



UNIVERSIDADE FEDERAL DO PAMPA

Campus São Gabriel

DIMORFISMO SEXUAL EM *Belostoma angustum* LAUCK (INSECTA,
HETEROPTERA, BELOSTOMATIDAE) PODE ESTAR RELACIONADO

AO CUIDADO PATERNAL

CASSIANE FURLAN LOPES

2018

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PAMPA

DIMORFISMO SEXUAL EM *Belostoma angustum* LAUCK (INSECTA,
HETEROPTERA, BELOSTOMATIDAE) PODE ESTAR RELACIONADO AO
CUIDADO PATERNAL

CASSIANE FURLAN LOPES

Monografia apresentada à Comissão de Trabalho de
Conclusão do Curso de Ciências Biológicas, Universidade
Federal do Pampa — UNIPAMPA, *Campus* São Gabriel,
como parte dos requisitos necessários à obtenção do grau
de Bacharel em Ciências Biológicas.

Orientador: José Ricardo Inacio Ribeiro

Rio Grande do Sul

Julho de 2018

DIMORFISMO SEXUAL EM *Belostoma angustum* LAUCK (INSECTA,
HETEROPTERA, BELOSTOMATIDAE) PODE ESTAR RELACIONADO
AO CUIDADO PATERNAL

CASSIANE FURLAN LOPES

ORIENTADOR: JOSÉ RICARDO INACIO RIBEIRO

Monografia submetida à Comissão de Trabalho de Conclusão do Curso de Ciências Biológicas, como parte dos requisitos necessários à obtenção do grau de Bacharel em Ciências Biológicas.

Aprovada por:

Presidente, Prof.

Prof.

Prof.

São Gabriel, julho de 2018

FICHA CATALOGRÁFICA

Lopes, Furlan Cassiane

*DIMORFISMO SEXUAL EM *Belostoma angustum* LAUCK (INSECTA, HETEROPTERA, BELOSTOMATIDAE) PODE ESTAR RELACIONADO AO CUIDADO PATERNAL / Cassiane Furlan Lopes – Rio Grande do Sul: UNIPAMPA, Campus São Gabriel, 2018. XX, 60 f.:34 il.; 30 cm.*

Orientador: José Ricardo Inacio Ribeiro

Monografia (Trabalho de Conclusão de Curso) – UNIPAMPA/ Campus São Gabriel/ Trabalho de Conclusão de Curso, 2018.

Referências: f. 50-60.

1. ALOMETRIA. 2. HEMIÉLITROS. 3. INSETOS AQUÁTICOS. 4. MORFOMETRIA GEOMÉTRICA. 5. SELEÇÃO SEXUAL – Monografia I. RIBEIRO, JOSÉ RICARDO INACIO. II. Universidade Federal do Pampa, Campus São Gabriel, Trabalho de Conclusão de Curso. IV. Título.

AGRADECIMENTOS

Aos meus amados pais, avós, namorado, tios e tias, por me darem o suporte emocional e o apoio necessário para nunca desistir dos meus objetivos.

Ao meu orientador Dr. José Ricardo Inacio Ribeiro, por estar sempre presente e por compartilhar de seus conhecimentos comigo e com os outros orientados durante todo o processo de iniciação científica no Laboratório de Estudos em Biodiversidade do Pampa (LEBIP), me auxiliar, e estimular a minha vontade de estudar o fenômeno da seleção sexual em Belostomatidae.

Ao doutorando Fabiano Stefanello, por ceder vários dados referentes às medidas corporais e às fotos do hemiélitro de *Belostoma angustum* utilizados durante o trabalho.

Ao Prof. Dr. Leonardo Maltchik Garcia, da Universidade do Vale do Rio dos Sinos (UNISINOS), pela doação de espécimes do grupo *bifoveolatum*, em especial os de *Belostoma angustum*.

À Dra Sônia Cechin (UFSM), por possibilitar alunos anteriores a usar o equipamento óptico do Programa de Pós-graduação em Biologia Animal (PPGBA) para obtenção das imagens usadas nas análises de Morfometria Geométrica.

Aos curadores A. O. Bachmann (MACN), Eric Guilbert, (MNHN) e C. Campaner (MZSP), pelo empréstimo dos espécimes usados neste estudo.

À todos os colegas do Laboratório de Estudos de Biodiversidade do Pampa, às minhas colegas de iniciação científica Mayara R. Brito, Melania Santer, Nataly B. Duarte, e em especial às minhas melhores amigas Anna Vitória Barbosa dos Reis e Milena Kirchoff Furlan pelos bons momentos de convivência.

Ao Programa de Bolsas de Desenvolvimento Acadêmico (PBDA) pela concessão de bolsa de iniciação científica durante um ano.

RESUMO

Belostoma angustum compreende parte de um complexo de três espécies muito semelhantes, que apresentam cuidado paternal pós-zigótico do tipo “back-brooding” e possivelmente o sistema sexual é a poliandria. *Belostoma* possui muitas variações comportamentais associadas à realização das atividades de cuidado parental pelas pernas posteriores, e a seleção sexual pode promover dimorfismo sexual nessas estruturas. O cuidado paternal requer estruturas especiais para sua manutenção? Para tanto, verificou-se a presença de dimorfismo sexual no comprimento da região funcional dos fêmures e das tíbias posteriores, no tamanho corporal, na forma e tamanho dos hemiélitros, avaliando o efeito da presença da célula cerdosa nesta etapa e na modularidade dos hemiélitros. A existência de relações de dependência entre o tamanho corporal e as pernas posteriores, e entre a forma e tamanho do centroide dos hemiélitros e pernas posteriores, levando-se em conta a covariância entre variáveis também foi testada, bem como o dimorfismo sexual nessas relações de dependência. Medidas corporais de 138 indivíduos de ambos os sexos de *B. angustum*, bem como a utilização de ferramentas morfogeométricas e análises de caminho e multigrupos foram utilizadas para estes fins. Os resultados sugerem que os dimorfismos sexuais de tamanho, enviesados para machos, nos interceptos referentes à largura máxima dos hemiélitros e espaço interocular, podem estar ligados à seleção sexual na largura máxima dos hemiélitros e às diferenças no forrageamento entre os sexos e/ou aumento da glândula salivar nos machos, respectivamente. Embora os comprimentos das margens internas dos fêmures e das tíbias médias e posteriores não apresentem diferenças estatisticamente significativas entre os sexos, elas apresentam correlações isométrica entre: fêmur 3 e largura corporal e, hipoalométrica entre: tibia 3 e comprimento corporal. É sugerido que exista um dimorfismo sexual nessas relações alométricas em *B. angustum*, sustentado por um balanço entre seleção sexual e custos de viabilidade, uma estabilização no tamanho da massa de ovos e uma conservação geral do hemiélitro em ambos os sexos. O dimorfismo sexual nos interceptos pode estar ligado à reversão do papel sexual em Belostomatinae. Assim, se fazem necessários experimentos futuros para a compreensão dos processos evolutivos envolvidos nesse fenômeno.

Palavras-chaves: alometria, hemiélitros, insetos aquáticos, morfometria geométrica, seleção sexual.

ABSTRACT

Belostoma angustum comprises part of a complex of three very similar species, which present post-zygotic paternal care of the “back-brooding” type and possibly the sexual system is polyandry. *Belostoma* has many behavioral variations associated with the performance of parental care activities in the hind legs, and sexual selection can promote sexual dimorphism in these structures. Does parental care require special structures for its maintenance? The presence of sexual dimorphism in the femoral and posterior tibial functional region length, body size, shape and size of the hemelytral was evaluated by evaluating the effect of the presence of the pilose cell at this stage and the modularity of the hemieliters. The existence of relations of dependence between body size and hind legs, and between the shape and size of the centroid of the hemelytron and hind legs, taking into account the covariance between variables was also tested, as well as the sexual dimorphism in these relations of dependency. Body measurements of 138 individuals of both sexes of *B. angustum*, as well as the use of morphogeometric tools and path and multigroup analyzes were used for these purposes. The results suggest that sexual dimorphisms of size, biased to males, in the intercepts referring to the maximum width of the hemelytron and interocular space, may be related to sexual selection in the maximum width of the hemelytron and differences in foraging between genders and / or salivary gland in males, respectively. Although the medial and posterior femoral margins do not show statistically significant differences between the sexes, they present isometric correlations between: femur 3 and body width and, hypoallometric between: tibia 3 and body length. It is suggested that there is a sexual dimorphism in these allometric relationships in *B. angustum*, supported by a balance between sexual selection and viability costs, a stabilization in egg mass size and a general preservation of the hemelytron in both sexes. Sexual dimorphism in the intercepts may be related to sexual role reversal in Belostomatinae. Thus, future experiments are necessary to understand the evolutionary processes involved in this phenomenon

Keywords:allometry,aquatic insects, geometric morphometrics, hemelytra, sexual selection.

SUMÁRIO

1. Introdução	1
2. Objetivos.....	5
3. Material e métodos	6
3.1 Material examinado.....	6
3.2 Medidas usadas	6
3.3 Aquisição e tratamento dos marcos anatômicos e o uso da Morfometria Geométrica	7
3.4 Estimativas de erro	8
3.5 Dimorfismo sexual e alometria	8
3.6 Modularidade na forma do hemiélitro	10
3.7 Avaliando a semelhança entre vetores.....	12
3.8 Análise de caminhos	12
4. Resultados	14
4.1 Os erros associados à tomada de fotos do hemiélitro e à colocação dos marcos foram insignificantes.....	14
4.2 Os erros associados à aferição das medidas corporais foram insignificantes	14
4.3 Os hemiélitros apresentam moderada integração	14
4.4 Foi encontrado dimorfismo sexual na forma e no tamanho do centróide do hemiélitro.....	15
4.5 Nenhuma das hipóteses de modularidade foram corroboradas.....	16
4.6 O tamanho do hemiélitro parece covariar com os fêmures e tíbias posteriores apenas nos indivíduos do sexo masculino.....	16
5. Discussão	19
6. Conclusões.....	26
7. Tabelas e figuras.....	27

7.1 Lista de tabelas	27
7.2 Lista de figuras	37
8. Referências.	50

1. Introdução

Belostoma angustum Lauck, 1964 compreende parte de um complexo de três espécies muito semelhantes quanto à morfologia geral do corpo (Stefanello *et al.*, 2018). Essas espécies constituem o grupo *bifoveolatum* — representado ainda por *B. bifoveolatum* (Spinola, 1852) e *B. elegans* (Mayr, 1871) —, definido por Lauck (1964) com base na morfologia da cabeça e no aspecto geral do falossoma, a porção esclerosada do pênis em *Belostoma* Latreille, 1807 (Dupuis, 1955; Schuh & Slater, 1995). A presença de cuidado paternal pós-zigótico do tipo “back-brooding” — isto é, quando as fêmeas põem os ovos já fecundados sobre o dorso dos machos — ocorre nessas espécies (Iglesias *et al.*, 2012), um comportamento provavelmente compartilhado por todos os integrantes de Belostomatinae (Ribeiro *et al.*, 2018). Esse tipo de cuidado opõe-se ao tipo “emergent-brooding” — um comportamento que ocorre nos Lethocerinae (Ribeiro *et al.*, 2018) —, onde os machos cuidam dos ovos depositados pelas fêmeas sobre hidrófitas, acima do nível d'água, ao invés de serem colocados sobre os dorsos dos machos (Ichikawa, 1988; Smith & Larsén, 1993). O sistema sexual existente dentro de *B. angustum* é possivelmente a poliandria — isto é, fêmeas dessas populações acasalam-se com múltiplos machos (como definido em Kokko, Klug & Jennions in Shuker & Simmons, 2014) —, considerando-se que a mesma condição é vista em algumas outras espécies do gênero (Schnack *et al.*, 1990). A poliandria, quando comparada à monogamia, é um fenômeno que torna mais oportuna a possibilidade de atuação de seleção sexual, porque aumenta a variabilidade no sucesso de inseminação das fêmeas pelos machos (Arnqvist, 1998).

Estruturas que estejam envolvidas com seleção sexual e também aquelas associadas ao cuidado parental são frequentemente dimórficas (Iglesias *et al.*, 2012; Thrasher *et al.*, 2015). Por definição, o dimorfismo sexual, quando ligado ao tamanho, refere-se a diferenças observadas entre os tamanhos corporais médios de machos e fêmeas em populações de uma mesma espécie (Fairbairn in Fairbairn *et al.*, 2007; Mori *et al.*, 2017). Esse dimorfismo geralmente reflete uma divergência adaptativa de indivíduos do sexo masculino e feminino em resposta à seleção associada a seus diferentes papéis reprodutivos (Fairbairn in Fairbairn *et al.*, 2007). Em aranhas-do-mar da espécie *Ammothea hilgendorf* (Böhm, 1879) (classe Pycnogonida), por exemplo, o macho carrega aglomerados de ovos e tem seu dorso ligeiramente mais largo do que o das fêmeas (Barreto & Avise, 2008). Nos millípedes da espécie *Brachycybe nodulosa* (Verhoeff, 1935) (classe Diplopoda), o corpo do macho enrola-se aos ovos, libera secreções antifúngicas e protege os ovos de ataques realizados por

predadores. O sétimo segmento abdominal e o corpo desses machos são mais largos que o das fêmeas (Kudo *et al.*, 2010).

O cuidado da massa de ovos, nos “back-brooders”, apresenta muitas variações comportamentais ligadas ao terceiro par de pernas (Smith, 1976b; Venkatesan, 1983; Schnack *et al.*, 1990) e, sem esse investimento parental, a chance da prole sobreviver diminui bastante (Smith, 1997; Munguía-Stayer *et al.*, 2008). *Belostoma* é provavelmente o gênero com maior quantidade registrada de variações comportamentais associadas às pernas posteriores, tendo sido descritos o “brood-stroking”, o “brood-pumping”, o “patting”, o “kicking”, e o “sawing” (Venkatesan, 1983; Schnack *et al.*, 1990; Smith, 1997), movimentos complexos responsáveis por diversas tarefas tais como a limpeza, a aeração e a escovação da massa de ovos (Fig. 1) que é depositada sobre os hemiélitros, o primeiro par de asas (Figs 2, 8). Seleção sexual — isto é, covariância entre um traço morfológico e o sucesso no acasalamento (Thrasher *et al.*, 2015) — pode promover a existência de dimorfismo sexual no tamanho dessas pernas, pois as fêmeas podem passar a preferir machos que proporcionem benefícios diretos associados a elas (Andersson & Simmons, 2006) e/ou, ainda, benefícios indiretos (Shuker *in* Shuker & Simmons, 2014). No caso de *Belostoma*, a preferência das fêmeas por machos com as pernas posteriores cada vez maiores poderia garantir a eclosão bem-sucedida de toda a massa de ovos (Iglesias *et al.*, 2012) — como benefício direto (Hoelzer, 1989) — e/ou um “pool” gênico de alta qualidade de sua prole — como benefício indireto — porque os filhotes também possuiriam os genes que lhes confeririam a capacidade de fornecer benefícios diretos (Tallamy, 2001; Shuker *in* Shuker & Simmons, 2014). Portanto, as pernas posteriores poderiam ser consideradas uma característica genuína (“honest signal”) de qualidade nos espécimes do sexo masculino de espécies de *Belostoma*, porque indicaria às fêmeas as intenções dos machos de permanecerem com ovos ainda não depositados sobre seus hemiélitros (de acordo com as ideias de Tallamy, 2001). Nesse panorama, poderia ser esperado uma seleção sexual direcionadora favorecendo o aumento das pernas posteriores nos representantes do sexo masculino, independente da existência de uma relação alométrica positiva— isto é, hiperalometria—entre o comprimento das pernas posteriores e o tamanho do corpo (Andersson, 1994; Bonduriansky, 2007).

Devido ao tamanho do corpo estar frequentemente ligado ao sucesso reprodutivo em machos e fêmeas, muito comumente a partir da seleção de fecundidade em fêmeas e do sucesso de acasalamento em machos (Andersson, 1994; Blanckenhorn, 2009), os tamanhos corporais associados ao sucesso máximo obtido na reprodução diferem entre os sexos

(Fairbairn *in* Fairbairn *et al.*, 2007). Em grupos em que os machos não estão envolvidos no cuidado com a prole, um dimorfismo sexual de tamanho enviesado para as fêmeas costuma ser observado (Lindenfors, Gittleman & Jones *in* Fairbairn *et al.*, 2007). Esse padrão de dimorfismo sexual de tamanho tendendo para fêmeas é comum em invertebrados e animais de sangue frio, enquanto o contrário é comumente observado em mamíferos (Fairbairn, 1987; Moriet *et al.*, 2017). Iglesias *et al.* (2012), num estudo comparativo que incluiu cinco espécies de *Belostoma*, e uma espécie de *Lethocerus* Mayr, (1853) sugerem a existência de um padrão de dimorfismo sexual no tamanho de alguns traços morfológicos para a família Belostomatidae, relacionado aos comportamentos de cuidado dos ovos “back-brooding” e “emergent-brooding”. É possível que, associado a respostas seletiva e sexuais ao cuidado do tipo “back-brooding” (ver anteriormente), os representantes de *Belostoma* apresentem (1) um dimorfismo sexual no tamanho das pernas posteriores enviesado para machos, aparentemente indicando haver uma relação entre o comprimento do terceiro par de pernas e o sucesso reprodutivo nos machos, e (2) um dimorfismo sexual no tamanho do corpo também enviesado para machos, visto que machos com mais área disponível no dorso oferecem uma maior superfície de oviposição (Schnack *et al.*, 1980). Entretanto, conexões entre esses traços morfológicos e o sucesso reprodutivo de ambos os sexos não são tão diretas em *Belostoma*, porque aparentemente não há relação nem entre o número de ovos depositados sobre o dorso dos machos e a área disponível para a deposição de ovos, nem entre a área do dorso do macho e a frequência de acasalamento (Kruse, 1990; Thrasher *et al.*, 2015).

Existe um predomínio na literatura de trabalhos em ecologia evolutiva e comportamental referentes a dimorfismo sexual em vertebrados, principalmente tratando de aves, lagartos e mamíferos (Jehl, Bertram & Murray *in* Johnston, 1986; Székely, Lislevand & Figuerola *in* Fairbairn *et al.*, 2007; Roitberg *in* Fairbairn *et al.*, 2007; Serrano-Meneses & Székely, 2006; Cox & John-Alder, 2005; Isaac, 2005; Plavcan, 2012), ainda que tenham sido descritas mais espécies de invertebrados do que de vertebrados (Blanckenhorn, 2005). Os trabalhos realizados sobre *B. elegans* e *B. bifoveolatum* (Iglesias *et al.*, 2010; 2012) incluíram análises somente com variáveis métricas, tais como comprimento do corpo sem a cabeça, largura máxima medida através dos hemiélitros, largura máxima da cabeça, largura interocular e comprimentos da tíbia e do fêmur dos três pares de pernas. Assim, não levaram em consideração nem o estudo da forma e tamanho dos hemiélitros, nem as relações de dependência entre as pernas posteriores e o corpo em indivíduos do sexo masculino e feminino. O estudo da forma dos hemiélitros é importante porque eles apresentam uma célula

cerdosa, localizada próxima ao final do cório e início da área membranosa (Fig. 8, COR e MEM), que serve como uma “área-guia” para a fêmea iniciar a deposição dos ovos (Schnack *et al.*, 1990) (Figs 2 e 8, CC). Talvez, o posicionamento dessa célula esteja vinculado ao tamanho da massa de ovos suportada pelos machos e, por isso, sua posição pode estar sendo mais preservada do que outros componentes do hemiélitro. Como os hemiélitros compõem grande parte do dorso desses insetos, sugere-se, portanto, que eles apresentem dimorfismo sexual e, assim, estejam também sob ação de seleção sexual, porque o tamanho e a forma — principalmente do cório — podem estar delineando a forma e o tamanho da massa de ovos a ser depositada pelas fêmeas (mas veja Kruse, 1990 e Thrasher *et al.*, 2015 para opiniões contrárias a essa no que concerne a área do dorso).

O cuidado paternal requer estruturas especiais para sua manutenção? Neste trabalho, é sugerido que as pernas posteriores — consideradas traços não sexuais— indiquem, de alguma forma, às fêmeas as intenções dos machos de cuidarem dos ovos que elas irão depositar. Espera-se encontrar dimorfismos sexuais de tamanho — enviesados para machos — nas pernas posteriores e no tamanho corporal. Além disso, relações significativas de dependência entre as pernas posteriores e o tamanho corporal são esperadas apenas nos integrantes do sexo masculino de *B. angustum*, isto é, um dimorfismo sexual nas curvas alométricas. Um dimorfismo sexual na forma do hemiélitro e no seu tamanho, enviesado para os machos, também deve ser observado pelos motivos declarados acerca do papel da célula cerdosa nessa espécie. Da mesma forma, espera-se obter uma covariância significativa entre os hemiélitros e o comprimento das pernas posteriores apenas nos machos. Foram explorados simultaneamente os inúmeros efeitos de outras variáveis independentes sobre essas variáveis dependentes, a partir de análises de caminho (“path analysis”), a fim de evitar falsos alarmes. A presença de alometria — uma força integradora — na forma do hemiélitro foi levada em consideração nas análises morfométricas.

2. Objetivos

Este trabalho apresentou o objetivo geral de avaliar o comportamento de características morfológicas envolvidas no cuidado paternal em *B. angustum*. A partir de duas abordagens, uma não levando em conta as correlações entre as variáveis e outra levando em conta essas correlações, os seguintes objetivos específicos são propostos:

1. Verificar a presença de dimorfismo sexual, com ambas as abordagens, no comprimento das pernas posteriores, representado pela região funcional dos fêmures e das tíbias, no tamanho corporal — definido aqui por duas métricas: comprimento total do corpo e largura máxima medida através dos hemiélitros em repouso — e no tamanho do hemiélitros, representado pelo tamanho do centroide;
2. Verificar a presença de dimorfismo sexual, com ambas as abordagens, na forma dos hemiélitros;
3. Avaliar o efeito da presença da célula cerdosa, localizada no cório do hemiélitro, na modularidade dos hemiélitros;
4. Testar a hipótese da existência de relações de dependência entre o tamanho corporal e as pernas posteriores, bem como entre a forma e o tamanho do centroide dos hemiélitros e as pernas posteriores, levando-se em conta a covariância de diversas outras variáveis morfológicas;
5. Testar a hipótese da existência de dimorfismo sexual nas relações de dependência acima citadas, a partir de técnicas multigrupo.

3. Material e métodos

3.1 Material examinado

Foram usados, para este trabalho, 117 espécimes adultos do sexo masculino e 85 do sexo feminino. Alguns indivíduos não foram considerados, porque ou tiveram o hemiélitro direito danificado, ou tiveram alguma perna danificada. Em decorrência disso, para as análises que estimaram as relações de dependência, levando em consideração a forma e o tamanho do centroide dos hemiélitros, apenas 78 machos e 60 fêmeas foram usadas. A maioria dos insetos coligidos foram doados pela Universidade do Vale do Rio dos Sinos, São Leopoldo, Brasil (UNISINOS) e são oriundos de coletas em lagos e poças temporárias e permanentes ocorrentes no Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. O material coligido está depositado no Laboratório de Estudos da Biodiversidade do Pampa, Universidade Federal do Pampa, São Gabriel, Brasil (LEBIP). Alguns outros espécimes, entretanto, são provenientes do Museo de La Plata, La Plata, Argentina (MLPA). Uma pequena parte do material coligido e depositado no LEBIP está conservado em álcool 100% e congelados a -20 °C para análises moleculares posteriores. Os espécimes estudados e devidamente discriminados são apresentados na Tabela 1. Os espécimes foram identificados com base em Lauck (1962, 1964) e Nieser (1975).

