993) The evolution of wing polymorphism in water striders (Gerridae): a phylogenetic approach. *Oikos*, 433-443.
- Andersen NM (1973). Seasonal polymorphism and developmental changes in organs of flight and reproduction in bivoltine pondskaters (Hem. Gerridae). *Insect Systematics & Evolution*, 4(1), 1-20.
- Andersen, N. M. (1982). The semiaquatic bugs (Heteroptera, Gerromorpha), phylogeny, adaptations, biogeography and classification. *Entomonograph*, 3, 1-455.
- Andrewartha H.G. (1952). Diapause in relation to the ecology of insects. *Biological Reviews*, 27(1), 50-107.
- Becker, R. A., Chambers, J. M., & Wilks, A. R. (1988). *The New S Language Pacific Grove*. Wadsworth & Brooks/Cole, 702pp.
- Bispo, P. D. C., Oliveira, L. G., Crisci, V. L., & Silva, M. M. (2001). A pluviosidade como fator de alteração da entomofauna bentônica (Ephemeroptera, Plecoptera e Trichoptera) em córregos do Planalto Central do Brasil. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 13(2), 1-9.
- Brasil L.S., Juen L., Giehl N.F.S. & Cabette H.S.R. (2017). Effect of environmental and temporal factors on patterns of rarity of ephemeroptera in stream of the Brazilian Cerrado. *Neotropical entomology*, 46(1), 29-35.
- Brinkhurst, R. O. (1959). Alary polymorphism in the Gerroidea (Hemiptera-Heteroptera). *The Journal of Animal Ecology*, 211-230.

- Crumière, A. J. J., Armisen, D., Vargas-Lowman, A., Kubarakos, M., Moreira, F. F. F., & Khila, A. (2018). Escalation and constraints of antagonistic armaments in water striders. *bioRxiv*, 430322. 1-36.
- Curto de Casas S.I., Carcavallo R.U., Galíndez Girón I., Burgos J.J., Jurberg J., and Lent H. (1999). Bioclimatic factors and zones of life. *Atlas of Chagas disease vectors in the Americas*, 3, 793-838.
- De Marco, P. (1998). The Amazonian Campina dragonfly assemblage: patterns in microhabitat use and behaviour in a foraging habitat (Anisoptera). *Odonatologica*, 27(2), 239-248.
- Denno R.F. (1994). Life history variation in planthoppers. *In: Planthoppers: Their Ecology and Management*, Chapman & Hall, pp. 163-215.
- Denno R.F., Olmstead K.L. & McCloud E.S. (1989). Reproductive cost of flight capability: a comparison of life history traits in wing dimorphic planthoppers. *Ecological Entomology*, 14(1), 31-44.
- Denno, R. F., & Grissell, E. E. (1979). The adaptiveness of wing-dimorphism in the salt marsh-inhabiting planthopper, *Prokelisia marginata* (Homoptera: Delphacidae). *Ecology*, 60(1), 221-236.
- Denno, R. F., Raupp, M. J., Tallamy, D. W., & Reichelderfer, C. F. (1980). Migration in heterogeneous environments: differences in habitat selection between the wing forms of the dimorphic planthopper, *Prokelisia marginata* (Homoptera: Delphacidae). *Ecology*, 61(4), 859-867.
- Denno, R. F., Roderick, G. K., Olmstead, K. L., & Dobel, H. G. (1991). Density-related migration in planthoppers (Homoptera: Delphacidae): the role of habitat persistence. *The American Naturalist*, 138(6), 1513-1541.
- Esteves, F. D. A. (1988). *Fundamentos de limnologia*. Interciência/Finep, 826pp.
- Fairbairn D. & Desranleau L. (1987). Flight threshold, wing muscle histolysis, and alary polymorphism: correlated traits for dispersal tendency in the Gerridae. *Ecological Entomology*, 12(1), 13-24.



- Fairbairn D.J. (1988). Adaptive significance of wing dimorphism in the absence of dispersal: a comparative study of wing morphs in the waterstrider, *Gerris remigis*. *Ecological Entomology*, 13(3), 273-281.
- Giehl N.F., Fonseca P.V., Dias-Silva K., Brasil, L.S. & Cabette H.S. (2015). Effect of the abiotic factors on *Brachymetra albinervis albinervis* (Heteroptera: Gerridae). *Iheringia. Série Zoologia*, 105(4), 411-415.
- Harada, T., & Nishimoto, T. (2007). Feeding conditions modify the photoperiodically induced dispersal of the water strider, *Aquarius paludum* (Heteroptera: Gerridae). *European Journal of Entomology*, 104(1), 33.
- Hardie J., Lees A.D. (1985). Endocrine control of polymorphism and polyphenism. In: *Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology*, Pergamon, New York, pp. 441– 90.
- Harrison R.G. (1980). Dispersal polymorphisms in insects. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11(1), 95-118.
- Hearon J.Z. (1952). Rate behaviour of metabolic systems. *Physiological Reviews - American Journal of Physiology*, 32, 499-523.
- Hirooka, Y., Hagizuka, C., & Ohshima, I. (2016). The effect of combinations of food insects for continuous rearing of the wing polymorphic water strider *Limnogonus fossarum fossarum* (Hemiptera: Gerridae). *Journal of Insect Science*, 16(1).
- Howe R.W. (1967). Temperature effects on embryonic development in insects. *Annual review of entomology*, 12(1), 15-42.
- Instituto Nacional de Meteorologia (INMET) -. Disponível em: <<http://www.inmet.gov.br/portal/>>. Acessado em: 16.09.2018.
- Janković-Hladni, M. I. (2018). *Hormones and metabolism in insect stress (historical survey)*. In *Hormones and Metabolism in Insect*. Stress CRC Press, 26pp.
- Johnson, B. (1966). Wing polymorphism in aphids IV. The effect of temperature and photoperiod. *Entomologia experimentalis et applicata*, 9(3), 301-313.
- Kassambara A (2017). *Ggpubr: "ggplot2" based publication ready plots*. R package version 0.1.6. 120pp

- Khila, A., Abouheif, E., & Rowe, L. (2012). Function, developmental genetics, and fitness consequences of a sexually antagonistic trait. *Science*, 336(6081), 585-589.
- Kneitel, J. M., & Chase, J. M. (2004). Trade-offs in community ecology: linking spatial scales and species coexistence. *Ecology Letters*, 7(1), 69-80.
- Krohne, D. T. (2001). *General ecology*. Brooks/Cole Publishing Company, 459pp.
- Lamb K.P. & White D. (1966). Effect of temperature, starvation and crowding on production of alate young by the cabbage aphid (*Brevicoryne brassicae*). *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 9(2), 179-184.
- Legendre P & Legendre L (1988). *Numerical Ecology*. Elsevier Science, 840pp.
- Leps J. and Smilauer P. (2003). *Multivariate Analysis of Ecological Data using CANOCO*. Cambridge, University Press, 269pp.
- Magalhães O.M., Moreira F.F.F. and Galvão C. (2016). A new species of *Rhagovelia* Mayr, 1865 (Hemiptera: Heteroptera: Veliidae) from Pará State, with an updated key to Brazilian species of the *robusta* group. *Zootaxa*, 4171(3), 586-594.
- Marimon B.S., Felfili J.M., Lima E.D.S., Gonçalves W.M. & Marimon-júnior B.H. (2010). Environmental determinants for natural regeneration of gallery forest at the Cerrado / Amazonia boundaries in Brazil. *Acta Amazonica*, 40, (1), 107-118.
- Matthee J J (1951). *The Structure and Physiology of the Egg of Locustana par. Dalina*, Walk, 316pp.
- Moreira F.F.F. (2015) *The Semiaquatic Gerromorphans*. In: Panizzi AR, Grazia J (eds) *True bugs (Heteroptera) of the Neotropics*. Springer Science+Business Media, Dordrecht, pp.113-156.
- Nagaba Y., Tufail M., Inui H. & Takeda, M. (2011). Hormonal regulation and effects of four environmental pollutants on vitellogenin gene transcription in the giant water bug, *Lethocerus deyrollei* (Hemiptera: Belostomatidae). *Journal of insect conservation*, 15(3), 421-431.
- Nijhout H.F. (1994). *Insect Hormones*. Princeton University Press. 267pp.
- Odum, E.P. & Barret, G.W. (2011). *Fundamentos de Ecologia*. Cengage Learning. 1-612.

- Oksanen J., Blanchet F.G., Kindt R., Legendre P., Minchin P.R., O'hara RB, and Oksanen M.J. (2013). *Package 'vegan'*. Community ecology package, version 2.0, 297pp.
- Paiva, C. M., & Fernandes, F. R. (2016). Estudo da Produtividade Primária do Bioma Mata Atlântica via Sensoriamento Remoto. *Anuário do Instituto de Geociências*, 38(2), 05-14.
- Panizzi A.R., Parra J.R.P. (2012) *Insect Bioecology and Nutrition for Integrated Pest Management*. CRC Press, Boca Raton, 750pp.
- Peel M.C., Finlayson B.L. & McMahon T.A. (2007). World Map of the Köppen-Geiger climate classification updated. *Meteorologische Zeitschrift*, 11, 1633–1644.
- Polhemus D.A. (1997) *Systematics of the genus Rhagovelia Mayr (Heteroptera: Veliidae) in the Western Hemisphere (exclusive of the angustipes complex)*. Entomological Society of America, Lanham, 386pp.
- Preziosi R.F. & Fairbairn D.J. (1992). Genetic population structure and levels of gene flow in the stream dwelling waterstrider, *Aquarius (= Gerris) remigis* (Hemiptera: Gerridae). *Evolution*, 46(2), 430-444.
- R Core Team (2018). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL. <https://www.R-project.org/>.
- Rocha D.D.S., Jurberg J., Carcavallo R.U., Presgrave O.A., Cunha V. & Galvão C. (2001). Influência da temperatura e umidade no desenvolvimento ninfal de *Rhodnius robustus*. *Revista de Saúde Pública*, 35, 400-406.
- Roff D.A. (1986) The evolution of wing dimorphism in insects. *Evolution* 40, 1009-1020.
- Roff D.A., Fairbairn D.J. (1991). Wing dimorphisms and the evolution of migratory polymorphisms among the Insecta. *American Zoologist* 31, 51-243.
- Schaefers G.A. & Judge F.D. (1971). Effects of temperature, photoperiod, and host plant on alary polymorphism in the aphid, *Chaetosiphon fragaefolii*. *Journal of Insect Physiology*, 17(2), 365-379.
- Silva V. (2000). *Meteorologia e Climatologia (INMET)*. Brasília Distrito Federal, 515pp.
- Simmons, A. D., & Thomas, C. D. (2004). Changes in dispersal during species' range expansions. *The American Naturalist*, 164(3), 378-395.

- Southwood, T. R. E. (1961, June). A hormonal theory of the mechanism of wing polymorphism in Heteroptera. In Proceedings of the Royal Entomological Society of London. *Series A, General Entomology*, 36 (4), 63-66
- Southwood, T. R. E. (1962). Migration of terrestrial arthropods in relation to habitat. *Biological reviews*, 37(2), 171-211.
- Stanley W.F. (1931). The effect of temperature on vestigial wing in *Drosophila melanogaster*, with temperature-effective periods. *Physiological Zoology*, 4(3), 394-408.
- Strahler A.N. (1957). Quantitative classification of watershed geomorphology. *Transactions of the American Geophysical Union*, 38. 913–920.
- Van Belleghem, S. M., Roelofs, D., & Hendrickx, F. (2015). Evolutionary history of a dispersal-associated locus across sympatric and allopatric divergent populations of a wing-polymorphic beetle across Atlantic Europe. *Molecular ecology*, 24(4), 890-908.
- Vepsäläinen K. (1974). Determination of wing length and diapause in water-striders (*Gerris* Fabr., Heteroptera). *Hereditas*, 77(2), 163-175.
- Vepsäläinen, K. (1978). Wing dimorphism and diapause in *Gerris*: determination and adaptive significance. In: *Evolution of insect migration and diapause*. Springer, pp.218-256.
- Wagner, D. L., & Liebherr, J. K. (1992). Flightlessness in insects. *Trends in ecology & evolution*, 7(7), 216-220.
- Wickham H., Francois R., Henry L. & Müller K. (2016). *The dplyr package*. R Core Team. 75pp.
- Zera A.J. & Denno R.F. (1997). Physiology and ecology of dispersal polymorphism in insects. *Annual review of entomology*, 42(1), 207-230.
- Zera A.J., Innes D.J. & Saks M.E. (1983). Genetic and environmental determinants of wing polymorphism in the waterstrider *Limnoporus canaliculatus*. *Evolution*, 37(3), 513-522.

## **CAPÍTULO 2**

### **RELAÇÕES ENTRE DIMORFISMOS ALAR E SEXUAL EM *RHAGOVELIA* *ROBUSTA* GOULD, 1931 (INSECTA: HEMIPTERA: VELIIDAE)**

Oséias Martins Magalhães; Fabiano Stefanello; Carolina Branco Dale Coutinho; Felipe Ferraz Figueiredo Moreira

## **Resumo**

Estudos de morfologia funcional, ecologia e comportamento utilizam como organismos modelo os percevejos semi-aquáticos, dentre os quais destaca-se o gênero *Rhagovelia* Mayr, 1865. Este estudo analisou padrões de forma e tamanho de diferentes formas alares e sexos de *R. robusta* e quais as relações entre os dimorfismos alar e sexual nessa espécie. Para tanto, foram feitas coletas em três pontos do córrego Bacaba e um ponto do córrego Sucuri, dois corpos d'água do Cerrado do Estado de Mato Grosso, Brasil. Para o estudo de morfometria tradicional, foram utilizadas 17 variáveis, sendo os espécimes divididos em machos ápteros, machos macrópteros, fêmeas ápteras e fêmeas macrópteras. Para o de morfometria geométrica, foram avaliadas a forma do pronoto e do fêmur posterior, sendo os indivíduos categorizados da mesma maneira. Foram identificadas variações significativas no comprimento do corpo, comprimento da cabeça, comprimento e largura dos mediotergitos abdominais I, IV e VII, e comprimento e largura do pronoto entre espécimes ápteros e alados. Além disso, foram encontradas variações na forma da perna posterior entre fêmeas e machos, e entre machos de diferentes formas alares. A análise integrativa entre pronoto (utilizado como um *proxy* do tamanho do pronoto) e fêmur posterior dos machos indica que eles sofrem modificações alométricas inversamente relacionadas. Tais modificações relacionadas ou à habilidade de voar e aumento da capacidade de dispersão, ou ao aumento da habilidade de impor a cópula e da capacidade reprodutiva, e competem por recursos energéticos.

**Palavras-chaves:** alometria; dimorfismo alar; dimorfismo sexual; dispersão; Gerromorpha; morfometria.

## **Abstract**

Functional morphology, ecology, and behavioral studies use as model organisms the semi-aquatic bugs, among which the genus *Rhagovelia* Mayr, 1865 stands out. This study analyzed patterns of shape and size of different alary forms and sexes of *R. robusta* and which are the relations between alary and sexual dimorphism in this species. Sampling was conducted in three areas of the Bacaba stream and one área of the Sucuri stream, two water bodies of the Cerrado of Mato Grosso State, Brazil. For the traditional morphometric study, 17 variables were included and the specimens were divided into apterous males, macropterous males, apterous females and macropterous females. For the geometric morphometry study, the shapes of the pronotum and posterior femur were used, and the individuals categorized on the same way. Our results indicate significant variation of the body length, head length, length and width of abdominal mediotergites I, IV and VII, and length and width of the pronotum between apterous and alate specimens. Furthermore, significant variation was found in the shape of the posterior leg between females and males, and between males of different alary forms. The integrative analysis between the pronotum (used as a proxy to the size of the thorax) and the posterior femur of the males indicated that they go through allometric modifications that are inversely related. Such modifications are related to either the ability to fly and higher dispersion capacity, or to an increase in the hability to impose copulation and higher reproductive capacity, and compete for energetic resources.

**Keywords:** allometry; wing dimorphism; sexual dimorphism; dispersal; Gerromorpha; morphometry.

## 1. Introdução

A divergência intraespecífica entre o tamanho ou a forma de alguma estrutura corporal é uma das tendências prevalentes e mais perceptíveis da evolução morfológica, levando ao surgimento de variação fenotípica (Eberhard 1985; Arnqvist & Rowe 1995). Tais variações fenotípicas podem estar associadas ao conflito sexual, à seleção sexual e/ou à dispersão (Harrison 1980; Arnqvist 1995). Segundo Chapman *et al.* (2003), o conflito sexual ocorre quando existem diferenças nos interesses reprodutivos e investimento de energia entre os sexos de uma dada espécie. O mesmo pode impulsionar, através da seleção sexual, a evolução de novas características que facilitem ou dificultem a cópula, dependendo do interesse de cada sexo, e conseqüentemente ao dimorfismo sexual (Brown *et al.* 1997; Arnqvist & Rowe 2002). Segundo Roff (1986), o potencial dispersivo de um indivíduo está diretamente relacionado à sua capacidade de locomoção, tal como através do voo em insetos. A variação intraespecífica na forma e tamanho das asas (di- ou polimorfismo alar) observada em certos animais influencia na sua capacidade de dispersão e a perpetuação da espécie diante de condições adversas. Tal variabilidade tem origem na interação genotípica com o ambiente, sendo essa controlada hormonalmente (Southwood 1961; Andersen 1993).

