

Cyntia Santiago Anjos Duarte

Comportamento sexual de fêmeas de *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae): influência da idade e do tamanho na seleção de parceiros sexuais.

Salvador

2009

Cyntia Santiago Anjos Duarte

Comportamento sexual de fêmeas de *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae): influência da idade e do tamanho na seleção de parceiros sexuais.

Dissertação apresentada ao Instituto de Biologia da Universidade Federal da Bahia, para a obtenção de Título de Mestre em Ecologia e Biomonitoramento.

Orientador(a): Iara Sordi Joachim Bravo

Salvador

2009

Sistema de Bibliotecas - UFBA

Duarte, Cyntia Santiago Anjos.

Comportamento sexual de fêmeas de *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae) : influência da idade e do tamanho na seleção de parceiros sexuais / Cyntia Santiago Anjos Duarte. - 2009.

78 f. : il.

Inclui anexos

Orientadora: Profª. Drª. Iara Sordi Joachim Bravo.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal da Bahia, Instituto de Biologia, Salvador, 2009.

1. Mosca das frutas - Reprodução. 2. Seleção sexual em animais. 3. Comportamento sexual dos animais. I. Bravo, Iara Sordi Joachim. II. Universidade Federal da Bahia. Instituto de Biologia. III. Título.

CDD - 595.774  
CDU - 595.773.4

# Dedicatória

Dedico esse trabalho aos meus pais, Joselita e Orlando,  
Pelo carinho, amor, incentivo e investimento.

## Epígrafe

O temor do Senhor é o princípio da ciência; os loucos desprezam a  
sabedoria e a instrução.

Bíblia Sagrada  
Livro de Provérbios 1.7

## Agradecimentos

Agradeço a minha mãe pelo amor, carinho, orações que me sustentaram ao longo da realização desse trabalho.

Agradeço ao meu pai, que mesmo não estando presente entre nós, foi meu maior incentivador na busca pelo conhecimento, tenho certeza que estaria orgulhoso por essa conquista.

Agradeço ao meu esposo Francisco, por ser meu porto seguro, pelo carinho, paciência, por ter acreditado em mim, apoiado e estimulado a continuar a caminhada.

Agradeço a minha irmã e aos familiares pela compreensão, amor e apoio.

Agradeço aos companheiros do LENI (Laboratório de Ecologia Nutricional de Insetos), àqueles que por lá já passaram e a aqueles que viveram de perto todos meus momentos de ansiedade, tristeza, alívio, cansaço, felicidade... Então, a vocês: Anne, Cris, Tati, Vanessa, Kelly, Fernanda, Paulo, Alberto, Luana, Layla, Shirley, Lenildes, Evla, Francis, eu deixo meu muito, muito obrigada! Sem vocês, tenho certeza que eu não conseguiria!

Agradeço a Prof. Dra. Iara Joachim Bravo pelo exemplo de profissional, pela orientação, amizade e por acreditar em mim e no trabalho desenvolvido.

Agradeço a todos os professores do Programa de pós-graduação em Ecologia e Biomonitoramento do Instituto de Biologia pelas maravilhosas aulas ministradas.

Agradeço a Jussara, secretária da pós-graduação, por ter me orientado nas questões quanto ao mestrado e pela amizade.

Agradeço a todos meus colegas da pós-graduação pela força, carinho e por compartilharem suas vidas comigo ao longo desses 2 anos de trabalho.

Agradeço a Deus, pelo ar que respiro, por me sustentar, esforçar e ajudar, pelas noites de sono revigorantes, por ter permitido que eu realizasse essa dissertação e por ter colocado essas pessoas tão especiais na minha vida.

Agradeço a Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado da Bahia pela concessão da bolsa de mestrado.

Por fim, agradeço a todos os indivíduos de *Ceratitis capitata* que literalmente deram a vida por esse projeto.

## Índice

<b>Introdução geral.....</b>	<b>08</b>
<b>O efeito da idade na variação da preferência da fêmea de <i>Ceratitis capitata</i> (Diptera: Tephritidae) por parceiros sexuais.....</b>	<b>16</b>
<i>Abstract</i> .....	17
Resumo.....	18
1.1. Introdução.....	19
1.2. Material e Métodos .....	21
1.3. Resultados.....	25
1.4. Discussão.....	26
1.5. Referências.....	32
1.6 Figuras.....	37
<b>Influência do tamanho da fêmea de <i>Ceratitis capitata</i> (Diptera: Tephritidae) no comportamento de seleção de parceiros sexuais.....</b>	<b>42</b>
<i>Abstract</i> .....	43
Resumo.....	44
2.1. Introdução.....	45
2.2. Material e Métodos .....	46
2.3. Resultados.....	50
2.4. Discussão.....	50
2.5. Referências.....	54
2.6 Figuras.....	60
<b>Conclusão geral .....</b>	<b>63</b>
<b>Referências bibliográficas da Introdução Geral.....</b>	<b>65</b>
Anexo 1.....	73
Anexo 2.....	76

## Introdução Geral

A teoria da seleção sexual (Darwin, 1871) é um dos temas mais debatidos na biologia. De acordo com Darwin (1871), a seleção sexual é definida como “a vantagem que certos indivíduos têm sobre outros do mesmo sexo e espécie, na exclusiva relação da reprodução”.

A seleção sexual favorece a evolução de dois conjuntos de características que apresentam efeitos sobre a sobrevivência e a escolha de parceiros: as utilizadas em confrontos entre indivíduos do mesmo sexo e/ou aquelas que aumentam a atratividade dos indivíduos pelo sexo oposto (Darwin, 1871). É na probabilidade dessas características contribuírem para o aumento da sobrevivência do indivíduo que se baseia a diferença entre a seleção sexual e a natural (Anderson, 1994; Moller, 1994). As características favorecidas pela seleção sexual tendem a ser progressivamente acentuadas, e devido às vantagens associadas à ocorrência de acasalamento, há uma tendência de que sejam mantidas pela seleção natural. No entanto, a sobrevivência do indivíduo pode ser prejudicada devido ao exagerado aumento desses traços fenotípicos, e, conseqüentemente, a seleção natural atua em direção contrária a sua conservação. O processo de exagero dos traços pode se perpetuar ao longo das gerações e os custos associados podem não mais compensar em termos de sucesso reprodutivo, circunstância que também desfavorece a preservação do traço pela seleção sexual. Desta forma, características que são favorecidas por ambas as forças de seleção são aquelas que conferem benefícios além da sobrevivência, como acasalamento e sucesso reprodutivo (Moller, 2005).

O conflito sexual resulta das diferenças entre os sexos relacionadas aos investimentos parentais exercidos ao longo do processo reprodutivo que afetam diretamente a produção de descendentes de cada indivíduo (Trivers, 1972). Nas



diferenças associadas aos investimentos quanto ao aporte de recursos doados ao zigoto, por cada um dos sexos, encontra-se um forte argumento no qual se baseia a teoria da seleção sexual. Deste modo, devido às pressões divergentes sofridas pelos sexos com relação ao emprego desses recursos, Parker *et al.* (1972) sugeriram que a evolução favoreceu dois tipos de gametas: (i) os gametas pequenos e móveis, que são menos custosos energeticamente – microgametas – sendo produzido em grande quantidade; e (ii) os gametas grandes, nutritivos e imóveis, com maior custo energético – macrogametas – que são produzidos em menor quantidade. Sendo assim, a partir do surgimento da reprodução sexual anisogâmica, que envolve esses dois tipos de gametas, emergiram as distintas estratégias reprodutivas dos sexos com a finalidade de maximizar o “fitness” individual (Anderson, 1994; Krebs & Davies, 1996).

