

Existe seleção intra-sexual em *Faiditus subflavus* (Araneae: Theridiidae)?

Lilian Tonelli Manica

Introdução

A seleção sexual resulta do sucesso reprodutivo diferencial entre os indivíduos do mesmo sexo devido à variação no acesso aos parceiros sexuais (Darwin 1871, Andersson 1994). Dois mecanismos principais compõem esse processo: a competição intra-sexual por acesso a cópulas (ou seleção intra-sexual) e a escolha pelo sexo oposto (ou seleção intersexual) (Andersson 1994, Hunt *et al.* 2009). Na maioria dos animais, machos competem entre si pelo acesso às fêmeas e as fêmeas são seletivas quanto à escolha dos seus parceiros sexuais (Berglund *et al.* 1996). Essa diferença entre os sexos deve-se principalmente às diferenças no investimento parental, como a produção de gametas e o cuidado da prole (Bateman 1948, Trivers 1972). Em geral, fêmeas produzem uma quantidade restrita de gametas grandes e cuidam dos filhotes, enquanto machos investem em muitos gametas pequenos e não apresentam cuidado parental (Trivers 1972). Assim, o sucesso reprodutivo das fêmeas frequentemente é limitado pela

disponibilidade de recursos relacionados à produção de gametas, enquanto o sucesso reprodutivo dos machos geralmente é limitado pelo acesso às fêmeas.

A razão sexual operacional (proporção entre machos e fêmeas sexualmente receptivos) também representa um importante fator que afeta a intensidade da seleção intra e intersexual (Clutton-Brock & Parker 1992). Desvios na razão sexual operacional podem aumentar a competição entre indivíduos do sexo mais abundante pelo acesso a parceiros sexuais e submetê-los à escolha do sexo oposto (Clutton-Brock & Parker 1992, Andersson 1994). Em muitas espécies, a razão sexual operacional é desviada em favor dos machos devido ao alto potencial reprodutivo desse sexo, que é favorecido pelo baixo investimento parental em cada progênie (Emlen & Oring 1977, Clutton-Brock & Parker 1992). No entanto, outros fatores também podem causar desvios na razão sexual operacional, como diferenças na proporção de machos e fêmeas que

nascerem na prole, diferenças sexuais na sobrevivência ou no acesso a recursos necessários para a reprodução (Kokko *et al.* 2006). Assim, características demográficas ou determinadas condições ambientais impostas às populações podem aumentar a competição entre indivíduos e favorecer aqueles que possuem caracteres que conferem maior qualidade competitiva relacionadas à escolha de parceiros sexuais.

Na maioria das espécies de aranhas, machos produzem gametas pequenos e numerosos, não apresentam cuidado parental e competem entre si pelo acesso às fêmeas (Costa 1999). O dimorfismo sexual é acentuado nesse grupo taxonômico, sendo que machos são notavelmente menores que as fêmeas (Head 1995) e podem variar de tamanho dentro de uma mesma espécie (Santos 2007a). Uma vez que machos maiores podem ter maiores chances de vencer disputas por fêmeas contra outros machos, a variação do tamanho em aranhas que defendem fêmeas ou territórios reprodutivos pode conferir vantagens competitivas (Elgar 1998).

Faiditus subflavus (Theridiidae) é uma espécie de aranha que vive e se reproduz nas plantas mirmecófitas *Maieta*

guianensis e *M. poeppigii* (Melastomataceae) na Amazônia Central (Oliveira 1995). Os indivíduos são encontrados preferencialmente na face abaxial de folhas jovens que possuem domáceas – bolsas foliares que abrigam colônias de formigas (Kasper 2006, Santos 2007b, Zatz 2008). Esse é o local preferencialmente usado por fêmeas para oviposição (Santos 2007b) e para o cuidado da prole (Fáveri 1998). A escolha por esse local provavelmente está associada à maior proteção contra predação da ooteca e das próprias fêmeas devido à presença das formigas (Santos 2007b). Os machos, por sua vez, seguem a mesma distribuição das fêmeas reprodutivas, ocorrendo mais frequentemente em folhas mais jovens com domáceas (Santos 2007b, Zatz 2008). No entanto, não se sabe se os machos competem por essa posição e se a ocupação de folhas jovens pelos machos pode favorecer a chance de acasalamento com as fêmeas. As fêmeas dessa espécie possuem aparelho reprodutivo entelégino (Coddington & Levi 1991), o que favorece a fecundação dos óvulos pelo esperma do primeiro macho que copulou com a fêmea (Eberhard *et al.* 1993, Elgar 1998). Portanto, a defesa de fêmeas

virgens ou de territórios propícios à reprodução podem aumentar o sucesso reprodutivo dos machos.