Nos insetos as asas se desenvolvem através de projeções do exoesqueleto fixas no meso- e metanoto (Harrison 1980). Porém, em alguns táxons de Gerromorpha (Insecta: Hemiptera), como no caso de *Rhagovelia* Mayr, 1865, além desse padrão, as formas aladas apresentam a estrutura do pronoto bem desenvolvida recobrando o meso- e metanoto formando uma câmara espiracular com a função de proteger os músculos de inserção das asas (Andersen 1982). A extensão do lobo posterior do pronoto se inicia no quarto instar do indivíduo com tecas alares recobrando todo o metanoto no fim do quinto instar ninfal, não ocorrendo tal extensão em indivíduos ápteros. Portanto tornando toda estrutura torácica relacionada ao voo (Andersen 1982; Bacon 1956).

Tanto o polimorfismo alar quanto o dimorfismo sexual são observados dentre os percevejos semi-aquáticos, representando estratégias evolutivas distintas envolvidas com as capacidades de dispersão e reprodução. Algumas espécies desses percevejos ocorrem naturalmente apenas na forma áptera ou macróptera, enquanto outras podem ter populações em que essas duas formas coexistem e algumas vezes também formas intermediárias (micróptera e/ou braquíptera) (Andersen 1982; Andersen 1993). Paralelamente, as fêmeas de muitas espécies de percevejos semi-aquáticos tendem a evitar a cópula, o que resulta no conflito sexual



e imposição da seleção sexual sobre os machos (Khila *et al.* 2012). Nesses casos, os machos perseguem, pulam sobre as fêmeas e as agarram, portanto, a cópula bem-sucedida ocorre de maneira imposta (Rowe *et al.* 1994). Ao longo do tempo, houve muitas vezes a seleção positiva de machos com estruturas somáticas maiores, mais fortes e/ou com maior número de espinhos ou projeções envolvidas na reprodução, as quais os fizessem prevalecer no conflito sexual (Rowe & Arnqvist 2002). Por outro lado, Crumière *et al.* (2018) mostram que podem surgir modificações antagônicas nas fêmeas, caracterizando uma “corrida armamentista” entre os sexos.

*Rhagoelia robusta* Gould, 1931 (Gerromorpha: Veliidae) é um ótimo exemplo para o estudo do dimorfismo alar e sexual, pois essa espécie possui duas formas distintas: indivíduos ápteros e macrópteros, coexistindo em uma mesma população e dimorfismo sexual nas estruturas da perna posterior (Polhemus 1997). O objetivo deste estudo foi analisar os padrões de dimorfismo alar e sexual em *R. robusta* e definir as relações entre os mesmos.

## **2. Material e métodos**

### **2.1. Área de estudo**

As coletas foram realizadas em dois córregos pertencentes à bacia do Rio das Mortes, Município de Nova Xavantina, região de Cerrado do Estado de Mato Grosso: Córrego Bacaba (P1: 14° 43' 3,495" S / 52° 21' 48,341" W; P2: 14° 43' 10,495" S / 52° 21' 35,075" W; P3: 14° 43' 14,801" S / 52° 21' 35,635" W; Figura 1) e Córrego Sucuri (P4: 14° 49' 01,0" S / 52° 29' 18,8" W; Figura 1). Todos os pontos de coleta compreenderam trechos de 1ª a 2ª ordem dos córregos conforme a classificação de Strahler (1957). Ambas as áreas se encontram margeadas por vegetação ripária densa com presença de árvores semi-decíduas de grande porte, rodeadas por vegetação de pequeno e médio porte composta de gramíneas e arbustos típicos de Cerrado (Marimon *et al.* 2010). A região apresenta clima Tropical tipo Aw (savana com chuvas de verão) segundo a classificação de Köppen (1990; modificada por Peel *et al.* 2007), com duas estações bem definidas: verão chuvoso, de outubro a abril, e inverno seco, de maio a setembro.

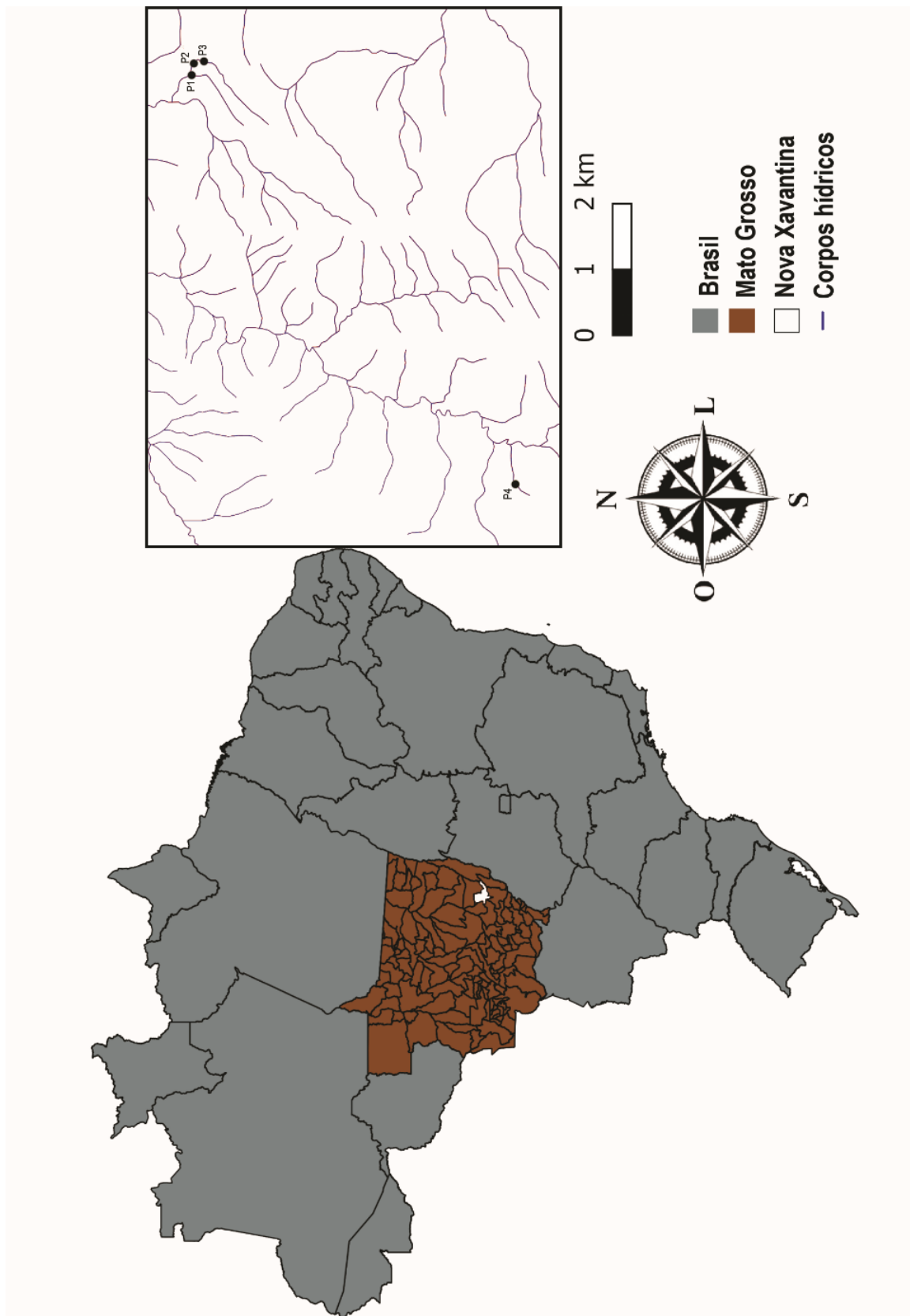


Figura 1. Localização dos sítios de coleta nos córregos Bacaba (P1, P2 e P3) e Sucuri (P4), Nova Xavantina, Mato Grosso, Brasil.

Espécimes de *R. robusta* foram obtidos entre junho de 2011 e julho de 2015 no Córrego Bacaba, e entre novembro de 2013 e junho de 2015 no Córrego Sucuri, como parte do projeto

PELD/CNPq (558069/2009-6 e 403725/2012-7). As amostras no Córrego Bacaba foram realizadas mensalmente no primeiro ano, bimestralmente no segundo, e trimestralmente a partir do terceiro. Já no Córrego Sucuri, a periodicidade foi trimestral desde início da amostragem. Para a amostragem biológica, foram utilizados coadores e peneiras com 18cm de diâmetro e malha fina, usando método de varredura com área fixa em transecções lineares de 100m (De Marco 1998) em cada córrego, os quais foram georreferenciados. A identificação específica de *Rhagovelia* foi feita com base em chaves dicotômicas de Polhemus (1997) e Magalhães *et al.* (2016). Todo o material obtido foi fixado e preservado em etanol a 85%, sendo posteriormente depositado na Coleção Zoobotânica “James Alexander Ratter”, Universidade do Estado de Mato Grosso, Nova Xavantina, Mato Grosso.

## 2.2. Análise morfológica tradicional

Foram examinadas 17 estruturas de 961 espécimes de *R. robusta*: comprimento do corpo (cc), comprimento da cabeça (cca), largura da cabeça (lca), distância interocular mínima (di), largura do olho (lo), comprimento do pronoto (cp), largura do pronoto (lp), comprimento do mediotergito abdominal I (cta1), largura do mediotergito abdominal I (lta1), comprimento do mediotergito abdominal IV (cta4), largura do mediotergito abdominal IV (lta4), comprimento do mediotergito abdominal VII (cta7), largura do mediotergito abdominal VII (lta7), comprimento do fêmur posterior (cfp), largura do fêmur posterior (lfp), comprimento da tíbia posterior (ctp), largura da tíbia posterior (ltp). As estruturas corporais foram transformadas em razões em relação ao comprimento do corpo. Para a mensuração, foi utilizado o estereomicroscópio Leica M205 C com câmera digital acoplada e sistema de imagem Leica LAS.

Os dados obtidos foram transformados em logaritmos decimais a fim de normalizar sua distribuição e homogeneizar suas variâncias de acordo com a metodologia proposta por Sokal & Rohlf (1981) e Bookstein *et al.* (1985). A colinearidade das variáveis preditoras foi avaliada através de matriz de correlação de Pearson com um critério de corte de 70% via método VIF (Variance Inflation Factor; Marquardt 1970) no programa R versão 3.3.4 (R Core Team 2018) com o pacote *Usdm* (Naimi 2015). Os espécimes foram categorizados em quatro morfotipos referentes à sua condição alar: machos ápteros (MA), machos macrópteros (MM), fêmeas ápteras (FA) e fêmeas macrópteras (FM). Para avaliar se as medidas examinadas apresentavam variação significativa, uma Análise de Variância (ANOVA) foi realizada (Chambers & Hastie 1992). Para verificar possíveis diferenças entre os grupos testados na ANOVA, o Teste de

Tukey foi implementado (Miller 1981; Yandell 1997). O processamento dos dados foi efetuado através do programa R versão 3.3.4 com o pacote *Stats* (R Core Team 2018).

### 2.3. Morfometria geométrica

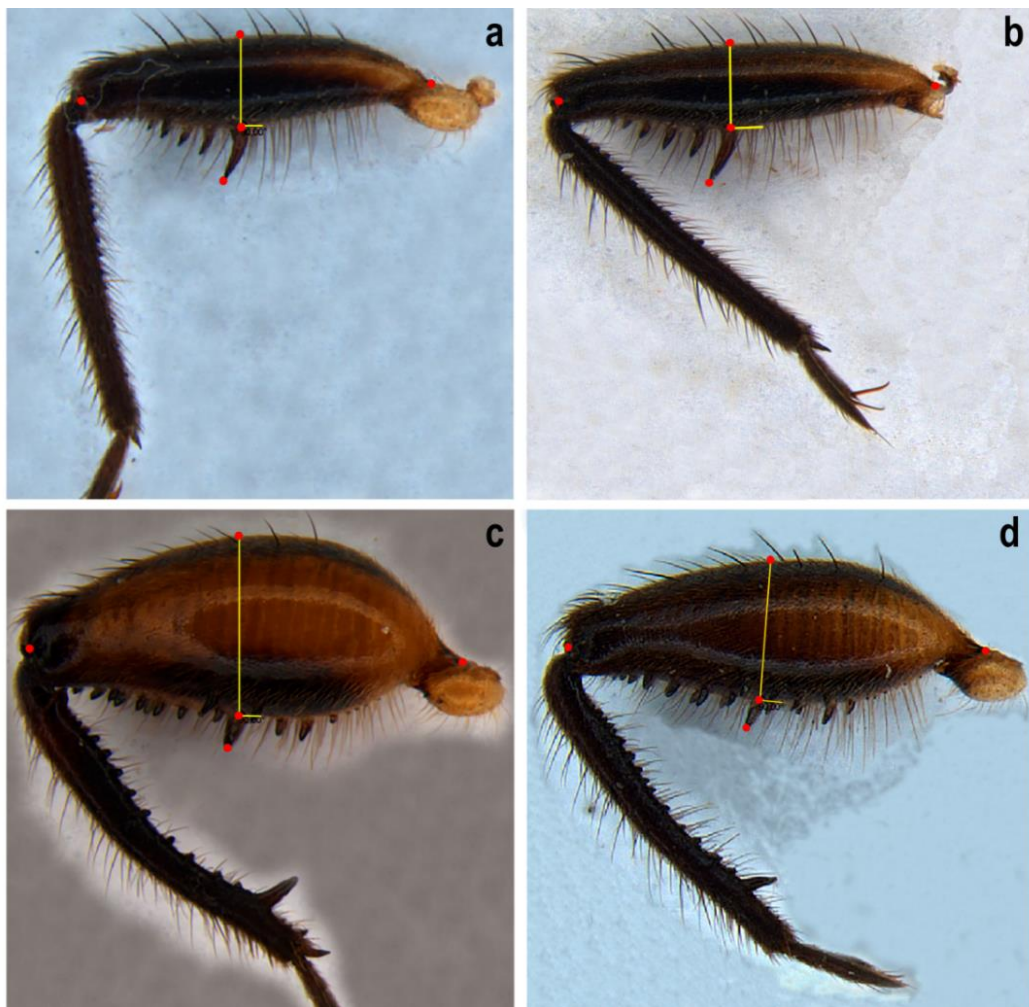
A morfometria geométrica é uma abordagem baseada em coordenadas cartesianas de um conjunto de marcos anatômicos, ou seja, pontos homólogos que podem ser reconhecidos nas mesmas estruturas em diferentes organismos, proporcionando uma forma de quantificar diferenças de forma (Fornel & Cordeiro-Estrela 2012). Esta técnica foi utilizada para analisar a forma do pronoto e do fêmur posterior dos dois sexos e forma alares. Tais estruturas foram selecionadas por estarem envolvidas em diferentes estratégias de perpetuação da espécie (Langellotto *et al.* 2000): dispersão por voo (pronoto; Andersen 1982; Bacon 1956; Harrison 1980) e reprodução (fêmur posterior; Crumière *et al.* 2018). Fotografias foram obtidas com uso do estereomicroscópio Leica M205 C com câmera digital acoplada e sistema de imagem Leica LAS. Imagens do pronoto (Pn) foram tomadas com aumento de 1,6x na posição dorsal, enquanto as do fêmur posterior direito (Fe) foram tomadas com aumento de 2,0x na posição ventral. As fotografias foram obtidas sempre pelo mesmo usuário (Magalhães, OM), evitando desse modo o erro causado por utilizarem-se vários observadores (Zelditch *et al.* 2004).

Toda estrutura do fêmur posterior foi quantificada com base em cinco pontos anatômicos (*landmarks*) homólogos delimitados nas extremidades proximal e distal do mesmo, no ápice e na base do maior espinho localizado na parte ventral do fêmur e o último ponto formando um ângulo de 90° entre o ponto demarcado na base do maior espinho e o dorso do fêmur (Figura 2). Já no caso do pronoto, por este possuir muitas curvas e poucos pontos que poderiam ser considerados homólogos para estabelecer marcos morfométricos confiáveis, foram utilizados 30 pontos sem correspondência biológica (*semi-landmarks*) em intervalos regulares ao longo do contorno associado a dois marcos âncora na linha média do pronoto (Figura 3). Coordenadas bidimensionais de *landmarks* e *semi-landmarks* foram obtidas usando o software TPSdig 2.16 (Rohlf 2010). A sobreposição de *landmarks* e *semi-landmarks* foi conduzida no programa R versão 3.3.4 usando os pacotes *Geomorph* (Adams *et al.* 2016), *Shapes* (Dryden & Mardia 2016), *Morpho* (Schlager 2014) e *ggplot2* (Wickham 2016).

Além de traduzir, escalar e rotacionar os *landmarks* e *semi-landmarks* foram deslizados ao longo da curva de contorno utilizando o método da menor distância de Procrustes (Adams *et al.* 2004). O número de Componentes Principais de forma (PCs) a serem analisados foi

selecionado segundo os critérios de Cardini *et al.* (2007), que propuseram medir a correlação entre a matriz de distâncias da forma de Procrustes no espaço de forma completa e distâncias euclidianas emparelhadas no espaço de forma reduzida.