De modo geral, as fêmeas investem mais do que os machos em outras formas de cuidados. Nas espécies em que existe cuidado parental, as fêmeas exercem ações como a defesa da prole contra predadores e a obtenção de alimento e de abrigo (Alcock, 2005). Desta forma, quando comparadas aos machos, as fêmeas apresentam um alto investimento parental, e devido aos altos custos envolvidos na produção de poucos gametas, apresentam um baixo potencial reprodutivo (Alcock, 2005). Então, para maximizar seu *fitness* as fêmeas selecionam os parceiros mais fortes e exuberantes e, os machos, que apresentam um menor custo reprodutivo, tentam inseminar o maior número possível de fêmeas. Essas diferentes estratégias reprodutivas apresentadas pelos sexos sofrem pressões seletivas distintas (Alcock & Gwynne, 1991). Nos machos, que competem entre si pelo acesso às fêmeas, com o objetivo de alcançarem o acasalamento, atua a seleção intrasexual. As fêmeas estão submetidas à seleção intersexual, que influencia na sua capacidade de escolha de parceiros. Estas selecionam de modo geral os machos que apresentam caracteres mais vistosos, realizam exhibições

mais elaboradas de corte ou dominam sítios favoráveis de acasalamento (Anderson, 1994).

As fêmeas podem alcançar benefícios diretos e indiretos pela escolha de parceiros (Kirkpatrick & Ryan, 1991). Dentre os benefícios diretos, o aumento da fecundidade pode ser garantido pela escolha de parceiros que podem prover recursos para ela e para a prole ou que a auxiliem no cuidado com a progênie. Ao rejeitar machos doentes, as fêmeas evitam contrair doenças e/ou parasitas (benefício direto), além de alcançar possíveis benefícios indiretos para a prole, que podem adquirir os genes de resistência do progenitor (Kirkpatrick & Ryan, 1991; Reynolds & Gross, 1990).

A avaliação de muitos machos frequentemente é um das etapas da escolha de parceiros (Janetos, 1980) e esta atividade pode gerar muitos custos para a fêmea. A procura das fêmeas por certos tipos de macho pode resultar no aumento do risco de predação, perda de potenciais parceiros para competidoras, além de grandes gastos de tempo e energia (Reynolds & Gross, 1990). Estes custos tendem a ser maiores quando o tipo do macho preferido é menos freqüente na população.

Apesar de alguns trabalhos discutirem uma possível evolução dos custos associados à preferência da fêmea (Pomiankowski *et al.*, 1991; Iawasa *et al.*, 1991), a maioria dos estudos sobre a seleção sexual enfoca as características ou estratégias utilizadas pelo macho que influenciam na expressão da preferência destas (Blay & Yuval, 1997; Evans *et al.*, 2004; Kaspi *et al.*, 2000; Loyau *et al.*, 2005; Loyau *et al.*, 2007). Como a escolha da fêmea por parceiros pode gerar custos e benefícios, trabalhos que investiguem quais os aspectos de sua condição intrínseca interferem nessa escolha são muito relevantes. Fatores como a idade (Gray, 1999; Moore & Moore 2001; Uetz & Norton 2007), experiência da fêmea (Kodric-Brown & Nicoletto, 2001; Hebets, 2003; Hebets & Vink, 2007), condição nutricional (Hebets *et al.*, 2008) e carga de parasitas

(Lopez, 1999; Pfennig & Tinsley, 2002) podem afetar essa etapa do processo reprodutivo. Assim, a importância em se considerar a influência dos fatores intrínsecos da fêmea no processo de seleção de parceiros relaciona-se a possibilidade de que a expressão dessa preferência seja relativa, ou seja, de acordo com a condição de fêmea. Portanto, se algumas fêmeas são capazes de avaliar melhor os custos do que outras haverá uma tendência de diminuir a uniformidade da escolha (Gray, 1999).

Apesar do grande número de pesquisas enfocando o comportamento sexual da espécie *Ceratitis capitata* (Wiedemann, 1824) (Diptera: Tephritidae) pouco se conhece sobre o papel da fêmea na determinação da falha ou do sucesso de uma corte (Yuval & Hendrichs, 2000). Essa espécie, também conhecida como mosca-do-mediterrâneo, é freqüentemente citada na literatura como uma das mais importantes pragas agrícolas do mundo. Do ponto de vista econômico, a ocorrência desta mosca tem gerado prejuízos significativos à fruticultura nacional por restringir a comercialização ao mercado externo, além de provocar aumento no custo de produção (MAPA, 2007).

O gênero *Ceratitis* é composto por aproximadamente 65 espécies, que ocorrem principalmente na África tropical (Zucchi, 2000). No Brasil a espécie *Ceratitis capitata* é a única representante. Introduzida no início do século XX teve sua presença registrada pela primeira vez por Ihering em 1901 (Mariconi & Iba, 1955). Devido a sua facilidade adaptativa a climas diversos, a mosca-do-mediterrâneo é considerada uma espécie cosmopolita. Além dessa importante característica, a *C. capitata* apresenta outras particularidades que proporcionaram sua ampla dispersão e adaptação, como: mais de uma geração anual (multivoltínea) e utilização de hospedeiros de espécies vegetais não-relacionadas (polífaga). Sendo assim, essa espécie tem sido amplamente estudada com a finalidade de se estabelecer métodos de controle eficazes e de baixo impacto ao meio ambiente (Sugayama & Malavasi, 2000; Carvalho *et al.*, 2000)

Devido à maior conscientização sobre os riscos da utilização de agrotóxicos e da crescente demanda do mercado nacional e internacional por alimentos saudáveis, técnicas que possibilitem a expansão da fruticultura nacional sem a utilização de agroquímicos têm sido aplicadas. Dentre elas, destaca-se a técnica do inseto estéril (TIE) (Knippling, 1955), a qual é usada em muitas partes do mundo (Hendricks *et al.*, 1995, Hendricks *et al.*, 2002). Esta técnica consiste das seguintes etapas: (i) criação em massa do inseto em questão (*C. capitata*); (ii) esterilização do macho por irradiação; (iii) liberação de uma grande quantidade de insetos estéreis (Knippling, 1955). Desta forma, os machos estéreis, criados em laboratório, competem com machos selvagens pela corte e acasalamento com as fêmeas selvagens. Uma vez alcançada a cópula com o macho estéril garante-se a postura de ovos inviáveis pelas fêmeas (Briceño *et al.* 2007).

A técnica do inseto estéril (TIE) já tem sido aplicada no Brasil, mais especificamente, no pólo da fruticultura irrigada do nordeste (Vale do São Francisco - Juazeiro/BA). O programa, denominado Moscamed Brasil é uma estratégia do governo brasileiro que tem o objetivo de reduzir significativamente as barreiras fitossanitárias no mercado internacional de frutas nos próximos anos (Malavasi *et al.*, 2007). Deste modo, um amplo conhecimento sobre o comportamento reprodutivo dessa espécie é necessário para o êxito deste tipo de programa de controle (Sugayama & Malavasi, 2000; Carvalho *et al.* 2000; Walder, 2000).