3.2 Medidas usadas

As terminologias de Lauck (1964), Nieser (1975) e Ribeiro (2007) foram empregadas nas descrições das medidas inferidas da cabeça, tórax e abdome, e as terminologias de Iglesias *et al.* (2010) foram utilizadas na aferição das medidas dos três pares de pernas. Foram aferidas, assim, o comprimento da margem interna das pernas, ou seja, a parte que tem mais contato direto com a massa de ovos no terceiro par de pernas. Além disso, as seguintes medidas corporais foram inferidas: comprimento total do corpo (CTC), largura máxima do corpo, inferida através dos hemiélitros (LMH), largura do escutelo (LE), espaço interocular (ESPIN), largura do olho (LO), comprimento do anteóculo (ANTE), comprimento do interóculo (INTE), comprimento do fêmur e da tíbia medianas (Fe2, Ti2) e comprimento do fêmur e da tíbia posteriores (Fe3, Ti3). As medidas do corpo foram obtidas a partir de um paquímetro digital de acurácia 0,01 mm, e as medidas da cabeça foram tomadas a partir do uso de uma ocular milimetrada de acurácia 0,1 mm, acoplada ao microscópio estereoscópio. Todas as medidas foram tomadas pelo mesmo observador e estão indicadas nas Figs 2-7. Todas as análises, tanto as que envolvem morfometria geométrica, como as demais foram implementado no software R 3.5.0 (R Development Core Team, 2015).

3.3 Aquisição e tratamento dos marcos anatômicos e o uso da Morfometria Geométrica

Para o estudo da variação críptica na forma dos hemiélitros — o primeiro par de asas (Fig. 8) —, bem como para estimar o tamanho do centroide dessa estrutura, foi realizada a inserção de marcos anatômicos bidimensionais em partes do hemiélitro direito, levando-se em consideração a existência de algum tipo de variação após uma análise preliminar. Devido à inexistência de literatura prévia que pudesse indicar a inserção de marcos anatômicos no hemiélitro, foi adotado o procedimento descrito em Stefanello *et al.* (2018) — isto é, um ensaio piloto baseado em três hemiélitros aparentemente bem distintos e suas réplicas — com o objetivo de avaliar se aqueles marcos estimavam bem toda a variação observada dos hemiélitros dos espécimes estudados. A escolha dos marcos também se baseou na fácil identificação, em critérios de homologia, no posicionamento da célula cerdosa entre o cório e a membrana (veja Schnack *et al.*, 1990) e na capacidade desses marcos em capturar a forma geral dessa estrutura. Assim, um conjunto de 13 marcos foram obtidos das imagens digitalizadas da asa anterior direita (Fig. 9) (Tabela 2), e suas respectivas coordenadas cartesianas foram agrupadas em matrizes. A asa anterior esquerda foi considerada muito similar à direita e, por isso, não foi usada.

Para o estudo da variação da forma dos hemiélitros, desprezando-se o tamanho, a posição e a orientação, os marcos foram sobrepostos uns aos outros a partir de uma Análise Generalizada de Procrustes (“Generalized Procrustes Analysis”, GPA) (Gower, 1975; Rohlf & Slice, 1990; Dryden & Mardia, 1998), a partir dos pacotes “shapes” (Dryden, 2018) e “geomorph” (Adams & Otárola-Castillo, 2018). Para cada configuração de pontos das asas, seus centros de gravidade — os centroides — foram transladados para o mesmo ponto no espaço — a origem —, as configurações foram proporcionalizadas para um mesmo tamanho de centroide e rotacionadas de maneira a minimizar a soma das distâncias quadráticas entre marcos homólogos no espaço curvo, isto é, as distâncias generalizadas de Procrustes (Bookstein, 1991). O algoritmo usado para o procedimento baseou-se na comparação de cada conjunto de marcos individualmente com uma configuração consenso, que representa a média das coordenadas cartesianas de cada marco em todos os espécimes estudados depois da translação e proporcionalização (Bookstein, 1991; Adams *et al.*, 2004). Essas configurações foram posteriormente projetadas para o espaço tangente ao espaço de forma não euclidiano de Kendall (Monteiro & Reis, 1999; Couette *et al.*, 2005), as quais puderam ser usadas em técnicas estatísticas multivariadas convencionais.

Para tanto, fotos dos hemiélitros foram tomadas de uma câmera fotográfica digital Power Shot G10, acoplada a um microscópio estereoscópio Zeiss CL 1500 ECO — conectado a um computador — localizados na Universidade Federal de Santa Maria, Santa Maria, Brasil (UFSM). A definição das imagens foram de 500 x 666 pixels (linhas x colunas), e todas as imagens foram capturadas com o mesmo aumento. A distância entre a objetiva e a peça medida foi mantida a mesma para todas as imagens, sendo capturadas pelo mesmo observador, conforme recomendado por Zeldich *et al.* (2004).

3.4 Estimativas de erro

Estimou-se a porcentagem de erro obtida, levando-se em conta a confiabilidade e a sensibilidade dos dispositivos usados na obtenção de medidas de tamanho do corpo e cabeça — as quais foram quantificadas com o uso do paquímetro e ocular milimetrada acoplada ao microscópio estereoscópio —, bem como na tomada de fotos e a colocação de marcos anatômicos. Para tanto, novas medidas foram extraídas e novas fotos foram tomadas de uma subamostra aleatória de 76 espécimes de diferentes localidades. A porcentagem de erro medida foi definida como a razão entre a variância estimada dos valores dentro de cada grupo e a soma dos componentes de variância estimada dos valores dentro e entre grupos (Claude, 2008). Esses componentes de variâncias foram derivados das médias quadráticas de uma ANOVA de um fator (Sokal & Rohlf, 1981), considerando o fator indivíduo como uma fonte de variação. A variação entre e dentro dos grupos foi estimada pela média da soma quadrática. Assumiu-se, neste estudo, a mesma quantidade de variação ao redor de cada marco — isto é, assumiu-se uma variação isotrópica (veja Klingenberg *et al.*, 2002).

As configurações de marcos dos hemiélitros já sobrepostos foram submetidas previamente a um procedimento descrito em Stefanello (2013) para diagnosticar a existência de efeito Pinóquio (Chapman, 1990) — isto é, a distribuição aleatória do erro de cada marco em toda a configuração, minimizando assim o erro global de todas as configurações — e, portanto, tal procedimento não foi realizado neste estudo.

3.5 Dimorfismo sexual e alometria

Uma análise linear discriminante (em inglês, LDA) foi usada para estimar a existência de dimorfismo sexual na forma e no tamanho do hemiélitro em *B. angustum*, antes de se levar em conta as covariâncias entre as outras variáveis (ver abaixo). Adotando-se procedimentos de aprendizagem supervisionada (Theodoridis, 2015), funções discriminantes foram estimadas e a taxa de congruência entre os grupos previamente rotulados (machos e

fêmeas) e aqueles estimados pelas funções discriminantes foi obtida a partir de matrizes de confusão. Taxas de erro interno (“internal misclassification error”) e taxas de erro externo (“external misclassification error”) — utilizando procedimentos de validação cruzada (“leave-one-out cross validation”) — foram estimadas dessas matrizes de confusão, a fim de se obter taxas mais realistas e menos enviesadas de classificação (Ripley, 1996). Foi calculada a diferença entre os grupos — isto é, machos e fêmeas — com o uso de distância de Mahalanobis, muito adequada para o espaço multivariado (Claude, 2008), e 10.000 reamostragens foram realizadas a fim de se obter a proporção de valores de distância iguais ou maiores que o acaso. Os procedimentos adotados foram usados com o auxílio do pacote “MASS” (Venables & Ripley, 2002) e de rotinas pessoais.

A presença de alometria na forma do hemiélitro — isto é, a variação da forma do hemiélitro dependente do seu tamanho — foi avaliada por meio de uma regressão multivariada entre a forma da estrutura — como variável dependente — e o tamanho dela e o fator sexo — como variáveis independentes —, um dos métodos mais amplamente usados no estudo de alometria em Morfometria Geométrica (Klingenberg *et al.*, 2012; Mitteroecker *et al.*, 2013; Klingenberg, 2016). Conforme discutido em Klingenberg (2016), a interação entre tamanho e o fator sexo foi estimada a partir de uma ANOVA de Procrustes, a fim de verificar o efeito da alometria no dimorfismo sexual, caso existisse. As variáveis de forma foram representadas pelas coordenadas dos espécimes no espaço tangente (ver anteriormente), enquanto o tamanho da estrutura foi representado pelo tamanho de seu centroide (Macagno *et al.*, 2011).

Para testar a hipótese nula de independência entre forma e tamanho — além do fato de que testes de permutação apresentam a vantagem de não levar em consideração, previamente, hipóteses específicas acerca da distribuição particular dos dados (Klingenberg, 2016) —, 10.000 associações aleatórias entre as configurações de forma e os valores de tamanho entre os espécimes foram realizadas. A soma das distâncias quadráticas de Procrustes foi obtida em cada réplica e, assim, comparada com aquela obtida na regressão usando as configurações originais, conforme os procedimentos da ANOVA de Procrustes (Goodall, 1991). A regressão multivariada e os testes de permutação foram realizados no R 3.5.0, com a opção “RRPP” da função `procD.lm`, do pacote “geomorph”, ativada. A soma dos quadrados do componente de variação predito pelo tamanho foi expressa como a porcentagem de variância da forma predita por alometria (Klingenberg, 2016). O nível de significância foi de 5% ($\alpha = 0,05$).

O acesso visual a como os dados se ajustaram à reta de regressão foi dado a partir da construção de gráficos bidimensionais com escores de regressão (“shape scores” *sensu* Drake & Klingenberg, 2008) — a projeção de configurações de marcos, no espaço de forma, em um eixo que se direciona para o vetor de regressão — e o logaritmo dos tamanhos do centroide das configurações, obtendo-se assim a covariância máxima entre as duas variáveis quando o tamanho do centroide é colocado no eixo X (Klingenberg, 2016). As matrizes de covariância usadas para a obtenção do vetor de coeficientes de regressão foram baseadas nas configurações de marcos e tamanhos do centroide centrados pelo sexo (“pooled within-group”). Entretanto, como sugerido em Mitteroecker & Bookstein (2008), optou-se por não usar o componente alométrico comum (“common allometric component” *sensu* Mitteroecker *et al.*, 2004) no acesso visual por gráficos, porque se visou o estudo da alometria e a comparação dela entre os diferentes grupos aqui tratados (machos e fêmeas) (ver Klingenberg, 2016).

3.6 Modularidade na forma do hemiélitro

Traços que sejam integrados apresentam variação morfológica consistindo de movimentos coordenados entre partes de uma e outra estrutura desses traços (Klingenberg, 2008). A forma dos hemiélitros pode ser importante no cuidado paternal porque provavelmente deve estar relacionada à posição relativa da célula cerdosa, estrutura importante para a organização geral da massa de ovos no dorso dos machos pelas fêmeas (Fig. 8, CC) (ver Schnack *et al.*, 1990). A existência de integração na forma do hemiélitro pôde ser determinada, de forma preliminar, por meio de uma Análise de Componente Principal (em inglês, PCA) (Klingenberg, 2013; Stefanello *et al.*, 2018). Com base na matriz de covariância dos 13 marcos, após a sobreposição de Procrustes e projeção das formas no espaço tangente (veja anteriormente), foi verificado se a variação na forma do hemiélitro se concentrou em poucos ou muitos eixos, e se ela decaiu rapidamente, a fim de determinar o nível de integração nessa estrutura (conforme a abordagem de Klingenberg, 2013).

A variação na forma do hemiélitro foi visualizada a partir de técnicas de grades de transformação deformante (“warping transformation grids”), aplicadas aos desenhos da estrutura sem, entretanto, usar as grades de transformação. Para tanto, uma técnica de interpolação (“thin-plate spline”) foi usada tanto nos marcos como nos contornos, garantindo que os pontos correspondentes da forma inicial e da forma alvo ficassem nas posições

correspondentes em relação às aquelas grades ainda não deformadas e às aquelas já deformadas na forma alvo (Klingenberg, 2013).

Independente da correlação entre variáveis, que pudesse trazer à tona falsos alarmes, duas hipóteses de modularidade foram testadas: (1) entre a parte membranosa e não membranosa do hemiélitro e (2) entre a margem externa e a margem interna do hemiélitro, ambas avaliando o efeito da presença da célula cerdosa (veja anteriormente). As duas hipóteses se justificam pelos padrões descritos de oviposição: fêmeas de algumas espécies de *Belostoma* começam a ovipor na porção posterior do hemiélitro — a área membranosa —, enquanto fêmeas de outras espécies de outros gêneros próximos utilizam a célula cerdosa como área-guia (Schnack *et al.*, 1990). Para estimar modularidade, o coeficiente de razão de covariância (“covariance ratio”, CR) foi usado na avaliação da presença desses módulos comparados a outras combinações de módulos alternativos, sempre condicionados a apresentarem o mesmo número de marcos contíguos em cada módulo, conforme sugerido em Claude (2008) e Klingenberg (2009). As hipóteses a serem testadas não necessariamente apresentaram os menores valores de CR, mas, até o momento, são as que se adequam melhor às hipóteses acima levantadas. Foi adotado, neste estudo, o CR porque essa estatística não costuma ser influenciada pelo tamanho amostral, como acontece com o RV — um análogo do fator de determinação para o espaço multivariado (Adams, 2016).

As análises de integração levaram em consideração a informação acerca da conexão entre os módulos, baseando-se em uma única sobreposição generalizada de Procrustes de todos os marcos da configuração total (“‘simultaneous-fit’ approach” *sensu* Klingenberg, 2009). A proporção de CRs simulados iguais ou menores que o estimado em cada hipótese foi usada para o cálculo dos *P*-valores (Adams, 2016), seguindo a lógica de Klingenberg (2009). Valores de CR simulados foram obtidos a partir de configurações alternativas, sempre condicionadas a apresentarem marcos contíguos e o mesmo número de marcos dos módulos a serem testados. Devido à interdependência entre as todas as alternativas de módulos avaliadas, um produto da sobreposição generalizada de Procrustes, uma nova sobreposição das configurações de marcos reamostrados foi realizada a cada reamostragem (Klingenberg *et al.*, 2004; Klingenberg, 2009).

3.7 Avaliando a semelhança entre vetores

Foram estimados ângulos entre vetores de forma, para avaliar a similaridade entre a variação na forma responsável por alometria, eixos da PCA ligados às modificações na forma do hemiélitro direito e os vetores da LDA, de acordo com os fundamentos de Klingenberg *et al.*(2001). Ângulos próximos de zero e significativos indicaram a existência de forte similaridade entre aquelas formas. *P*-valores foram calculados de acordo com as idéias propostas em Li (2011) e com o uso de rotinas pessoais, a partir de 10.000 réplicas, disponíveis no endereço <https://github.com/jozecaricardo/MORPHO>.

3.8 Análise de caminhos

Uma simples análise de regressão linear que mostre dependência não é capaz de explorar simultaneamente os efeitos de outras variáveis independentes sobre as variáveis dependentes do modelo proposto (Gonzalez-Voyer & Hardenberg *in* Garamszegi, 2014). Para sanar esse problema, o uso de análises de caminho é conveniente porque elas permitem traçar e calcular as interações de causalidade entre as variáveis estudadas (Hair *et al.*, 2009). Essas análises levam em conta a correlação entre as variáveis e calculam a covariância entre estruturas (Kline, 2016). Assim, matrizes de correlação das medidas corporais, da forma e do tamanho do centróide do hemiélitro direito foram estimadas e utilizadas em equações estruturais. Essas equações indicaram como as variáveis endógenas (dependentes) e exógenas (independentes) estão associadas entre si e o ajuste dos dados a elas foram estimados consecutivamente (Hair *et al.*, 2009).

Os seguintes modelos foram testados individualmente para machos e fêmeas: (1) incluindo todas as medidas de tamanho corporal + forma do hemiélitro não se levando em conta a alometria; 2) incluindo todas as medidas de tamanho corporal + forma do hemiélitro levando-se em conta a alometria; 3) incluindo todas as medidas de tamanho corporal + tamanho do centroide do hemiélitro. Portanto, seis modelos foram ajustados aos dados. Os valores de χ^2 , com seus graus de liberdade (gl) e sua significância estatística, foram estimados para cada modelo. Foram buscados modelos bem identificados, isto é, modelos com graus de liberdade maiores que zero (Kline, 2016). O ajuste dos modelos foi estimado ainda por medidas de ajuste absoluto: raiz do erro quadrático médio de aproximação (em inglês, RMSEA), raiz padronizada do resíduo médio (em inglês, SRMR) e Critério de informação Akaike (em inglês, AIC); medidas de ajuste incremental: Índice de Tucker Lewis (em inglês, TLI) e por medidas de ajuste parcimoniosos: Índice de ajuste comparativo (em inglês, CFI) e

Índice de ajuste normado (em inglês, NFI) (Hair *et al.* 2009). As variáveis utilizadas foram padronizadas a partir do uso de uma matriz de correlação. Coeficientes de caminho padronizados (β) foram usados na interpretação geral dos resultados, mas os intervalos de confiança (95% IC) foram calculados com base nas inclinações não padronizadas. O nível de significância foi de 5% ($\alpha = 0,05$), e todos os procedimentos foram efetuados com o auxílio do pacote “sem” (Fox *et al.*, 2017).

Todos os parâmetros dos diferentes modelos foram avaliados quanto às diferenças existentes entre os sexos a partir de uma análise multigrupo (Everman, 2010; Kline, 2016). A análise é feita de tal forma que os parâmetros sejam fixados gradativamente com o mesmo valor para ambos os grupos. Nesse procedimento, são avaliados (1) o “desenho” (configuração) das equações, (2) os coeficientes de caminho padronizados, β , (3) os interceptos das variáveis endógenas e as médias das variáveis exógenas e (4) os resíduos (Beaujean *in* Beaujean, 2014). Valores gradativamente mais altos das estatísticas que medem o erro desses modelos acima mencionados são esperados, mas foi monitorado apenas (1) a variação no índice de ajuste comparativo, o CFI, e (2) o χ^2 , o qui-quadrado. A diferença entre os valores de CFI igual ou maior que 0,01, numa etapa de fixação de parâmetro, indicou que aquele modelo cujos parâmetros não foram modificados foi significativamente melhor (Pornprasertmanit, 2014). Para a diferença dos valores de χ^2 (χ^2_{diff}), foi aplicado, neste estudo, um teste de χ^2 entre os ajustes dos modelos com e sem a restrição (Kievit *et al.*, 2014). Neste estudo, os grupos foram considerados diferentes quando diferenças entre os valores de CFI (ΔCFI) foram iguais ou maiores que 0,01, e quando diferenças dos valores de χ^2 (χ^2_{diff}), foram maiores que zero. O nível de significância também foi de 5% ($\alpha = 0,05$). Esses procedimentos foram realizados com o pacote “semTools” (Jorgensen *et al.*, 2018) no R 3.5.0.

4. Resultados

4.1 Os erros associados à tomada de fotos do hemiélitro e à colocação dos marcos foram insignificantes

Os erros atribuídos à tomada de fotos e à colocação de marcos anatômicos, quando se comparou uma tomada de fotos originais com uma nova tomada de fotos (réplicas), foram considerados estatisticamente insignificantes, mas houve variação significativa entre indivíduos (ANOVA de um fator: $F_{\text{erro entre seções}} = 0,7209$; $P = 0,6508$; $F_{\text{variação entre indivíduos}} = 2,67$; $P < 0,01$).

4.2 Os erros associados à aferição das medidas corporais foram insignificantes

Os erros referentes à aferição das medidas (originais e réplicas) dos pares de pernas posteriores não foram estatisticamente significativos (ANOVA de um fator: $F_{\text{erro entre seções}} = 0,0224$; $P = 1$; $F_{\text{variação entre indivíduos}} = 74,35$; $P < 0,01$), embora variação significativa entre os indivíduos tenha sido encontrada. Nas medidas relacionadas ao corpo, o erro mensurado também foi insignificante, e nesta análise não houve variação significativa entre os indivíduos (*one-way* ANOVA: $F_{\text{erro entre seções}} = 0,5826$; $P = 0,4566$; $F_{\text{variação entre indivíduos}} = 0,5826$; $P = 0,4566$).

4.3 Os hemiélitros apresentam moderada integração

A PCA baseada na matriz de covariância da forma do hemiélitro indica a existência de uma integração moderada porque foram necessários oito eixos para se explicar cerca de 85% da variação na forma dele. Os primeiros dois eixos explicam só 26,8 e 22,8% da variação dos dados, respectivamente (Fig. 10). A variação no PC1 se refere principalmente à parte membranosa do hemiélitro. Os menores valores de forma correspondem a um afinamento da porção membranosa do hemiélitro, enquanto os maiores valores correspondem a um encurtamento seguido de um alargamento desta região. No PC2, a variação se refere à região que separa a área membranosa da área não membranosa. Os menores valores de forma do PC2 correspondem ao maior encurvamento dessa região delimitadora, produzindo um ligeiro estreitamento da área basal da membrana, enquanto os maiores valores correspondem a um menor encurvamento dessa área. No PC3 — que explica apenas cerca de 8% da variação dos dados —, os menores valores de forma se referem a um ligeiro alongamento da área membranosa, enquanto os maiores valores de forma correspondem a um sutil encurtamento

dessa área (Fig. 10). A variação na forma explicada por esses três eixos foi usada, ao longo deste trabalho, para o resto das comparações propostas.

4.4 Só foi encontrado dimorfismo sexual na forma do hemiélitro

Não se levando em conta a correlação entre as variáveis, foi encontrado dimorfismo sexual na forma (Tabela 3), mas não no tamanho do centroide do hemiélitro (Tabela 4, Fig. 11). A modificação na forma do hemiélitro direito dependente da variação do seu tamanho, representado pelo tamanho do centroide, foi significativa ($P = 0,007$) mas homogênea entre os sexos, porque não houve interação significativa entre o tamanho do centroide e o fator “sexo” (ANOVA de Procrustes: $F = 0,8708$; $P = 0,512$), o que mostra que a alometria não é um fator que gera dimorfismo sexual nessa estrutura. Entretanto, cerca de 2,7% da variação na forma do hemiélitro é explicada por alometria baseada na matriz de covariância centrada pelo sexo (“pooled within-sex”) (Tabela 3).