Presumindo que machos maiores tem maior chance de vencer uma disputa contra outros machos, meu objetivo foi testar a hipótese de que existe competição entre machos por parceiras reprodutivas em *F. subflavus*. Minhas previsões são: 1) em plantas com apenas um macho, o comprimento do cefalotórax do macho será maior quanto maior o número de fêmeas e 2) em plantas com mais de um macho, machos posicionados em folhas mais jovens terão maior comprimento do cefalotórax do que machos posicionados em folhas mais velhas.

Métodos

Realizei o estudo em uma floresta de terra firme na Reserva do km 41 ARIE-PDBFF (Projeto Dinâmica Biológica de Fragmentos Florestais) (INPA/STRI) (2°24'S; 59°44'O), localizada 80 km ao norte de Manaus, Amazônia. Nos dias 28 e 29 de agosto, em 12 h de coleta, procurei machos de *F. subflavus* em plantas de *Maieta* spp. ao longo de, aproximadamente, 1200 m de trilhas em áreas de vertente e baixio da floresta.

Ao encontrar um indivíduo de *Maieta* spp. com machos de *F. subflavus*, contei o número de machos presentes nela. Em plantas com apenas um macho, contei o número de fêmeas presentes. Em plantas com mais de um macho, classifiquei cada um deles quanto à posição que ocupavam no ramo da planta em relação ao(s) outro(s) macho(s) presente(s) no mesmo ramo, utilizando como referência a folha mais jovem do ramo. Para essa classificação, categorizei ordenadamente as folhas de cada ramo da planta, iniciando na folha mais jovem (ou apical) até a mais velha. De acordo com essa ordenação, considerei três categorias de posição dos machos em relação à primeira folha. A primeira categoria (“próximo”) corresponde à posição ocupada pelo macho que estava mais próximo da folha jovem, independentemente da posição da folha no ramo. A segunda categoria (“intermediário”) corresponde à posição ocupada pelo macho que estava em uma folha subsequente àquela ocupada pelo macho da categoria “próximo”. Da mesma forma, a terceira categoria (“distante”) corresponde à posição subsequente à anterior (“intermediário”). Coletei todos os machos de cada planta e

os fixei em álcool 92%. Posteriormente, tirei uma fotografia de cada indivíduo em uma lupa e medi o comprimento do cefalotórax no programa ImageTool®.

Como o número de fêmeas variou pouco (zero a quatro) entre as plantas que apresentavam apenas um macho, considerei três categorias para essa variável: zero, uma e duas fêmeas. Na categoria duas fêmeas, adicionei uma amostra contendo três e outra contendo quatro fêmeas. Assim, para testar se machos maiores estavam associados a um maior número de fêmeas, comparei o comprimento do cefalotórax dos machos em relação ao número de fêmeas presentes na mesma planta, utilizando uma ANOVA de um fator. Para testar se machos maiores ocupam posições mais próximas à folha mais jovem, comparei o comprimento do cefalotórax dos machos entre as três categorias de posição nos ramos da planta, utilizando uma ANOVA de medidas repetidas. Quando mais de um macho ocupava a mesma posição em uma planta, porém em ramos diferentes, considerei a média do comprimento do cefalotórax dos dois indivíduos como uma unidade amostral na análise. Excluí os dados referentes aos machos de duas plantas que apresentavam dois machos

cada, pois esses machos foram classificados em uma mesma categoria (“próxima”). Além disso, excluí desta análise quatro machos que deveriam ser classificados em uma quarta categoria de posição no ramo da planta, pois o tamanho amostral dessa categoria foi baixo ($n=3$).

Resultados

Encontrei 44 plantas de *Maieta* spp. com machos de *F. subflavus*, sendo que 31 apresentavam apenas um macho e 13 apresentavam mais de um macho (min-máx = 2-6 machos). Considerando todas as plantas amostradas, o comprimento do cefalotórax dos machos variou de 0,84 a 1,46 mm (média \pm dp = $1,18 \pm 0,13$).