Muitos trabalhos que investigam o comportamento sexual da mosca do Mediterrâneo, *Ceratitis capitata*, abordam aspectos relacionados ao seu sistema de acasalamento, conhecido como “lek” (Arita & Kaneshiro, 1989, Hendrichs & Hendrichs, 1990, Whittier *et al.* 1992). De modo geral, no “lek”, os machos agrupam-se e cada um deles defende um pequeno território onde realizam exibições de corte para atrair a atenção das fêmeas (Féron, 1962, Prokopy & Hendrichs, 1979, Arita &

Kaneshiro, 1989; Hoglund & Alatalo, 1995). Nessas agregações os machos não têm como objetivo a defesa de recursos ou fêmeas (Hoglund & Alatalo, 1995). Esse sistema de acasalamento caracteriza-se pela alta variação no sucesso de cópula dos machos. As fêmeas discriminam entre os participantes do “lek” e copulam com o macho melhor sucedido (Whittier *et al.*, 1992; Whittier *et al.*, 1994).

A maioria dos trabalhos tem investigado quais características dos machos são importantes na determinação da escolha de parceiro realizada pela fêmea (Blay & Yuval, 1997; Kaspi *et al.*, 2000; Churcuill-Stanland *et al.*, 1986; Orozco & Lopez, 1993; Rodriguero *et al.*, 2002; Norry *et al.*, 1999). O tamanho e a nutrição do macho são aspectos aparentemente importantes, mas, os resultados dos trabalhos ainda são controversos. Alguns autores têm demonstrado que machos maiores e/ou alimentados com proteína são preferidos pelas fêmeas (Churchill-Stanland *et al.* 1986; Blay & Yuval, 1997; Taylor & Yuval 1999), enquanto outros demonstram não haver influência de um ou de outro fator (Arita & Kaneshiro 1988; Whittier *et al.* 1994; Whittier & Kaneshiro 1995; Shelly & Kennelly 2002; Shelly & McInnis 2003). Outros parâmetros como idade (Papadopoulos *et al.* 1998), características morfométricas (Rodriguero *et al.* 2002), assimetria flutuante da seta supra-orbital (Hunt *et al.* 1998; Hunt *et al.* 2004), comprimento do olho (Norry *et al.*, 1999) também têm sido cogitados como importantes para sucesso diferencial entre os machos. Apesar do grande número de estudos investigando o tema, até o momento não se sabe com clareza se o sucesso de cópula do macho depende exclusivamente de suas características. Portanto, é de fundamental importância reconhecer como e quais as características das fêmeas interferem no processo de escolha de parceiro.

A análise da corte é outra abordagem que tem sido empregada na avaliação do sucesso reprodutivo dos machos de *C. capitata*. A sequência básica de eventos foi

descrita inicialmente por Féron (1962) e revisada por Eberhard (2000) e incluem estágios de sinalização química, movimentos distintos de vibração das asas, além de rápidos movimentos de balanço de cabeça. Trabalhos recentes têm avaliado os sons produzidos durante os estágios de vibração das asas (Briceño & Eberhard, 2000), ângulos formados entre macho e fêmea durante a corte (Briceño & Eberhard, 2002a) e estimulação tátil realizada pelo macho com auxílio da arista (Briceño & Eberhard, 2002b). Movimentos de resposta das fêmeas aos passos de corte realizados pelo macho também têm sido descritos (Briceño *et al.* 1996, Briceño & Eberhard 1998), embora a análise desses movimentos não tenha sido o objetivo principal dos trabalhos.

Grande parte dos trabalhos que envolvem o comportamento sexual de fêmeas de *C. capitata* está relacionada à ocorrência de recópula em condições de laboratório (Katiyar & Ramirez, 1970; Nakagawa *et al.*, 1971; Bloem *et al.*, 1993; Shelly e Kennelly, 2002) ou de campo (McInnis, 1993; Yuval *et al.*, 1996; Vera *et al.*, 2003) duração de cópula e a estocagem de esperma (Whittier *et al.* 1992; Taylor *et al.*, 2000; Taylor *et al.*, 2001). Entretanto, pouco se sabe sobre a influência da resposta da fêmea a corte dos machos, e se fatores extrínsecos ao macho, como as condições inerentes a fêmea, poderiam afetar a escolha desta. Logo, trabalhos que investiguem como é regulada a receptividade da fêmea apresentam uma abordagem muito relevante e ajudarão a esclarecer porque algumas cortes são bem sucedidas e outras não.

Veículo para qual o artigo 1 será submetido:

Revista: Journal of Insect Behavior

O efeito da idade na variação da preferência da fêmea de *Ceratitits capitata* (Diptera: Tephritidae) por parceiros sexuais.

Cyntia Santiago Anjos Duarte<sup>1,3</sup> e Iara Sordi Joachim-Bravo<sup>2,4</sup>.

<sup>1,2</sup> Departamento de Biologia Geral, Instituto de Biologia, Universidade Federal da Bahia. Salvador, Bahia.

<sup>3</sup> [cyntiasa@oi.com.br](mailto:cyntiasa@oi.com.br)

<sup>4</sup> Endereço: Rua Barão de Geremoabo, s/n. Campus Universitário de Ondina, Salvador, Bahia. CEP:40.170-290. e-mail: [iara\\_bravo@yahoo.com.br](mailto:iara_bravo@yahoo.com.br). Tel: (71) 3283-6545.



Abstract - Although studies about females mating preference are based on the idea of unanimity of choice by some characteristic of the male, changes in that behavior have been reported. It was tested the influence of the age of *Ceratitis capitata* females in the mating choice, the acceptance of different ages males courtship and the effect of age of both sexes in the total length of courtship and behavioral units held by males. The results showed that: (1) females of 04 and 12 days preferred younger males, (2) females of 20 days are less selective, (3) the acceptance of court was not influenced by age of the male or by the duration of behavioral units of court; (4) only the duration of the continuous vibration of the wing was affected by age of both sexes.

KEY WORDS. Reproductive behaviour, fruit fly, sexual selection, mate choice.

Resumo - Apesar de estudos sobre a seleção de parceiros sexuais basearem-se na idéia de unanimidade de escolha por determinadas características do macho, variações nesse comportamento têm sido relatadas. Testou-se a influência da idade das fêmeas de *Ceratitis capitata* na seleção de parceiros sexuais, na aceitação da corte de machos de diferentes idades e, também, o efeito da idade dos dois sexos na duração total da corte e das unidades comportamentais realizadas pelos machos. Os resultados demonstraram que: (1) fêmeas de 04 e 12 dias preferiram machos mais novos; (2) fêmeas de 20 dias são menos seletivas; (3) a aceitação de corte não foi influenciada pela idade do macho nem pela duração das unidades comportamentais de corte; (4) somente a duração da “vibração contínua das asas” foi afetada pela idade de ambos os sexos.