A variação explicada por essa alometria no hemiélitro é pouco similar àquela referente à variação total na sua forma explicada pelo PC1 (ângulo entre vetores = $67,5^\circ$, $P < 0,001$), nada similar àquela explicada pelo PC2 (ângulo entre vetores = $83,5^\circ$, $P = 0,0912$) e pouco similar ao PC3 (ângulo entre vetores = $77,4^\circ$, $P = 0,0004$). Os menores escores de alometria se referem ao ligeiro encurtamento e concomitante alargamento da parte membranosa do hemiélitro, enquanto os maiores se referem ao seu alongamento e ligeiro estreitamento (Fig. 12).

No que concerne ainda ao dimorfismo sexual, a LDA demonstrou haver uma razoável diferença entre machos e fêmeas em *B. angustum* (Fig. 13). Valores de distância de Mahalanobis estatisticamente significativos foram obtidos (2,63; $P < 0,0001$), apesar de não serem muito altos. A porcentagem de indivíduos com classificação incorreta foi de 19,5% (15 espécimes do sexo masculino e 12 do sexo feminino), usando-se o procedimento de validação cruzada “leave-one-out”. As taxas de classificação correta entre um sexo determinado *a priori* e as previsões da função linear discriminante foram sempre iguais ou maiores que 80%, ainda que não muito altas. A variação explicada pelo dimorfismo sexual na forma do hemiélitro é pouco similar àquela referente à variação na forma explicada pelo PC1 (ângulo entre vetores = $70,7^\circ$, $P < 0,001$) e é ligeiramente mais similar àquelas explicadas pelo PC2 (ângulo entre vetores = $59,9^\circ$, $P < 0,001$) e pelo PC3 (ângulo entre vetores = $64,5^\circ$, $P < 0,001$). Formas com a parte membranosa do hemiélitro mais arredondada e mais expandida são encontradas nas

fêmeas, enquanto formas com a parte membranosa menos expandida e mais estreita em sua linha média são encontradas nos machos (Fig. 13).

4.5 Nenhuma das hipóteses de modularidade foram corroboradas

Cento e noventa e nove partições contíguas foram estimadas e usadas para testar a existência de módulos distintos em ambas as hipóteses. Tanto na presença como na ausência de alometria, as partições do hemiélitro referente às hipóteses testadas (veja anteriormente) não constituíram módulos distintos em ambos os sexos. Curiosamente, ao se testar a hipótese das margens interna e externa como módulos, na ausência de alometria, a significância foi marginal para as fêmeas (para a primeira hipótese, em presença de alometria, $P = 0,3254$ nos machos e $P = 0,2071$ nas fêmeas; sem o efeito da alometria, $P = 0,3136$ nos machos e $P = 0,1834$ nas fêmeas; para a segunda hipótese, em presença de alometria, $P = 0,0947$ nos machos e $P = 0,0651$ nas fêmeas; sem o efeito da alometria, $P = 0,0828$ nos machos e $P = 0,0533$ nas fêmeas) (Figs 14-15).

4.6 Nem a forma nem o tamanho do centroide do hemiélitro parecem covariar com os fêmures e tíbias posteriores

Os modelos propostos a partir da análise de caminhos — levando em conta ou não a alometria — explicaram bem a estrutura da matriz de covariância das variáveis tratadas. Valores aceitáveis de TLI e NFI (isto é, acima de 0,95), de SRMR (isto é, abaixo de 0,06) e de CFI (isto é, acima de 0,95) foram obtidos em ambos os casos (Tabelas 5-7). Os valores de AIC do modelo que usou “forma do hemiélitro” como variável endógena, em presença de alometria, foi de -2.522,54, enquanto aquele em ausência de alometria foi de -2.416,86, ajustando-se melhor à matriz de correlação estimada dos dados. Entretanto, o modelo que usou “tamanho do centroide do hemiélitro” como variável endógena aparentemente se ajustou melhor do que os outros, com AIC igual a -2.058,45. Ao se comparar os valores de χ^2 , o menor valor obtido foi para o modelo com a forma do hemiélitro como variável endógena, em presença de alometria ($\chi^2 = 40,89$, $gl = 24$).

Quando machos e fêmeas foram ajustados separadamente para cada modelo (Tabelas 5-7), levando-se em consideração a variável endógena “forma do hemiélitro”, apenas os modelos baseados na matriz de correlação dos espécimes do sexo masculino mostraram coeficientes de caminhos significativamente diferentes de zero entre a variável endógena Ti3 e a exógena CTC (Ti3~CTC) e entre a endógena Fe3 e a exógena LMH (Fe3~LMH) (Figs 16-

19), independentemente da presença ou não de alometria (Tabelas 8-9 para machos e Tabelas 10-11 para fêmeas). O mesmo aconteceu quando a variável endógena “tamanho do centroide do hemiélitro” substituiu a forma do hemiélitro (Figs 20-21). A forma do hemiélitro, entretanto, nunca covariou com as pernas posteriores, e apenas o TC foi dependente do comprimento do corpo ($\beta = 0,702$, $P < 0,001$) (Tabelas 12 e 13). As pernas posteriores, em geral, quase não apresentaram relação de dependência com as pernas medianas nos indivíduos do sexo masculino (excetuando-se a relação entre Fe3 e Fe2), mas foram fortemente dependentes das pernas medianas nos do sexo feminino. Relações de dependência entre as margens internas dos fêmures medianos e tíbias posteriores, bem como entre as margens das tíbias medianas e dos fêmures e das tíbias posteriores foram significativamente diferentes de zero nas fêmeas (Tabelas 8-13). Entretanto, o grau de significância da relação de dependência entre Ti3 (como variável endógena) e o TC foi marginal ($P = 0,072$), bem como a interação entre ele e o comprimento do corpo ($P = 0,081$) apenas nos indivíduos do sexo masculino. Só 2,8% da variação na forma do hemiélitro é explicado por todas as variáveis exógenas no modelo que trata dos indivíduos do sexo masculino. Entretanto, cerca de 71% da variação do tamanho do centróide do hemiélitro, nos indivíduos do sexo masculino, foi explicada pelas variáveis exógenas no modelo.

4.7 O dimorfismo sexual na forma do hemiélitro é um falso alarme

As análises multigrupo mostraram diferença estatística significativa entre os sexos apenas quando o tamanho do centroide foi usado como uma variável endógena (Tabela 7). Para os outros modelos propostos com a forma do hemiélitro como variável endógena, entretanto, nunca foram obtidas diferenças significativas entre os grupos (Tabelas 5-6). Nas análises multigrupo com o tamanho do centroide como variável endógena, quando os valores de β foram forçados a serem os mesmos, o valor de ΔCFI foi igual a 0,010 e o valor de χ^2_{diff} foi igual a 29,505 (gl = 12) ($P = 0,0033$), indicando haver diferença entre machos e fêmeas quanto ao grau de dependência entre as variáveis. Quando os interceptos foram forçados a serem os mesmos, o valor de ΔCFI foi igual a 0,032 e o de χ^2_{diff} foi igual a 67,365 (gl = 12) ($P < 0,0001$). Enfim, quando se estimou que variáveis poderiam não ter seus interceptos fixados — a fim de não se ter diferenças no CFI maiores que 0,01 — tanto a LMH como o INTE foram as que mais contribuíram para isso, tendo os maiores valores de intercepto nos indivíduos do sexo masculino. As análises multigrupo indicam a existência de um dimorfismo sexual nos interceptos das regressões desses traços morfológicos, enviesado para os machos,

diferentemente do que a LDA e a ANOVA de Procrustes indicaram. Além disso, essas duas variáveis apresentaram a mesma variância — espalhamento ao redor da média — entre os grupos analisados. Entretanto, os resultados fornecem evidência da existência de dimorfismo sexual nas relações de dependência entre pernas posteriores e tamanho do corpo e entre as pernas medianas e posteriores, independente da existência ou não de alometria.

5. Discussão

É possível que o “princípio da desvantagem” (*Handicap Principle hypothesis*) (Zahavi, 1997), em lugar da hipótese da “maior fecundidade” (*Enhanced Fecundity hypothesis*) (Maynard Smith, 1977; 1982), seja o mecanismo responsável pela existência de cuidado paternal do tipo “back-brooding” e sua manutenção, porque os machos fornecem tanto benefícios diretos como indiretos às fêmeas, já que mostraram ser capazes de sobreviver a acasalamentos anteriores, apesar dos custos associados ao cuidado paternal (Tallamy, 2001). O tamanho da área do dorso do macho é um fator sugerido como limitante no tamanho da massa de ovos produzida pelas fêmeas (Andersson, 1994; Kruse, 1990; Kraus, 1989). A partir de análises de caminho e de uma abordagem multigrupo — usadas pela primeira vez em estudos desse tipo —, foram encontrados dimorfismos sexuais de tamanho, enviesados para machos, nos interceptos referentes à largura máxima medida através dos hemiélitros (Fig. 2, LMH), depois de se considerar a covariância dessas características com outras oriundas de outras partes corporais (Figs 16-21). O dimorfismo sexual encontrado nos interceptos da largura máxima pode ser devido ao fato de que hemiélitros mais largos realmente proporcionem uma maior área livre no dorso para a deposição dos ovos. À luz do princípio da desvantagem, fêmeas devem preferir machos mais largos, porque isso aumentaria o sucesso reprodutivo delas, mesmo que o fenômeno pudesse levar ou a (1) um baixo grau de “parentage” para ambos os sexos, isto é, a uma proporção pequena de filhotes na ninhada que tenham a mesma origem genética da dos seus pais (Alonzo & Klug *in* Royle *et al.*, 2012), ou a (2) uma baixa mobilidade e maior susceptibilidade à predação nos machos (Kaitala & Axen, 2000; Tallamy, 2001; Wong *et al.*, 2013), ou (3) a ambos. Na espécie *Phyllomorpha laciniata* (Villers, 1789) (família Coreidae), embora ambos os sexos possam apresentar ovos em seus dorsos — depositados de forma voluntária ou não por fêmeas (“parasitismo” segundo Kaitala *et al.*, 2000) —, experimentos mostraram que indivíduos que carregam muitos ovos são capturados por formigas com maior frequência do que aqueles que transportam poucos ovos ou nenhum (Kaitala *et al.*, 2000).

Entretanto, Thrasher *et al.* (2015) mostraram que, em *B. lutarium* (Stål, 1855), tanto fêmeas de grande como de pequeno porte colocam o mesmo número de ovos em um dado dorso disponível. Se isso realmente acontecer e não for um artefato (veja posteriormente), é possível que o tamanho da massa de ovos tenha algum efeito na estabilidade e, assim, na locomoção daquele indivíduo que a porte (Smith, 1976; Kaitala & Axen, 2000). Ainda dentro da perspectiva do princípio da desvantagem, problemas que envolvam aspectos biomecânicos

— ao invés de apenas riscos relativos à predação — podem estar envolvidos na regulação do cuidado. A aparente constância no número de ovos depositados pelas fêmeas no dorso dos machos também pode estar presente em *B. angustum*. A relação de dependência hipoalométrica entre o comprimento total do corpo e as margens internas das tíbias posteriores (Tabela 12), que estão em contato quase direto com a massa de ovos nos machos (Fig. 1), parece sugerir isso, porque machos de grande porte não apresentam margens muito compridas e nem machos de pequeno porte apresentam margens muito curtas. Além disso, se a massa de ovos realmente se mantiver constante, independentemente do tamanho do macho, ela não afetaria demasiadamente a estabilidade desses insetos e seria ligeiramente menos visível em machos mais largos — provavelmente diminuindo as chances de predação nesses indivíduos. Não faltam exemplos em Belostomatidae que reportem a oviposição associada a problemas relativos à locomoção (Smith, 1976; 1997; Kight *et al.*, 1995). O que todos têm em comum é que a presença de uma massa de ovos no dorso de um indivíduo do sexo masculino incita o comportamento “back-brooding” que, consecutivamente, influencia fortemente no forrageamento (Crowl & Alexander, 1989) e na locomoção — tornando-os mais lentos — e aumentando, assim, a vulnerabilidade desses indivíduos à predação (Kight *et al.*, 1995). Estudos futuros devem levar em consideração a correlação entre presença da massa de ovos em indivíduos de pequeno e grande porte e taxa de predação.

Módulos são complexos altamente integrados internamente, mas relativamente independentes um do outro (Klingenberg, 2010). Essas regiões integradas devem ser favorecidas por seleção, limitando a sua variação a combinações de características com alta adequação ao ambiente (Schlichting *in* Pigliucci & Preston, 2004). Como discutido anteriormente, os hemiélitros parecem estar fortemente vinculados à oviposição (Schnack *et al.*, 1990) (veja Fig. 1) e, portanto, seria esperado que a forma de algumas partes do hemiélitro pudessem estar, em algum nível, canalizadas para essa função. Contrariando as expectativas, nenhum dimorfismo nos interceptos das regressões que envolveram a forma do hemiélitro foi observado. Os hemiélitros apresentaram suas partes integradas umas com as outras e não mudaram muito de forma com seu tamanho (Figs 10, 12). A similaridade entre a variação explicada pelo PC1 e pela LDA é baixa (70,7°), e as taxas de classificação correta, com base na forma do hemiélitro, não chegam a 90%. Além disso, a variação alométrica na forma do hemiélitro não tem interação significativa com o fator sexo e, portanto, não está relacionada ao dimorfismo sexual na forma (Tabela 3) (Figs 12-13). Entretanto, contribuiu ligeiramente na integração, porque as relações de dependência entre a forma do hemiélitro e o tamanho do corpo deixaram de ser significativas após tirar seu efeito. Tendo em vista o forte efeito de

integração da alometria (Huxley, 1932; Klingenberg & Marugán-Lobón, 2013), a ausência de dimorfismo sexual nessas relações de dependência, a falta de interação entre a alometria e o dimorfismo sexual na forma dos hemiélitros (Tabela 3) e, associando isso à presença só marginal de módulos entre as margens interna e externa do hemiélitro nas fêmeas (Figs 14-15), é sugerido que exista uma conservação geral do hemiélitro em *B. angustum*, principalmente no que se refere à região portadora da célula pilosa — isto é, o cório (veja também Fig. 10). Não se sabe ao certo se a célula cerdosa ou o ápice do hemiélitro (Schnack *et al.*, 1990), ou ainda uma outra região do hemiélitro, seja usada pelas fêmeas como “guia” para a oviposição em *B. angustum*.

A seleção sexual parece atuar na manutenção do cuidado paternal em Belostomatinae, porque espécimes do sexo masculino com alguns ovos são escolhidos com muito maior frequência pelas fêmeas do que indivíduos sem ovos (Ohba *et al.*, 2016 em *Appasus* Amyot & Serville, 1843; Ohba *et al.*, 2018 em *Diplonychus* Laporte, 1833). Da mesma forma, diferenças sexuais em traços morfológicos envolvidos em sinalização ou em combate como cor ou chifres, por exemplo — que são geralmente selecionados por seleção sexual — estão correlacionadas com a evolução do cuidado paternal (Mank *et al.*, 2005). Os resultados deste estudo sugerem que o dimorfismo sexual nas relações de dependência entre as pernas posteriores e o corpo pode estar correlacionado com o cuidado paternal pós-zigótico nessa espécie, tendo em vista as relações hipalométricas observadas entre as margens internas das tíbias posteriores e o comprimento total do corpo ($b=0,27$ [0,08-0,46]) e as relações isométricas entre a margem interna dos fêmures posteriores e a largura máxima medida através dos hemiélitros nos machos ($b=0,62$ [0,16-1,07]) (Figs 16-21 e Tabela 12). Além disso, essas relações podem estar sendo mantidas sob a ação de um balanço entre seleção natural sexual e seleção natural não sexual (“allocation trade-off model”, Bonduriansky & Day, 2003), pois as pernas posteriores nos machos não só podem estar se ajustando à massa de ovos, garantindo o aumento do sucesso reprodutivo da prole, mas também podem estar influenciando na locomoção (Smith, 1976a, 1997; Venkatesan, 1983; Schnack *et al.*, 1990). Já no caso das fêmeas, a falta de ajuste entre as pernas posteriores e o corpo (Figs 18-19), mas fortes relações entre seções das pernas medianas e posteriores (Tabelas 10-11, 13), sugerem uma alocação de recursos para a produção de ovos (Tanaka, 1993; Braby & Jones, 1995).

Hiperallometrias podem ser comuns em estruturas locomotoras como resultado de fatores biomecânicos envolvidos (Tseng & Rowe, 1999). Além disso, um balanço entre o tamanho final de um traço morfológico envolvido de alguma forma na reprodução e o

tamanho do corpo no adulto faz com que seja comum hiperalometria, quando o aumento nesse traço produzir maior sucesso no acasalamento desse indivíduo, beneficiando assim indivíduos de grande porte (Bonduriansky & Day, 2003). Entretanto, se o tamanho muito grande de um traço compensar as desvantagens competitivas de um tamanho corpóreo pequeno, a seleção sexual pode favorecer um grande investimento nesses traços em pequenos indivíduos, e uma hipoalometria deve evoluir nesse sistema (Bonduriansky, 2007). Os argumentos apresentados nesses dois parágrafos não só reforçam a ideia de que hiperalometria não deve ser usada para inferir a presença de seleção sexual num traço morfológico (Bonduriansky, 2007), mas também de que o dimorfismo sexual nas relações alométricas entre essas estruturas, em *B. angustum*, seja sustentado por um balanço entre seleção sexual e os custos envolvidos de viabilidade na locomoção.

Sob a hipótese da inexistência de características genuínas, indicadoras de qualidade, que influenciassem na escolha de acasalamentos por fêmeas em Belostomatinae, Tallamy (2001) sugeriu que, no início da estação reprodutiva — quando nenhum macho porta ovos —, as fêmeas devem colocar apenas alguns ovos no dorso de machos que estejam próximos, “apostando” neles. As fêmeas, assim, não colocariam o número máximo de ovos que poderiam no dorso dos primeiros machos da estação reprodutiva, deixando a maximização no número de ovos para encontros posteriores, porque esses mesmos machos mostraram ser capazes de sobreviver a acasalamentos anteriores e de executar o cuidado paternal. Pode-se dizer, portanto, que a presença de uma pequena quantidade de ovos no dorso desses indivíduos, no início da estação reprodutiva, atua como “honest signal” de qualidade para as fêmeas nos encontros seguintes (Okuda *et al.*, 2003). Este trabalho não fornece subsídios para se sugerir que as pernas posteriores — ou ao menos as margens internas dos fêmures e das tíbias posteriores — sejam algum tipo de indicador de qualidade para as fêmeas no início do período reprodutivo, antes da oviposição. Se fossem consideradas como tal, essas características morfológicas deveriam apresentar uma correlação entre seu tamanho e qualidade (Getty, 1998a, b), e hiperalometrias e/ou um aumento nos interceptos das regressões seriam observados (Wallace, 1987; Emlen & Nijhout, 2000; Bonduriansky, 2007).

Para que a qualidade dos indivíduos do sexo masculino ainda mostrasse correlação com o comprimento das margens internas das seções estudadas das pernas posteriores, seria necessário assumir que as fêmeas, indiretamente, tivessem acesso à qualidade a partir da largura máxima medida através dos hemiélitros, porque as fêmeas não possuem acesso ao comprimento dessas seções diretamente (conforme exemplo de Getty, 1998a para as rêmiges

de aves). Nesse cenário, se a largura influenciasse a viabilidade — talvez afetando o voo —, pelo princípio da desvantagem, uma seleção sexual direcionadora maximizaria o sucesso reprodutivo no aumento da largura máxima do inseto, medida através dos hemiélitros, muito mais que a viabilidade de voo o faria. Como a viabilidade na largura dos hemiélitros não necessita ser direcionadora, um indivíduo do sexo masculino com pernas posteriores mais longas — com alta qualidade genética — mas com hemiélitros mais estreitos, à luz desse princípio, teria muito mais baixa viabilidade do que um outro, com pernas posteriores curtas — com baixa qualidade genética — e também com hemiélitros estreitos. Entretanto, contrariando as expectativas, as seções estudadas das pernas posteriores não apresentaram nem dimorfismo sexual em seus interceptos, nem hiperalometrias (Tabela 13). Portanto, fica clara a necessidade futura de estudos que avaliem a presença de correlações entre sucesso reprodutivo e o aumento na largura dos hemiélitros e no comprimento das pernas posteriores, bem como o papel dos hemiélitros na oviposição. O objetivo maior disso seria o entendimento de que mecanismos de seleção sexual estariam envolvidos no processo de evolução dessas estruturas, de escolha pelas fêmeas e do funcionamento da otimização seletiva em termos da relação energia gasta/sobrevivência da prole.

A variação no comprimento de um traço que se relaciona com a variação em outro traço, ora um aumentando ou ora um diminuindo com o outro, produz variação compartilhada entre essas características (Porto *et al.*, 2013); isto é, a variação em uma característica afeta o desempenho da variação em outra, e assim ambos os traços devem covariar e mudar para manter um alto desempenho (Peiman & Robson, 2017). As relações de dependência encontradas entre as seções de cada perna também sugerem dimorfismo sexual (Tabelas 8-13). Isso provavelmente provém da natureza precisa da seleção atuante nesses traços morfológicos nos indivíduos do sexo masculino e no sexo feminino (de acordo com as ideias de Bertin & Fairbairn, 2007). As relações entre as pernas posteriores e o corpo estão fortemente canalizadas nos machos, e tudo indica que isso também aconteça nas pernas medianas. As pernas medianas são importantes em Belostomatinae, porque auxiliam no desempenho do comportamento “brooding-pumping” nos machos, o qual é utilizado na produção de ondas na superfície da água que atuam na atração de fêmeas (Kraus, 1989). Pernas são fortemente canalizadas por fatores biomecânicos associados à locomoção, podendo apresentar relações hiperalométricas (Tseng & Rowe, 1999). Neste estudo, aparentemente o comprimento total do corpo influencia fortemente no comprimento das margens internas das pernas medianas, de tal forma que as restrições biomecânicas ligadas à locomoção entre os dois pares de pernas mencionados sejam mais fracas do que a atuação de

seleção sexual nas pernas medianas dos machos. Novamente, à luz da ideia do balanço entre seleção natural sexual e seleção natural não sexual, esses resultados claramente demonstram a complexidade do relacionamento entre regimes de seleção sexual e variação em traços morfológicos não sexuais como as pernas (Bertin & Fairbairn, 2007; Bonduriansky, 2007).

A existência de dimorfismo sexual no tamanho pode ser sustentada por uma adaptação diferenciada de ambos os sexos à ocupação de diferentes nichos tróficos (“Viability Selection”) (Fairbairn, 1987; Hedrick & Temeles, 1989; Blanckenhorn, 2005). Foi encontrado dimorfismo sexual de tamanho, enviesado para machos, nos interceptos referentes ao espaço interocular (Fig. 3, ESPIN), depois de se considerar a covariância dessas características com outras oriundas de outras partes corporais. O aumento dessa região nos machos pode estar relacionado ao aumento do volume das glândulas salivares ou do cibário em Heteroptera (Kingsolver & Daniel, 1995) e, conseqüentemente, ao aumento ou melhora efetivos da predação ao longo da vida (Ribeiro *et al.*, comunicação pessoal). Se isso for verdade, uma seleção pode atuar tanto no estágio de ninfa como no estágio de imago, favorecendo ou desfavorecendo indivíduos de pequeno porte e, por sua vez, um dimorfismo sexual no tamanho, enviesado para machos, nessa e em outras partes corporais associadas (Blanckenhorn, 2005).