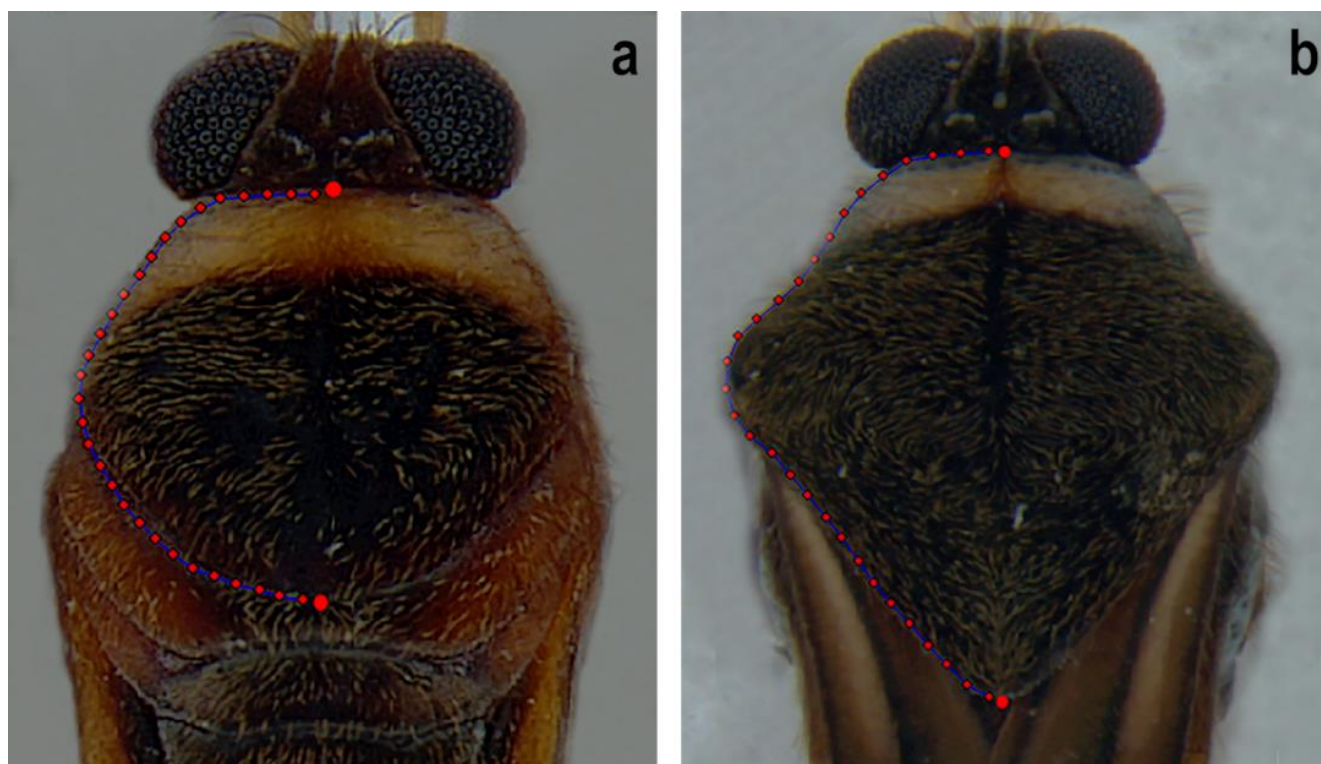
A influência da variação de tamanho sobre a variação de forma (alometria) foi mensurada pelo coeficiente de determinação multivariado, o qual é expresso como uma porcentagem de variação explicada pelo modelo de Regressão (Marquardt 1970). A significância estatística do modelo de Regressão Multivariada foi testada a partir de 10.000 permutações aleatórias do conjunto de dados original. O resíduo dos dados foi obtido com base em coordenadas do tamanho do centroide, uma vez que os efeitos do tamanho na forma podem afetar a integração e ofuscar a estrutura modular (Adams & Collyer 2016).



**Figura 2.** Perna posterior de *Rhagovelia robusta* em vista ventral: (a) fêmea áptera; (b) fêmea macróptera; (c) macho áptero; (d) macho macróptero. Os pontos vermelhos representam os pontos anatômicos homólogos e as linhas amarelas um ângulo de 90° entre o ponto demarcado na base do maior espinho e o dorso do fêmur

O resíduo obtido foi utilizado para comparar as amostras sem influência do tamanho sobre a forma. Foi aplicado o teste de Análise de Variáveis Canônicas (CVA) para analisar e

discriminar a existência de variação na forma no conjunto de dados. Essa técnica é semelhante a Análise de Componentes principais e a Análise de Correlações Canônicas, se diferenciando pela redução da dimensionalidade de dados e pela maior eficácia em análises discriminantes realizadas a partir de amostras com observações repetidas (Khattree & Naik 2000). Para tal análise discriminante, foram utilizados os conjuntos de dados com influência do tamanho do centroide e os resíduos no programa R versão 3.3.4.



**Figura 3.** *Rhagovelia robusta* em vista dorsal mostrando a forma de obtenção dos semi-marcos do pronoto: (a) macho áptero; (b) macho macróptero.

#### 2.4. Integração entre estruturas

Para quantificar o grau de integração morfológica entre o fêmur posterior e o pronoto (usado como um *proxy* para o tamanho do tórax) conforme definido pelas variáveis de forma de Procrustes, pontos de referência foram previamente alinhados usando a Análise de Procrustes Generalizada (GPA). O grau de integração morfológica foi estimado usando uma análise de mínimos quadrados parciais de dois blocos (PLS) associada a Regressão linear. Esta análise é referida como análise de deformações singulares (SW) quando aplicada às coordenadas de Procrustes (Rohlf & Corti, 2000, Bookstein *et al.* 2003, Klingenberg & Marugan-Lobón, 2013). A análise foi baseada em 10.000 permutações aleatórias do conjunto

de dados das amostras com influência do tamanho do centroide e do resíduo no programa R versão 3.3.4.

### 3 Resultados

#### 3.1. Amostragem populacional

Foram amostrados 961 espécimes de *R. robusta*, sendo 326 machos ápteros, 154 machos macrópteros, 337 fêmeas ápteras e 144 fêmeas macrópteras.

#### 3.2. Análises morfométricas

Nenhuma estrutura foi excluída, pois nenhuma apresentou colinearidade acima do estabelecido (70%).

Não houve variação significativa em lca ( $F = 0,992$ , g.l. = 3  $P = 0,395$ ; Figura 4), di ( $F = 2,434$ , g.l. = 3  $P = 0,163$ ; Figura 5) e lo ( $F = 3,7825$ , g.l. = 3  $P = 0,0908$ ; Figura 6) entre os morfotipos pré-determinados.

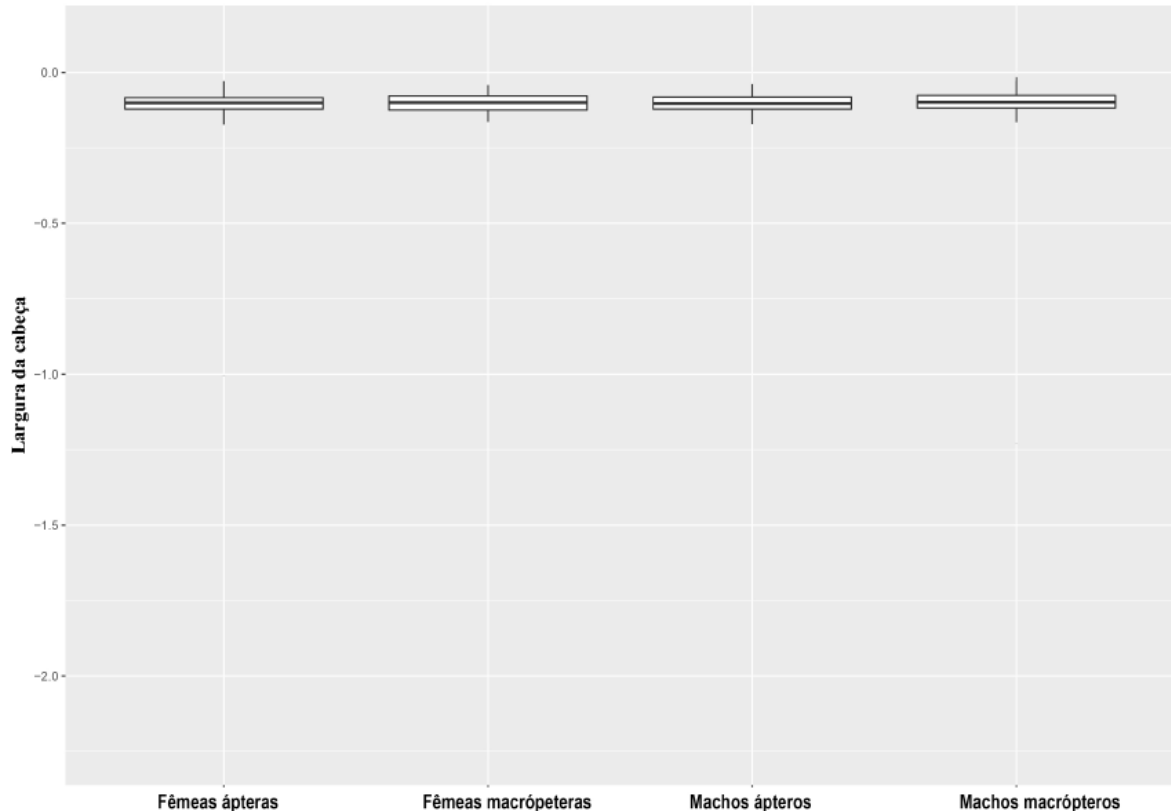
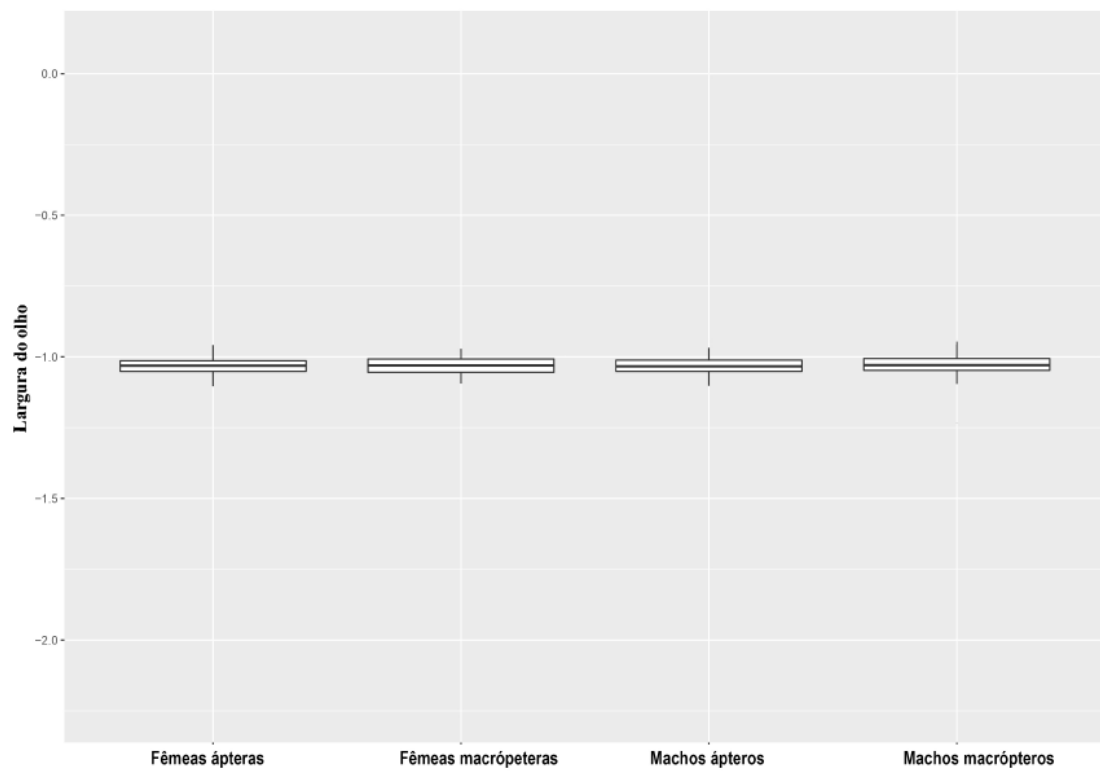


Figura 4. Comparação entre as médias da largura da cabeça (lca) com base na análise de Tukey.





**Figura 5.** Comparação entre as médias da distância interocular mínima (di) com base na análise de Tukey.



**Figura 6.** Comparação entre as médias da largura do olho (lo) com base na análise de Tukey.

### 3.3. Estruturas relacionadas ao Dimorfismo alar

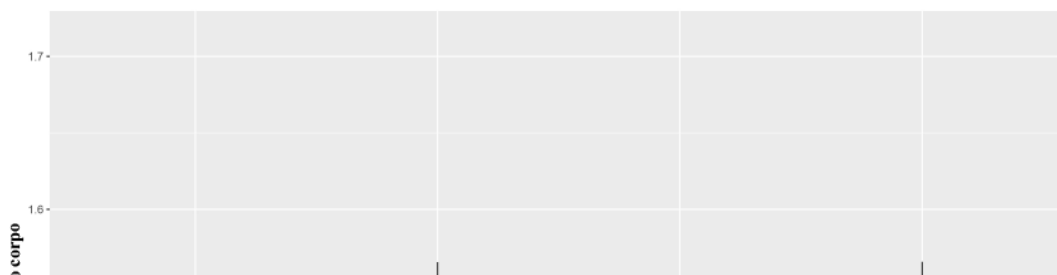


### 3.3.1 Morfometria tradicional

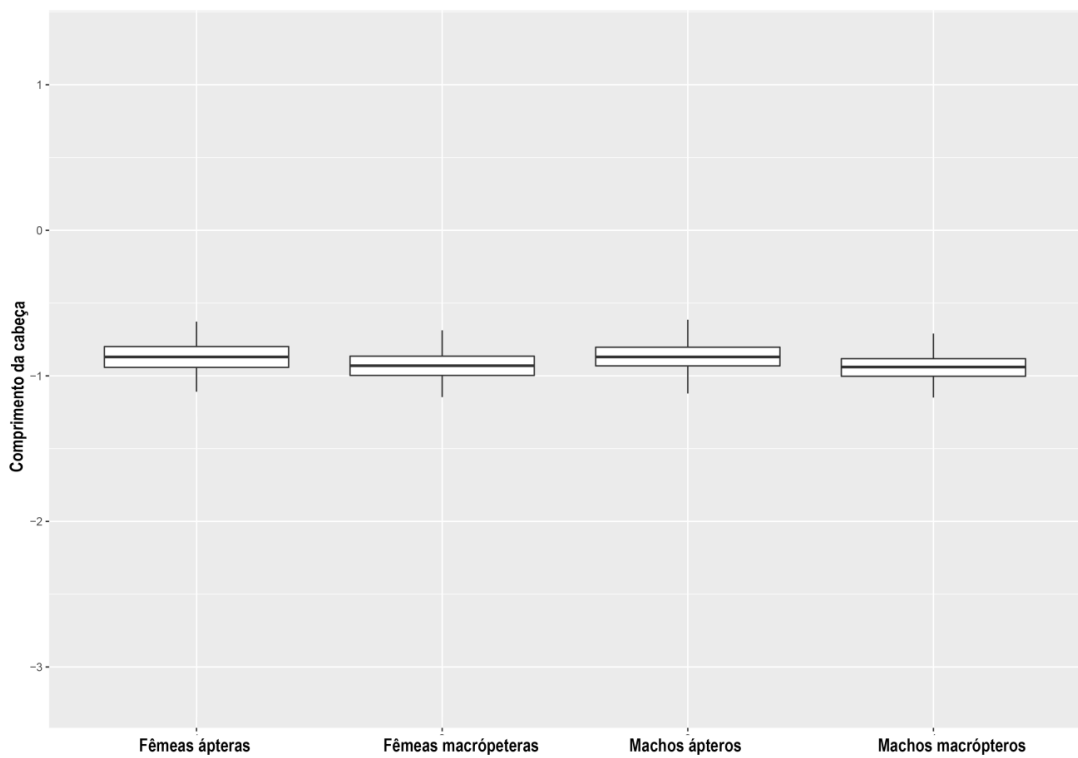
Foram encontradas variações significativas no corpo e em algumas estruturas relacionadas ao dimorfismo alar em *R. robusta* (Tabela 1). Espécimes ápteros apresentaram média do comprimento da cabeça (cca), comprimento e largura do mediotergito abdominal I (cta1 e lta1) e comprimento do mediotergito abdominal VII (cta7) maiores que os macrópteros. O inverso ocorreu com os caracteres comprimento do corpo (cc), comprimento e largura do pronoto (cp e lp), comprimento e largura do mediotergito abdominal IV (cta4 e lta4) e largura do mediotergito abdominal VII (lta7), que são maiores nos alados. Indivíduos alados tendem, portanto, a ter corpos maiores que os ápteros e a apresentar pronoto e alguns segmentos do abdome mais longos e/ou largos (7-16).