**PALAVRAS-CHAVES.** Comportamento reprodutivo, moscas-das-frutas, seleção sexual, escolha de parceiros.

## Introdução

A preferência de acasalamento das fêmeas é um mecanismo da seleção sexual que favorece a evolução de caracteres extravagantes que aumentam a atratividade dos machos (Darwin, 1871). A habilidade de discriminação e escolha de parceiros pelas fêmeas é altamente acentuada nas espécies que apresentam sistema de acasalamento não baseado na oferta de recursos, denominado 'lek'. Esse sistema de acasalamento encontrado em muitas espécies de vertebrados e invertebrados (Hoglund & Alatalo, 1995) possibilita uma melhor avaliação pelas fêmeas dos machos disponíveis. Recentes estudos têm sugerido que o 'lek' oportuniza além de possíveis benefícios indiretos, associados aos recursos genéticos doados a prole (hipótese dos 'bons genes' ou o modelo de 'Fisher'), benefícios diretos, relacionados ao aumento da fecundidade e sobrevivência da fêmea (Kirkpatrick & Ryan, 1991; Reynolds & Gross, 1990). Apesar de menos evidentes, os benefícios diretos podem estar associados a: garantia de fecundação, segurança de cópulas com menor risco de interrupção, além de uma menor probabilidade de adquirirem doenças (revisado por Reynolds & Gross, 1990).

A evolução da preferência da fêmea pode ser resultado de um balanço entre os custos e benefícios envolvidos nesse processo. Como no 'lek' a avaliação de muitos machos frequentemente é uma das etapas da escolha de parceiros (Janetos, 1980) esta atividade pode gerar muitos custos para a fêmea. A procura das fêmeas por certos tipos de macho pode resultar no aumento do risco de predação, perda de potenciais parceiros para competidoras, além de grandes gastos de tempo e energia (Reynolds & Gross, 1990).

Entre os insetos, a ordem Diptera apresenta a maioria dos exemplos do sistema de acasalamento em 'lek', destacando-se a família Tephritidae (Hoglund & Alatalo, 1995; Shelly & Whittier, 1997). Esse sistema de acasalamento é apresentado pela

espécie *Ceratitis capitata* (Wiedemann, 1824) (Diptera: Tephritidae) e caracteriza-se pela alta variação no sucesso de cópula dos machos. Os participantes do 'lek' iniciam o comportamento sexual liberando feromônio, possibilitando a atração das fêmeas aos locais de exibição comportamental. Com a aproximação destas, os machos realizam uma sequência de eventos que inclui movimentos distintos de vibração das asas frequentemente entremeados por sinais químicos e sonoros, além de rápidos movimentos de balanço de cabeça (Féron, 1962; revisado por Eberhard, 2000). As fêmeas discriminam entre os participantes do 'lek' e copulam com o macho melhor sucedido (Whittier *et al.*, 1992; Whittier *et al.*, 1994).

A maioria dos estudos sobre o comportamento de preferência de acasalamento das fêmeas baseia-se na hipótese de que estas apresentam uma unanimidade de escolha por determinadas características do macho, e que esta preferência se mantém ao longo da vida (Anderson, 1994). Porém, atualmente, considerando a análise dos custos e benefícios envolvidos no processo de escolha, variações no comportamento associadas às características intrínsecas das fêmeas têm sido relatadas (Kodric-Brown & Nicoletto 2001; Hebets *et al.* 2008; Pfennig & Tinsley 2002; Lynch *et al.* 2006; Gray, 1999; Moore & Moore 2001). Uma possível consequência da variação na escolha das fêmeas associa-se a uma maior amplitude nas características dos machos, gerando um mecanismo de manutenção do polimorfismo das mesmas na população (Jennions & Petrie, 1997).

Assim, a idade da fêmea destaca-se como um importante parâmetro na alteração do comportamento de escolha devido às variações apresentadas no esforço reprodutivo decorrentes do envelhecimento. Após atingirem a maturidade sexual e iniciarem as atividades reprodutivas, os indivíduos incorrem em um acentuado desgaste fisiológico e o esforço reprodutivo tende a aumentar a cada episódio de procriação devido ao

progressivo declínio do valor reprodutivo (Stearns, 1992). Sendo assim, a idade do indivíduo pode ser determinante na alocação de recursos entre os eventos reprodutivos atuais e futuros (Caswell, 2001).

O presente estudo teve como objetivo testar as seguintes hipóteses: (1) se existe diferença na escolha de parceiros sexual realizada por fêmeas de *C. capitata* de diferentes idades; (2) se a aceitação de corte das fêmeas de diferentes idades é influenciada pela idade do macho e/ou pela duração das unidades comportamentais de corte, e; (3) e se a idade do macho e/ou da fêmea influencia a duração total da corte e das unidades comportamentais.

## Material e Métodos

### Origem e manutenção das moscas

Foram utilizadas moscas da espécie *C. capitata* provenientes de uma linhagem de laboratório mantida há doze anos no Laboratório de Ecologia Nutricional de Insetos (LENI) do Departamento de Biologia Geral do Instituto de Biologia (UFBA), na qual são adicionadas regularmente moscas selvagens obtidas de amêndoas (*Terminalia catappa*) e carambolas (*Averrhoa carambola*) infestadas. A manutenção dessa linhagem seguiu a metodologia de Zucoloto (1987). As dietas utilizadas para imaturos e adultos foram as descritas por Carvalho *et al.* (1998) e Zucoloto *et al.* (1979), respectivamente.

Moscas recém-emergidas (até 24h após a emergência) foram separadas por sexo e mantidas em gaiolas plásticas (16x11x10cm) com o mesmo tratamento oferecido à criação mantida no laboratório até atingirem as seguintes idades testadas nos experimentos: 04,12 e 20 dias.

### Teste de seleção de parceiros sexuais em laboratório

A montagem dos testes foi feita apenas com moscas maduras sexualmente, de acordo com a seguinte metodologia: uma fêmea de uma das idades testadas foi colocada em um pote plástico (4,6cm de diâmetro e 2,7cm de altura) e exposta simultaneamente a três machos, um de cada idade testada. Esse procedimento foi repetido para cada tipo de fêmea, totalizando 270 fêmeas acasaladas (90 de cada tratamento). Todos os machos colocados nos potes plásticos foram previamente marcados no tórax com tinta atóxica de diferentes cores (verde escuro, verde claro e azul) para distinção entre os diferentes grupos. Em cada repetição as cores foram alternadas entre os grupos.

Os registros de cópula foram feitos, a cada 05 minutos, das 8:00 as 15:00 h, por dois dias consecutivos. Observada a cópula, o casal era retirado do pote plástico cuidadosamente com auxílio de um tubo de ensaio e a cor do macho era identificada com o auxílio de um estereomicroscópio. Ao final do primeiro dia de testes as fêmeas eram retiradas dos potes experimentais, para que não houvesse cópula após o período das observações. Estas só eram recolocadas no início do segundo dia dos testes.

Todos os experimentos foram conduzidos à temperatura de  $25\pm 1^{\circ}\text{C}$ , 70-80% de umidade relativa e fotofase de 12 horas.