O risco cumulativo de morte aumenta muito com a possibilidade de se tornar grande, devido à predação, ao parasitismo e à fome intensa (Roff, 1980; Stearns, 1992). Entretanto, indivíduos de grande porte são mais fortes, podem escapar mais facilmente de predadores (Blanckenhorn, 2005) e gastam efetivamente menos energia por unidade de massa (Hemmingsen, 1960). Assim, dimorfismos sexuais presentes nos interceptos das regressões da largura máxima medida através dos hemiélitros, bem como da largura interocular, parecem estar realmente conectados ao cuidado paternal e a todos os mecanismos comportamentais envolvidos. Machos de algumas espécies de Belostomatidae selecionam micro-habitats mais protegidos quando estão cuidando de massas de ovos, tais como bancos muito densos de hidrófitas, próximos à margem de criadouros aquáticos (Smith, 1976b). Além disso, experimentos controlados indicaram que machos portando ovos se alimentam pouco, mesmo se a obtenção de presas for facilitada (Kight *et al.*, 1995; Smith, 1976b). Este trabalho dá, assim, subsídios para sugerir que o dimorfismo sexual encontrado nos interceptos acima citados também se relacione bem com a inversão do papel sexual encontrado em Belostomatidae, no que concerne ao forrageamento. Esse dimorfismo pode ter origem no processo de armazenamento diferenciado de recursos pelos machos para utilização na estação

reprodutiva, fazendo com que esses indivíduos possuam necessariamente mais reservas energéticas e uma maior resistência à fome (Peters, 1983; Schmidt-Nielsen, 1984).

Um padrão de dimorfismo sexual ligado ao cuidado parental dentro de Belostomatidae é sugerido por Iglesias *et al.* (2010, 2012). Esses resultados contrastam os resultados que foram obtidos sobre dimorfismo sexual em *B. angustum*, pois, neste estudo, todos os dimorfismos sexuais encontrados nos interceptos das regressões tendem para os indivíduos do sexo masculino em *B. angustum*. Entretanto, apesar dos desenhos experimentais e os métodos adotados diferirem entre os trabalhos, os resultados podem não ser contraditórios. Em insetos cuja nutrição nupcial (“nuptial feeding” *sensu* Vahed, 1998) não ocorra, isto é, em insetos cujas fêmeas não ingerem produtos glandulares, nem alimento regurgitado, nem parte de ejaculados dos machos antes, durante ou depois da cópula, existe claramente um valor bem definido de produção ótima de filhotes por quantidade de acasalamentos (Arnqvist & Nilsson, 2000). Muitos experimentos podem lidar com espécies que estejam ou não próximas desse ótimo, e isso parece ser o caso quando se compara este estudo com os demais citados. Se desprezarmos isso, não parecerá haver, de fato, alguma indicação de tendência no dimorfismo sexual em *Belostoma*. Ora ele é enviesado para os machos nas pernas medianas e posteriores e não parece ocorrer no tamanho do corpo (Iglesias *et al.*, 2012), ora — além das pernas — ele também ocorre na largura máxima do corpo e na largura interocular, sendo enviesado para fêmeas (Iglesias *et al.*, 2010), ora tamanhos corporais maiores em fêmeas estão sob seleção porque machos preferem acasalar com fêmeas mais pesadas e maiores, levando a um dimorfismo sexual de tamanho enviesado para fêmeas — mesmo sem qualquer indicação de que essas fêmeas apresentam maior fecundidade (Thrasher *et al.*, 2015).

6. Conclusões

A) Após levar em conta a correlação entre as variáveis morfológicas estudadas, foram encontrados dimorfismos sexuais de tamanho, enviesados para machos, ao invés de enviesados para fêmeas, nos interceptos referentes à largura máxima medida através dos hemiélitros e ao espaço interocular. Entretanto, os interceptos dos comprimentos das margens internas dos fêmures e das tíbias médias e posteriores não apresentaram diferenças estatísticas significativas entre os sexos. O dimorfismo sexual encontrado nos interceptos da largura máxima medida através dos hemiélitros pode ser devido ao fato de que hemiélitros mais largos realmente proporcionem uma maior área livre no dorso para a deposição dos ovos, à luz do princípio da desvantagem. Além disso, o aumento do espaço interocular nos machos pode estar também relacionado ao aumento da largura dos hemiélitros, já que isso sugere o aumento efetivo da predação ao longo da vida com o aumento do tamanho do corpo.

B) O hemiélitro não apresentou dimorfismo sexual tanto na forma como no tamanho do centroide, após levar em conta a correlação entre as variáveis morfológicas estudadas. Neste estudo, os hemiélitros mantiveram suas partes integradas umas com as outras e apresentaram pouca alometria. Em associação a esses resultados, a ausência de modularidade em ambos os sexos parece reforçar a existência de uma forma e um tamanho geral estáveis nos hemiélitros, apesar de uma ligeira maior variação geral na membrana que no cório. Tal evidência sugere que uma seleção esteja atuando fortemente na viabilidade biomecânica dessa estrutura para o voo.

C) Relações de dependência hipoalométricas entre as margens internas das tíbias posteriores e o comprimento total do corpo, bem como relações isométricas entre as margens internas dos fêmures posteriores e a largura máxima do hemiélitro — depois de se levar em conta as correlações entre as pernas medianas e posteriores —, foram detectadas apenas nos integrantes de *B. angustum* do sexo masculino. As pernas posteriores, em geral, quase não apresentaram relação de dependência com as pernas medianas nos indivíduos do sexo masculino, mas foram fortemente dependentes das pernas medianas nos do sexo feminino. Esses resultados sugerem uma correlação entre o dimorfismo sexual nas relações de dependência entre as pernas posteriores e o corpo e o cuidado paternal pós-zigótico nessa espécie. Essas relações podem estar sendo mantidas sob a ação de um balanço entre seleção sexual e seleção natural.

7. Tabelas e figuras

7.1 Lista de tabelas

Tabela 1. Espécimes de <i>Belostoma angustum</i> Lauck usados nas análises de Morfometria Geométrica e na aferição de medidas. Lista das localidades e a relação delas com os sexos de cada indivíduo..	29
Tabela 2. Marcos e descrição anatômica usados na obtenção da variação morfológica do hemiélitro direito dos espécimes de <i>Belostoma angustum</i> Lauck..	30
Tabela 3. Resultado da Análise de Variância (ANOVA de Procrustes) ao se verificar a existência de alometria na forma do hemiélitro direito dos espécimes de <i>Belostoma angustum</i> Lauck, usando-se a forma como variável dependente e o tamanho do centroide e o sexo como fatores. Foi levado em consideração também a interação, a fim de verificar o efeito da alometria no dimorfismo sexual.	30
Tabela 4. Resultado da Análise de Variância (ANOVA de Procrustes) ao se verificar o efeito do sexo no tamanho do centróide do hemiélitro (variável dependente) dos espécimes de <i>Belostoma angustum</i> Lauck.....	30
Tabela 5. Ajustes dos modelos baseados em análises de caminho (“path analysis”), utilizando os escores de forma do hemiélitro direito com alometria como uma das variáveis endógenas, e procedimento multigrupo para detecção de diferença entre sexos..	31
Tabela 6. Ajustes dos modelos baseados em análises de caminho (“path analysis”), utilizando os escores de forma do hemiélitro direito sem alometria como uma das variáveis endógenas, e procedimento multigrupo para detecção de diferença entre sexos.	32
Tabela 7. Ajustes dos modelos baseados em análises de caminho (“path analysis”), utilizando o tamanho do centroide do hemiélitro direito como uma das variáveis endógenas, e procedimento multigrupo para detecção de diferença entre sexos..	33
Tabela 8. Variáveis e relações usadas nas equações estruturais dos modelos propostos que apresentaram valores significativamente diferentes de zero nas análises de caminho. O modelo proposto utilizou a forma do hemiélitro direito com alometria como uma das variáveis endógenas e se baseou nos indivíduos do sexo masculino.....	34
Tabela 9. Variáveis e relações usadas nas equações estruturais dos modelos propostos que apresentaram valores significativamente diferentes de zero nas análises de caminho. O modelo proposto utilizou a forma do hemiélitro direito sem alometria como uma das variáveis endógenas e se baseou nos indivíduos do sexo masculino.....	34

Tabela 10. Variáveis e relações usadas nas equações estruturais dos modelos propostos que apresentaram valores significativamente diferentes de zero nas análises de caminho. O modelo proposto utilizou a forma do hemiélitro direito com alometria como uma das variáveis endógenas e se baseou nos indivíduos do sexo feminino.....	35
Tabela 11. Variáveis e relações usadas nas equações estruturais dos modelos propostos que apresentaram valores significativamente diferentes de zero nas análises de caminho. O modelo proposto utilizou a forma do hemiélitro direito sem alometria como uma das variáveis endógenas e se baseou nos indivíduos do sexo feminino.....	35
Tabela 12. Variáveis e relações usadas nas equações estruturais dos modelos propostos que apresentaram valores significativamente diferentes de zero nas análises de caminho. O modelo proposto utilizou o tamanho do centroide do hemiélitro direito como uma das variáveis endógenas e se baseou nos indivíduos do sexo masculino.	36
Tabela 13. Variáveis e relações usadas nas equações estruturais dos modelos propostos que apresentaram valores significativamente diferentes de zero nas análises de caminho. O modelo proposto utilizou o tamanho do centroide do hemiélitro direito como uma das variáveis endógenas e se baseou nos indivíduos do sexo feminino.	36

Tabela 1. Espécimes de *Belostoma angustum* Lauck usados nas análises de Morfometria Geométrica e na aferição de medidas. Lista das localidades e a relação delas com os sexos de cada indivíduo. “-”, dado ausente.

Localidade/depósito	Machos	Fêmeas
Barra do Quaraí, Rio Grande do Sul, Brazil/LEBIP	2	5
Caçapava do Sul, Rio Grande do Sul, Brazil/LEBIP	2	-
Carazinho, Rio Grande do Sul, Brazil/LEBIP	13	7
ESEC Taim, Rio Grande do Sul, Brazil/LEBIP	5	8
Guaíba, Rio Grande do Sul, Brazil/LEBIP	1	-
Ibarama, Rio Grande do Sul, Brazil/LEBIP	2	-
Itaqui, Rio Grande do Sul, Brazil/LEBIP	1	-
Lagoa Vermelha, Rio Grande do Sul, Brazil/LEBIP	1	-
Pinhal Grande, Rio Grande do Sul, Brazil/LEBIP	7	5
Porto Xavier, Rio Grande do Sul, Brazil/LEBIP	1	1
Santana da Boa Vista, Rio Grande do Sul, Brazil/LEBIP	1	-
Santana do Livramento, Rio Grande do Sul, Brazil/LEBIP	12	9
Santiago, Rio Grande do Sul, Brazil/LEBIP	2	2
São Gabriel, Rio Grande do Sul, Brazil/LEBIP	18	10
Chubut, Argentina/MLPA	1	-
Pedro Osório, Rio Grande do Sul, Brazil/LEBIP	-	1
Tenente Portela, Rio Grande do Sul, Brazil/LEBIP	-	1
Arabutã, Rio Grande do Sul, Brazil/LEBIP	2	-
Santa Tecla, Rio Grande do Sul, Brazil/LEBIP	-	1
Palmas, Rio Grande do Sul, Brazil/LEBIP	1	-
Alto Alegre, Rio Grande do Sul, Brazil/LEBIP	1	-
Jaguarão, Rio Grande do Sul, Brazil/LEBIP	-	1
São Lourenço, Rio Grande do Sul, Brazil/LEBIP	-	1
Tapera, Rio Grande do Sul, Brazil/LEBIP	-	2
Rosário do Sul, Rio Grande do Sul, Brazil/LEBIP	-	2
Armada, Rio Grande do Sul, Brazil/LEBIP	1	-
La Plata, Buenos Aires, Argentina/MLPA	2	-
Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina/MLPA	1	-
Santiago Del Estero, Argentina/MLPA	1	-
La Granja, Córdoba, Argentina/MLPA	-	1
Resistencia, Chaco, Argentina/MLPA	-	1
Gancedo, Chaco, Argentina/MLPA	-	1
La Pampa/MLPA	-	1

As siglas referem-se aos seguintes acrônimos: LEBIP (Laboratório de Estudos da Biodiversidade do Pampa, UNIPAMPA, São Gabriel, Brasil) e MLPA (Museo de La Plata, La Plata, Argentina).

Tabela 2. Marcos e descrição anatômica usados na obtenção da variação morfológica do hemiélitro direito dos espécimes de *Belostoma angustum* Lauck. Ver também a Fig. 9. Em Morfometria Geométrica, homologias podem ser traduzidas em marcos anatômicos do tipo I, que se referem a pontos no espaço onde três estruturas se encontram, ou seja, uma justaposição de estruturas; marcos do tipo II, que se referem a pontos em áreas de máxima curvatura; e marcos do tipo III, que se referem a marcos em extremidades oblongas, sendo esses últimos menos confiáveis.

Número do marco anatômico	Posição na asa	Tipo
1	Junção das veias R + M	II
2	Sutura nodal	I
3	Extremidade superior da asa	III
4	Sutura do cúneo	I
5	Porção distal superior do cório	I
6	Vértice da membrana mais esclerosada	III
7	Vértice da membrana menos esclerosada	III
8	Porção distal inferior do cório	I
9	Veia R	I
10	Veia Cu	I
11	Ápice da sutura claval	II
12	Extremidade inferior da região claval	III
13	Extremidade anterior da região claval	III

Tabela 3. Resultado da Análise de Variância (ANOVA de Procrustes) ao se verificar a existência de alometria na forma do hemiélitro direito dos espécimes de *Belostoma angustum* Lauck, usando-se a forma como variável dependente e o tamanho do centroide e o sexo como fatores. Foi levado em consideração também a interação, a fim de verificar o efeito da alometria no dimorfismo sexual. Cerca de 2,7% da variação na forma do hemiélitro é explicada por alometria.

	Gl	SS	MS	R ²	F-valor	Pr (>F)
Tamanho do Centroide	1	0,003054	0,0030538	0,027327	4,0638	0,007*
Sexo	1	0,007347	0,0073467	0,065742	9,7765	0,001*
Interação	1	0,000654	0,0006544	0,005855	0,8708	0,512
Resíduos	134	0,100697	0,0007515			
Total	137	0,111752				

*O nível de significância foi de 5% ($\alpha = 0,05$).

Tabela 4. Resultado da Análise de Variância (ANOVA de Procrustes) ao se verificar o efeito do sexo no tamanho do centróide do hemiélitro (variável dependente) dos espécimes de *Belostoma angustum* Lauck.

	d.f.	SS	MS	R ²	F-valor	Pr (>F)
Sexo	1	0,03607	0,036065	0,027308	3,8181	0,071
Resíduos	136	1,28464	0,009446			
Total	137	1,32070				

Tabela 5. Ajustes dos modelos baseados em análises de caminho (“path analysis”), utilizando os escores de forma do hemielítro direito com alometria como uma das variáveis endógenas, e procedimento multigrupo para detecção de diferença entre sexos. Os grupos foram considerados diferentes quando diferenças entre os valores de CFI (Δ CFI) foram iguais ou maiores que 0,01, numa etapa de fixação de parâmetro, e quando diferenças dos valores de χ^2 (χ^2 diff), foram maiores que zero.

Modelo	χ^2 (gl)	$\Delta\chi^2$ (gl) / P-valor	RMSEA (90%IC)	SRMR	CFI	ΔCFI
Todos os grupos	40,887 (24)	-	*0,071 (0,030-0,108)	0,040	0,989	-
Machos	24,279 (24)	-	0,012 (0-0,093)	0,034	1,000	-
Fêmeas	32,325 (24)	-	0,076 (0-0,138)	0,032	0,989	-
Configuração invariante?	56,604 (48)	-	0,051 (0-0,098)	0,033	0,995	-
Coefficientes de caminho invariantes?	64,188 (53)	7,584 (5) / P=0,1807	0,055 (0-0,099)	0,041	0,993	0,002
Interceptos e médias invariantes?	126,004 (65)	61,816 (12) / P<0,001**	0 (0-0,07)	0,041	1,000	0,007
Variâncias invariantes?	129,549 (72)	3,545 (7) / P=0,8304	0 (0-0,065)	0,056	1,000	0

CFI: índice de ajuste comparativo, IC: intervalo de confiança, RMSEA: Raiz do erro quadrático médio de aproximação, SRMR: resíduo médio padrão da raiz, χ^2 : coeficiente qui-quadrado. Valores aceitáveis de SRMR (isto é, abaixo de 0,06) e de CFI (isto é, acima de 0,95) foram obtidos em ambos os casos.

*Valores de RMSEA diferentes de zero não são muito aceitáveis.

**O nível de significância foi de 5% ($\alpha = 0,05$).

Tabela 6. Ajustes dos modelos baseados em análises de caminho (“path analysis”), utilizando os escores de forma do hemiélitro direito sem alometria como uma das variáveis endógenas, e procedimento multigrupo para detecção de diferença entre sexos. Os grupos foram considerados diferentes quando diferenças entre os valores de CFI (Δ CFI) foram iguais ou maiores que 0,01, numa etapa de fixação de parâmetro, e quando diferenças dos valores de χ^2 (χ^2 diff), foram maiores que zero.

Modelo	χ^2 (gl)	$\Delta\chi^2$ (gl) / P-valor	RMSEA (90%IC)	SRMR	CFI	ΔCFI
Todos os grupos	49,597 (24)	-	*0,088 (0,053-0,123)	0,055	0,983	-
Machos	29,942 (24)	-	0,056 (0,000-0,113)	0,038	0,993	-
Fêmeas	36,726 (24)	-	*0,094(0,012-0,152)	0,045	0,983	-
*Configuração invariante?	66,669 (48)	-	*0,075 (0,018-0,116)	0,041	0,988	-
*Coeficientes de caminho invariantes?	74,936 (53)	8,267 (5) / P=0,1421	*0,077 (0,028-0,116)	0,049	0,986	0,002
*Interceptos e médias invariantes?	135,159 (65)	60,223 (12) / P<0,001**	0,047(0,000-0,089)	0,049	0,994	0,008
*Variâncias invariantes?	138,704 (72)	3,545 (7) / P=0,8304	0,041(0,000-0,084)	0,062	0,995	0,001

CFI: índice de ajuste comparativo, IC: intervalo de confiança, RMSEA: Raiz do erro quadrático médio de aproximação, SRMR: resíduo médio padrão da raiz, χ^2 : coeficiente qui-quadrado. Valores aceitáveis de SRMR (isto é, abaixo de 0,06) e de CFI (isto é, acima de 0,95) foram obtidos em ambos os casos.

*Valores de RMSEA diferentes de zero não são muito aceitáveis.

**O nível de significância foi de 5% ($\alpha = 0,05$).

Tabela 7. Ajustes dos modelos baseados em análises de caminho (“path analysis”), utilizando o tamanho do centroide do hemielitro direito como uma das variáveis endógenas, e procedimento multigrupo para detecção de diferença entre sexos. Os grupos foram considerados diferentes quando diferenças entre os valores de CFI (Δ CFI) foram iguais ou maiores que 0,01, numa etapa de fixação de parâmetro, e quando diferenças dos valores de χ^2 (χ^2 diff), foram maiores que zero.

Modelo	χ^2 (gl)	$\Delta\chi^2$ (gl) / P-valor	RMSEA (90%IC)	SRMR	CFI	ΔCFI
Todos os grupos	43,312 (24)	-	*0,076 (0,038-0,112)	0,040	0,988	-
Machos	30,954 (24)	-	0,061 (0-0,117)	0,030	0,992	-
Fêmeas	38,756 (24)	-	*0,101 (0,033-0,158)	0,032	0,982	-
*Configuração invariante?	69,711 (48)	-	*0,081 (0,032-0,120)	0,031	0,988	-
*Coeficientes de caminho invariantes?	99,216 (60)	29,505 (12) / P=0,0033**	*0,097 (0,062-0,131)	0,059	0,978	0,010
*Interceptos e médias invariantes?	166,581 (72)	67,365 (12) / P<0,001**	*0,138 (0,111-0,166)	0,093	0,946	0,032
*Variâncias invariantes?	170,126 (79)	3,545 (7) / P=0,8304	*0,106 (0,075-0,136)	0,101	0,969	0,009

CFI: índice de ajuste comparativo, IC: intervalo de confiança, RMSEA: Raiz do erro quadrático médio de aproximação, SRMR: resíduo médio padrão da raiz, χ^2 : coeficiente qui-quadrado. Valores aceitáveis de SRMR (isto é, abaixo de 0,06) e de CFI (isto é, acima de 0,95) foram obtidos em ambos os casos.

*Valores de RMSEA diferentes de zero não são muito aceitáveis.

**O nível de significância foi de 5% ($\alpha = 0,05$).

Tabela 8. Variáveis e relações usadas nas equações estruturais dos modelos propostos que apresentaram valores significativamente diferentes de zero nas análises de caminho. As variáveis do lado esquerdo do “~” são as variáveis endógenas (dependentes) enquanto as do lado direito são as exógenas (independentes). O símbolo “~~” refere-se à correlação entre variáveis. O modelo proposto utilizou a forma do hemiélitro direito com alometria como uma das variáveis endógenas e se baseou nos indivíduos do sexo masculino.

Relação de variáveis	Inclinação (b) (95%IC)	P-valor	Coefficiente de caminho padronizado e correlação[#]
Ti3~CTC	0,346 (0,185-0,508)	0	0,668
Fe3~LMH	0,629 (0,176-1,082)	0,006	0,677
Ti2~CTC	0,191 (0,084-0,298)	0	0,531
Fe2~CTC	0,246 (0,136-0,355)	0	0,610
Fe3~Fe2	0,264 (0,054-0,474)	0,014	0,259
HEMI_ALO~CTC	0,004 (0,001-0,008)	0,022	0,407
Ti3~~Fe3	0,041 (0,016-0,065)	0,001	0,394 [#]
Ti2~~Fe2	0,025 (0,004-0,046)	0,019	0,276 [#]

Siglas usadas: CTC, comprimento total do corpo; LMH, largura máxima medida através do hemiélitro; Fe2, comprimento da margem interna do fêmur mediano; Ti2, comprimento da margem interna da tíbia mediana; Fe3, comprimento da margem interna do fêmur posterior; Ti3, comprimento da margem interna da tíbia posterior; HEMI_ALO, escores de forma do hemiélitro direito com alometria; IC, intervalo de confiança; [#]coeficiente de correlação. O nível de significância foi de 5% ($\alpha = 0,05$).

Tabela 9. Variáveis e relações usadas nas equações estruturais dos modelos propostos que apresentaram valores significativamente diferentes de zero nas análises de caminho. As variáveis do lado esquerdo do “~” são as variáveis endógenas (dependentes) enquanto as do lado direito são as exógenas (independentes). O símbolo “~~” refere-se à correlação entre variáveis. O modelo proposto utilizou a forma do hemiélitro direito sem alometria como uma das variáveis endógenas e se baseou nos indivíduos do sexo masculino.