**Tabela 1.** Espaço amostral dos caracteres comprimento do corpo (cc), comprimento da cabeça (cca), comprimento do pronoto (cp), largura do pronoto (lp), comprimento do mediotergito abdominal I (cta1), largura do mediotergito abdominal I (lta1), comprimento do mediotergito abdominal IV (cta4), largura do mediotergito abdominal IV (lta4), comprimento do mediotergito abdominal VII (cta7) e ), largura do mediotergito abdominal VII (lta7) de fêmeas ápteras (FA) e macrópteras (FM), e machos ápteros (MA) e macrópteros (MM). Com base na análise de variância (ANOVA) e análise de comparação de médias de Tukey.

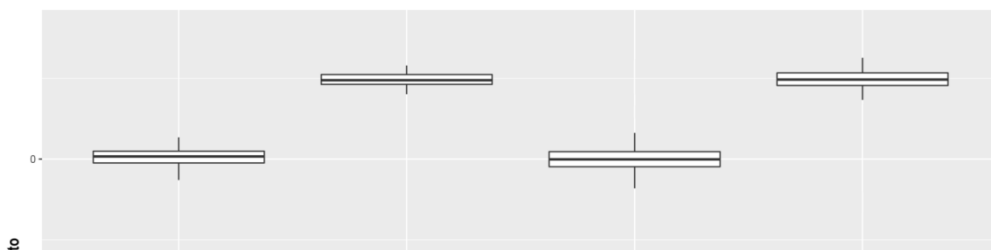
Carácter	F	g.l.	$P_{Anova}$	Relação	$P_{Tukey}$	Relação	$P_{Tukey}$	Relação	$P_{Tukey}$	Relação	$P_{Tukey}$	Relação	$P_{Tukey}$	Relação	$P_{Tukey}$
cc	9.220	3	<0.001	FA-FM	<0.001	FA-MA	<0.001	FA-MM	<0.001	FM-MA	<0.001	FM-MM	<0.001	MA-MM	<0.001
cca	12.039	3	<0.001	FA-FM	<0.001	FA-MA	0.248	FA-MM	<0.001	FM-MA	<0.001	FM-MM	0.999	MA-MM	<0.001
cp	6.730	3	<0.001	FA-FM	<0.001	FA-MA	0.999	FA-MM	<0.001	FM-MA	<0.001	FM-MM	0.372	MA-MM	<0.001
lp	2.350	3	<0.001	FA-FM	<0.001	FA-MA	0.944	FA-MM	<0.001	FM-MA	<0.001	FM-MM	0.811	MA-MM	<0.001
cta1	9.878	3	<0.002	FA-FM	<0.001	FA-MA	0.541	FA-MM	<0.001	FM-MA	<0.001	FM-MM	0.116	MA-MM	<0.001
lta1	8.973	3	<0.003	FA-FM	<0.001	FA-MA	<0.001	FA-MM	<0.001	FM-MA	<0.001	FM-MM	<0.001	MA-MM	<0.001
cta4	55.084	3	<0.004	FA-FM	<0.001	FA-MA	<0.001	FA-MM	<0.001	FM-MA	<0.001	FM-MM	<0.001	MA-MM	<0.001
lta4	55.306	3	<0.005	FA-FM	<0.001	FA-MA	<0.001	FA-MM	<0.001	FM-MA	<0.001	FM-MM	<0.001	MA-MM	<0.001
cta7	32.702	3	<0.006	FA-FM	<0.001	FA-MA	<0.001	FA-MM	<0.001	FM-MA	<0.001	FM-MM	<0.001	MA-MM	<0.001
lta7	58.304	3	<0.007	FA-FM	<0.001	FA-MA	<0.001	FA-MM	<0.001	FM-MA	<0.001	FM-MM	<0.001	MA-MM	<0.001

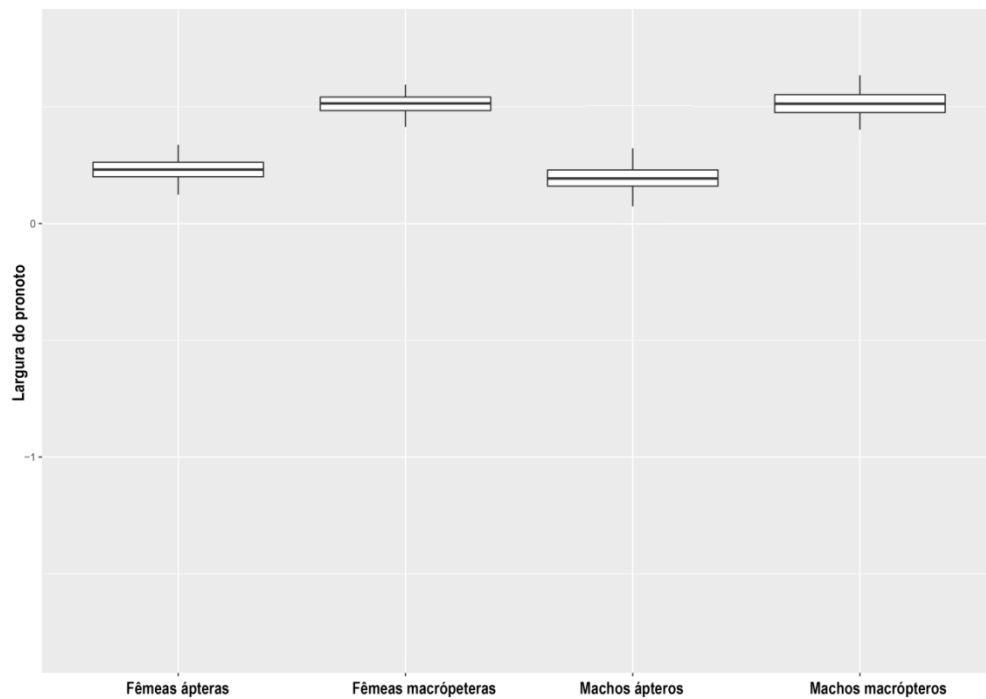


**Figura 7.** Comparação entre as médias do comprimento do corpo (cc) segundo a análise de Tukey. Formas ápteras possuem o corpo mais curto que as macrópteras.



**Figura 8.** Comparação entre as médias do comprimento da cabeça (cca) segundo a análise de Tukey. Formas ápteras possuem cabeça mais longa que as macrópteras.

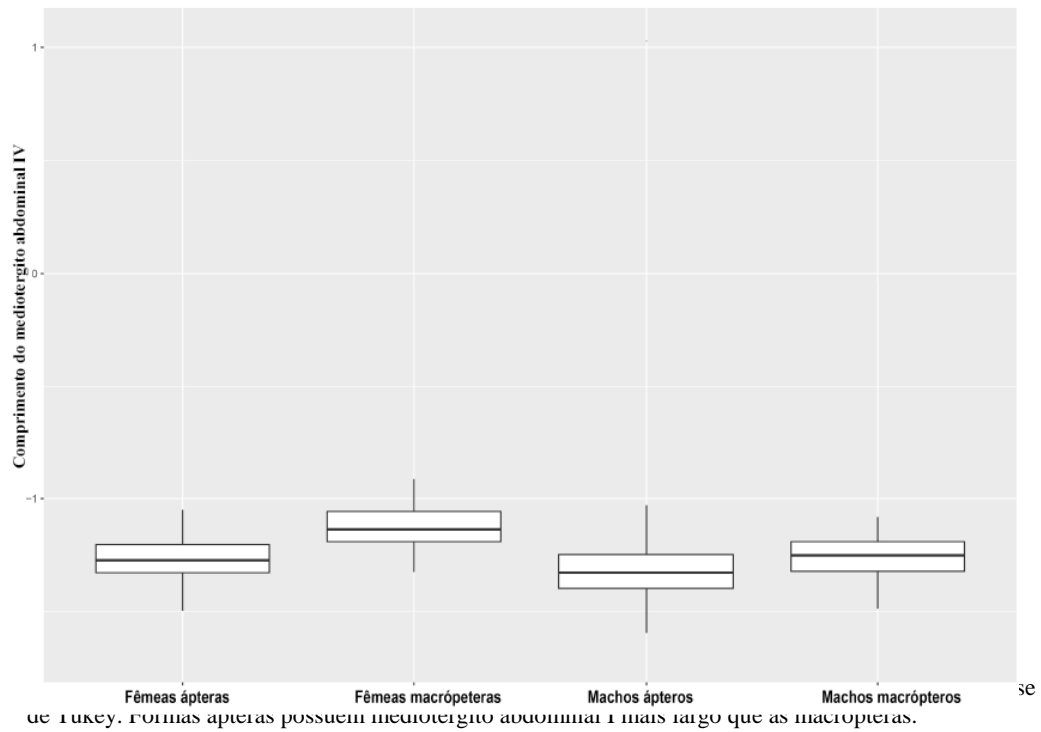




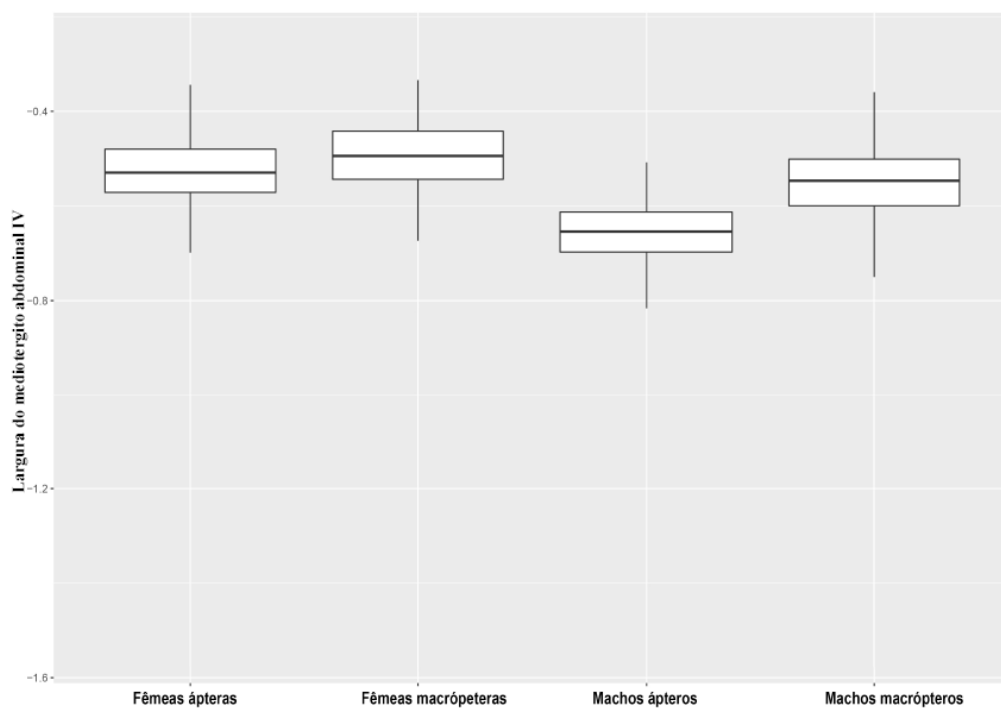
**Figura 10.** Comparação entre as médias da largura do pronoto (lp) segundo a análise de Tukey. Formas ápteras possuem pronoto mais delgado que as macrópteras.



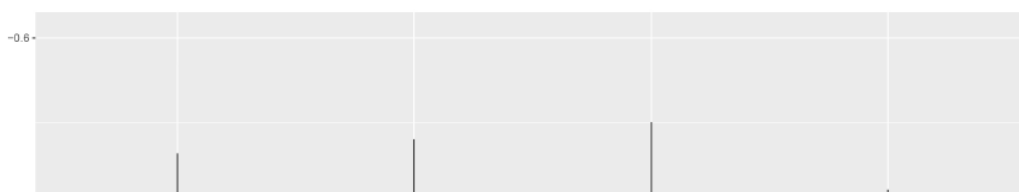
**Figura 11.** Comparação entre as médias do comprimento do mediotergito abdominal I (cta1) segundo a análise de Tukey. Formas ápteras possuem mediotergito abdominal I mais longo que as macrópteras.



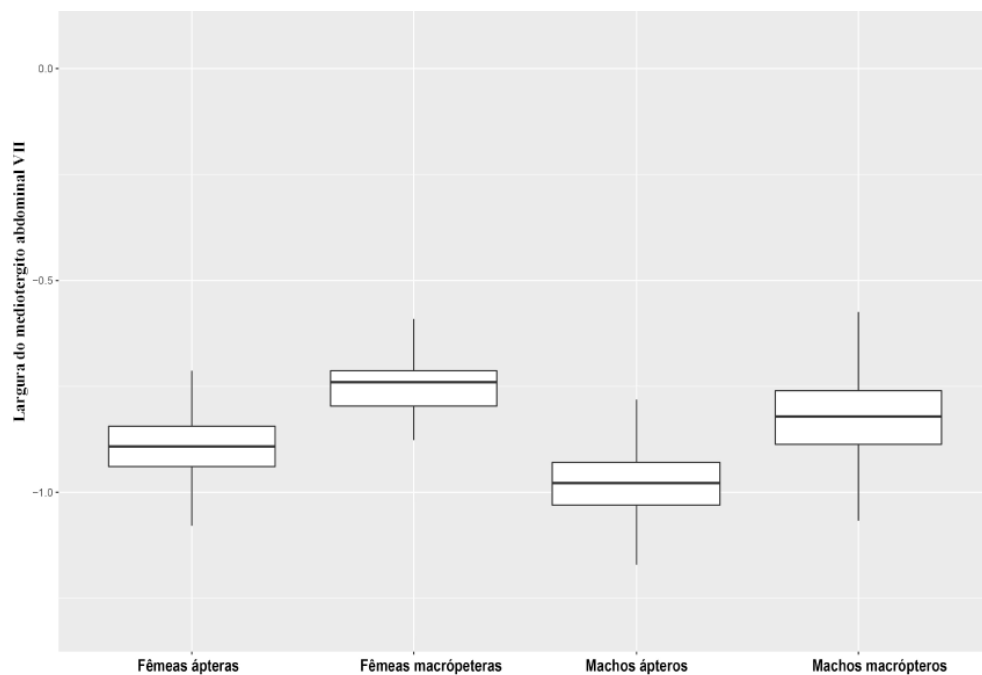
**Figura 13.** Comparação entre as médias do comprimento do mediotergito abdominal IV (cta4) segundo a análise de Tukey. Formas ápteras possuem mediotergito abdominal IV mais curto que as macrópteras



**Figura 14.** Comparação entre as médias da largura do mediotergito abdominal IV (lta4) segundo a análise de Tukey. Formas ápteras possuem mediotergito abdominal IV mais delgado que as macrópteras.



**Figura 15.** Comparação entre as médias do comprimento do mediotergito abdominal VII (cta7) segundo a análise de Tukey. Formas ápteras possuem mediotergito abdominal VII mais longo que as macrópteras



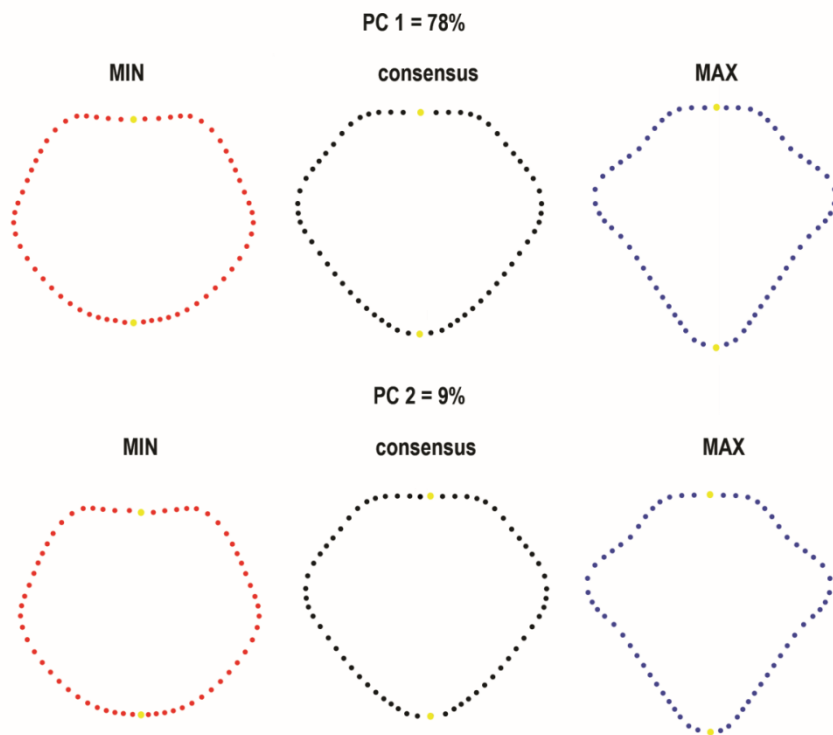
**Figura 16.** Comparação entre as médias da largura do mediotergito abdominal VII (lta7) segundo a análise de Tukey. Formas ápteras possuem mediotergito abdominal VII mais delgado que as macrópteras.