### Teste de seleção de parceiros sexuais em gaiola de campo.

As montagens dos testes ocorreram de novembro de 2007 a fevereiro de 2009, no Campus de Ondina da Universidade Federal da Bahia, Salvador, Bahia, Brasil. Cinquenta fêmeas provenientes de uma das idades testadas foram introduzidas juntamente com cento e cinquenta machos (cinquenta de cada idade testada) em uma gaiola de campo (2,30X1,50X2,30m) revestida de tela e contendo duas árvores de pitanga (*Eugenia uniflora*) medindo em média 33 cm de diâmetro de copa e 46 cm de

altura, dispostas sobre bancos de madeira de 60cm de altura. Os machos de cada grupo de idade foram marcados previamente com diferentes cores (verde escuro, verde claro e azul) para identificação. As cores de cada grupo foram alternadas a cada repetição. Durante o experimento uma solução de açúcar embebida em chumaços de algodão foi disponibilizada. A ocorrência de cópulas foi monitorada a cada 05 minutos, das 8:00 as 12:00h, durante 1 dia. Após a retirada do casal em cópula observava-se a cor do macho e retirava-se um macho de cada um dos outros grupos (Silva Neto, 2007). Este procedimento teve como objetivo manter na gaiola uma proporção equivalente de machos de diferentes idades. Foram realizadas 5 repetições com gerações alternadas, para cada idade de fêmea testada. Os dados de temperatura, umidade e luminosidade foram registrados para cada repetição.

Teste de aceitação de corte dos machos de diferentes idades pelas fêmeas: filmagem em laboratório.

Experimentos com auxílio de filmagens foram realizados para avaliar: (i) se a aceitação de corte do macho pela fêmea é influenciada pela idade e/ou pela duração das unidades comportamentais de corte; (ii) e se a idade do macho e/ou da fêmea influencia a duração das unidades comportamentais de corte.

Neste experimento foram utilizados machos e fêmeas de duas idades, 04 e 20 dias. A montagem dos testes foi realizada de acordo com a seguinte metodologia: um casal de moscas foi solto em uma caixa de vidro (9X7X9cm) contendo como substrato para a ocorrência das interações sexuais uma folha de pitanga colada em sua superfície superior (Briceño *et al.* 2007a com modificações). Foram realizadas todas as combinações entre machos e fêmeas de diferentes idades.

O comportamento de cada casal era filmado durante 30 minutos, 30 frames/s com o auxílio de câmeras de filmagem (sistema digital de gravação simultânea DVR),

posicionadas sob a caixa de vidro, iluminada com luz artificial. As imagens foram capturadas pelo programa Eagle Vision Pro versão 4.1. Foram realizadas filmagens simultâneas utilizando 4 câmeras (modelo Tecvoz). Todas as filmagens foram iniciadas as 8:00h, finalizado o primeiro lote de filmagens de 30 min, iniciava-se outro, e assim sucessivamente até 12:00h.

Foram analisadas as durações (em segundos) das seguintes unidades comportamentais de corte: (i) vibração contínua das asas (VCA); (ii) vibração intermitente das asas (VIA); (iii) balanço de cabeça (BC) e; (iv) o tempo total de corte (TTC) desde a vibração contínua das asas até a tentativa de montagem da fêmea (ver descrições em Briceño *et al.* 2007a).

Durante a análise das filmagens foram tomadas as seguintes decisões tendo como base o trabalho de Briceño & Eberhard, (2000): todas as cortes que sucederam no salto do macho sobre a fêmea e resultaram em cópula foram consideradas como bem sucedidas; porém, aquelas que não resultaram em cópula foram avaliadas como sem sucesso.

Com a finalidade de evitar pseudoreplicação, apenas uma corte por macho foi analisada. Quando houve aceitação da fêmea, a corte que levou ao acasalamento foi analisada; e quando não houve aceitação da fêmea, a 1ª sequência completa de comportamento, desde a emissão de feromônio, VCA, VIA, BC até a tentativa de salto do macho sobre a fêmea foi analisada. Cada animal foi filmado apenas uma vez. Exceto para os experimentos envolvendo fêmeas de 20 dias expostas aos machos de 04 dias para os quais foram efetuadas 23 réplicas, os demais tratamentos apresentaram 26 réplicas, totalizando 101 réplicas (filmagens).



Análise Estatística.

O teste do qui-quadrado foi empregado no experimento de escolha de parceiros em laboratório. Nos ensaios em gaiola de campo foi empregado o teste ANOVA (one-way) e as comparações par a par foram realizadas com auxílio do teste de Tukey-Kramer. Violada a pressuposição de homogeneidade das variâncias, o teste não-paramétrico Kruskal-Wallis foi então utilizado e, as comparações entre os pares foram realizadas pelo teste de Dunn's. Todas essas análises foram realizadas com auxílio do programa GraphPad SOFTWARE (Inc., San Diego California USA, versão 3.00, 1997).

Análises de regressão logística foram executadas, para cada idade de fêmea utilizada nos ensaios de filmagem de laboratório, com a finalidade de avaliar o efeito da idade do macho e da duração total da corte e de todas as unidades comportamentais na probabilidade de acasalamento (0= não ocorrência; 1= ocorrência). Para testar o possível efeito da idade do macho e/ou da fêmea na duração total da corte e de todas as unidades comportamentais foi utilizado o modelo linear geral multivariado (GLM). Essas análises foram realizadas com a assistência do programa estatístico SPSS for Windows (versão 16.0, 2007).

A normalidade dos dados foi avaliada através do teste Kolmogorov-Smirnov, e a homocedasticidade através do teste de Bartlett. Todos os testes estatísticos foram realizados utilizando-se  $\alpha = 0,05$ .

### Resultados

Nos experimentos de escolha de parceiros em laboratório (Fig. 1), as fêmeas de 04 e 12 dias demonstraram comportamento similar apresentando uma preferência hierárquica (machos: 04 dias > 12 dias > 20 dias) (Teste do qui-quadrado, fêmea de 04 dias:  $X^2=13,900$ ,  $df=1$ ,  $p=0,0002$ ; fêmea de 12 dias:  $X^2=8,804$ ,  $df=1$ ,  $p=0,003$ ). Porém, fêmeas de 20 dias não demonstraram preferência significante por nenhum grupo das

idades de machos (Teste do qui-quadrado, fêmea de 20 dias:  $X^2=3,285$ ,  $df=1$ ,  $p=0,0699$ ).

Nos testes de gaiola de campo (Fig. 2), ficou evidenciado que as fêmeas de 04 dias exibem preferência por parceiros (Teste ANOVA one-way,  $p=0,0013$ ). Estas preteriram os machos de 20 dias em relação aos machos de 04 e 12 dias, porém não fizeram distinção entre os últimos. De modo similar aos experimentos de laboratório, as fêmeas de 12 dias mantiveram a preferência por machos mais novos (Teste ANOVA one-way,  $p=0,0005$ ). Em adição, machos de 04 dias foram sempre preferidos em relação aos demais, porém não foi constatado nenhum tipo de preferência quando comparados machos de 12 e 20 dias. Em gaiola de campo, as fêmeas de 20 dias exibiram alguma preferência (Teste Kruskal-Wallis,  $p=0,0093$ ). Quando comparados os grupos de machos, ficou evidenciado que apenas os machos de 04 dias são escolhidos em relação aos machos de 20 dias.