Relação de variáveis	Inclinação (b) (95%IC)	P-valor	Coefficiente de caminho padronizado e correlação[#]
Ti3~CTC	0,383 (0,222-0,543)	0	0,737
Fe3~LMH	0,618 (0,161-1,075)	0,008	0,667
Ti2~CTC	0,191 (0,084-0,298)	0	0,531
Fe2~CTC	0,246 (0,136-0,355)	0	0,610
Fe3~Fe2	0,250 (0,039-0,460)	0,020	0,245
Ti3~~Fe3	0,039 (0,014-0,064)	0,002	0,372 [#]
Ti2~~Fe2	0,025 (0,004-0,046)	0,019	0,276 [#]

Siglas usadas: CTC, comprimento total do corpo; LMH, largura máxima medida através do hemiélitro; Fe2, comprimento da margem interna do fêmur mediano; Ti2, comprimento da margem interna da tíbia mediana; Fe3, comprimento da margem interna do fêmur posterior; Ti3, comprimento da margem interna da tíbia posterior; IC, intervalo de confiança; [#]coeficiente de correlação. O nível de significância foi de 5% ($\alpha = 0,05$).

Tabela 10. Variáveis e relações usadas nas equações estruturais dos modelos propostos que apresentaram valores significativamente diferentes de zero nas análises de caminho. As variáveis do lado esquerdo do “~” são as variáveis endógenas (dependentes) enquanto as do lado direito são as exógenas (independentes). O símbolo “~~” refere-se à correlação entre variáveis. O modelo proposto utilizou a forma do hemiélitro direito com alometria como uma das variáveis endógenas e se baseou nos indivíduos do sexo feminino.

Relação de variáveis	Inclinação (b) (95%IC)	P-valor	Coefficiente de caminho padronizado e correlação[#]
Ti2~CTC	0,161 (0,032-0,290)	0,014	0,583
Fe2~CTC	0,224 (0,061-0,386)	0,007	0,665
Ti3~Ti2	0,664 (0,303-1,024)	0	0,399
Fe3~Fe2	0,326 (0,041-0,612)	0,025	0,270
Ti3~Fe2	0,443 (0,158-0,728)	0,002	0,325
Fe3~Ti2	0,665 (0,304-1,027)	0	0,452
Ti3~~Fe3	0,059 (0,032-0,085)	0	0,675 [#]
Ti2~~Fe2	0,043 (0,020-0,065)	0	0,549 [#]

Siglas usadas: CTC, comprimento total do corpo; Fe2, comprimento da margem interna do fêmur mediano; Ti2, comprimento da margem interna da tíbia mediana; Fe3, comprimento da margem interna do fêmur posterior; Ti3, comprimento da margem interna da tíbia posterior; IC, intervalo de confiança; [#]coeficiente de correlação. O nível de significância foi de 5% ($\alpha = 0,05$).

Tabela 11. Variáveis e relações usadas nas equações estruturais dos modelos propostos que apresentaram valores significativamente diferentes de zero nas análises de caminho. As variáveis do lado esquerdo do “~” são as variáveis endógenas (dependentes) enquanto as do lado direito são as exógenas (independentes). O símbolo “~~” refere-se à correlação entre variáveis. O modelo proposto utilizou a forma do hemiélitro direito sem alometria como uma das variáveis endógenas e se baseou nos indivíduos do sexo feminino.

Relação de variáveis	Inclinação (b) (95%IC)	P-valor	Coefficiente de caminho padronizado e correlação[#]
Ti2~CTC	0,161 (0,032-0,290)	0,014	0,583
Fe2~CTC	0,224 (0,061-0,386)	0,007	0,665
Ti3~Ti2	0,664 (0,303-1,024)	0	0,399
Fe3~Fe2	0,319 (0,034-0,605)	0,028	0,262
Ti3~Fe2	0,446 (0,160-0,733)	0,002	0,327
Fe3~Ti2	0,696 (0,335-1,057)	0	0,469
Ti3~~Fe3	0,058 (0,031-0,084)	0	0,664 [#]
Ti2~~Fe2	0,043 (0,020-0,065)	0	0,549 [#]

Siglas usadas: CTC, comprimento total do corpo; Fe2, comprimento da margem interna do fêmur mediano; Ti2, comprimento da margem interna da tíbia mediana; Fe3, comprimento da margem interna do fêmur posterior; Ti3, comprimento da margem interna da tíbia posterior; IC, intervalo de confiança; [#]coeficiente de correlação. O nível de significância foi de 5% ($\alpha = 0,05$).

Tabela 12. Variáveis e relações usadas nas equações estruturais dos modelos propostos que apresentaram valores significativamente diferentes de zero nas análises de caminho. As variáveis do lado esquerdo do “~” são as variáveis endógenas (dependentes) enquanto as do lado direito são as exógenas (independentes). O símbolo “~~” refere-se à correlação entre variáveis. O modelo proposto utilizou o tamanho do centroide do hemiélitro direito como uma das variáveis endógenas e se baseou nos indivíduos do sexo masculino.

Relação de variáveis	Inclinação (b) (95%IC)	P-valor	Coefficiente de caminho padronizado e correlação[#]
Ti3~CTC	0,270 (0,077-0,463)	0,006	0,522
Fe3~LMH	0,618 (0,164-1,073)	0,008	0,666
Ti2~CTC	0,191 (0,084-0,298)	0	0,531
Fe2~CTC	0,246 (0,136-0,355)	0	0,610
Fe3~Fe2	0,258 (0,047-0,468)	0,016	0,253
TC~CTC	0,067 (0,049-0,086)	0	0,702
Ti3~~Fe3	0,039 (0,014-0,063)	0,002	0,373 [#]
Ti2~~Fe2	0,025 (0,004-0,046)	0,019	0,276 [#]

Siglas usadas: CTC, comprimento total do corpo; LMH, largura máxima medida através do hemiélitro; Fe2, comprimento da margem interna do fêmur mediano; Ti2, comprimento da margem interna da tíbia mediana; Fe3, comprimento da margem interna do fêmur posterior; Ti3, comprimento da margem interna da tíbia posterior; TC, tamanho do centroide do hemiélitro direito; IC, intervalo de confiança; [#] coeficiente de correlação. O nível de significância foi de 5% ($\alpha = 0,05$).

Tabela 13. Variáveis e relações usadas nas equações estruturais dos modelos propostos que apresentaram valores significativamente diferentes de zero nas análises de caminho. As variáveis do lado esquerdo do “~” são as variáveis endógenas (dependentes) enquanto as do lado direito são as exógenas (independentes). O símbolo “~~” refere-se à correlação entre variáveis. O modelo proposto utilizou o tamanho do centroide do hemiélitro direito como uma das variáveis endógenas e se baseou nos indivíduos do sexo feminino.

Relação de variáveis	Inclinação (b) (95%IC)	P-valor	Coefficiente de caminho padronizado e correlação[#]
Ti2~CTC	0,161 (0,032-0,290)	0,014	0,583
Fe2~CTC	0,224 (0,061-0,386)	0,007	0,665
Ti3~Ti2	0,638 (0,275-1,001)	0,001	0,385
Fe3~Fe2	0,299 (0,017-0,581)	0,038	0,247
Ti3~Fe2	0,452 (0,165-0,739)	0,002	0,333
Fe3~Ti2	0,702 (0,346-1,059)	0	0,476
Ti3~~Fe3	0,058 (0,032-0,085)	0	0,677 [#]
Ti2~~Fe2	0,043 (0,020-0,065)	0	0,549 [#]

Siglas usadas: CTC, comprimento total do corpo; Fe2, comprimento da margem interna do fêmur mediano; Ti2, comprimento da margem interna da tíbia mediana; Fe3, comprimento da margem interna do fêmur posterior; Ti3, comprimento da margem interna da tíbia posterior; IC, intervalo de confiança; [#] coeficiente de correlação. O nível de significância foi de 5% ($\alpha = 0,05$).

7.2 Lista de figuras

Figuras 1-9: *Belostoma angustum* quanto aos hábitos de cuidado paternal, às medidas corporais aferidas, e às regiões e marcos anatômicos do hemiélitro direito utilizados nas análises morfométricas e de caminhos, respectivamente. 1: Macho escovando os ovos dispostos sobre seu dorso. 2: Medidas corporais amostradas para ambos os sexos. CC: célula cerdosa, CTC: comprimento total do corpo, LMH: largura máxima do hemiélitro, LE: largura do escutelo. 3: Medidas da cabeça amostradas. ANTE: comprimento do anteóculo, ESPIN: espaço interocular, INTE: comprimento do interóculo, LO: largura do olho. 4-7: Comprimento dos fêmures e tíbias medianos e posteriores, respectivamente. Fe2: fêmur mediano, Fe3: fêmur posterior, Ti2: tíbia mediana, Ti3: tíbia posterior. 8: Hemiélitro de *B. angustum* quanto as suas regiões. COR: cório do hemiélitro, MEM: membrana do hemiélitro; 9: Disposição dos marcos anatômicos no hemiélitro.....39

Figura 10: Porcentagens da variação total dos Componentes Principais (PCs) e as mudanças de forma (extremos negativos e positivos) associadas aos três primeiros PCs do hemiélitro direito de *Belostoma angustum*. A variação no PC1 se refere principalmente à parte membranosa do hemiélitro. Os menores escores de forma correspondem a um afilamento da porção membranosa do hemiélitro, e os maiores a um encurtamento seguido de um alargamento desta região. No PC2, a variação se refere à região que separa a área membranosa da área não membranosa. Os menores valores de PC2 correspondem ao maior encurvamento dessa região delimitadora, produzindo um ligeiro estreitamento da área basal da membrana e os maiores valores correspondem a um menor encurvamento dessa área. No PC3 os menores valores de forma se referem a um ligeiro alongamento da área membranosa, enquanto os maiores valores de forma correspondem a um sutil encurtamento dessa área.....40

Figuras 11-12: Dimorfismo sexual e alometria. Fig. 11: Boxplot comparando as médias do tamanho do centróide entre os sexos de *Belostoma angustum*. Onde, o bloco mais elevado possui a maior média dentre os grupos analisados. f: fêmeas, m: machos. Fig. 12: Alometria na forma do hemiélitro centrada pelo fator sexo (*pooled-within-sex*), caracterizada por uma regressão agrupada dentro do grupo de forma no tamanho do centróide log-transformado. Os pontos referem-se a desvios individuais das médias de sexo da espécie e do tamanho do centróide transformado em log. O hemiélitro em vermelho indica a variação referente aos menores escores alométricos de forma, cujo fator utilizado foi -0.010 e o hemiélitro representado em azul os maiores, com fator 0.010. m: machos; f: fêmeas.....41

Figura 13: Variação na forma do hemiélitro referente ao dimorfismo sexual. O hemiélitro em vermelho indica a variação na forma do hemiélitro nas fêmeas e o que está representado em azul, a variação na forma do hemiélitro nos machos. Nas fêmeas formas com a parte membranosa do hemiélitro mais arredondada e mais expandida são, enquanto que formas com a parte membranosa menos expandida e mais estreita em sua linha média são encontradas nos machos.....42

Figuras 14-15. Avaliação das hipóteses (1) que o cório e a membrana do hemiélitro constituem módulos diferentes (Fig. 14) e, (2) que a margem externa e a interna do hemiélitro também os constituem (Fig. 15). A, B: Hipótese testada para machos na presença e ausência de alometria, respectivamente. C, D: Hipótese testada para fêmeas na presença e ausência de alometria, respectivamente. Ambas hipóteses utilizaram partições contíguas e quantificadas pelo coeficiente CR, indicado pelas setas vermelhas, na hipótese (1) entre o cório (em amarelo) e a membrana do hemiélitro (em rosa) e na hipótese (2) entre a margem externa (em amarelo) e interna do hemiélitro (em rosa). Os histogramas representam a distribuição dos coeficientes CR para as partições alternativas.....43

Figura 16: Modelo de análise de caminhos ("*path analysis*") do utilizando a forma do hemiélitro com alometria como uma das variáveis endógenas nos indivíduos machos de *Belostoma angustum*. Os retângulos sinalizam as variáveis observadas, em amarelo variáveis exógenas e em branco as variáveis endógenas. Setas de uma cabeça indicam relações de dependência, setas de duas cabeças indicam covariância entre as variáveis. Efeitos significativos são indicados por linhas sólidas e efeitos não significativos (linhas em preto), ou marginais (linhas em vermelho), por linhas tracejadas. F2: fêmur

mediano, F3: fêmur posterior, HEMI_ALO: forma do hemiélitro com alometria, LHEM: largura máxima dos hemiélitros, LESC: largura do escutelo, T2: tibia mediana, T3: tibia posterior.....44

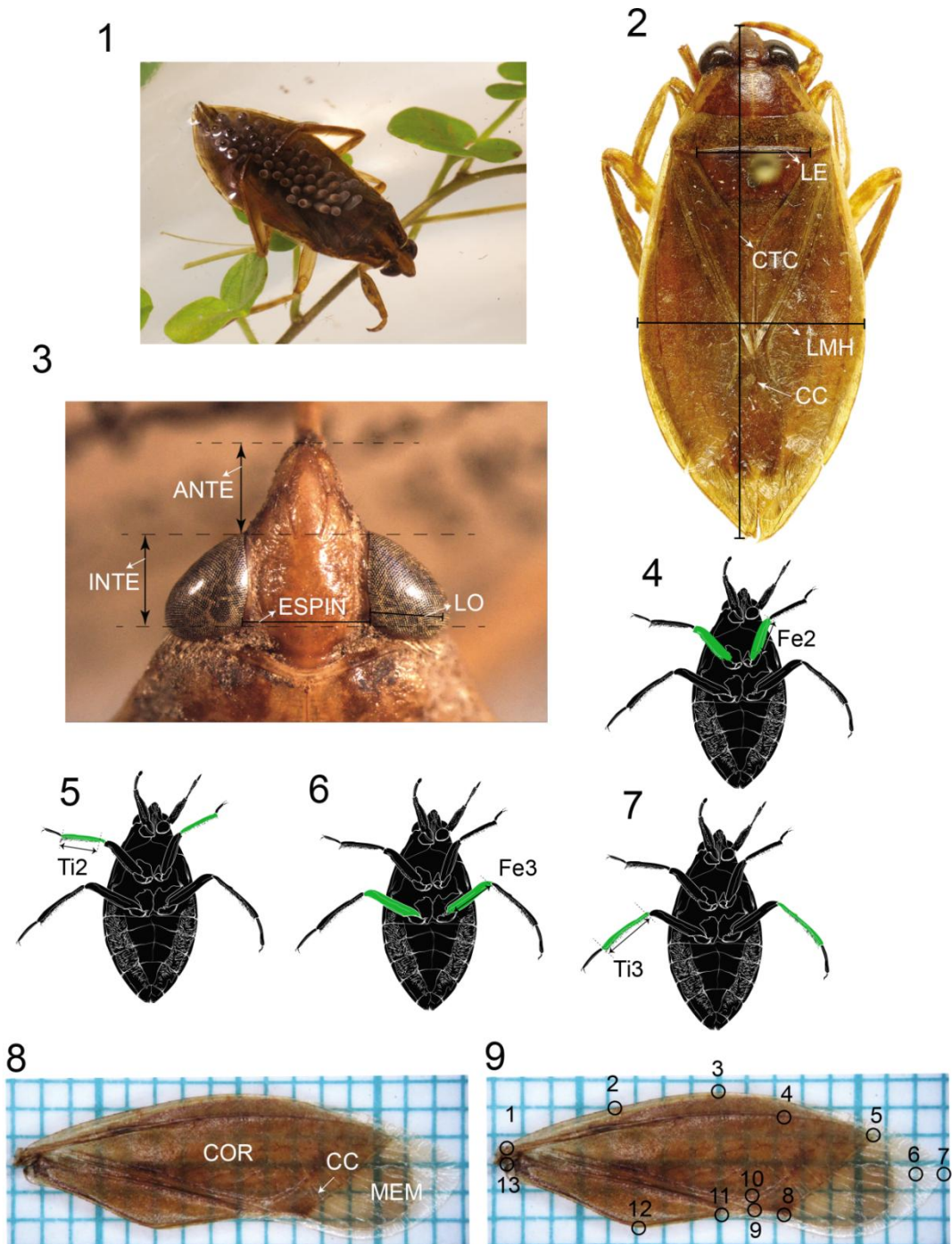
Figura 17: Modelo de análise de caminhos ("*path analysis*") do utilizando a forma do hemiélitro sem alometria como uma das variáveis endógenas nos indivíduos machos de *Belostoma angustum*. Os retângulos sinalizam as variáveis observadas, em amarelo variáveis exógenas e em branco as variáveis endógenas. Setas de uma cabeça indicam relações de dependência, setas de duas cabeças indicam covariância entre as variáveis. Efeitos significativos são indicados por linhas sólidas e efeitos não significativos por linhas tracejadas em preto. F2: fêmur mediano, F3: fêmur posterior, HEMI_sem: forma do hemiélitro sem alometria, LHEM: largura máxima dos hemiélitros, LESC: largura do escutelo, T2: tibia mediana, T3: tibia posterior.....45

Figura 18: Modelo de análise de caminhos ("*path analysis*") do utilizando a forma do hemiélitro com alometria como uma das variáveis endógenas nos indivíduos fêmeas de *Belostoma angustum*. Os retângulos sinalizam as variáveis observadas, em amarelo variáveis exógenas e em branco as variáveis endógenas. Setas de uma cabeça indicam relações de dependência, setas de duas cabeças indicam covariância entre as variáveis. Efeitos significativos são indicados por linhas sólidas e efeitos não significativos por linhas tracejadas em preto. F2: fêmur mediano, F3: fêmur posterior, HEMI_ALO: forma do hemiélitro com alometria, LHEM: largura máxima dos hemiélitros, LESC: largura do escutelo, T2: tibia mediana, T3: tibia posterior.....46

Figura 19: Modelo de análise de caminhos ("*path analysis*") do utilizando a forma do hemiélitro sem alometria como uma das variáveis endógenas nos indivíduos fêmeas de *Belostoma angustum*. Os retângulos sinalizam as variáveis observadas, em amarelo variáveis exógenas e em branco as variáveis endógenas. Setas de uma cabeça indicam relações de dependência, setas de duas cabeças indicam covariância entre as variáveis. Efeitos significativos são indicados por linhas sólidas e efeitos não significativos por linhas tracejadas em preto. F2: fêmur mediano, F3: fêmur posterior, HEMI_sem: forma do hemiélitro sem alometria, LHEM: largura máxima dos hemiélitros, LESC: largura do escutelo, T2: tibia mediana, T3: tibia posterior.....47

Figura 20: Modelo de análise de caminhos ("*path analysis*") do utilizando o tamanho do centróide do hemiélitro como uma das variáveis endógenas nos indivíduos machos de *Belostoma angustum*. Os retângulos sinalizam as variáveis observadas, em amarelo variáveis exógenas e em branco as variáveis endógenas. Setas de uma cabeça indicam relações de dependência, setas de duas cabeças indicam covariância entre as variáveis. Efeitos significativos são indicados por linhas sólidas e efeitos não significativos (linhas em preto), ou marginais (linhas em vermelho), por linhas tracejadas. F2: fêmur mediano, F3: fêmur posterior, LHEM: largura máxima dos hemiélitros, LESC: largura do escutelo, T2: tibia mediana, T3: tibia posterior, TC: tamanho do centróide do hemiélitro.....48

Figura 21: Modelo de análise de caminhos ("*path analysis*") do utilizando o tamanho do centróide do hemiélitro como uma das variáveis endógenas nos indivíduos fêmeas de *Belostoma angustum*. Os retângulos sinalizam as variáveis observadas, em amarelo variáveis exógenas e em branco as variáveis endógenas. Setas de uma cabeça indicam relações de dependência, setas de duas cabeças indicam covariância entre as variáveis. Efeitos significativos são indicados por linhas sólidas e efeitos não significativos (linhas em preto), ou marginais (linhas em vermelho), por linhas tracejadas. F2: fêmur mediano, F3: fêmur posterior, LHEM: largura máxima dos hemiélitros, LESC: largura do escutelo, T2: tibia mediana, T3: tibia posterior, TC: tamanho do centróide do hemiélitro.....49



Figuras 1-9. *Belostoma angustum* quanto aos hábitos de cuidado paternal, às medidas corporais aferidas, e às regiões e marcos anatômicos do hemiélitro direito utilizados nas análises morfométricas e de caminhos, respectivamente. 1: Macho escovando os ovos dispostos sobre seu dorso. 2: Medidas corporais amostradas para ambos os sexos. CC: célula cerdosa, CTC: comprimento total do corpo, LMH: largura máxima do hemiélitro, LE: largura do escutelo. 3: Medidas da cabeça amostradas. ANTE: comprimento do anteóculo, ESPIN: espaço interocular, INTE: comprimento do interóculo, LO: largura do olho. 4-7: Comprimento dos fêmures e tíbias medianos e posteriores, respectivamente. Fe2: fêmur mediano, Fe3: fêmur posterior, Ti2: tíbia mediana, Ti3: tíbia posterior. 8: Hemiélitro de *B. angustum* quanto as suas regiões. COR: cório do hemiélitro, MEM: membrana do hemiélitro; 9: Disposição dos marcos anatômicos no hemiélitro.