Em plantas ocupadas por apenas um macho, o comprimento do cefalotórax dos machos não diferiu em relação ao número de fêmeas ($F_{(2,28)}=0,34$; $p=0,71$; Figura 1). Em plantas com mais de um macho, o comprimento do cefalotórax médio dos machos próximos da folha jovem foi 1,16 mm (dp=0,14), dos machos na posição intermediária foi 1,20 (dp=0,09) e dos machos mais distantes da folha jovem foi 1,17 (dp=0,07). Machos localizados mais próximos à folha mais

jovem do ramo não apresentaram maior comprimento do cefalotórax do que machos localizados em posições mais

distantes da folha jovem ($F_{(2,8)}=1,17$; $p=0,36$, Figura 2).

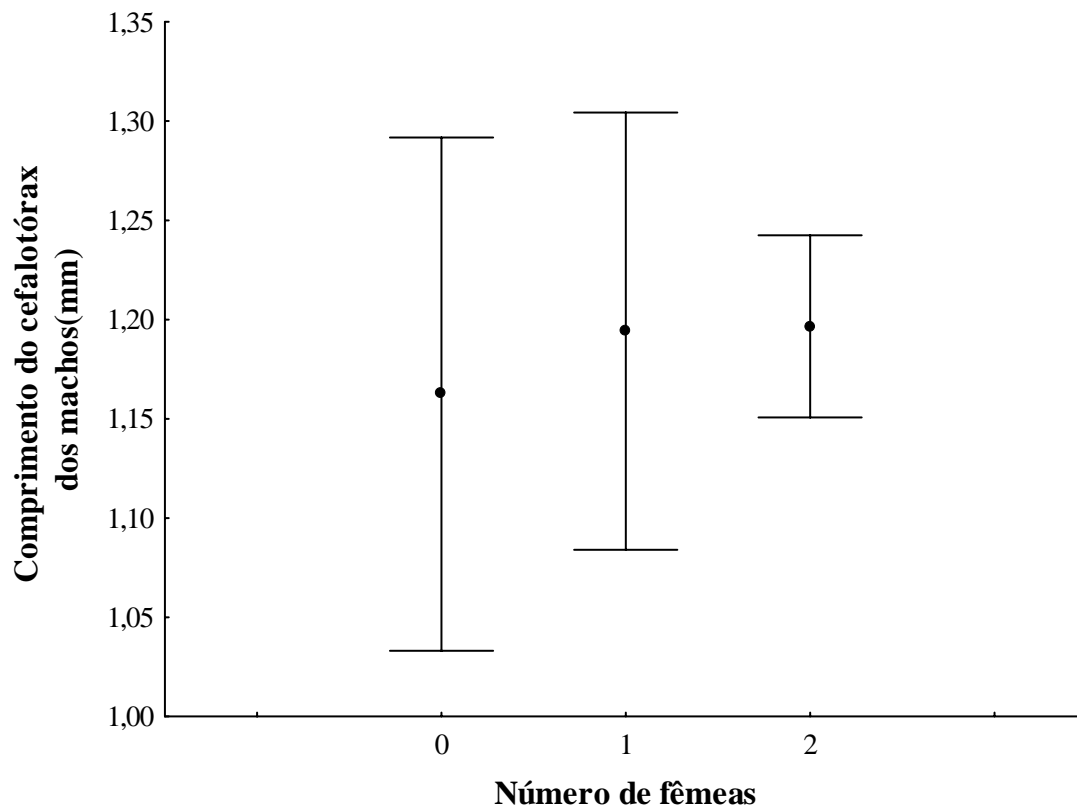


Figura 1. Comprimento do cefalotórax de machos e número de fêmeas de *Faiditus subflavus* em plantas de *Maieta* spp. com apenas um macho presente, em uma floresta de terra firme na Reserva do km 41, Amazônia Central. Os pontos centrais representam a média e as barras verticais, o desvio padrão.