Os resultados dos testes de comportamento de corte revelaram que a idade do macho e a duração das unidades comportamentais de corte não influenciaram significativamente a probabilidade de aceitação da fêmea, independente a que grupo de fêmeas o macho estava exposto (Tabela I). Com relação ao efeito da idade do macho e/ou da fêmea na duração total da corte e de todas as unidades comportamentais (Tabela II), apenas a VCA e o TTC apresentaram diferença estatística, quando as idades foram analisadas isoladamente.

### Discussão

A vantagem das moscas mais jovens, de 04 e 12 dias, em relação às de 20 dias pode ter sido motivada pela alta propensividade para o acasalamento na fase inicial da vida do adulto, estando de acordo com as evidências apresentadas por Liedo *et al.* (2002) para moscas virgens originadas de uma linhagem de laboratório. Esta relação entre os

resultados sugere a existência de uma pré-disposição fisiológica para o acasalamento para os indivíduos de 04 e 12 dias de ambos os sexos, conduzindo a uma efetiva pressão seletiva durante a escolha de parceiros evidenciada no presente estudo.

De modo geral, fêmeas mais velhas demonstraram uma sensível perda da capacidade discriminatória entre os machos testados. Este fato também foi observado em estudos com diferentes espécies, podendo-se citar os trabalhos de: Gray (1999) (*Acheta domesticus*, Insecta: Orthoptera), Kodric-Brown & Nicoletto (2001) (*Poecilia reticulata*, Actinopterygii: Cyprinodontiformes), Moore & Moore (2001) (*Nauphoeta cinerea*, Insecta: Blattaria), Mautz & Sakaluk (2008) (*Acheta domesticu*, Insecta: Orthoptera). A diminuição da sensibilidade de discriminação das fêmeas mais velhas (20 dias), pode estar associada a um declínio da sua performance e 'fitness' devido ao processo de senescência (Ricklefs, 1998; Finch & Austad, 2001, Gavrilov & Gavrilova, 2002). A avaliação dos potenciais parceiros realizada pelas fêmeas certamente envolve os estímulos químicos, visuais e acústicos exibidos pelos machos de *C. capitata* durante o comportamento reprodutivo. Assim, com a diminuição da expectativa de vida e conseqüente redução da possibilidade de encontrar novos parceiros, a limitação na discriminação destes estímulos poderia estar relacionada a uma resposta adaptativa associada a uma plausível vantagem evolutiva de alcançar, ao menos, um acasalamento. Considerando a ocorrência desse evento, as fêmeas estariam obtendo benefícios ao garantir que seu genótipo seja transmitido para uma prole viável.

A sensível perda da capacidade discriminatória das fêmeas de 20 dias afetou principalmente, em gaiola de campo, a distinção entre machos de idades mais próximas (machos de 04 dias vs. machos de 12 dias e machos de 12 dias vs. machos de 20 dias). Embora a seleção de parceiros realizada pelas fêmeas de 20 dias, nos testes de laboratório não ter implicado em diferença significativa, estas apresentaram uma

tendência de preferência pelos machos de 04 dias, que representaram 46,7% dos machos escolhidos. Esse fato pode ser resultado de uma acentuada vantagem de desempenho dos machos mais novos. Desta forma, pode-se inferir que a discriminação entre os machos de 04 dias e 20 dias se manteve em laboratório e em gaiola de campo para todas as fêmeas. A preferência das fêmeas por machos mais novos também foi relatada por Silva-Neto (no prelo), que utilizou uma linhagem mantida em laboratório há 20 anos.

A discriminação das fêmeas preterindo machos mais velhos também tem sido relatada em outras espécies. Trabalhos como os de Jones *et al.* (2000) com *Lutzomyia longipalpis* (Insecta: Diptera) e o de Richard *et al.* (2005) com *Lacerta vivipara* (Reptilia: Squamata) demonstraram que as fêmeas que não acasalaram com machos velhos beneficiaram-se do aumento da viabilidade da prole. Considerando que a reprodução gera custos para o indivíduo e que existe um balanço, ao longo da vida, entre os investimentos reprodutivos e os componentes de manutenção do organismo (Futuyma, 1998), conclui-se que o acasalamento com machos mais velhos pode gerar potencialmente mais custos que benefícios para as fêmeas. Esses custos podem estar relacionados, por exemplo, a acumulação de mutações durante a divisão mitótica da linhagem de células germinativa desses machos (Hansen & Price, 1995; Hansen & Price, 1999). Essas mutações podem se acumular ao longo da vida e diminuir a qualidade genética dos gametas produzidos, conseqüentemente reduzindo a viabilidade da prole. Apesar do presente estudo não envolver a análise da viabilidade da prole, e considerando que as mutações nas células germinativas não são expressas no fenótipo do portador, a idade do macho torna-se o único parâmetro acessível para que as fêmeas possam avaliar a existência dessas mutações (Hansen & Price, 1995). Possivelmente, machos mais velhos liberam menos feromônio e/ou realizam exibições de corte menos

vigorosas, comportamentos que podem permitir a fêmea fazer inferências sobre a idade do possível parceiro sexual.

Embora, nos experimentos de laboratório as fêmeas de 04 e 12 dias tenham apresentado uma preferência hierárquica, nos teste de gaiola de campo a discriminação do macho de 12 dias em relação aos demais foi prejudicada. Estes não eram distinguidos dos machos mais novos quando expostos as fêmeas de 04 dias e dos mais velhos quando expostos as fêmeas de 12 e 20 dias. Como nas gaiolas de campo há possibilidade de distribuição dos machos em “leks”, a diminuição da suscetibilidade dos machos de 12 dias serem discriminados, pode estar relacionada a duas hipóteses que tentam elucidar a evolução do sistema de acasalamento em “lek”. A primeira refere-se à hipótese dos “hotshots”, considerando que os machos diferem em qualidade (idade), machos de qualidade inferior se agrupariam ao redor dos melhores machos (hotshots), aumentando a probabilidade de serem escolhidos (Field *et al.*, 2002). A outra suposição é relacionada à ‘preferência da fêmea’. Como na gaiola de campo as fêmeas estão rodeadas de coespecíficas, a pressão de competição no momento da escolha de parceiro pode diminuir o rigor de seleção. Se o macho de melhor qualidade já tiver sido escolhido por uma das fêmeas, as outras deverão avaliar os custos associados à escolha de um macho dentre aqueles que restaram no “lek”, com os custos de deslocamento, avaliação de outras agregações e competição com coespecíficos por parceiros (Field *et al.* 2002).

Observou-se nesse trabalho que a aceitação da corte do macho pela fêmea é independente da idade de ambos os sexos e da duração das unidades comportamentais avaliadas. Possivelmente duas situações concomitantes foram preponderantes para que esse resultado fosse encontrado. Primeiro, as moscas foram mantidas virgens até o dia dos testes. Segundo, nos experimentos realizados com auxílio de filmagens foram

utilizados apenas um macho e uma fêmea por caixa experimental, resultando na impossibilidade da escolha de parceiros. Sendo assim, pode-se interpretar que as fêmeas poderiam estar aceitando copular indiscriminadamente.

Apesar das diferenças nas abordagens, a análise da variação na duração da corte e das unidades comportamentais já foi alvo de outros trabalhos (Briceño & Eberhard, 1998; Briceño *et al.* 2007a; Briceño *et al.* 2007b). No presente estudo, a duração das unidades comportamentais avaliadas executadas pelos machos de uma população híbrida de laboratório não influenciou a aceitação das cortes pelas fêmeas. Esses resultados são análogos com aqueles encontrados por Briceño & Eberhard (2000) para uma população de laboratório.