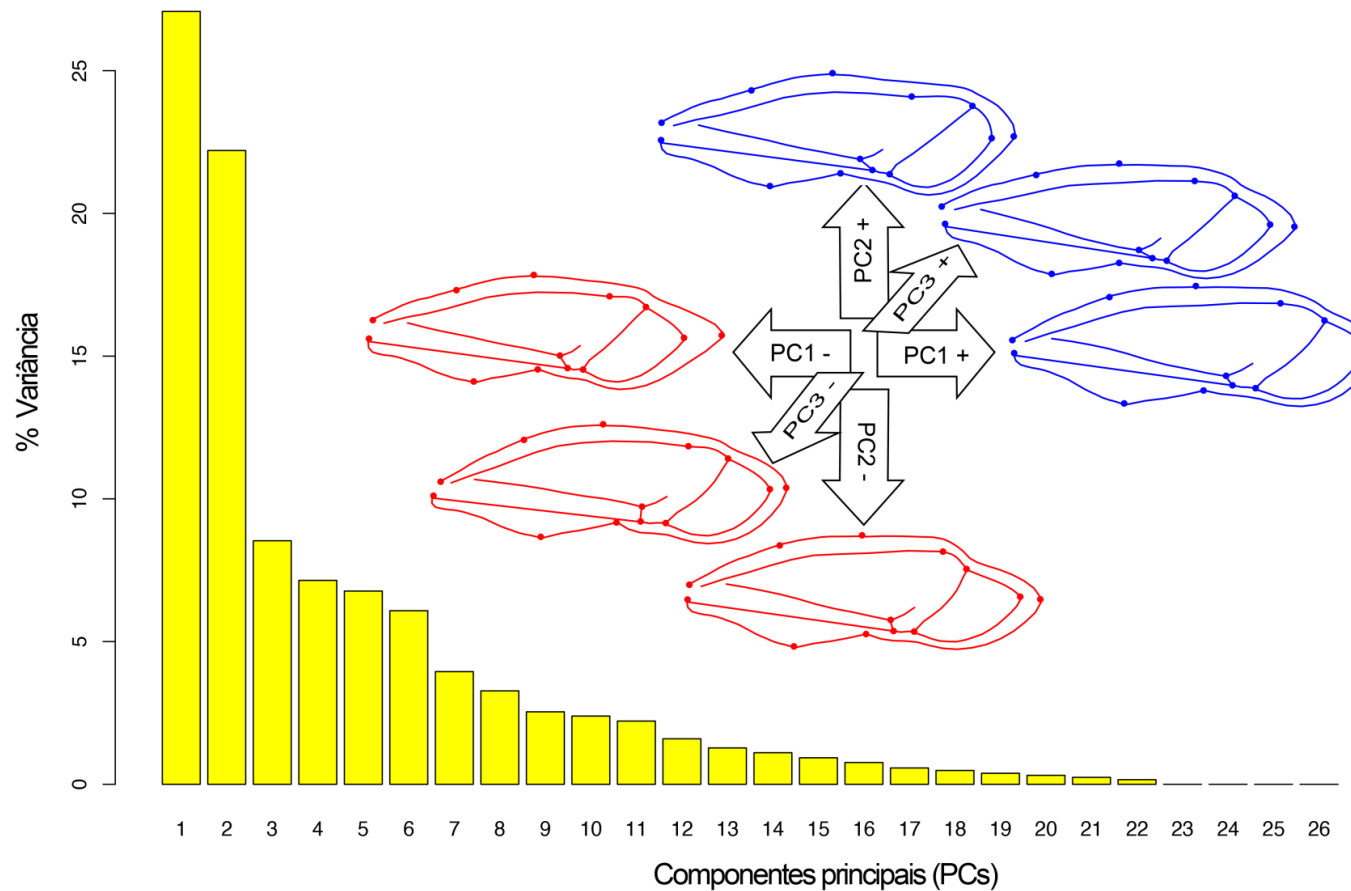
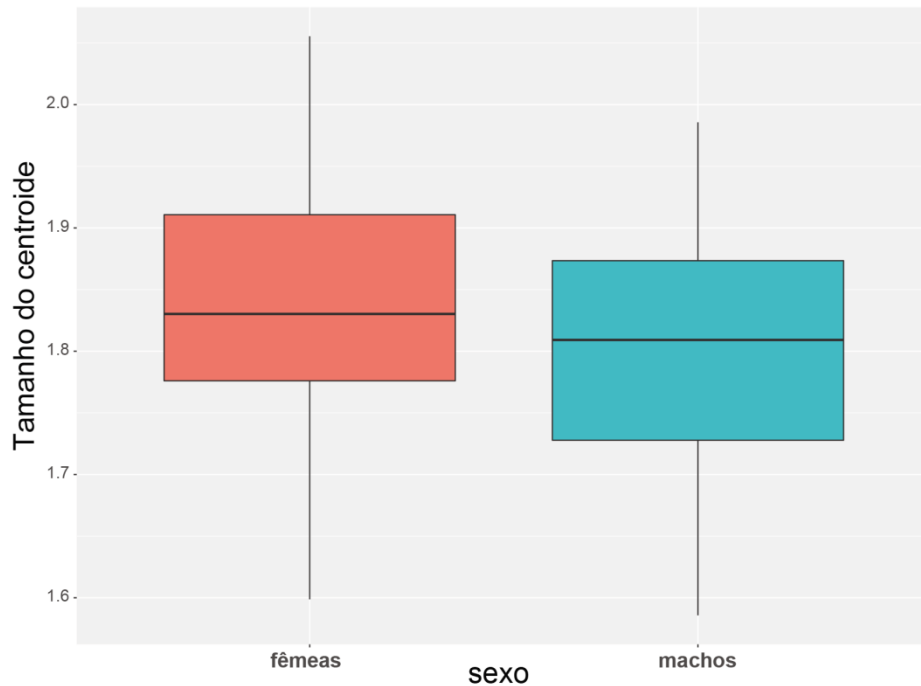
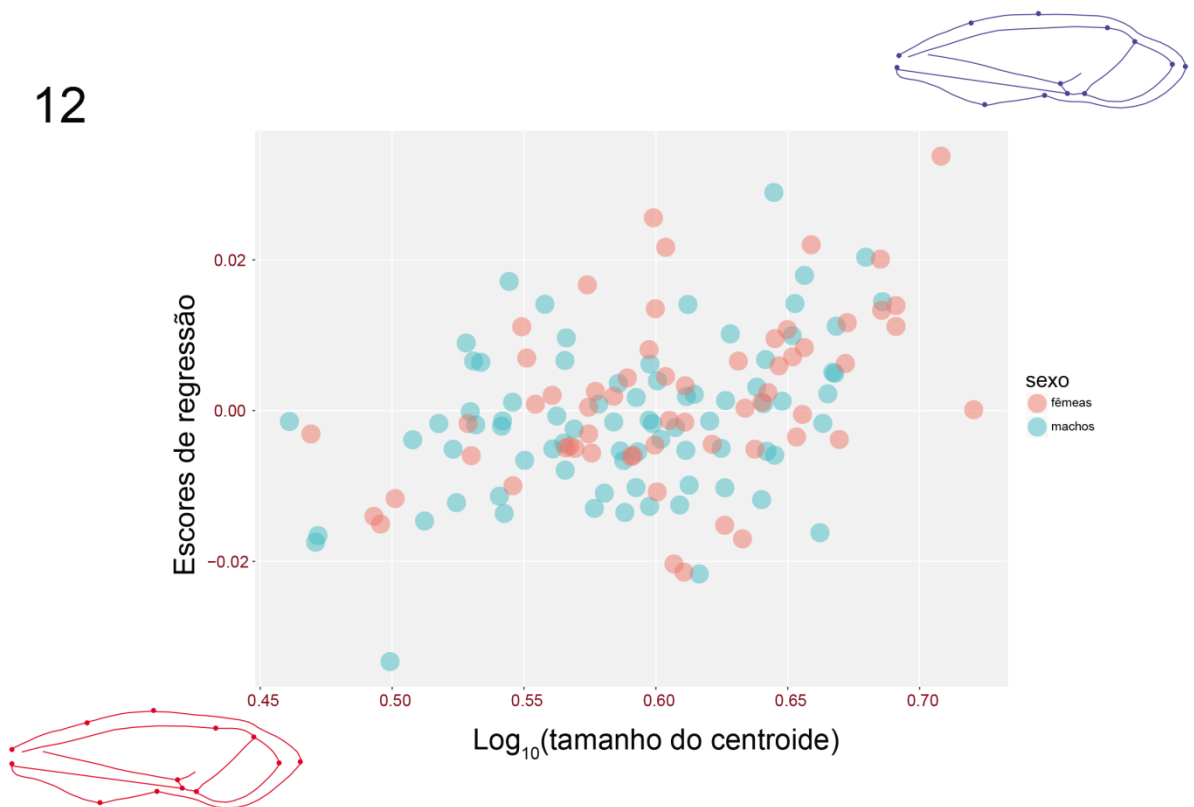


Figura 10. Porcentagens da variação total dos Componentes Principais (PCs) e as mudanças de forma (extremos negativos e positivos) associadas aos três primeiros PCs do hemiélitro direito de *Belostoma angustum*. A variação no PC1 se refere principalmente à parte membranosa do hemiélitro. Os menores escores de forma correspondem a um afilamento da porção membranosa do hemiélitro, e os maiores a um encurtamento seguido de um alargamento desta região. No PC2, a variação se refere à região que separa a área membranosa da área não membranosa. Os menores valores de PC2 correspondem ao maior encurvamento dessa região delimitadora, produzindo um ligeiro estreitamento da área basal da membrana e os maiores valores correspondem a um menor encurvamento dessa área. No PC3 os menores valores de forma se referem a um ligeiro alongamento da área membranosa, enquanto os maiores valores de forma correspondem a um sutil encurtamento dessa área.

11



12



Figuras 11-12. Dimorfismo sexual e alometria. Fig. 11: Boxplot comparando as médias do tamanho do centróide entre os sexos de *Belostoma angustum*. Onde, o bloco mais elevado possui a maior média dentre os grupos analisados. f: fêmeas, m: machos. Fig. 12: Alometria na forma do hemiélitro centrada pelo fator sexo (*pooled-within-sex*), caracterizada por uma regressão agrupada dentro do grupo de forma no tamanho do centróide log-transformado. Os pontos referem-se a desvios individuais das médias de sexo da espécie e do tamanho do centróide transformado em log. O hemiélitro em vermelho indica a variação referente aos menores escores alométricos de forma, cujo fator utilizado foi -0.010 e o hemiélitro representado em azul os maiores, com fator 0.010. m: machos; f: fêmeas.

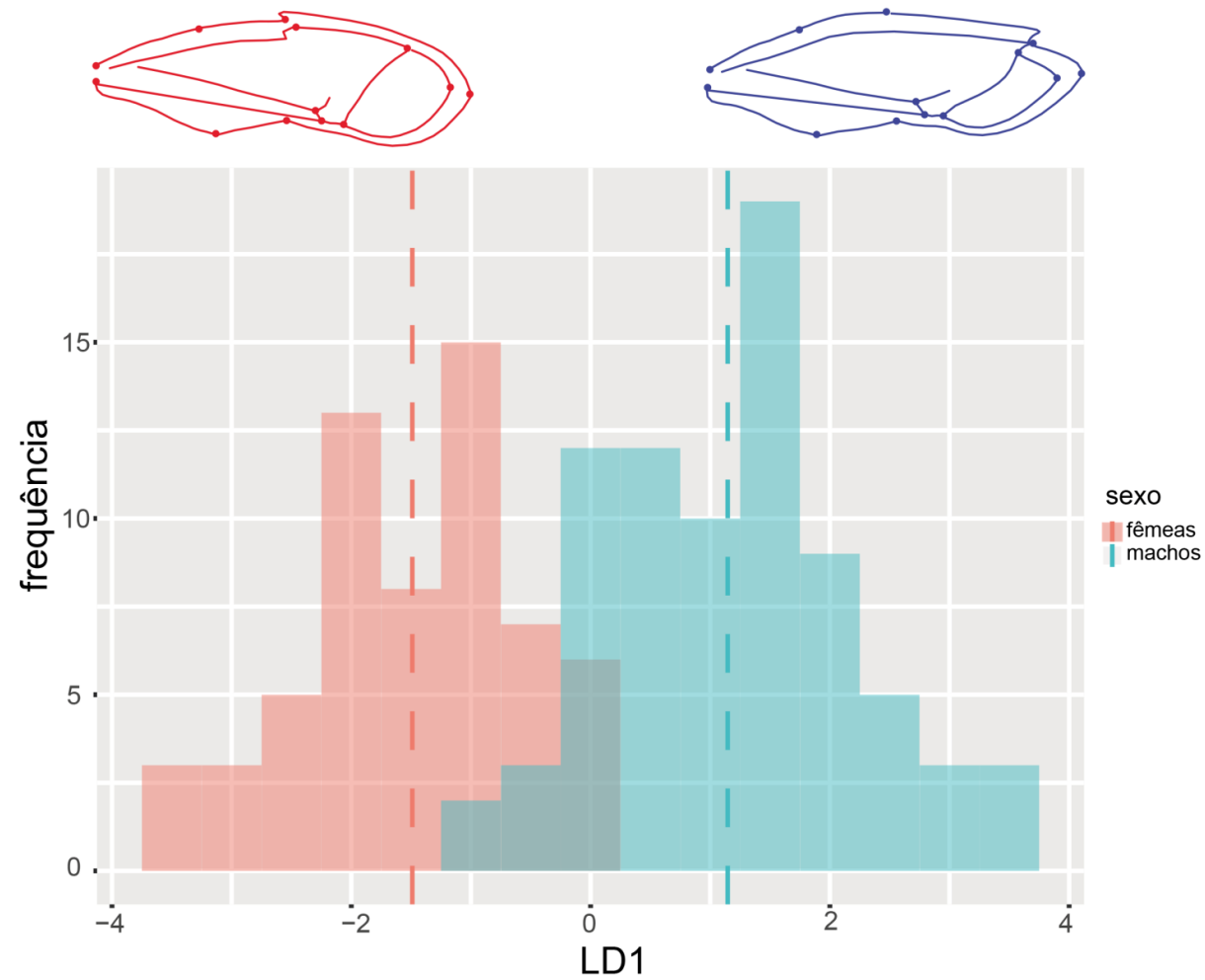
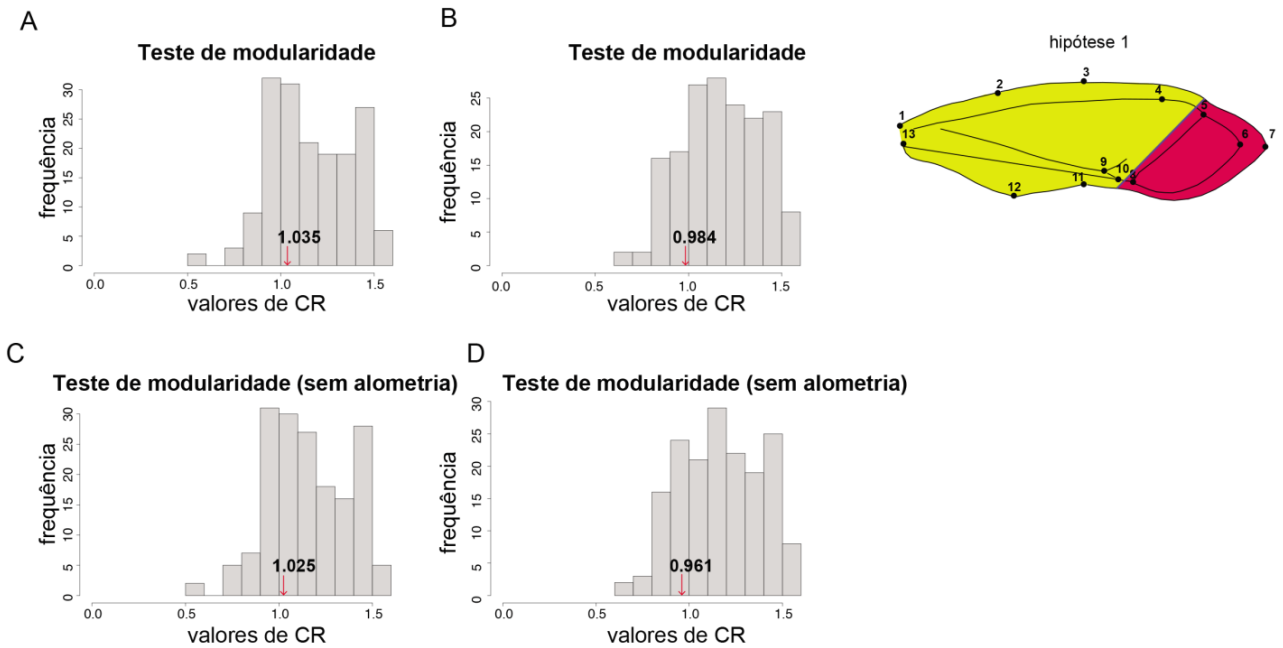
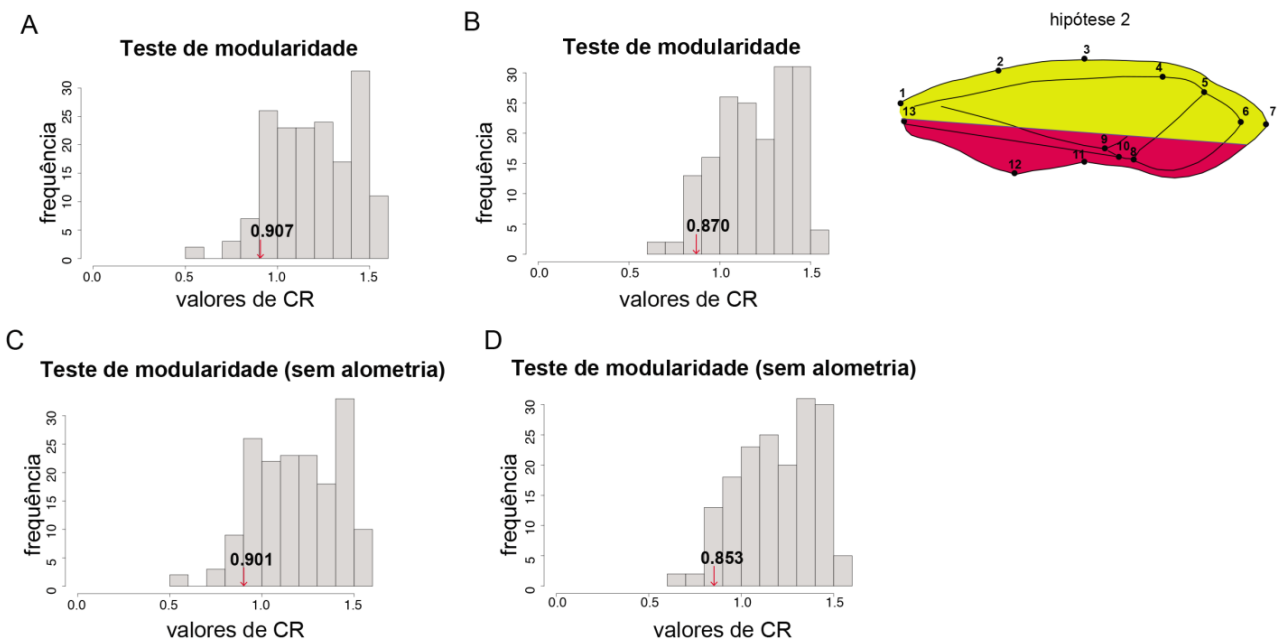


Figura 13. Variação na forma do hemiélitro referente ao dimorfismo sexual. O hemiélitro em vermelho indica a variação na forma do hemiélitro nas fêmeas e o que está representado em azul, a variação na forma do hemiélitro nos machos. Nas fêmeas formas com a parte membranosa do hemiélitro mais arredondada e mais expandida são, enquanto que formas com a parte membranosa menos expandida e mais estreita em sua linha média são encontradas nos machos.

14



15



Figuras 14-15. Avaliação das hipóteses (1) que o cório e a membrana do hemiélitro constituem módulos diferentes (Fig. 14) e, (2) que a margem externa e a interna do hemiélitro também os constituem (Fig. 15). A, B: Hipótese testada para machos na presença e ausência de alometria, respectivamente. C, D: Hipótese testada para fêmeas na presença e ausência de alometria, respectivamente. Ambas hipóteses utilizaram partições contíguas e quantificadas pelo coeficiente CR, indicado pelas setas vermelhas, na hipótese (1) entre o cório (em amarelo) e a membrana do hemiélitro (em rosa) e na hipótese (2) entre a margem externa (em amarelo) e interna do hemiélitro (em rosa). Os histogramas representam a distribuição dos coeficientes CR para as partições alternativas.

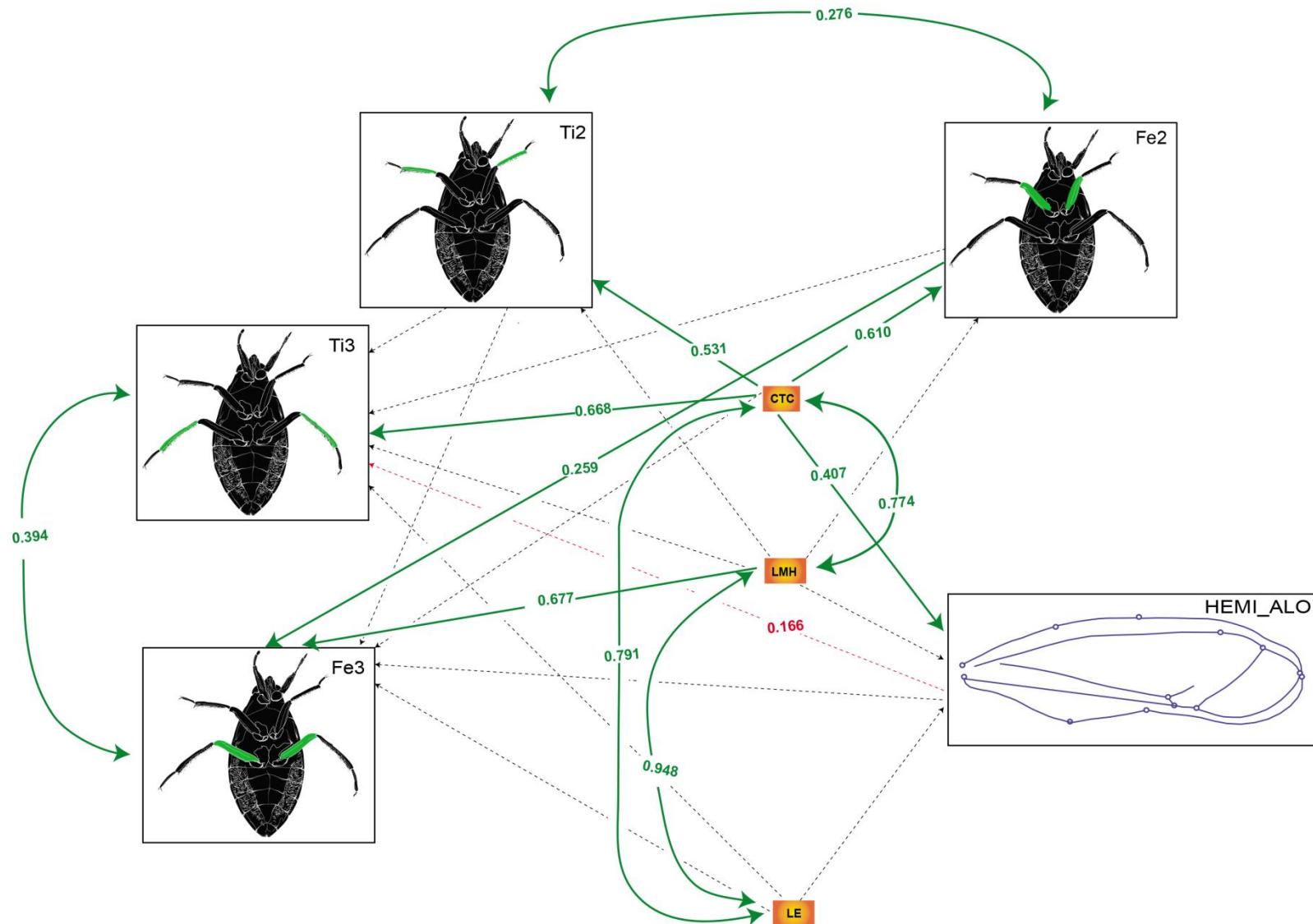


Figura 16: Modelo de análise de caminhos ("path analysis") do utilizando a forma do hemiélitro com alometria como uma das variáveis endógenas nos indivíduos machos de *Belostoma angustum*. Os retângulos sinalizam as variáveis observadas, em amarelo variáveis exógenas e em branco as variáveis endógenas. Setas de uma cabeça indicam relações de dependência, setas de duas cabeças indicam covariância entre as variáveis. Efeitos significativos são indicados por linhas sólidas e efeitos não significativos (linhas em preto), ou marginais (linhas em vermelho), por linhas tracejadas. F2: fêmur mediano, F3: fêmur posterior, HEMI_ALO: forma do hemiélitro com alometria, LHEM: largura máxima dos hemiélitros, LESC: largura do escutelo, T2: tibia mediana, T3: tibia posterior.