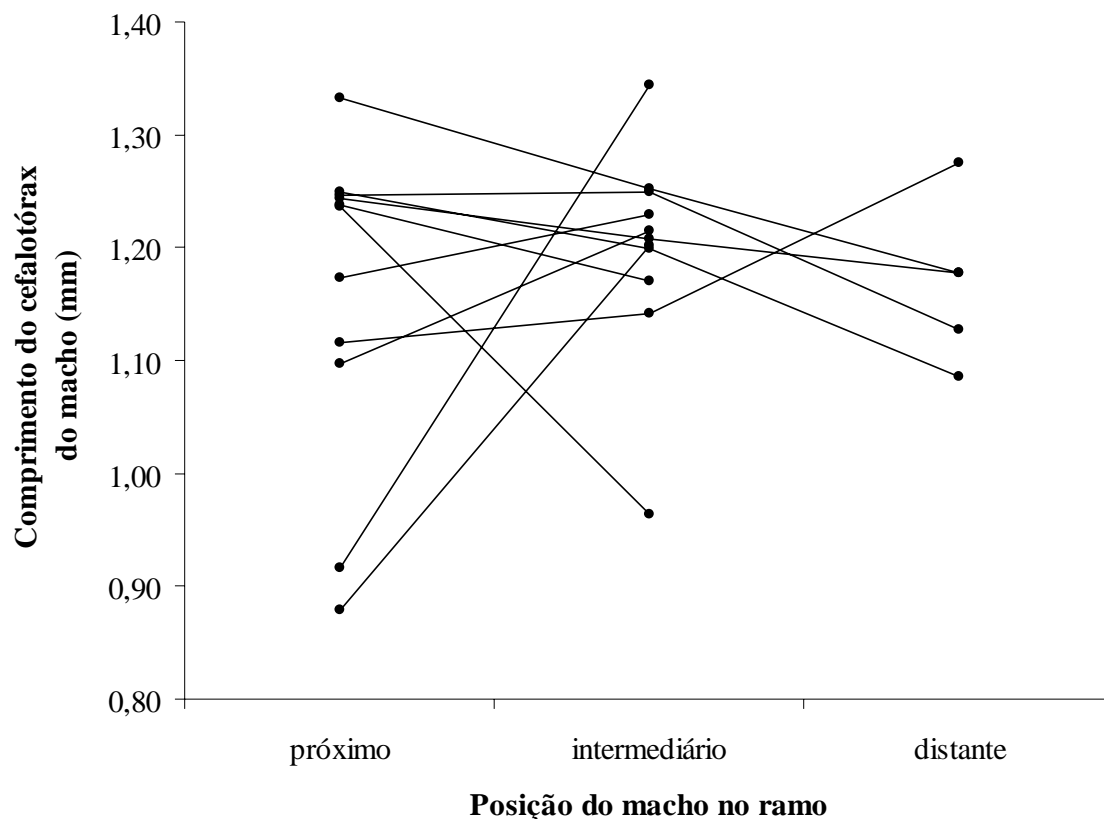


Figura 2. Comprimento do cefalotórax dos machos de *Faiditus subflavus* em três categorias de posição em relação à folha mais jovem em ramos de *Maieta* spp., em uma floresta de terra firme na Reserva do km 41, Amazônia Central. Cada linha conecta as medidas de machos presentes em uma mesma planta.

Discussão

O fato de que o tamanho dos machos não esteve relacionado com o número de fêmeas na planta indica que machos não competem entre si para monopolizar plantas com um maior número de fêmeas. Embora os machos dessa espécie tenham aparentemente um baixo investimento parental em relação às fêmeas (Santos 2007b) e, conseqüentemente alto potencial

reprodutivo, a disponibilidade de parceiras sexuais pode não ser um fator que afeta seu sucesso reprodutivo. Uma possível explicação para isso é que não exista um desvio da razão sexual operacional em favor dos machos e, portanto, não exista necessidade de competir pelo acesso às fêmeas. Estudos futuros poderiam investigar se existe uma maior proporção de machos sexualmente receptivos em relação ao número de

fêmeas virgens ou sexualmente receptivas para entender se a disponibilidade de fêmeas é um dos possíveis fatores limitantes à reprodução de machos nessa espécie.