### 3.3.2. Morfometria geométrica

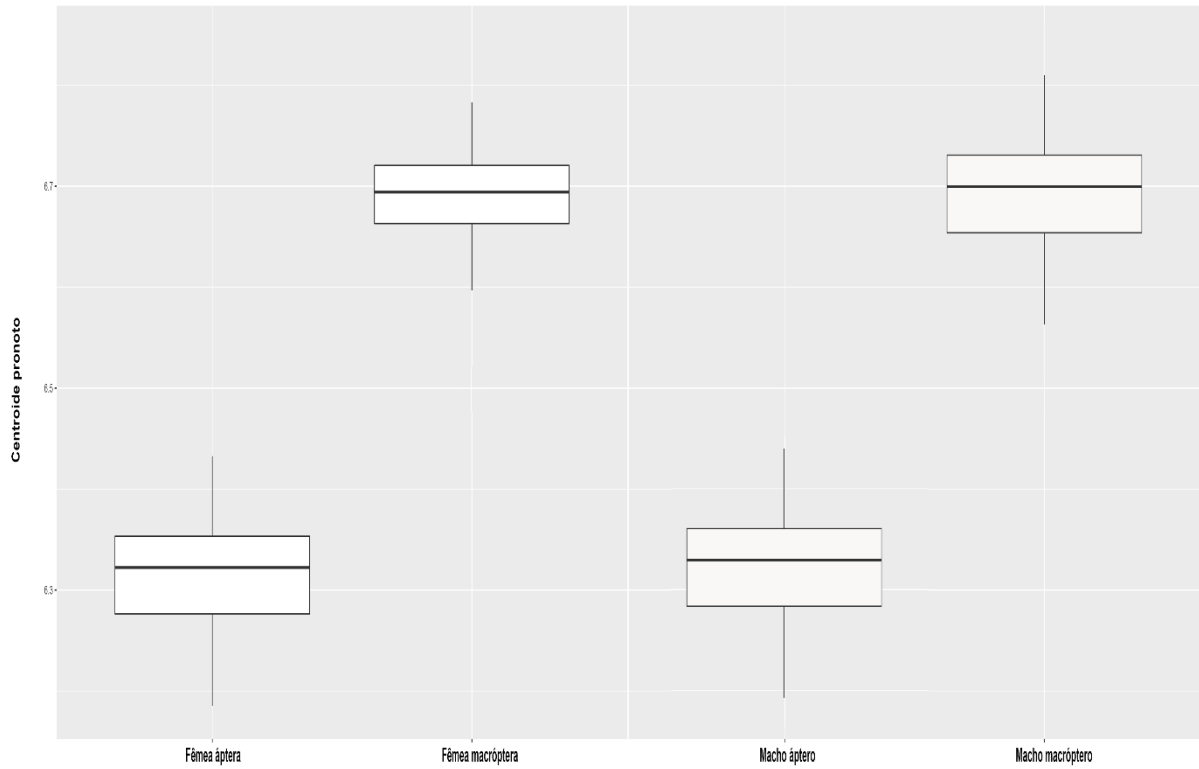
Dois PCs foram salvos, explicando 98% da variação da forma entre pronotos de machos e fêmeas. A principal variação entre os eixos da PCA (PC1 e PC2) para o pronoto de *R. robusta* pode ser visualizada na Figura 17. A variação do tamanho do centroide foi significativa ( $P < 0,01$ ; Figura 18), assim como a variação do tamanho do centroide na forma ( $F = 2,229$ , g.l. = 1  $P_{ANOVA} < 0,01$ ;  $P_{MA-MM} = 0$ ,  $P_{FA-FM} = 0$ ,  $P_{MA-FA} = 0,998$ ,  $P_{MM-FM} = 0,987$ ; Figura 19). Já a variação da forma desconsiderando-se a influência do tamanho não foi significativa.

Com base na análise de CVA foram discriminados dois grupos de formas em *R. robusta*, indicando 100% de precisão na classificação das formas associadas ao seu morfotipo alar, quando o tamanho do centroide foi considerado (Figura 20). A análise do conjunto de dados do resíduo não discriminou as formas e a porcentagem de explicação foi baixa (19,61%; Figura 21).

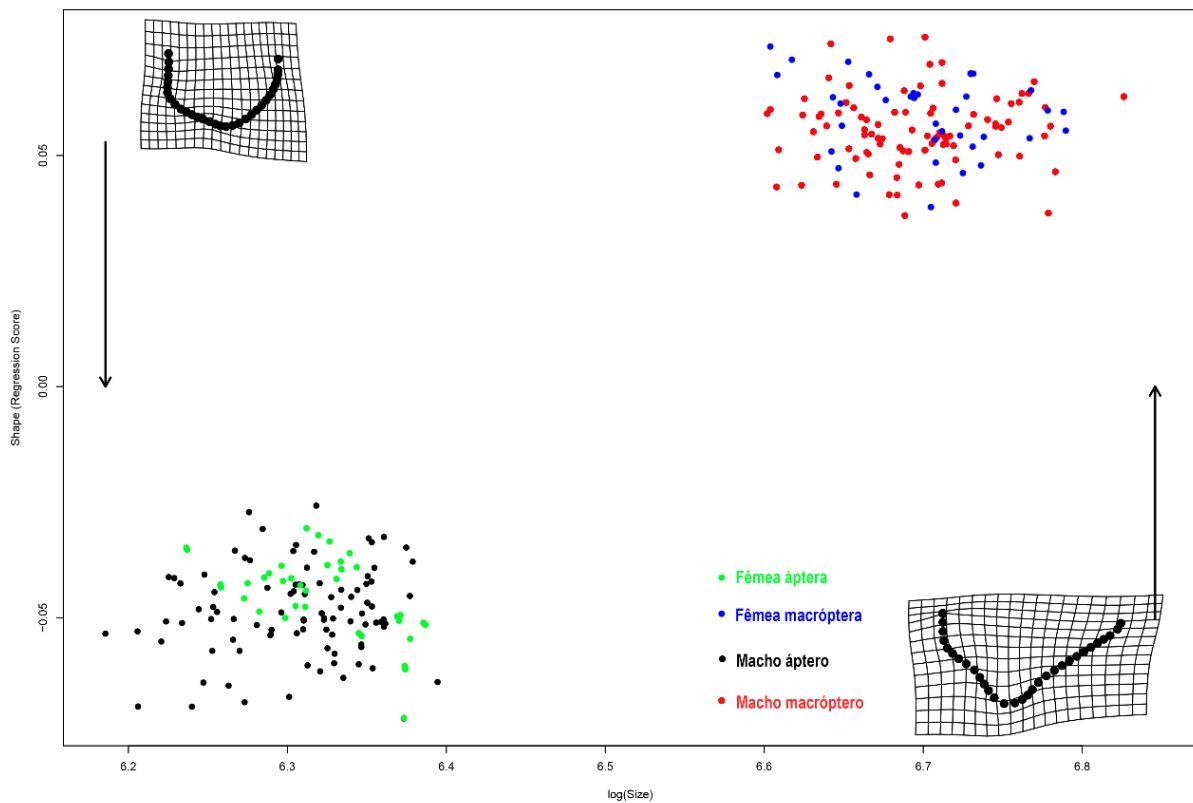
Os resultados indicam que a variação da forma do pronoto é influenciada pelo aumento de tamanho do centroide, causando a diferenciação de indivíduos ápteros e macrópteros. Além disso, indica que não há diferença entre fêmeas e machos macrópteros, e fêmeas e machos ápteros.



**Figura 17.** Formas extremas obtidas através de PC1 e PC2 e a porcentagem de explicação para cada eixo para o pronoto de *Rhagovelia robusta*. Pontos amarelos indicam *landmarks* e linhas tracejadas indicam curvas (i.e. *semilandmarks*).

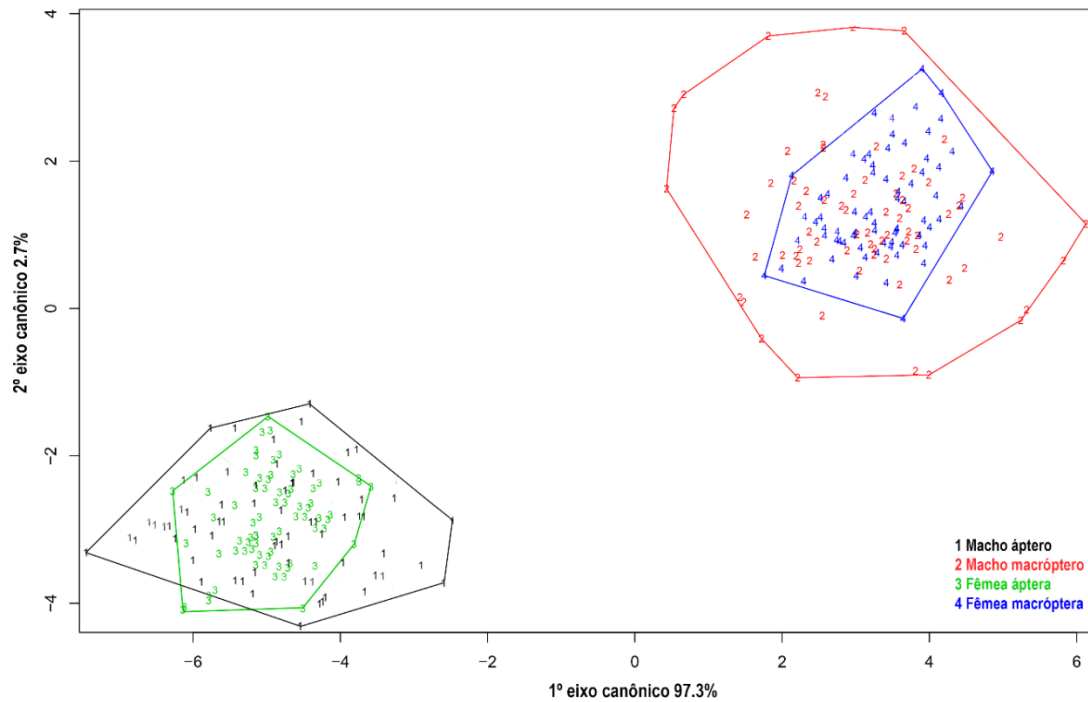


**Figura 18.** Comparação entre as os tamanhos do centroide do pronoto de morfotipos ápteros e alados de *Rhagovelia robusta* obtida através de análise de variância. Indica grande diferenciação entre os morfotipos.

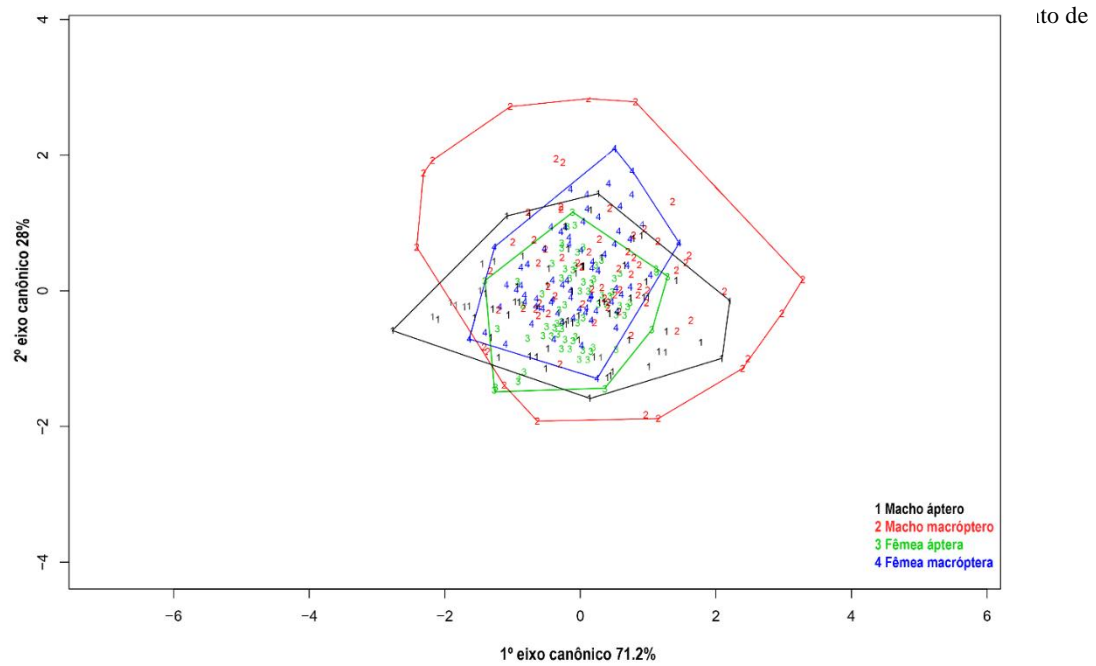


**Figura 19.** Regressão correlacionando a alometria de pronotos de machos de *Rhagovelia robusta*, em função do tamanho do centroide.





**Figura 20.** Plot da análise de variáveis canônicas com presença de alometria aplicada aos pronotos de *Rhagovelia*



**Figura 21.** Plot da análise de variáveis canônicas dos resíduos (ausência de alometria) aplicada aos pronotos de *Rhagovelia robusta*, considerando somente as variáveis de forma. Há alto nível de sobreposição, demonstrando que a modificação na forma ocorre em função do aumento de tamanho do centroide.

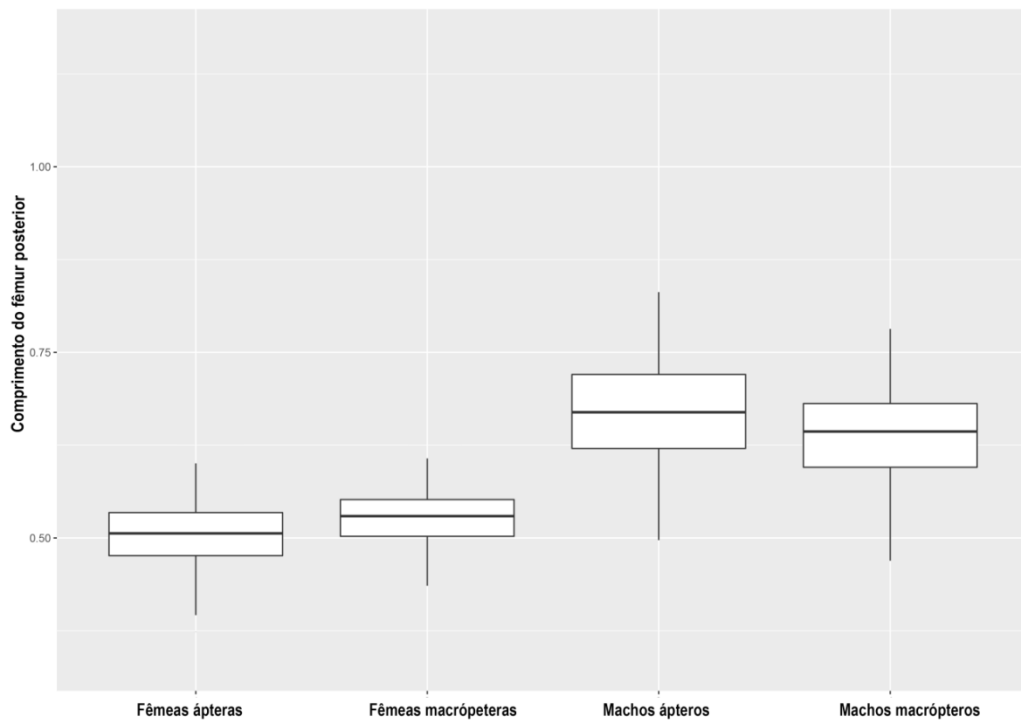
### 3.4. Estruturas relacionadas ao Dimorfismo sexual

### 3.4.1. Morfometria tradicional

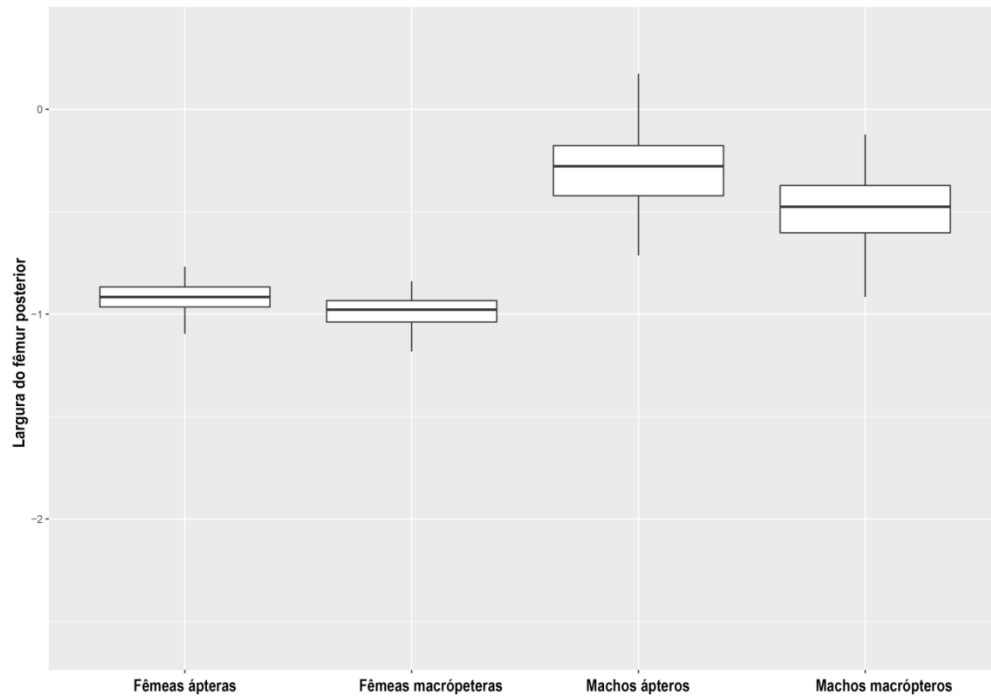
O dimorfismo sexual pode ser observado pelas variações presentes em comprimento e largura do fêmur posterior (cfp e lfp), e comprimento e largura da tíbia posterior (ctp e ltp) (Figuras 22-25; Tabela 2). Tais variações indicam forte associação entre as fêmeas, independente da condição alar, e diferenciação dos machos, de acordo com a forma alar e em relação às fêmeas.