Os resultados do atual estudo revelam que a idade dos machos e das fêmeas afetou significativamente a duração total da corte e da vibração contínua das asas, mesmo com o alto desvio padrão encontrado nas análises. Os machos de 04 dias demoram mais realizando a VCA, e conseqüentemente apresentaram cortes mais longas, independente da idade das fêmeas a que foram expostos. Uma explicação plausível pode estar relacionada à degradação da fisiologia do indivíduo ao longo do tempo. Cortes mais longas são energeticamente mais custosas, e podem ser utilizadas pelas fêmeas como um indicador do vigor físico dos machos disponíveis. Logo após atingirem a maturidade sexual, os machos de *C. capitata*, mesmo na ausência das fêmeas, iniciam a liberação de feromônio, já que este comportamento tem a finalidade de atraí-las para os sítios de corte. Como a realização dessa atividade requer uma alta demanda energética (Warburg & Yuval, 1997), torna-se necessária a alocação de recursos para que seja executada. A utilização dessas reservas energéticas, ao longo do tempo, pelos machos de 20 dias, acaba indisponibilizando-as para investimentos no

reparo somático, conseqüentemente acentuando o desgaste fisiológico e acelerando o envelhecimento (Kirkwood & Austad, 2000).

Ao analisarmos as médias de duração do 1º passo da corte (VCA) é notório que a duração do mesmo também foi influenciada pelo comportamento da fêmea. Houve uma tendência de machos de 04 e 20 dias realizarem o movimento de VCA mais prolongado quando expostos às fêmeas de 20 dias. Uma explicação é que fêmeas dessa idade poderiam estar perdendo a capacidade seletiva e, portanto, demorariam mais tempo para avaliar a qualidade do macho, em razão da já citada deterioração da fisiologia do organismo. Fêmeas de *C. capitata*, ainda que virgens, apresentam desgaste fisiológico gerado pela energia empregada na atividade de oviposição (Chapman *et al.*, 1998). Apesar de não ter sido alvo de avaliação do atual estudo, a resposta de corte das fêmeas pode ser um fator de influência na duração dos passos da corte. Alguns trabalhos como os de Briceño *et al.* (1996) e Briceño & Eberhard (1998) tem listado alguns comportamentos realizado pelas fêmeas correlatados com um aumento da probabilidade que o macho pule sobre ela. É importante salientar, que no presente estudo, a VCA é o passo de corte mais prolongado, e por se tratar do primeiro movimento realizado pode ter sido imprescindível para uma avaliação da qualidade do macho e determinar a continuação da seqüência dos passos posteriores.

Os resultados deste estudo sugerem que a escolha de parceiros pode sofrer variação com a idade da fêmea, tendo uma importante aplicação nos estudos de seleção sexual, uma vez que influencia na manutenção do polimorfismo das características dos machos. Além do mais, revelam a necessidade da execução de trabalhos que ao avaliarem o comportamento de corte de machos os relacionem as respostas de diferentes fêmeas. Deste modo, a partir da indicação que a duração da corte não influenciou o sucesso ou o fracasso das mesmas, surgem novas perspectivas de pesquisas que

abordem quais parâmetros da corte motivam a preferência das fêmeas por machos mais novos.

#### Agradecimentos

À FAPESB (Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado da Bahia) pela bolsa concedida ao primeiro autor (termo de outorga nº BOL1068/2007).

#### Referências

- Anderson, M. (1994). *Sexual Selection*, Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Briceño, R. D., and Eberhard, W. G. (2000). Possible Fisherian Changes in Female Mate-Choice Criteria in a Mass-Reared Strain of *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* **93(2)**: 343-345.
- Briceño, R. D., and Eberhard, W. G. (1998). Medfly courtship duration: a sexually selected reaction norm changed by crowding. *Ethol. Ecol. & Evol.* **10**: 369-382.
- Briceño, R. D., Eberhard, W. G., and Shelly, T. (2007b). Male courtship behavior in *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae) that have received aromatherapy with ginger root oil. *Fla. Entomol.* **90(1)**: 175- 179.
- Briceño, R. D., Eberhard, W. G., Vilard, J., Cayol, J.P, and Shelly, T. (2007a). Courtship behavior of different wild strains of *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae). *Fla. Entomol.* **90(1)**: 15-18.
- Briceño, R. D., Ramos, D., and Eberhard, W. G. (1996). Courtship behavior of male medflies (*Ceratitis capitata*; Diptera:Tephritidae) in captivity. *Fla. Entomol.* **79**: 1-15.
- Carvalho, R. S., Nascimento, A. S., and Matrangolo, W. J. (1998). Metodologia de criação do parasitóide exótico *Diachasmimorpha longicaudata* (Hymenoptera: Braconidae, visando estudos em laboratório e em campo. Circular Técnica EMBRAPA. Nº 30, 16pp.



- Caswell, H. 2001. *Matrix Population Models. Construction, analysis and interpretation*, 2nd edn. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Chapman, T., Miyatake, T., Smith, H. K., and Partridge, L. (1998). Interactions of mating, egg production and death rates in female of the Mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata*. *Proc. R. Soc. Lond. B.* **265**: 1879-1894.
- Darwin, C. (1871). *The descent of man, and selection in relation to sex*. London: Murray.
- Eberhard, W. G. (2000). Sexual behavior and sexual selection in the medfly, *Ceratitis capitata*. In: Aluja, M. and Norrbom, A. (eds.), *Fruit flies (Tephritidae): phylogeny and evolution of behavior*. CRC Press, Boca Raton, FL. pp. 459-489.
- Féron, M. (1962). L'instinct de reproduction chez la mouche Méditerranéenne des fruits *Ceratitis capitata* Wied. (Diptera Trypetidae). Comportement sexuel. - Comportement de ponte. *Rev. Pat. Veg. Entomol. Veg.* **41**: 1-129.
- Field, S. A.; Kaspi, R., and Yuval, B. (2002). Why do calling medflies (Diptera: Tephritidae) cluster? Assessing the empirical evidence for models of medfly lek evolution. *Fla. Entomol.* **85(1)**: 63-72.
- Finch, C. E., and Austad, S. N. (2001). History and prospects: symposium on organisms with slow aging. *Exp. Gerontol.* **36**: 593-597.
- Futuyma, D. J. (1998). *Evolutionary biology*. Sinauer. Sunderland.
- Gavrilov, L. A., and Gavrilova, N. S. (2002). Evolutionary theories of aging and longevity. *The Scientific World Journal.* **2**: 339-356.
- Gray, D. A. (1999). Intrinsic factors affecting female choice in House Crickets: time cost, female age, nutritional condition, body size, and size-relative reproductive investment. *J. Insect Behav.* **12 (5)**: 691-700.
- Hansen, T. F., and Price, D. K. (1995). Good genes and old age: Do old mates provide superior genes? *J. Evol. Biol.* **8**: 759-778.