Uma explicação alternativa para machos maiores não estarem em plantas com um maior número de fêmeas seria que a necessidade de monopolizar e competir pelas fêmeas ocorre em apenas um estágio da reprodução dos indivíduos. Considerando que o esperma do primeiro macho que copula com a fêmea de *F. subflavus* têm maior chance de fecundar os óvulos (Coddington & Levi 1991), machos podem competir para serem os primeiros a copular com a fêmea e não necessariamente para permanecerem próximos às fêmeas durante todo o evento reprodutivo. A competição entre machos seria mais intensa, portanto, apenas durante o período que abrange a muda e a maturação sexual das fêmeas, a partir do qual elas estarão sexualmente receptivas. Nesse sentido, talvez os machos não selecionem plantas com muitas fêmeas, mas procurem locais onde existam fêmeas próximas à maturidade sexual.

Embora ocorra uma distribuição espacial aparentemente ordenada de machos entre as folhas dos ramos, sendo

que ocorre geralmente apenas um macho em cada folha (observação pessoal), o posicionamento desses indivíduos não segue um padrão hierárquico de tamanho corporal. É provável que a limitação de outros recursos relacionados às atividades das aranhas, como forrageamento ou sobrevivência, seja mais importante na distribuição dos machos na planta. *Faiditus subflavus* vive e se reproduz exclusivamente em *Maieta* spp. (Oliveira 1995), portanto, determinadas características das plantas podem ter alta influência na reprodução dessa espécie. Essa dependência está aparentemente associada à presença de colônias de formigas nas domáceas, que protegem as aranhas e sua prole contra predação (Santos 2007b). De fato, uma relação positiva entre número de domáceas na planta e abundância das aranhas foi registrada em estudos anteriores (Kasper 2006, Santos 2007b), o que fortalece a hipótese de que existe uma dependência dessas aranhas por características relacionadas às domáceas.

Em conclusão, o tamanho dos machos não configura maior vantagem para o acesso exclusivo a um maior número de fêmeas ou para a permanência em uma posição estratégica da planta.

Visto que em *Faiditus subflavus* a competição entre machos por fêmeas pode depender do estágio de maturação sexual destas, seria interessante investigar possíveis variações comportamentais reprodutivas dessas aranhas ao longo do tempo.

Agradecimentos

Agradeço a todos que organizaram o EFA 2009 por me permitirem realizar um grande sonho, conhecer a “biodiversiti da Amazonía”!! À Flávia, pelas dicas de como sobreviver em 150% de umidade e pela orientação nos projetos, ao Zé Luís por todo apoio e por trazer o combustível das nossas festas, ao Glauco pela super-mega-ultra sinceridade, pelas aulas e por me apresentar ao brega (hihihi). Ao Paulinho rainbow master, primeiramente, pelo apelido carinhosíssimo pão-com-ovo, e também pelas caretas inéditas 24 h por dia (*ridículo!*haha!). Aos monitores, Lelê e Fabrício, pela salvação nos momentos de aperto! Além disso, queria agradecer também a todos os professores que passaram pelo curso, pela contribuição imensa nos projetos, em especial ao Helder, Jochen pela orientação nos trabalhos na várzea e igapó, Fabrício, pela

orientação com as formigas e Angelita, pela revisão deste trabalho. Agradeço à Cíntia por ter montado as redes de neblina só pra conhecermos os passarinhos e por me estimular a tentar trabalhar com as aves no projeto final! Aliás, agradeço a todos que me ajudaram com o plano A: ao Júnior merrrmo por me ajudar na montagem das redes (e pela paciência com as redes emboladas); à Mari por me ajudar a identificar os bichos, por me acompanhar no campo e por me largar nas redes com um pacote de bolacha lotaaado de formiga; ao Tico pela companhia nas redes, por tirar foto dos bichinhos pra mim e pela simpatia baiana maravilhosa; ao Fabrício, por acordar cedíssimo pra me acompanhar e por me fazer morrer de rir com a dança da mutuca bizarra!! Agradeço também à minha orientadora, Regina Macedo, por me emprestar as redes de neblina. À Dona Eduarda e Eduardo pelo apoio e pela comida de todos os dias! Ao Tosh, por quebrar o galho váárias vezes!! Aos parceiros de projeto e a todos os colegas companheiros de campo, de relatório, café, cream cracker e goiabada!!