**Tabela 2.** Espaço amostral dos caracteres comprimento (cfp) e largura (lfp) do fêmur posterior, e comprimento (ctp) e largura (ltp) da tíbia posterior de fêmeas ápteras (FA) e macrópteras (FM), machos ápteros (MA) e macrópteros (MM). Baseado em análise de variância (ANOVA) e análise de comparação de médias de Tukey

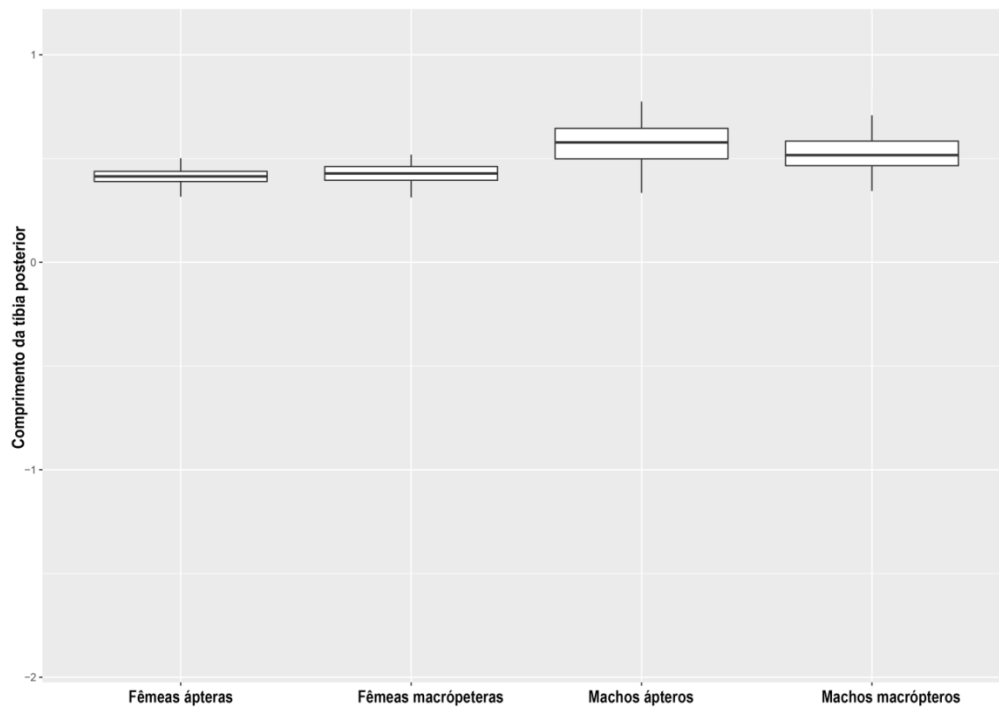
Carácter	$F$	g.l.	$P_{Anova}$	Relação	$P_{Tukey}$	Relação	$P_{Tukey}$
cfp	385.270	3	<0.001	FA-FM	0.122	MA-MM	<0.001
lfp	927.690	3	<0.001	FA-FM	0.123	MA-MM	<0.001
ctp	15.993	3	<0.001	FA-FM	0.999	MA-MM	<0.001
ltp	100.790	3	<0.001	FA-FM	0.995	MA-MM	<0.001



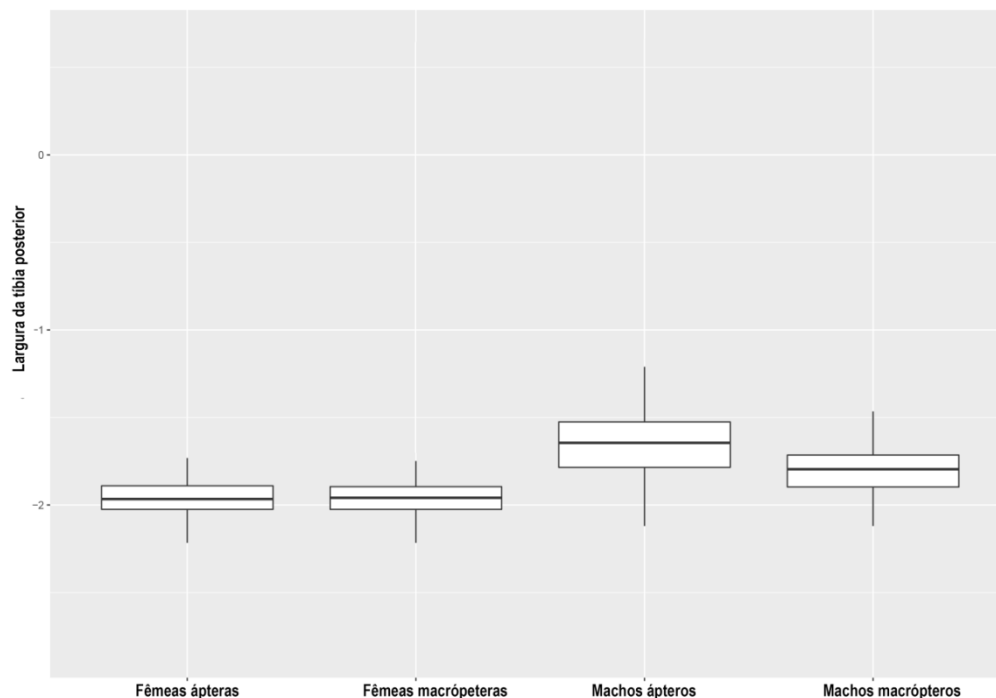
**Figura 22.** Comparação entre as médias do comprimento do fêmur posterior (cfp) segundo a análise de Tukey. Fêmeas apresentam forte associação, independente da condição alar, e machos apresentam diferenciação de acordo com a forma alar e em relação às fêmeas.



**Figura 23.** Comparação entre as médias da largura do fêmur posterior (Ifp) segundo a análise de Tukey. Fêmeas apresentam forte associação, independente da condição alar, e machos apresentam diferenciação de acordo com a forma alar e em relação às fêmeas.



**Figura 24.** Comparação entre as médias do comprimento da tíbia posterior (ctp) segundo a análise de Tukey. Fêmeas apresentam forte associação, independente da condição alar, e machos apresentam diferenciação de acordo com a forma alar e em relação às fêmeas.



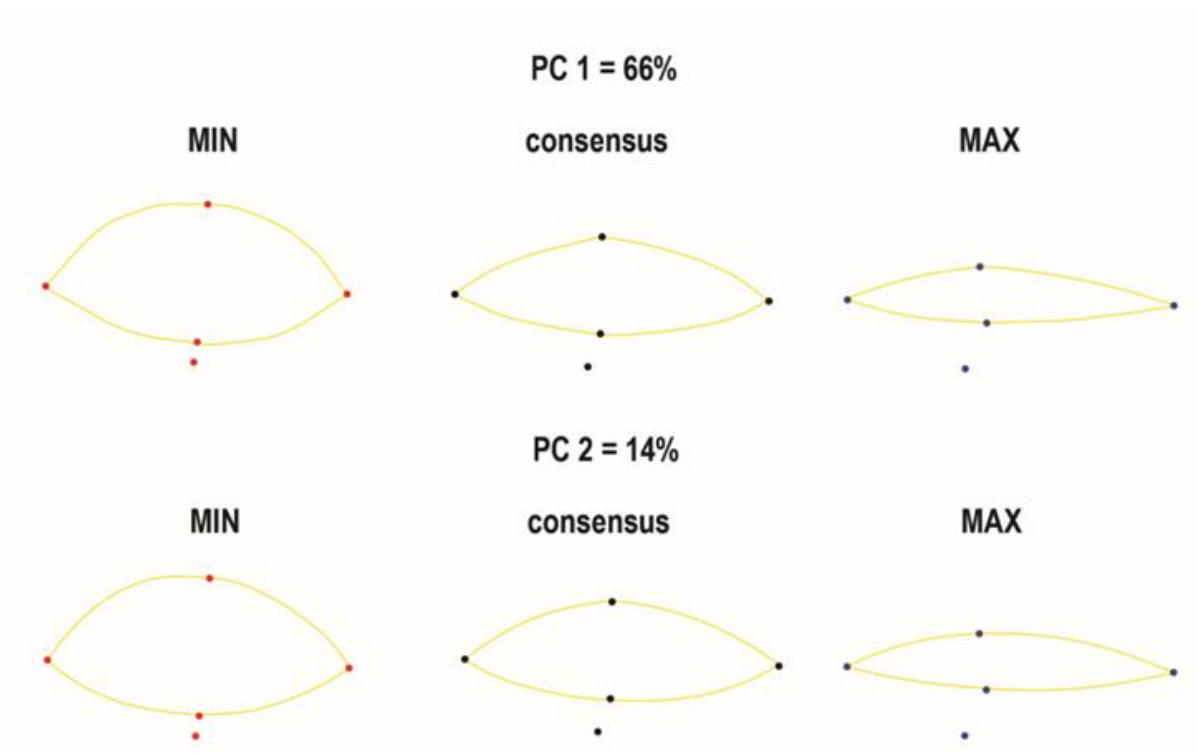
**Figura 25.** Comparação entre as médias da largura da tibia posterior (ltp) segundo a análise de Tukey. Fêmeas apresentam forte associação, independente da condição alar, e machos apresentam diferenciação de acordo com a forma alar e em relação às fêmeas.

### 3.4.2. Morfometria geométrica

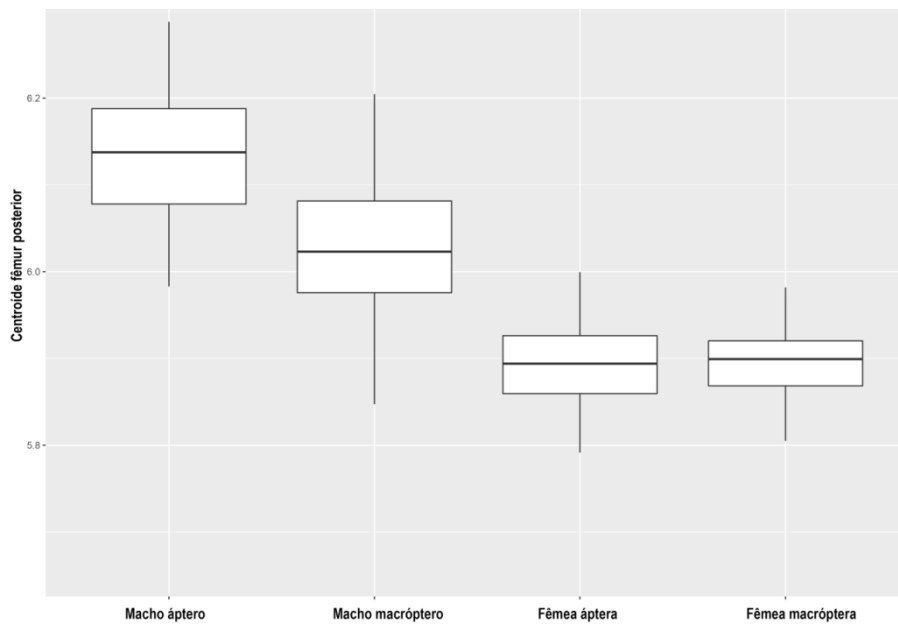
Dois PCs foram salvos, explicando 90% da variação da forma entre fêmures de machos e fêmeas. A principal variação entre os eixos PCA (PC1 e PC2) do fêmur posterior de machos e fêmeas de *R. robusta* pode ser visualizada na Figura 26. A variação do tamanho do centroide foi significativa ( $P < 0.01$ ; Figura 27), assim como a variação do tamanho do centroide na forma, exceto quando comparado os morfotipos de fêmeas ( $F = 319.560$ , g.l. = 2  $P_{ANOVA} < 0.01$ ;  $P_{FA-FM} = 0,999$ ,  $P_{FA-MA} = 0$ ,  $P_{FA-MM} = 0$ ,  $P_{FM-MA} = 0$ ,  $P_{FM-MM} = 0$ ,  $P_{MA-MM} = 0$ ; Figura 28). Já a variação da forma desconsiderando-se a influência do tamanho não foi significativa. Os resultados indicam que a variação da forma do fêmur posterior é influenciada pelo aumento de tamanho do centroide, causando a diferenciação dos morfotipos fêmea, macho áptero e macho macróptero.

Com base na análise de CVA, foram discriminados três grupos de formas de fêmures em *R. robusta* com 91,42% de precisão na classificação, havendo leve sobreposição dos morfotipos machos quando tamanho do centroide foi considerado. (Figura 29). A análise do

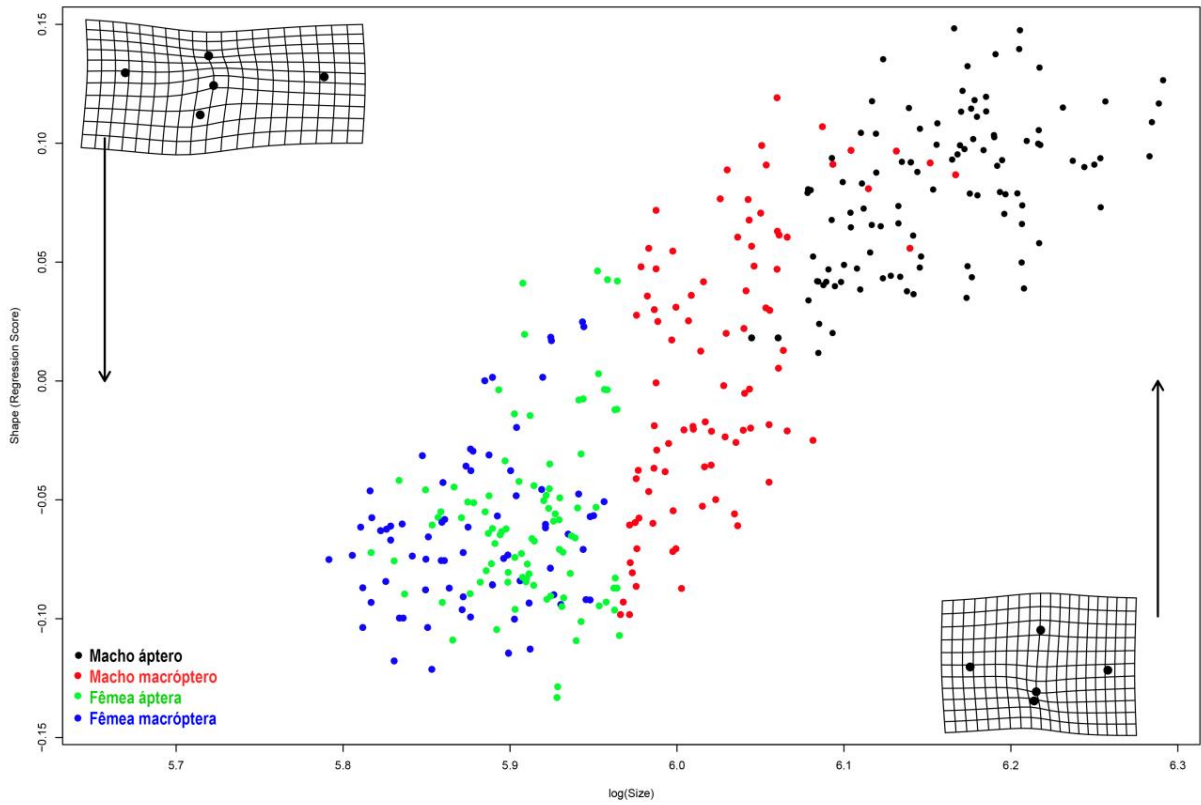
conjunto de dados do resíduo não discriminou as formas, indicando 77,71% de precisão na classificação das formas associadas aos seus respectivos morfotipos (Figura 30).