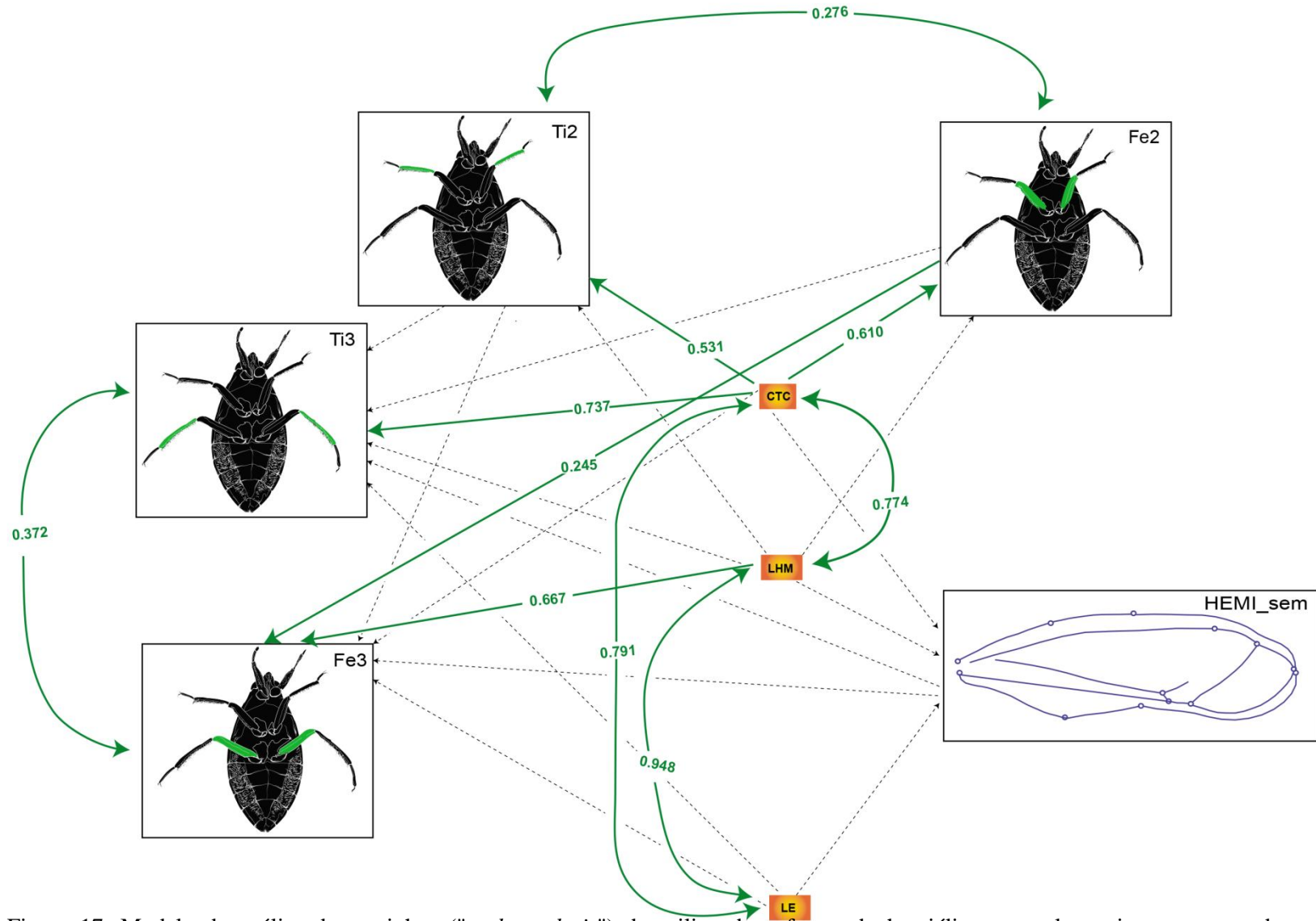


Figura 17: Modelo de análise de caminhos ("path analysis") do utilizando a forma do hemiélitro sem alometria como uma das variáveis endógenas nos indivíduos machos de *Belostoma angustum*. Os retângulos sinalizam as variáveis observadas, em amarelo variáveis exógenas e em branco as variáveis endógenas. Setas de uma cabeça indicam relações de dependência, setas de duas cabeças indicam covariância entre as variáveis. Efeitos significativos são indicados por linhas sólidas e efeitos não significativos por linhas tracejadas em preto. F2: fêmur mediano, F3: fêmur posterior, HEMI_sem: forma do hemiélitro sem alometria, LHEM: largura máxima dos hemiélitros, LESC: largura do escutelo, T2: tibia mediana, T3: tibia posterior.

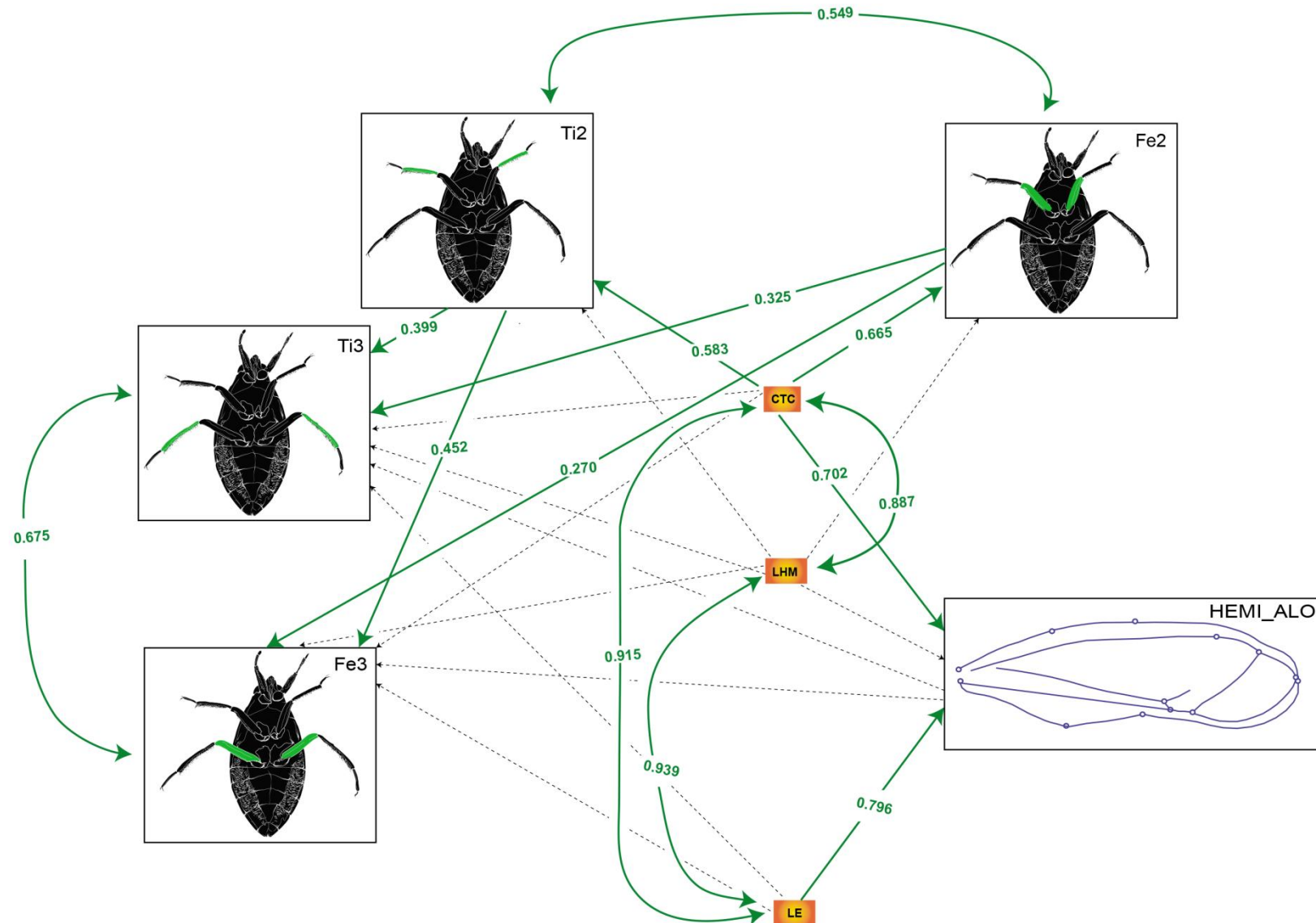


Figura 18: Modelo de análise de caminhos ("path analysis") do utilizando a forma do hemiélitro com alometria como uma das variáveis endógenas nos indivíduos fêmeas de *Belostoma angustum*. Os retângulos sinalizam as variáveis observadas, em amarelo variáveis exógenas e em branco as variáveis endógenas. Setas de uma cabeça indicam relações de dependência, setas de duas cabeças indicam covariância entre as variáveis. Efeitos significativos são indicados por linhas sólidas e efeitos não significativos por linhas tracejadas em preto. F2: fêmur mediano, F3: fêmur posterior, HEMI_ALO: forma do hemiélitro com alometria, LHEM: largura máxima dos hemiélitros, LESC: largura do escutelo, T2: tibia mediana, T3: tibia posterior.

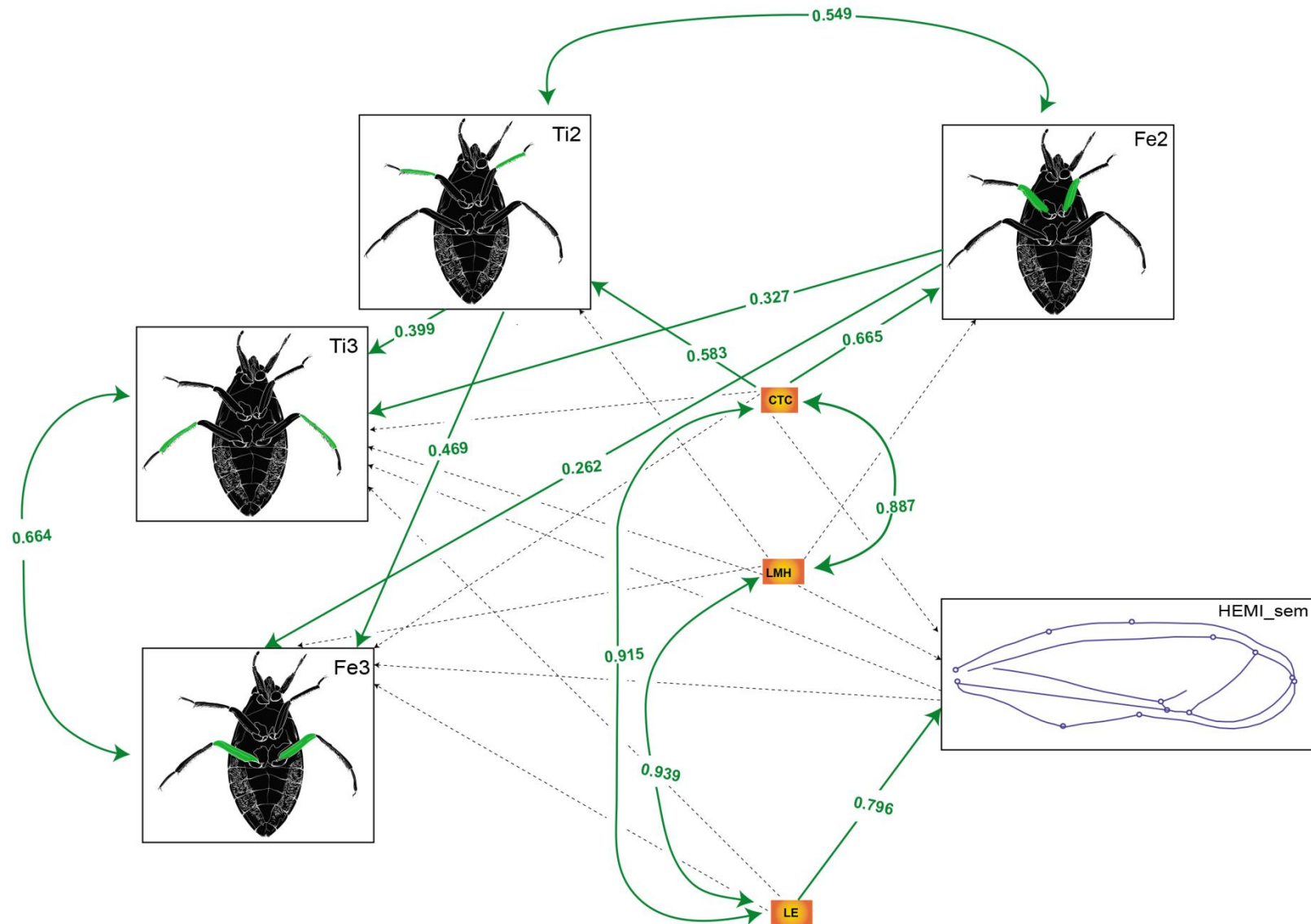


Figura 19: Modelo de análise de caminhos ("path analysis") do utilizando a forma do hemiélitro sem alometria como uma das variáveis endógenas nos indivíduos fêmeas de *Belostoma angustum*. Os retângulos sinalizam as variáveis observadas, em amarelo variáveis exógenas e em branco as variáveis endógenas. Setas de uma cabeça indicam relações de dependência, setas de duas cabeças indicam covariância entre as variáveis. Efeitos significativos são indicados por linhas sólidas e efeitos não significativos por linhas tracejadas em preto. F2: fêmur mediano, F3: fêmur posterior, HEMI_sem: forma do hemiélitro sem alometria, LHEM: largura máxima dos hemiélitros, LESC: largura do escutelo, T2: tibia mediana, T3: tibia posterior.

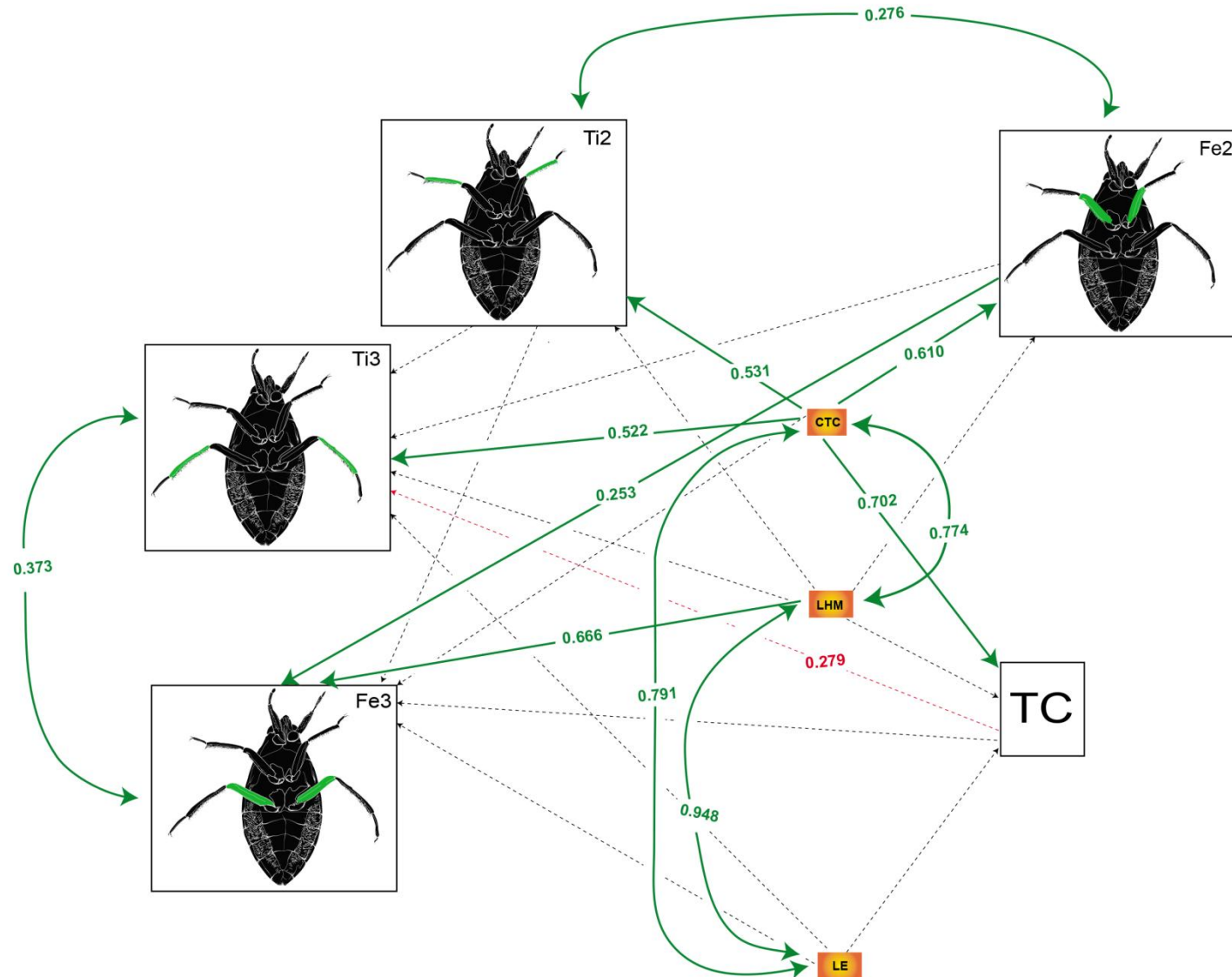


Figura 20: Modelo de análise de caminhos ("path analysis") do utilizando o tamanho do centróide do hemiélitro como uma das variáveis endógenas nos indivíduos machos de *Belostoma angustum*. Os retângulos sinalizam as variáveis observadas, em amarelo variáveis exógenas e em branco as variáveis endógenas. Setas de uma cabeça indicam relações de dependência, setas de duas cabeças indicam covariância entre as variáveis. Efeitos significativos são indicados por linhas sólidas e efeitos não significativos (linhas em preto), ou marginais (linhas em vermelho), por linhas tracejadas. F2: fêmur mediano, F3: fêmur posterior, LHEM: largura máxima dos hemiélitros, LESC: largura do escutelo, T2: tibia mediana, T3: tibia posterior, TC: tamanho do centróide do hemiélitro.

8. Referências

- Adams, D. C.; Rohlf, F. J.; Slice, D. E. Geometric Morphometrics: Ten years of progress following the “revolution”. **Italian Journal of Zoology**, v. 71, p. 5-16, 2004.
- Adams, D.C. Evaluating modularity in morphometric data: Challenges with the RV coefficient and a new test measure. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 7, p. 565-572, 2016.
- Adams, D.C.; Otarola-Castillo E. Geomorph: an R package for the collection and analysis of geometric morphometric shape data. **Methods in Ecology and Evolution**, v. 4, p. 393-399, 2018.
- Alonzo, S.H.; Klug, H. Paternity, maternity, and parental care. In: Royle, N.J. Smiseth, P.T. & Kölliker, M. (eds.). **The evolution of paternal care**. Oxford: Oxford University Press, 2012. p. 21-36.
- Andersson, M. **Sexual selection**. New Jersey: Princeton University Press, 1994, p. 360.
- Andersson, M. & Simmons, L.W. Sexual selection and mate choice. **TRENDS in Ecology and Evolution**, v. 21, p. 296-302, 2006.
- Arnqvist, G. Comparative evidence for the evolution of genitalia by sexual selection. **Nature**, v. 393, p. 784-786, 1998.
- Arnqvist, G.; Nilsson, T. The evolution of polyandry: multiple mating and female fitness in insects. **Animal Behavior**, v. 60, p. 145-164, 2000. DOI:doi:10.1006/anbe.2000.1446
- Barreto, F. S.; Avise, J. C. Blackwell. Publishing Ltd Polygyny and sexual size dimorphism in the sea spider *Ammothea hilgendorfi* (Pycnogonida: Ammotheidae), a marine arthropod with brood-carrying males. **Ecology**, v. 17, p. 4164–4175, 2008.
- Beaujean, A. A. Latent Variable Models with Multiple Groups. In: A. A. Beaujean (eds.). **Latent Variable Modeling Using R A Step-by-Step Guide**. New York: Routledge, 2014. p. 56-78.
- Bertin A.; Fairbairn D.J. The form of sexual selection on male genitalia cannot be inferred from within-population variance and allometry. A case study in *Aquarius remigis*. **Evolution**, v. 61, p. 825–837, 2007.
- Blanckenhorn, W.U. Behavioral causes and consequences of sexual size dimorphism. **Ethology**, v. 111, p. 977-1016, 2005.
- Blanckenhorn, W. U. Section II. Micro-patterns: Case studies of patterns and evolutionary processes within and among species. Introduction. In: Fairbairn D.J.; Blanckenhorn WU; Székely T (eds). **Sex, Size & Gender Roles. Evolutionary Studies of Sexual Size Dimorphism**. Oxford: Oxford University Press, 2009. p. 85–87.