Referências

- Andersson, M. 1994. Sexual selection. New Jersey: Princeton University Press.
- Bateman, A.J. 1948. Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity*, 2:349-368.
- Berglund, A., A. Bisazza & A. Pilastro. 1996. Armaments and ornaments: an evolutionary explanation of traits of dual utility. *Biological Journal of the Linnean Society*, 58:385-399.
- Clutton-Brock, T.H. & G.A. Parker. 1992. Potential reproductive rates and the operation of sexual selection. *Quarterly Review of Biology*, 67:437-456.
- Coddington, J.A. & H.W. Levi. 1991. Systematics and evolution of Spiders (Araneae). *Annual Review of Ecology and Systematics*, 22: 565-592.
- Costa, F.G. 1999. Only one seeking sex: the best strategy for sexual meeting. *Evolutionary Theory*, 12:47-48.
- Darwin, C. 1871. The descent of man and selection in relation to sex. New York: The Modern Library.
- Eberhard, W.G., S. Guzmán-Gómez & K.M. Catley. 1993. Correlation between spermathecal morphology and mating systems in spiders. *Biological Journal of the Linnean Society*, 50: 197-209.
- Elgar, M.A. 1998. Sperm competition and sexual selection in spiders and other arachnids, pp. 307-339. In: Sperm competition and sexual selection. (T.T. Birkhead & A.P. Møller, eds.). San Diego: Academic Press.
- Emlen, S.T. & L.W. Oring. 1977. Ecology, sexual selection, and the evolution of mating systems. *Science*, 197:215-223.
- Fáveri, S.B. 1998. Comportamento de *Argyrodes* sp. (Araneae: Theridiidae) em *Maieta guianensis* (Melastomataceae). Livro do curso de campo: "Ecologia da Floresta Amazônica" (A. Scariot & E. Venticinque, eds.). PDBFF/INPA, Manaus.
- Head, G. 1995. Selection on fecundity and variation in the degree of sexual size dimorphism among spider species (class Araneae). *Evolution*, 49:776-781.
- Hunt, J., C.J. Breuker, J.A. Sadowski & A.J. Moore. 2009. Male-male competition, female mate choice and their interaction: determining total sexual selection. *Journal of Evolutionary Biology*, 22:12-26.

- Kasper, D. 2006. Fatores ambientais que influenciam a ocorrência e abundância de aranhas *Faiditus subflavus* (Theridiidae) em plantas do gênero *Maieta* (Melastomataceae). In: Livro do curso de campo: "Ecologia da Floresta Amazônica" (G. Machado & J.L. Camargo, eds.). PDBFF/INPA, Manaus.
- Kokko, H., M.D. Jennions & R. Brooks. 2006. Unifying and testing models of sexual selection. *Annual Reviews of Ecology, Evolution and Systematics*, 37:43-66.
- Oliveira, S.N. 1995. Predação e seleção de microhabitat por *Argyrodes* sp. (Theridiidae) em *Maieta guianensis* (Melastomataceae) na Amazônia Central. Livro do curso de campo "Ecologia da Floresta Amazônica" (R. Cintra, ed.). PDBFF/INPA, Manaus.
- Santos, A.J. 2007a. Evolução do dimorfismo sexual de tamanho em aranhas. In: Ecologia e comportamento de aranhas (M. Gonzaga, A. Santos & H. Japyassú, eds.). Rio de Janeiro: Interciência.
- Santos, G.R. 2007b. Babás ou guardacostas: a formiga *Pheidole minutula* (Myrmicinae) protege os filhotes ou as fêmeas da aranha *Faiditus subflavus* (Theridiidae)? Livro do curso de campo: "Ecologia da Floresta Amazônica" (J.L.C. Camargo & G. Machado, eds.). PDBFF/INPA, Manaus.
- Trivers, R.L. 1972. Parental investment and sexual selection. In: Sexual selection and the descent of man, 1871–1971, pp. 136–179 (B. Campbell, ed.). Chicago: Aldine-Atherton.
- Zatz, C. 2008. Machos da aranha *Faiditus subflavus* (Aranaeae: Theridiidae) ocupam os sítios de oviposição preferidos pelas fêmeas? Livro do curso de campo: "Ecologia da Floresta Amazônica" (J.L.C. Camargo & G. Machado, eds.). PDBFF/INPA, Manaus.