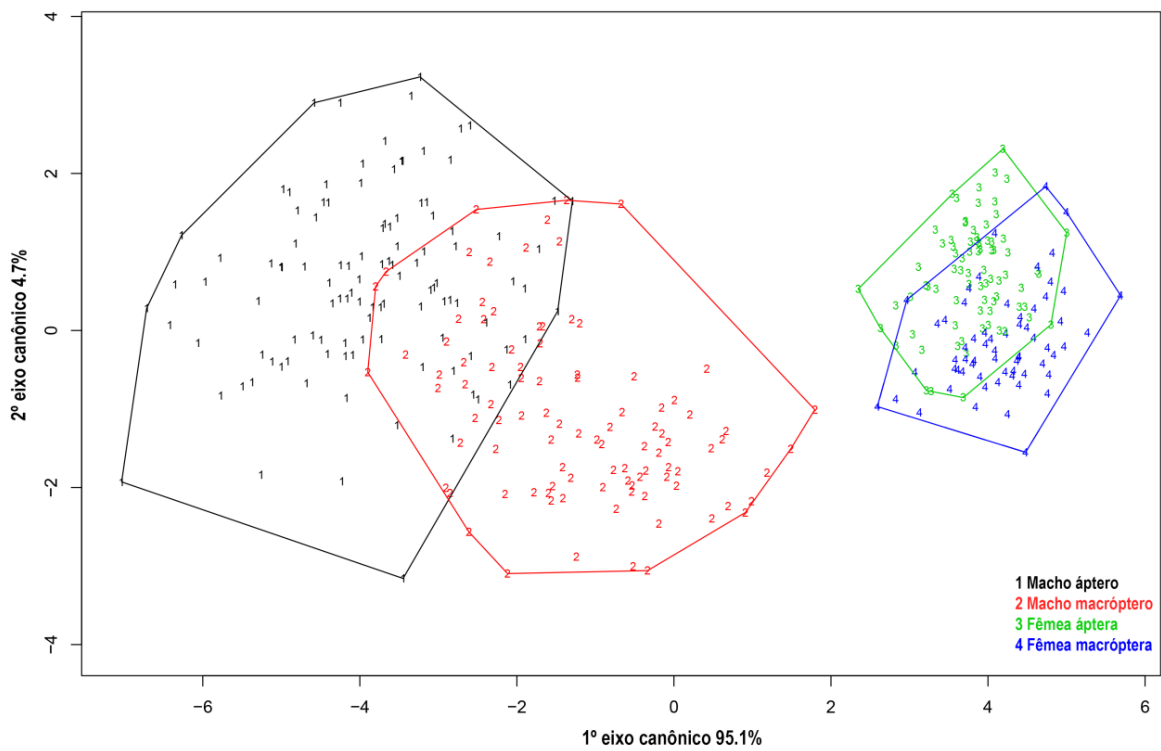
**Figura 26.** Formas extremas obtidas através de PC1 e PC2 e a porcentagem de explicação para cada eixo para o fêmur posterior dos morfotipos fêmeas e machos de *Rhagovelia robusta*. Os pontos indicam as posições dos *landmarks*.



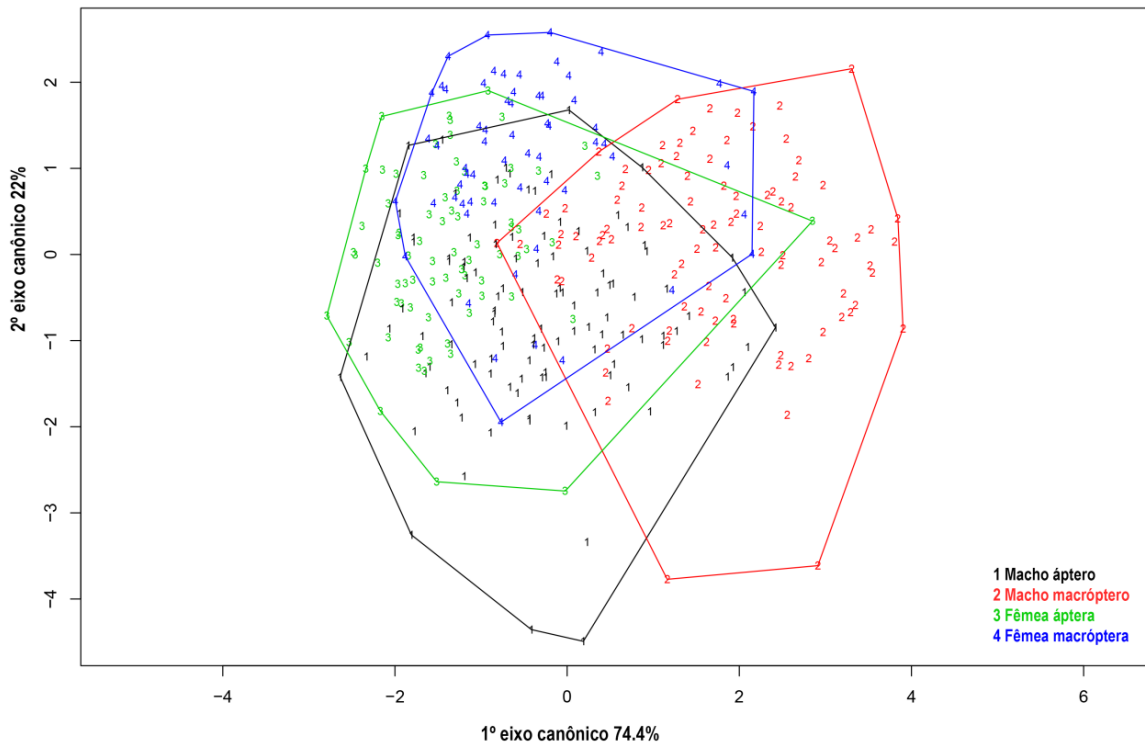
**Figura 27.** Comparação entre os tamanhos do centroide do fêmur posterior de cada morfotipo de *Rhagovelia robusta* obtida através de Teste de Tukey. Fêmeas apresentam forte associação, independente da condição alar, e machos apresentam diferenciação de acordo com a forma alar e em relação às fêmeas



**Figura 28.** Regressão linear correlacionando a alometria de fêmures posteriores, em função do tamanho do centroide, entre os indivíduos de *Rhagovelia robusta*.



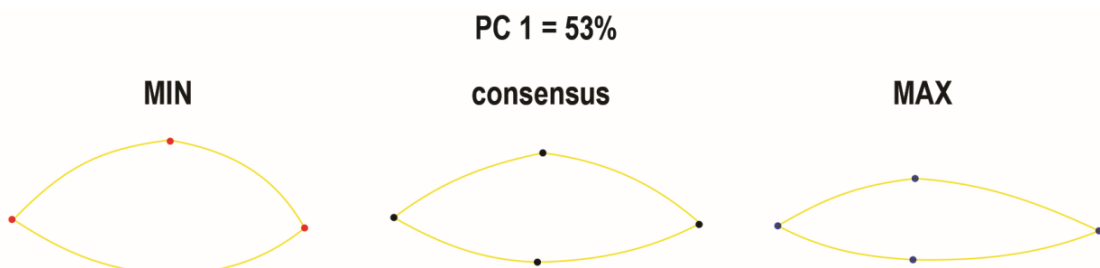
**Figura 29.** Plot da análise de variáveis canônicas com presença de alometria aplicada aos morfotipos de *Rhagovelia robusta* considerando-se as variáveis de forma. Há forte associação entre fêmeas e a diferenciação dos grupos ocorre em função do aumento de tamanho da estrutura.



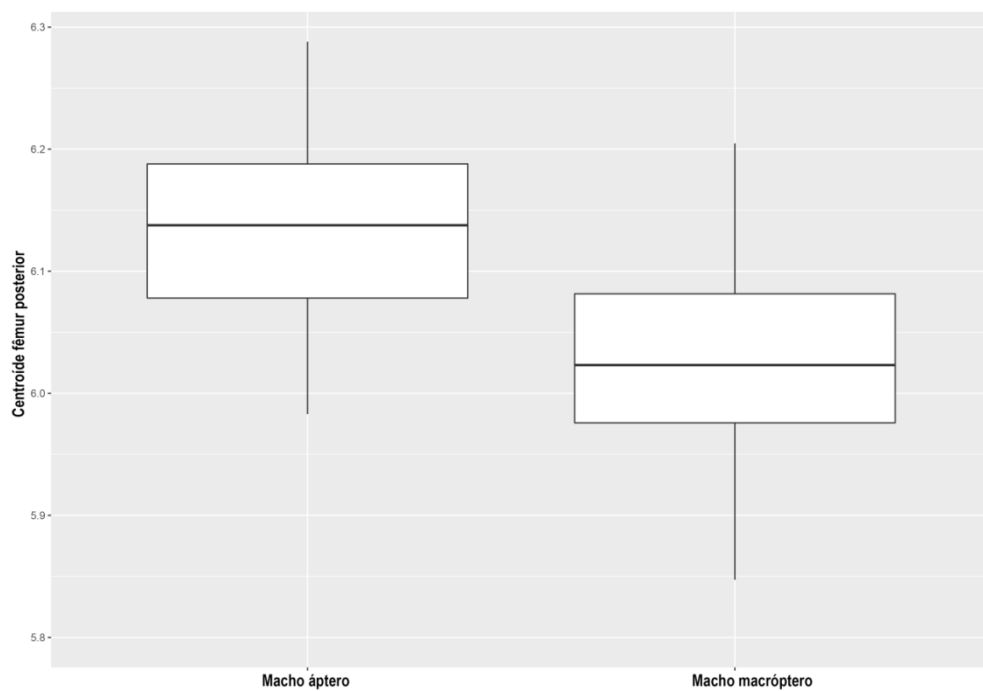
**Figura 30.** Plot da análise de variáveis canônicas dos resíduos (ausência de alometria) aplicada aos morfotipos de *Rhagovelia robusta* considerando-se somente as variáveis de forma, demonstrando que a modificação na mesma ocorre em função do aumento de tamanho da estrutura.

Quando comparados somente os fêmures posteriores de machos, dois PCs foram salvos, explicando 91% da variação da forma entre fêmures de machos, a principal variação entre os eixos da PCA (PC1 e PC2) pode ser visualizada na Figura 31. A variação do tamanho do centroide foi significativa ( $P < 0.01$ ; Figura 32), assim como a variação da influência do tamanho do centroide na forma ( $F = 103.490$ , g.l. = 1  $P_{ANOVA} < 0,01$ ;  $P_{MA-MM} = 0$ ; Figura 33). Já a variação da forma desconsiderando-se a influência do tamanho do centroide não foi significativa. Os resultados indicam que a variação da forma do fêmur posterior é influenciada pelo aumento de tamanho do centroide, causando a diferenciação dos machos ápteros e macrópteros.

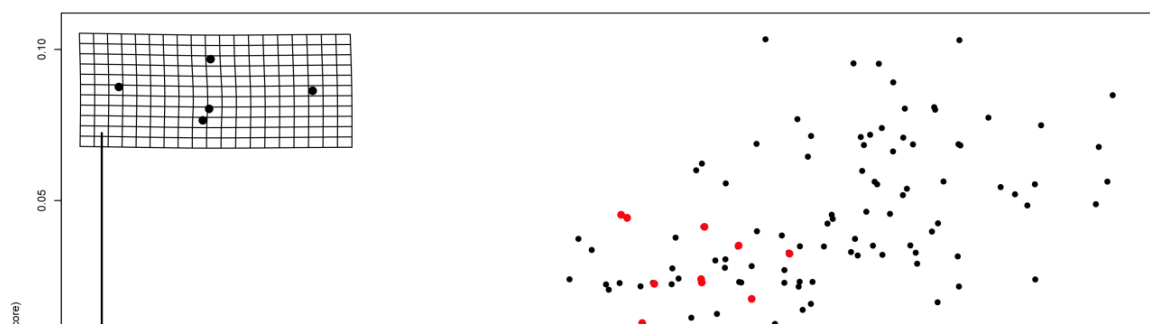
Com base na análise de CVA, foram discriminados dois grupos de formas do fêmur posterior de machos de *R. robusta*, havendo leve sobreposição dos grupos quando tamanho do centroide foi considerado, indicando 85.16% de precisão na classificação das formas associadas aos seus respectivos morfotipos (Figura 34). A análise do conjunto de dados do resíduo não discriminou as formas, indicando 77,03% de precisão na classificação das formas (Figura 35).



**Figura 31.** Formas extremas obtidas através de PC1 e PC2 e a porcentagem de explicação para cada eixo para o fêmur posterior de machos de *Rhagovelia robusta*. Os pontos indicam as posições dos *landmarks*.

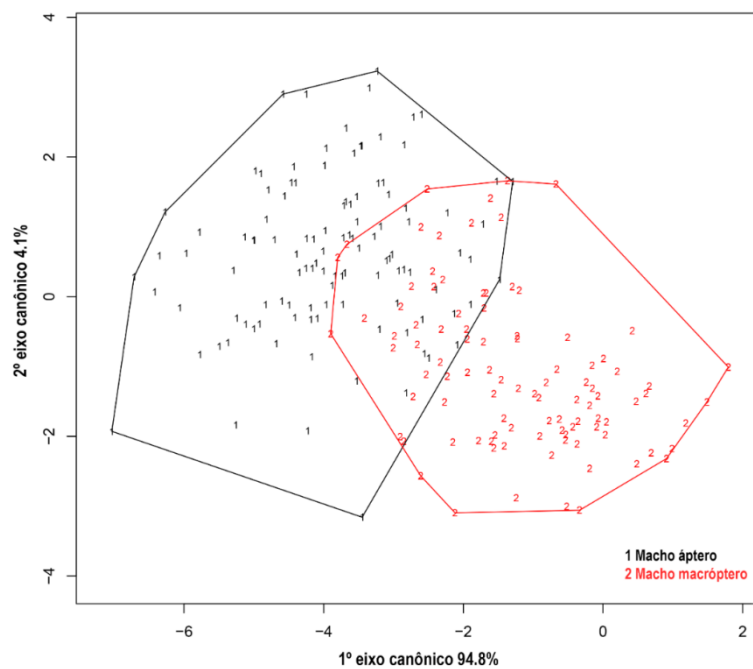


**Figura 32.** Comparação entre os tamanhos do centroide do fêmur posterior de machos ápteros e macrópteros de *Rhagovelia robusta* obtida através de Teste de Tukey, indicando diferenciação entre os fêmures dos machos de acordo com a forma alar

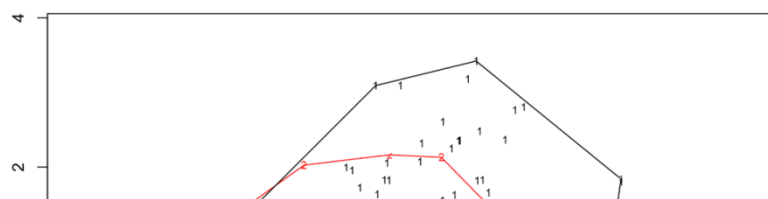




**Figura 33.** Regressão linear correlacionando a alometria de fêmures posteriores, em função do tamanho do centroide, entre machos de *Rhagovelia robusta*.



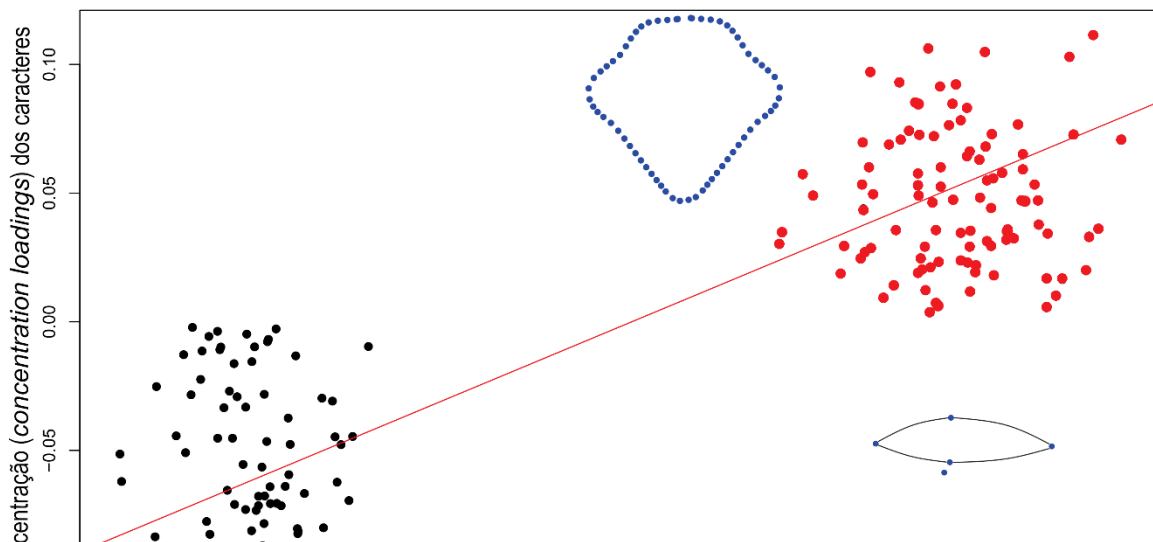
**Figura 34.** Plot da análise de variáveis canônicas com presença de alometria aplicada aos fêmures posteriores de machos ápteros e macrópteros de *Rhagovelia robusta*, considerando-se as variáveis de forma. Há diferenciação entre os fêmures dos machos em função do aumento de tamanho da estrutura, com leve sobreposição de alguns indivíduos.



**Figura 35.** Plot da análise de variáveis canônicas dos resíduos (ausência de alometria) aplicada aos fêmures posteriores de machos ápteros e macrópteros de *Rhagovelia robusta*, considerando-se somente as variáveis de forma. Indica alto nível de sobreposição dos fêmures de machos, demonstrando que a modificação na forma ocorre em função do aumento de tamanho da estrutura.