- Bookstein, F.L. **Morphometric Tools for Landmark Data Geometric and Biology**.
Cambridge : Cambridge University, 1991. p. 435.
- Bonduriansky, R.; Day, T. The evolution of static allometry in sexually selected traits.
Evolution, v. 57, p. 2450–2458, 2003.
- Bonduriansky, R. Sexual selection and allometry: a critical reappraisal of the evidence and ideas. **Evolution**, v. 61, p. 838–849, 2006.
- Bonduriansky, R. The Evolution of Condition-Dependent Sexual Dimorphism. **The american naturalist**, v. 169, p. 9-19, 2007.
- Braby, M. F.; Jones, R. Reproductive patterns and resource allocation in tropical butterflies: influence of adult diet and seasonal phenotype on fecundity, longevity and egg size. **Oikos**, v. 72, p. 189-204, 1995.
- Chapman, R. Conventional Procrustes approaches. In: Rohlf, F.J.; Bookstein, F.L. (eds.) **Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop**. Michigan: Ann Arbor, 1990. p. 251-267.
- Claude, J. **Morphometrics with R (UseR)**. New York: Springer-Verlag, 2008. p. 317.
DOI:10.1007/978-0-387-77790-0
- Couette, S.; Escarguel, G.; Montuire, S..Constructing, bootstrapping and comparing morphometric and phylogenetic trees: A case study of new world monkeys (Platyrrhini, Primates). **Journal of Mammalogy**, v. 86, p. 773-781, 2005.
- Cox, R. M.; John-Alder, H. B. Testosterone has opposite effects on male growth in lizards (*Sceloporus* spp.) with opposite patterns of sexual size dimorphism. **Journal of Experimental Biology**, v. 208, p. 4679-4687, 2005. DOI: doi: 10.1242/jeb.01948
- Crowl, T.A.; Alexander J.E.Jr. Parental care and foraging ability in male water bugs (*Belostoma flumineum*). **Canadian journal of Zoology**, v. 67, n. 2, p. 513-515, 1989.
DOI: <https://doi.org/10.1139/z89-074>
- Drake, A.B.; Klingenberg, C.P. The pace of morphological change: historical transformation of skull shape in St Bernard dogs. **Proceedings of the Royal Society**, v. 275, p. 71-76, 2008.
- Dryden, I. L.; Mardia, K.V. **Statistical Shape Analysis**. New York: John Wiley & Sons. p. 347, 1998.
- Dryden, I. L. **shapes package**. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Contributed package, 2018. Version 1.2.3. URL <http://www.R-project.org>

- Dupuis, A.M. Social consensus and the scientific method. **Educational theory**, v. 5, p. 242-248, 1955.
- Emlen, D.J.; Nijhout, H.F. The Development and Evolution of Exaggerated Morphologies in Insect. **Annual review of Entomology**, v. 45, p. 661-708, 2000.
- Evermann, J. Multiple-Group Analysis Using the sem Package in the R System. **Structural Equation Modeling: A Multidisciplinary Journal**, v. 17, n. 4, p. 677-702, 2010. DOI: 10.1080/10705511.2010.510070
- Fairbairn, D. J. Allometry for sexual size dimorphism: pattern and process in the coevolution of body size in males and females. **Annual review of ecology and systematics**, v. 28, p. 659-687, 1987.¶
- Fairbairn, D.J. Introduction: the enigma of sexual size dimorphism. In: Fairbairn, D.J.; Blanckenhorn; W.U.; Székely, T. (eds.) **Sex, Size, and Gender Roles Evolutionary Studies of Sexual Size Dimorphism**. New York: Oxford University Press, 2007a. p. 1-10.
- Fairbairn, D.J. Sexual dimorphism in the water strider, *Aquarius remigis*: a case study of adaptation in response to sexually antagonistic selection. In: Fairbairn, D.J.; Blanckenhorn, W.U.; Székely, T. (eds.) **Sex, Size, and Gender Roles Evolutionary Studies of Sexual Size Dimorphism**. New York: Oxford University Press, 2007b. p. 97-105.
- Fox, J.; Nie, Z.; Byrnes, J. **sem: Structural Equation Models**. R package version 3.1-9, 2017.
Retrieved from <http://CRAN.R-project.org/package=sem>
- Getty, T. Handicap signalling: when fecundity and viability do not add up. **Animal Behavior**, v. 56, n. 1, 127-130, 1998a. DOI: <https://doi.org/10.1006/anbe.1998.0744>
- Getty, T. Reliable signalling need not be a handicap. **Animal Behavior**, v. 56, n. 1, 253-255, 1988b.
- Gonzalez-Voyer, A.; Hardenberg, A.V. In: Garamszegi L.Z. (eds.) **An Introduction to Phylogenetic Path Analysis: Modern Phylogenetic Comparative Methods and Their Application in Evolutionary Biology Concepts and Practice**. New York: Springer, 2014. p. 201-230.
- Gower, J.C. Generalized procrustes analysis. **Psychometrika**, v. 40, p. 33-51, 1975.
- Goodal, C. Procrustes Methods in the Statistical Analysis of Shape. **Journal of the Royal Statistical Society**, v. 53, p. 285-339, 1991.

- Hair, J.F.Jr.; Black, C.W.; Babin, B.J.; Anderson, R.E.; Tatham, R.L. **Análise multivariada de dados**. PortoAlegre: Bookman, 2009. p. 658.
- Hedrick, A.V.; Temeles, E.J. The evolution of sexual dimorphism in animals: Hypotheses and tests. **Trends in ecology and evolution**, v. 4, n. 5, p. 136-138, 1989. DOI: doi: 10.1016/0169-5347(89)90212-7.
- Hemmingsen, A. M. Energy metabolism as related to body size and respiratory surfaces, and its evolution. **Rep. Steno Mem. Hosp. (Copenhagen)** v. 9, p. 106-110, 1960.
- Hoelzer, G. The good parent process of sexual selection. **Animal Behavior**, v. 38, p. 1067–1078, 1989.
- Huxley, J.S., Problems of Relative Growth. London: Methuen: London, 1932. p. 319.
- Ichikawa, N. Male brooding behaviour of the giant water bug *Lethocerus deyrollei* vuillefroy (Hemiptera: Belostomatidae). **Journal of Ethology**, v. 6, n. 2, p. 121-127, 1988. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF02350877>
- Iglesias, M.S.; Valverde; A.C.; Crespo, F.A. Occurrence of Sexual Size Dimorphism in *Belostoma elegans* (Heteroptera: Belostomatidae). **Entomological News**, 2010. DOI: https://doi.org/10.3157/021.121.0106_
- Iglesias, M.S.; Crespo, F.A.; Valverde, A.C. Is parental care behavior in *Belostoma* species an evolutionary cause for their common sexual size dimorphism pattern. **Entomological Science**, 2012. DOI: 10.1111/j.1479-8298.2011.00499.x.¶
- Isaac, J. L. Potential causes and life-history consequences of sexual size dimorphism in mammals. **Mammal Review**, v. 35 n. 1, p.101-115, 2005.
- Jehl J.R.; Murray B.G. The Evolution of Normal and Reverse Sexual Size Dimorphism in Shorebirds and other Birds. In: Johnston R.F. (eds) **Current Ornithology**. Boston: Springer, 1986. p. 1-86. DOI: https://doi.org/10.1007/978-1-4615-6784-4_1
- Jorgensen, T. D.; Pornprasertmanit, S.; Schoemann, A. M.; Rosseel, Y. semTools: Useful tools for structural equation modeling. **R package**: version 0.5-0, 2018. Retrieved from <https://CRAN.R-project.org/package=semTools>
- Kaitala, A.; Axen A.H. Egg load and mating status of the golden egg bug affect predation risk. **Ecology**, v. 81, p. 876–880, 2000.
- Kaitala, A.; Espadeler, X.; Lehtonen, R. Ant predation and the cost of egg carrying in the golden egg bug: experiments in the field. **Oikos**, v. 89, p. 254-258, 2000.
- Kievit, R.A.; Davis, S.W.; Mitchell, D.J.; Taylor, J.R.; Duncan, J.; Can, C.; Henson, R.N.A. Distinct aspects of frontal lobe structure mediate age-related differences in fluid

- intelligence and multitasking. **Nature Communications**, v. 5, p. 1-10, 2014. DOI: 10.1038/ncomms6658
- Kight, S.L.; Sprague, J.; Kruse, K.C.; Johnson, L. A Egg-bearing male water bugs, *Belostoma flumineum* Say (Hemiptera: Belostomatidae), impaired swimmers? **Journal of the Kansas entomological society**, v. 68, n. 4, p. 468-470, 1995.
- Kingsolver, J. G.; Daniel, T. L. Mechanics of food handling by fluid-feeding insects. In: Chapman R. F.; de Boer, G. (eds.) **Regulatory Mechanisms in Insect Feeding**, Dordrecht: Springer-Science + Business Media, 1995. p. 32-73.
- Kokko, H.; Klug, H.; Jennions, M. D. Mating Sex. In: Shuker, D.M.; Simmons, L.W. (eds.) **The Evolution of Insect Mating Systems**. Oxford: Oxford University Press, 2014. p. 20-41.
- Kudo, S. I.; Akagi Y.; Hiraoka, S.; Tanabe, T., Morimoto, G. Exclusive Male Egg Care and Determinants of Brooding Success in a Millipede. **Ethology**, v. 117, n. 1, 19-27, 2010. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2010.01851.x>
- Kline, R.B. **Practice of Principles of Structural Equation Modeling**. New York: The Guilford Press, 2016. p.1-554.
- Klingenberg, C.P. Novelty and “homology-free” morphometrics: What’s in a name? **Evolutionary Biology**, v. 35, p. 186–190, 2008.
- Klingenberg, C.P. Morphometric integration and modularity in configurations of landmarks: tools for evaluating a priori hypotheses. **Evolution & Development**, v. 11, p. 405-421, 2009. DOI: 10.1111/j.1525-142X.2009.00347.x
- Klingenberg, C.P. Evolution and development of shape: integrating quantitative approaches. **Nature Reviews | Genetics**, v. 11, p. 623-635, 2010.
- Klingenberg, C.P. Visualizations in geometric morphometrics: how to read and how to make graphs showing shape changes. **Hystrix**, v. 24, p. 15–24, 2013.
- Klingenberg, C.P. Size, shape, and form: concepts of allometry in geometric morphometrics. **Development Genes and Evolution**, v. 226, p. 113-137, 2016. <https://doi.org/10.1007/s00427-016-0539-2>
- Klingenberg, C.P.; Barluenga, M.; Meyer, A. Shape analysis of symmetric structures: quantifying variation among individuals and asymmetry. **Evolution**, v. 56, p. 1909–1920, 2002.

- Klingenberg, C.P.; Duttke, S.; Whelan, S.; Kim, M. Developmental plasticity, morphological variation and evolvability: a multilevel analysis of morphometric integration in the shape of compound leaves. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 25, p. 115-129, 2012.
- Klingenberg C.P.; Leamy L. J.; Chaverud, J.M. Integration and Modularity of Quantitative Trait Locus Effects on Geometric Shape in the Mouse Mandible. **Genetics**, v. 166, p. 1909-1921, 2004.
- Klingenberg C.P., Leamy L. J., Routman E. J., Cheverud J. M., Genetic architecture of mandible shape in mice: effects of quantitative trait loci analyzed by geometric morphometrics. **Genetics**, v. 157, p. 785–802, 2001.
- Klingenberg, C.P. and Marugan-Lobón, J. Evolutionary Covariation in Geometric Morphometric Data: Analyzing Integration, Modularity, and Allometry in a Phylogenetic Context. **Systematic Biology**, v. 62, p. 591–610, 2013.
- Kraus, W.L. Surface Wave Communications During Courtship in the Giant Water Bug, *Abedus indentatus* (Heteroptera: Belostomatidae). **Journal of the Kansas entomological society**, v. 62, p. 316-328, 1989.
- Kruse, K.C. Male backspace availability in the giant waterbug (*Belostoma flumineum* Say). **Behavior Ecology and Sociobiology**, v. 26, p. 281–289, 1990.
- Lauck, D. R. A monograph of the genus *Belostoma* (Hemiptera). Part I. Introduction and *B. dentatum* and *subspinosum* groups. **Bulletin of the Chicago Academy of Sciences**, v. 11, p. 34–81, 1962.
- Lauck, D. R. A monograph of the genus *belostoma* (hemiptera) part III. b. *triangulum*, *bergi*, *minor*, *bifoveolatum* and *flumineum* groups. **Bulletin of the Chicago academy of sciences**, v. 11, n. 5, 103-164, 1964.
- Li, S. Concise formulas for the area and volume of a hyperspherical cap. **Asian Journal of Mathematics & Statistics**, v. 4, p. 66–70, 2011.
- Lindenfors, P.; Gittleman, J.L.; Jones, K.E. Sexual size dimorphism in mammals In: Fairbairn, D.J.; Blanckenhorn, W.U; Székely, T. (eds.). **Sex, Size, and Gender Roles Evolutionary Studies of Sexual Size Dimorphism**. Nova York: Oxford University Press, 2007. p. 16-26.
- Mank, J.E.; Promislow, D.E.L.; Avise, J.C. Phylogenetic perspectives on the evolution of parental care in fishes. **Evolution**, v. 59, p. 1570–1578, 2005.

- Macagno, A.L.M.; Pizzo, A.; Parzer, H.F.; Palestrini, C.; Rolando, A.; Moczek, A.P. Shape - but Not Size - Codivergence between Male and Female Copulatory Structures in *Onthophagus* Beetles. **Plos one**, v. 6, p. 1-10, 2011.
- Maynard Smith J. Parental investment: a prospective analysis. **Animal Behavior**, v. 25, p. 1–9, 1977.
- Maynard Smith J. **Evolution and the Theory of Games**. Cambridge: Cambridge University Press, 1982.
- Mitteroecker, P.; Bookstein, F. The evolutionary role of modularity and integration in the hominoid cranium. **Evolution**, 62, 943–958, 2008.
- Mitteroecker, P. P. ; Gunz, M.; Bernhard, K.; Schaefer; F. L. Bookstein. Comparison of cranial ontogenetic trajectories among great apes and humans. *Journal of Human Evolution*, v. 46, p. 679-698, 2004.
- Mitteroecker, P.; Gunz, M.P.; Windhager, S.; Schaefer, K. A brief review of shape, form, and allometry in geometric morphometrics, with applications to human facial morphology. **Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy**, v. 24, p. 59-66, 2013.
- Monteiro, L.R.; Reis, S.F. **Princípios de Morfometria Geométrica**. Ribeirão Preto: Holos editora, 1999. p.1-189.
- Mori, E.; Mazza, G.; Lovari, S. Sexual Dimorphism. In: Vonk, J.; Shackelford, T.K. (eds.) **Encyclopedia of Animal Cognition and Behavior**. New York: Springer International Publishing, 2017. p. 1-7.
- Munguía-Steyer R.; M. E. Favila; Macías-Ordoñez, R. Brood pumping modulation and the benefits of paternal care in *Abedus breviceps* (Hemiptera: Belostomatidae). **Ethology**, v. 114, p. 693-700, 2008.
- Nieser, N. Toe water bugs (Heteroptera: Nepomorpha) of the Guyana Region. **Stud Fauna Suriname**, v. 16, n. 81, p. 88-128, 1975.
- Obha, Shin-ya; Matsuo, S.; Huynh, T.T.T.; Kudo, Shin-ichi Female mate preference for egg-caring males in the giant water bug *Diplonychus rusticus* (Heteroptera Belostomatidae). *Ethology Ecology and Evolution*, 2018 DOI: 10.1080/03949370.2018.1438517
- Obha, Shin-ya; Okuda, N.; Kudo, Shin-ichi. Sexual selection of male parental care in giant water bugs. *Royal society open science*, n. 3, v. 150720, 2016. DOI: 10.1098/rsos.150720

- Okuda, N.; Fukumori, K.; Yanagisawa, Y. Male ornamentation and its condition-dependence in a paternal mouthbrooding cardinalfish with extraordinary sex roles. **Journal of Ethology**, v. 21, p. 153–159, 2003.
- Peiman, K.S.; Robinson Comparative Analyses of Phenotypic Trait Covariation within and among Populations. **The American Naturalist**, v. 190, n. 4, 451-468, 2017. DOI: <https://doi.org/10.1086/693482>
- Plavcan, J. M. Sexual Size Dimorphism, Canine Dimorphism, and Male-Male Competition in Primates. **Human Nature**, v. 23, n. 1, p. 45-67, 2012. DOI: <https://doi.org/10.1007/s12110-012-9130-3>
- Peters, R.H. The Ecological Implication of Body Size. Cambridge: Cambridge University Press, 1983. p. 329. DOI: <https://doi.org/10.1017/CBO9780511608551>
- Pornprasertmanit, S. A note on effect size for measurement in variance, 2014. Disponível em: <https://cran.r-project.org/web/packages/semTools/vignettes/partialInvariance.pdf>. Acesso em 23 nov. 2017.
- Porto, A.; Shirai, L.T.; Oliveira, F.B.; Marroig, G. Size variation, growth strategies, and the evolution of modularity in the mammalian skull. **Evolution**, 2013. DOI: [doi:10.5061/dryad.4d236](https://doi.org/10.1111/evo.12236)
- R Core Team. R. v.3.5.0 A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, 2018. Vienna, Austria, <http://www.R-project.org/>
- Ribeiro, J. R. I. A review of the species of *Belostoma* Latreille, 1807 (Hemiptera: Heteroptera: Belostomatidae) from the four southeastern Brazilian States. *Zootaxa*, v. 1477, p. 1-70, 2007.
- Ribeiro, J. R. I.; Ohba, Shin-Ia; Pluot-Sigwalt, D.; Stefanello, F.; Bu, W.; Meyin-A-Ebong, S.; Guilbert, E. Phylogenetic analysis and revision of subfamily classification of Belostomatidae genera (Insecta: Heteroptera: Nepomorpha). **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 20, p. 1-41, 2018.
- Roff, D. A. Optimizing development time in a seasonal environment: the ups and downs of clinal variation. **Oecologia**, v. 45, p. 202-208, 1980.
- Rohlf, F.J.; Slice, D. Extensions of the Procrustes Method for the Optimal Super imposition of Landmarks. **Systematic Zoology**, v. 39, p. 40-59, 1990.
- Rohlf, F.J.; Corti, M. The use of partial least-squares to study covariation in shape. **Systematic Biology**, v. 49, p.740-753, 2000.
- Roitberg, E.S. Variation in sexual size dimorphism within a widespread lizard species. In: Fairbairn, D.J.; Blanckenhorn, W.U.; Székely, T. (eds.) **Sex, Size, and Gender Roles**

- Evolutionary Studies of Sexual Size Dimorphism.** New York: Oxford University Press, 2007. p. 27-37.
- Ripley, B.D. Pattern Recognition and Neural Networks. Cambridge: Cambridge University Press, 1996. DOI: <https://doi.org/10.1017/CBO9780511812651>
- Schnack, J. A.; Domizi, E. A.; Estevez, A. L.; Spinelli, G. R. Determinantes ecológicos de la competencia sexual en Belostomatinae. Consideraciones sobre una población de *Belostoma oxyurum* (Dufour) (Hemiptera, Belostomatidae). **Ecosur**, v. 7, n. 13, p. 1-13, 1980.
- Schnack, J.A.; Domizi, E.A.; Estévez, A.L. Comportamiento reproductivo de *Belostoma oxyurum* (Hemiptera: Belostomatidae). **Revista de La Sociedad Entomológica Argentina**, v. 48, p. 121-128, 1990.
- Schnack, J.A.; Estévez, A.L. On the taxonomic status of *Abedus* Stål (Hemiptera, Belostomatidae). **Revista brasileira de entomologia**, v. 34, p. 267-269, 1990.
- Schlichting, C. The Diversity of Complexity. In: Pigliucci, M.; Preston, K. (eds.) **Phenotypic integration** Studying the Ecology and Evolution of Complex Phenotypes. New York: Oxford University Press, 2004. p. 3-17.
- Schuh, R.T.; Slater, J.A. True Bugs of the World (Hemiptera: Heteroptera). **Classification and Natural History**. New York: Cornell University Press, 1995. p. 336.
- Schmidt-Nielsen, K. **Scaling, why is animal size so important?** Cambridge: Cambridge University Press, 1984. p. 256.
- Serrano-Menezes, Martín-Alejandro; Székely Sexual size dimorphism in seabirds: sexual selection, fecundity selection and differential niche-utilisation. **Oikos**, v. 113, n. 3, p. 385-394, 2006. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2006.14246.x>
- Shuker, D. M. Sexual Selection Theory. In: Shuker, D.M; Simmons, L.W. (eds.) **The Evolution of Insect Mating Systems**. Oxford: Oxford University Press, 2014. , p. 20-41.
- Smith, R.L. Brooding behavior of a male water bug, *Belostoma flumineum* (Hemiptera: Belostomatidae). **Journal of the Kansas Entomological Society**, v.49, p. 333-343, 1976a.¶
- Smith, R. L. Male Brooding Behavior of the Water Bug *Abedus herberti* (Hemiptera: Belostomatidae). **Annals of the Entomological Society of America**, v. 69, p. 740-747, 1976b.

- Smith R.L. Evolution of paternal care in the giant water bugs (Heteroptera: Belostomatidae). In: Choe, J.C; Crespi, B.J. (eds.) **The evolution of social behavior in the insects and arachnids**. Cambridge: Cambridge University Press; 1997. p. 16–149.
- Smith, R. L.; Larsen, E. Egg attendance and brooding by males of the giant water bug *Lethocerus medius* (Guerin) in the field (Heteroptera: Belostomatidae). **Journal of Insect Behavior**, v. 6, n. 1, p. 93-106, 1993. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF01049150>
- Sokal, R. R.; Rohlf, F.J. **The Principles and Practice of Statistics in Biological Research**. New York: Biometry, Freeman and Company, 1981.
- Stefanello, F. Variação geográfica na morfologia da genitália em integrantes do gênero *Belostoma* latreille do grupo *bifoveolatum* (Insecta: Heteroptera: Belostomatidae). São Gabriel: Sistema de bibliotecas UNIPAMPA, 2013. p. 115.
- Stearns, S. C. **The Evolution of Life Histories**. Oxford: Oxford Univ. Press, 1992. p. 264.
- Stefanello, F.; Bugs, C.; Stenert, C.; Maltchik, L.; Guilbert, E.; Ribeiro, J.R.I. Integration and modularity in the male genitalia and parameres of *Belostoma* species of *bifoveolatum* group sensu Lauck, 1962 (Insecta, Heteroptera, Belostomatidae). **Zoologischer Anzeiger**, v. 272, p. 25-64, 2018.
- Székely, T.; Lislevand, T.; Figuerola, J. Sexual size dimorphism in birds. In: Fairbairn, D.J.; Blanckenhorn, W.U.; Székely, T. (eds.) **Sex, Size, and Gender Roles Evolutionary Studies of Sexual Size Dimorphism**. New York: Oxford University Press, 2007. p. 27-37.
- Tallamy, D.W. Evolution of exclusive paternal care in arthropods. **Annual Review of Entomology**, v. 46, p. 139–65, 2001.
- Tanaka, S. Allocation of resources to egg production and flight muscle development in a wing dimorphic cricket, *Modicogryllus confirmatus*. **Journal of Insect Physiology**, v. 39, p. 493-498, 1993.
- Thrasher, P.; Reyes, E.; Klug, H. Parental Care and Mate Choice in the Giant Water Bug *Belostoma lutarium*. *Ethology*, v. 121, p. 1018-1029, 2015. DOI: 10.1111/eth.12416
- Theodoridis, S. **Machine Learning** a bayesian and optimization perspective. New York: Elsevier, 2015. p. 1049.
- Tseng, M.; Rowe, L. Sexual dimorphism and allometry in the giant water strider *Gigantometra gigas*. **Canadian Journal of Zoology**, v. 77, p. 923–929, 1999.
- Vahed, K. The function of nuptial feeding in insects: a review of empirical studies. **Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society**, v. 73, p. 43–78, 1998.

- Venkatesan, P. Male Brooding Behavior of *Diplonycus indicus* Venk. & Rao (Hemiptera: Belostomatidae). **Journal of the Kansas Entomological Society**, v. 56, n. 1, 80-87, 1983.
- Venables, W.N.; Ripley, B.D. **Modern Applied Statistics with S**. New York: Springer, 2002. p. 481. ISBN0-387-95457-0
- Wallace, B. Ritualistic combat and allometry. **The American Naturalist**, v. 129, n. 5, p. 775-776, 1987.
- Wong, J.W.Y.; Meunier, J.; Kölliker, M. The evolution of parental care in insects: the roles of ecology, life history and the social environment. **Ecological Entomology**, v. 38, p. 123-137, 2013.
- Zahavi, A. Mate selection — A selection for a handicap. **Journal of Theoretical Biology**, v. 53, p. 205-214, 1997.
- Zelditch, M.L.; Swiderski, D. L.; Sheets, H. D.; Fink, W. L. **Geometric morphometrics for biologists: a primer**. San Diego: Elsevier Academic Press, 2004. p. 443.