### 3.5. Integração entre fêmur posterior e pronoto de machos

As formas do fêmur posterior e do pronoto de machos demonstraram alto grau de integração morfológica entre módulos de variáveis de forma Procrustes (r-PLS: 0.732). A análise das formas com efeito de alometria mostrou um efeito significativo ( $P < 0.01$ ) de alometria evolutiva de coordenadas de forma, associando fêmures de largura menor e comprimento maior a pronotos maiores e vice-versa (Figura 36). A análise do resíduo não demonstrou integração entre as formas ( $P > 0.01$ ), apresentando grau de integração muito baixo (r-PLS: 0.141), ou seja, sem a influência do tamanho as estruturas não se correlacionam.



**Figura 36.** Integração correlacionando a relação alométrica entre pronoto e fêmures posteriores de machos de *Rhagovelia robusta*, essa se caracteriza por uma regressão linear dentro dos módulos de variáveis de forma de Procrustes.

#### 4. Discussão

As alterações significativas do corpo com relação a presença e ausência de asas em *Rhagovelia robusta* pode ser explicado por diferenças no padrão de crescimento de cada área do corpo. Wigglesworth (1954) descreveu três centros hiperalométricos [estruturas de apresentam crescimento mais rápido que as outras durante o período de desenvolvimento] de crescimento em Heteroptera: 1) “desenvolve no início da vida pós-embrionária sendo responsável pelo rápido aumento do mesotórax em todos os estádios ninfais dos indivíduos que se tornarão adultos alados”; 2) “ocorre nos segmentos abdominais médios durante o primeiro e segundo estádios de ninfa, e é responsável pelo alongamento do abdome”; e 3) “desenvolve a extremidade posterior do abdome durante o quarto estágio ninfal e é responsável pelo dimorfismo sexual durante o crescimento abdominal e tamanho e estrutura sexual”. Andersen (1982) e Fairbairn (1992) mostraram que a existência desses centros relativamente independentes no mesotórax, abdome médio e abdome posterior propiciam diferentes taxas de crescimento em cada área do corpo, de acordo com seu morfotipo. Na análise morfométrica tradicional de *R. robusta*, isso pode ser claramente observado pelos maiores tamanhos relativos do pronoto e segmentos abdominais IV e VII nos indivíduos alados, e pode estar provavelmente associado a um maior tempo de investimento durante o desenvolvimento ninfal. Andersen (1993) e Fairbairn (1992) descreveram que um centro de crescimento acelerado está localizado

no mesotórax dos alados, especificamente no caso dos espécimes estudados, o tamanho do pronoto parece servir como um *proxy* devido este ser totalmente desenvolvido e cobrir todo o dorso do tórax dos indivíduos alados, enquanto nos ápteros ele aparece mais curto e estreito, deixando o metanoto exposto.

Esse padrão de crescimento diferenciado dos indivíduos alados pode estar diretamente relacionado à energia investida em dispersão, pois segundo Guerra (2011) tórax maiores estão diretamente associados ao desenvolvimento da musculatura do pterotórax, e, portanto, ao voo. Por outro lado, parece não ser vantajoso para os indivíduos alados possuir cabeça ou o segmento abdominal I aumentados, pois segundo Brodsky (1994) e Sane (2003) o aumento relativo estruturas próximas ao tórax, principalmente na cabeça, prejudicaria sua capacidade de dispersão, pois afeta diretamente a estabilidade, agilidade e aerodinâmica durante o voo.

A análise de morfometria geométrica dos fêmures e tíbias posteriores das fêmeas não apresentaram variações significativas, enquanto os machos diferiram de acordo com o morfotipo alar. Essas modificações contínuas em ambos os sexos levam a uma condição dimórfica dessas estruturas, corroborando os dados encontrados por Hovanitz (1963) e Crumière *et al.* (2018).

Segundo Fairbairn (1997), o aumento de uma estrutura demanda um alto valor energético podendo limitar o crescimento de outras. Além disso, o desenvolvimento de estruturas exageradas envolvidas com a seleção sexual pode prejudicar o voo e outras habilidades dos insetos (Emlen 2001). A análise de integração morfométrica do fêmur posterior dos machos com o pronoto demonstrou correlação inversa entre o tamanho das estruturas. Indivíduos alados apresentam pronoto maior e fêmur menor, enquanto o oposto ocorre em indivíduos ápteros. Esse resultado sugere que há um *trade-off* estrutural, que favorece a flexibilidade evolutiva da espécie, nesse caso do desenvolvimento de asas ou da perna posterior mais potente.

De acordo com os resultados aqui obtidos e dados recém-publicados (Crumière *et al.* 2018), é possível afirmar que em *R. robusta* a seleção sexual beneficia machos ápteros, que possuem fêmures posteriores mais grossos, podendo segurar mais facilmente as fêmeas e obter mais sucesso na cópula. Estudos anteriores com percevejos semi-áquaticos indicam que características desse tipo são positivamente selecionadas e fixadas nas populações, o que é contrabalanceado pela maior capacidade de dispersão dos indivíduos alados, importantes em

épocas de maior instabilidade e menor disponibilidade de recursos, levando à manutenção do polimorfismo alar (Vepsäläinen 1971; Vepsäläinen 1974; Fairbairn 1992). Assim, as condições ambientais em que uma dada população de *R. robusta* se encontre podem ser mais vantajosas ora para espécimes ápteros e ora para alados, garantindo a manutenção dos diferentes fenótipos associados ao dimorfismo alar e sexual nesta espécie, os quais estão intimamente relacionados através de um mecanismo de *trade-off* evolutivo entre dispersão e reprodução.

## 5. Referências

Adams D.C., Collyer M.L. e Sherratt E. (2016). *Geometric Morphometric Analyses of 2D/3D Landmark Data*. R Version 3.0.0, 145pp.

Adams, D. C., & Collyer, M. L. (2016). On the comparison of the strength of morphological integration across morphometric datasets. *Evolution*, 70(11), 2623-2631.

Adams, D. C., Rohlf, F. J., & Slice, D. E. (2004). Geometric morphometrics: ten years of progress following the 'revolution'. *Italian Journal of Zoology*, 71(1), 5-16.

Andersen, N. M. (1982). The semiaquatic bugs (Heteroptera, Gerromorpha), phylogeny, adaptations, biogeography and classification. *Entomograph*, 3, 1-455.

Arnqvist G. & Rowe L (2002). Antagonistic coevolution between the sexes in a group of insects. *Nature*, 415(6873), 9-787.

Arnqvist, G., & Rowe, L. (1995). Sexual conflict and arms races between the sexes: a morphological adaptation for control of mating in a female insect. *Proceedings of the Royal Society*, 261(1360), 123-127.

Bacon, J. A. (1956). A taxonomic study of the genus *Rhagovelia* (Hemiptera, Veliidae) of the Western Hemisphere. Estudio taxonómico del género *Rhagovelia* (Hemiptera, Veliidae) del hemisferio occidental. *The University of Kansas Science Bulletin*, 38(10), 695-913.

Bookstein, F. L. (1985). Morphometrics in evolutionary biology: the geometry of size and shape change, with examples from fishes. *Academy of Natural Sciences*. 1-277.

- Bookstein, F. L., Gunz, P., Mitteroecker, P., Prossinger, H., Schaefer, K., & Seidler, H. (2003). Cranial integration in Homo: singular warps analysis of the midsagittal plane in ontogeny and evolution. *Journal of Human Evolution*, 44(2), 167-187.
- Brodsky A.K. (1994). *The evolution of insect flight*. Oxford University Press. 244pp.
- Brown, W. D., Crespi, B. J., & CHOIE, J. (1997). Sexual conflict and the evolution of mating systems. *The evolution of mating systems in insects and arachnids*, 352-377.
- Cardini, A., Jansson, A. U., & Elton, S. (2007). A geometric morphometric approach to the study of ecogeographical and clinal variation in vervet monkeys. *Journal of Biogeography*, 34(10), 1663-1678.
- Chambers, J. M., & Hastie, T. J. (1992). *Statistical models in S*. Wadsworth & Brooks/Cole Advanced Books & Software. 624pp.
- Chapman, T., Arnqvist, G., Bangham, J., & Rowe, L. (2003). Sexual conflict. *Trends in Ecology & Evolution*, 18(1), 41-47.
- Crumière, A. J. J., Armisen, D., Vargas-Lowman, A., Kubarakos, M., Moreira, F. F. F., & Khila, A. (2018). Escalation and constraints of antagonistic armaments in water striders. *bioRxiv*, 430322. 1-36.
- De Marco, P. (1998). The Amazonian Campina dragonfly assemblage: patterns in microhabitat use and behaviour in a foraging habitat (Anisoptera). *Odonatologica*, 27(2), 239-248.
- Ditrich T. & Papáček M. (2010). Effect of population density on the development of *Mesovelia furcata* (Mesoveliidae), *Microvelia reticulata* and *Velia caprai* (Veliidae) (Heteroptera: Gerromorpha). *European Journal of Entomology*, 107(4), 579-587.
- Dryden, I. L., & Mardia, K. V. (2016). *Statistical shape analysis: with applications in R*. John Wiley & Sons, 496pp.
- Eberhard W.G. (1985). *Sexual Selection and Animal Genitalia*. Harvard Univ. Press, Cambridge. 244pp.
- Emlen, D. J. (2001). Costs and the diversification of exaggerated animal structures. *science*, 291(5508), 1534-1536.

- Fairbairn, D. J. (1997). Allometry for sexual size dimorphism: pattern and process in the coevolution of body size in males and females. *Annual review of ecology and systematics*, 28(1), 659-687.
- Fairbairn, D.J. (1992). The origins of allometry: size and shape polymorphism in the common waterstrider, *Gerris remigis* Say (Heteroptera, Gerridae). *Biological Journal of the Linnean Society*, 45(2), 167-186.
- Fornel, R., & Cordeiro-Estrela, P. (2012). Morfometria geométrica e a quantificação da forma dos organismos. *Temas em Biologia: Edição comemorativa aos, 20*, 101-120.
- Guerra, P. A. (2011). Evaluating the life-history trade-off between dispersal capability and reproduction in wing dimorphic insects: a meta-analysis. *Biological Reviews*, 86(4), 813-835.
- Harrison, R. G. (1980). Dispersal polymorphisms in insects. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11(1), 95-118.
- Hovanitz W. (1963). Insect Polymorphism. Symposia of the Royal Entomological Society of London: Number One. J. S. Kennedy, *The Quarterly Review of Biology*, (1)38, 92-93.
- Khattree R., Naik D,N, (2000). *Multivariate data reduction and discrimination with SAS software*. SAS Institute Inc, 558pp.
- Klingenberg, C. P., & Marugán-Lobón, J. (2013). Evolutionary covariation in geometric morphometric data: analyzing integration, modularity, and allometry in a phylogenetic context. *Systematic biology*, 62(4), 591-610.
- Langellotto G.A., Denno R.F., Ott J.R. (2000). A trade-off between flight capability and reproduction in males of a wing-dimorphic insect. *Ecology*, 81(3), 865-875.
- Magalhães O.M., Moreira F.F.F., Galvão C. (2016). A new species of *Rhagovelia* Mayr, 1865 (Hemiptera: Heteroptera: Veliidae) from Pará State, with an updated key to Brazilian species of the robusta group. *Zootaxa*, 4171(3), 586-594.
- Marimon, B. S., Felfili, J. M., Lima, E. D. S., Duarte, W. M. G., & Marimon-Júnior, B. H. (2010). Environmental determinants for natural regeneration of gallery forest at the Cerrado/Amazonia boundaries in Brazil. *Acta Amazonica*, 40(1), 107-118.

- Marquardt, D. W. (1970). Generalized inverses, ridge regression, biased linear estimation, and nonlinear estimation. *Technometrics*, 12(3), 591-612.
- Miller R.G. (1981) *Simultaneous Statistical Inference*. Springer. 299pp.
- Naimi B. (2015). *Usdm: Uncertainty Analysis for Species Distribution Models*. R package version 1.1.15. <https://CRAN.R-project.org/package=usdm>.
- 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*, 4(2), 439-473.
- Polhemus D.A. (1997) *Systematics of the genus Rhagovalia Mayr (Heteroptera: Veliidae) in the Western Hemisphere (exclusive of the angustipes complex)*. Entomological Society of America, Lanham,.386pp.
- R Core Team (2018). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL. <https://www.R-project.org/>.
- Rohlf F.J. (2010). *tpsDig Version 2.16 Shareware Program*. Stony Brook: Department of Ecology and Evolution, State University of New York.
- Rohlf, F. J., & Corti, M. (2000). Use of two-block partial least-squares to study covariation in shape. *Systematic Biology*, 49(4), 740-753.
- Rohlf, F. J., & Marcus, L. F. (1993). A revolution morphometrics. *Trends in ecology & evolution*, 8(4), 129-132.
- Rowe L. & Arnqvist G. (2002). Sexually antagonistic coevolution in a mating system: combining experimental and comparative approaches to address evolutionary processes. *Evolution*, 56(4), 754-767.
- Rowe L.; Arnqvist G.; Sih A. & Krupa J. (1994). Sexual conflict and the evolutionary ecology of mating patterns: water striders as a model system. *Trends in Ecology & Evolution*, 9(8), 289-293.
- Sane S.P. (2003). The aerodynamics of insect flight. *Journal of experimental biology*, 206(23), 4191-4208.
- Schlager S (2014). *Package Morpho*. R package version 3.0.7. 1-162



- Sokal R.R. & Rohlf F.J. (1981). *Biometry*. Freeman and Company, 859pp.
- Strahler, A. N. (1957). Quantitative analysis of watershed geomorphology. *Eos, Transactions American Geophysical Union*, 38(6), 913-920.
- Vepsäläinen K. (1971). Roles of photoperiodism and genetic switch in alary polymorphism in *Gerris*, (Heteroptera, Gerridae) (a preliminary report). *Acta entomologica fennica*, 141, 1-73.
- Vepsäläinen K. (1974). Determination of wing length and diapause in water-striders (*Gerris Fabr.*, Heteroptera). *Hereditas*, 77(2), 163-175.
- Wickham H. (2016). *ggplot2: elegant graphics for data analysis*. Springer, 212pp.
- Wigglesworth V.B. (1954). *The Physiology of Insect Metamorphosis*. Cambridge University Press, 166pp
- Yandell B.S. (1997) *Practical Data Analysis for Designed Experiments*. Chapman and Hall, 440pp
- Zelditch, M. L., Swiderski, D. L., Sheets, H. D., & Fink, W. L. (2004). Ordination methods in Geometric Morphometrics for Biologists: A Primer. *Elsevier Academic Press*. 155-187.

## CONCLUSÃO GERAL

Muito progresso foi alcançado recentemente a respeito de quais mecanismos atuam na seleção sexual, impulsionando a diversificação, e como estruturas com funções diferentes se relacionam, mas a maioria das evidências utilizam poucos sistemas como modelo para os insetos. Considerando o efeito das perturbações naturais sazonais nos habitats do Cerrado, no Capítulo 1 observou-se que a distribuição dos morfotipos alados apresenta variação sazonal diferente na população total, aparecendo como uma resposta eficiente para a colonização de novos nichos. Considerando os períodos embrionário e de desenvolvimento notou-se que o aumento da temperatura média e da precipitação afeta de forma positiva a abundância de indivíduos alados na população. Essas diferentes respostas da população, em relação ao ambiente, evidencia as divergentes estratégias adaptativas.

No Capítulo 2, são fornecidas novas evidências que relacionam duas estruturas morfológicas distintas com funções diferentes, sendo elas: pronoto (carácter relacionado ao voo, dispersão) e fêmur posterior de machos (carácter relacionado à seleção sexual). Quando analisado isoladamente o fêmur posterior apresentou três formas de variação morfológica, fêmeas apresentam fêmur posterior delgado, machos ápteros possuem fêmur posterior bastante alargado, enquanto machos macrópteros têm a estrutura intermediária indicando presença de conflito sexual na espécie. Ao analisar a relação dos fêmures posteriores e pronotos de machos ápteros e macrópteros observou-se que existe integração entre as estruturas no seguinte padrão: machos ápteros com fêmures posteriores mais grossos e pronoto menor, e machos macrópteros com fêmures posteriores mais delgados e pronoto maior. Essa relação indica que há um *trade-off* entre as estruturas favorecendo processos adaptativos entre dispersão e reprodução da espécie em períodos diversos ao longo do tempo.

Portanto, demonstrou-se que os processos morfológicos integrativos que atuam em escalas diferentes são importantes para a estruturação das populações de *R. robusta* em Cerrado. Esses padrões de modificações associados podem ser resultantes da pressão ambiental sobre a espécie ou até mesmo terem sido formados por processos evolutivos e barreiras impostas que não foram avaliadas neste estudo. Por fim, as alterações climáticas típicas de cada estação podem influenciar na aptidão para a dispersão ou reprodução de *R. robusta* perpetuando a espécie ao longo do gradiente temporal. Os pontos destacados aqui são fundamentais para estudos futuros da evolução dos percevejos semi-aquáticos, contudo, consideramos que abordagens evolutivas como estudos filogenéticos com base moleculares e

fisiológicas são fundamentais para diminuir a lacuna no conhecimento sobre os processos que atuam na espécie.