- Hansen, T. F., and Price, D. K. (1999). Age- and sex-distribution of the mutation load. *Genetica*. **106**: 251-262.
- Hebets, E. A., Wesson, J., and Shamble, P. S. (2008). Diet influences mate choice selectivity in adult female wolf spiders. *Anim. Behav.* **76**: 355-363.
- Höglund, J., and Alatalo, R. (1995). *Leks*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Janetos, A. C. 1980. Strategies of female mate choice: A Theoretical analysis. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **7**: 107-112.
- Jennions, MD., and Petrie, M. (1997). Variation in mate choice and mating preferences: a review of causes and consequences. *Biol. Rev. Camb. Phil. Soc.* **72**: 283-327.
- Jones, T. M., Balmford, A., and Quinnell, R. J. (2000). Adaptive female choice for middle-age mates in a lekking sandfly. *Proc. R. Soc. Lond. B.* **267**: 681-686.
- Kirkpatrick, M. and Ryan, M. J. (1991). The evolution of mating preferences and the paradox of the lek. *Nature*. **350**: 33-38.
- Kirkwood, T. B. L., and Austad, S. N. (2000). Why do we age? *Nature*. **408**: 233-238.
- Kodric-Brown, A. and Nicoletto, P. F. (2001). Age and experience affect female choice in the guppy (*Poecilia reticulata*). *Am. Nat.* **157**: 316-323.
- Liedo, P., Leon, E., Barrios, M. I., Valle-Mora, J. F., and Ibarra, G. (2002). Effect of age on the mating propensity of the mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae). *Fla. Entomol.* **85**: 94-101.
- Lynch, K. S., Rand, A. S., Ryan, M.J., and Wilezynski, W. (2006). Hormonal state influences aspects of female mate choice in the Tungara frog (*Physalaemus pustulosos*). *Horm. Behav.* **49**: 450-457.

- Mautz, B. S., and Sakaluk, S. K. (2008). The effects of age and previous mating experience on pre- and post-copulatory mate choice in female house crickets (*Acheta domesticus* L.). *J. Insect Behav.* **21**: 203-212.
- Moore, P. J., and Moore, A. J. (2001). Reproductive aging and mating: the ticking of the biological clock in female cockroaches. *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A.* **98**: 9171-9176.
- Pfennig, K. S., and Tinsley, R. C. (2002). Different mate preferences by parasitized and unparasitized females potentially reduces sexual selection. *J. Evol. Biol.* **15**: 399-406.
- Reynolds, J. D., and Gross, M. R. (1990). Costs and benefits of female mate choice: is there a lek paradox? *Am. Nat.* **136**: 230-243.
- Richard, M., Lecomte, J., Fraipont, M., and Clobert, J. (2005). Age-specific mating strategies and reproductive senescence. *Mol. Ecol.* **14**: 3147-3155.
- Ricklefs, R. E. (1998). Evolutionary theories of aging: confirmation of a fundamental prediction, with implications for the genetic basis and evolution of life span. *Am. Nat.* **152**: 24-44.
- Shelly, T. E., and Whittier, T. S. (1997). Lek behaviour of insects. In Crespi, B. and Choe, J. C. (eds.), *The evolution of mating systems in insects and Arachnids*. Cambridge Press, Cambridge, UK, pp. 273-293.
- Silva-Neto, A. M. 2007. Efeito do tamanho, da alimentação na fase adulta e da idade no sucesso de cópula de machos de *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae). Dissertação de mestrado do programa de pós-graduação em ecologia e biomonitoramento, Universidade Federal da Bahia. Salvador-Ba.
- Silva-Neto, A. M., Dias, V. S., and Joachim-Bravo, I. S. no prelo. Escolha de parceiros para acasalamento em *Ceratitis capitata* Wiedmann (Diptera:Tephritidae): influência do envelhecimento dos machos no seu sucesso de cópula. *Neotropical Entomology*.

- Stearns, S. C. 1992. The evolution of life histories. Oxford University Press, Oxford.
- Warburg, M.S., and Yuval, B. (1997). Effects of energetic reserves on behavior patterns of Mediterranean fruit flies (Diptera: Tephritidae). *Oecologia*. **112**: 314-319.
- Whittier, T. S., Kaneshiro, K. Y., and Prescott, L. D. (1992). Mating behavior of Mediterranean fruit flies (Diptera: Tephritidae) in a natural environment. *Ann. Entomol. Soc. Am.* **85**: 214-218.
- Whittier, T. S., Nam, F. Y., Shelly, T. E., and Kaneshiro, K. Y. (1994). Male courtship success and female discrimination in the Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae). *J. Insect Behav.* **7**: 159-170.
- Zucoloto, F. S. (1987). Feeding habits of *Ceratitidis capitata*: can larvae recognize a nutritional effective diet? *J. Insect. Physiol.* **33**: 349-353.
- Zucoloto, F. S., Puschel, S., and Message, C. M. (1979). Valor nutritivo de algumas dietas artificiais para *Anastrepha obliqua* (Diptera: Tephritidae). *Boletim de zoologia São Paulo*. **4**: 75-80.

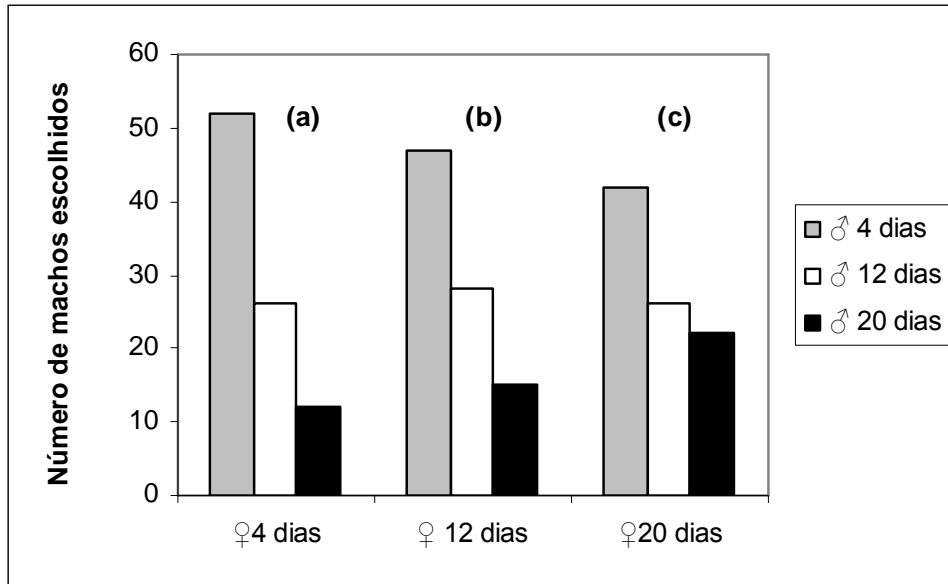


Figura 1. Influência da idade da fêmea na seleção de parceiros sexuais em laboratório. **(a)** Fêmeas de 04 dias: machos 04 dias > 12 dias > 20 dias ( $p=0,0002$ ). **(b)** Fêmeas de 12 dias: machos 04 dias > 12 dias > 20 dias ( $p=0,003$ ). **(c)** Fêmeas de 20 dias ( $p=0,0699$ ). Teste do qui-quadrado,  $\alpha = 0,05$ .  $N= 90$  para cada idade de fêmea.

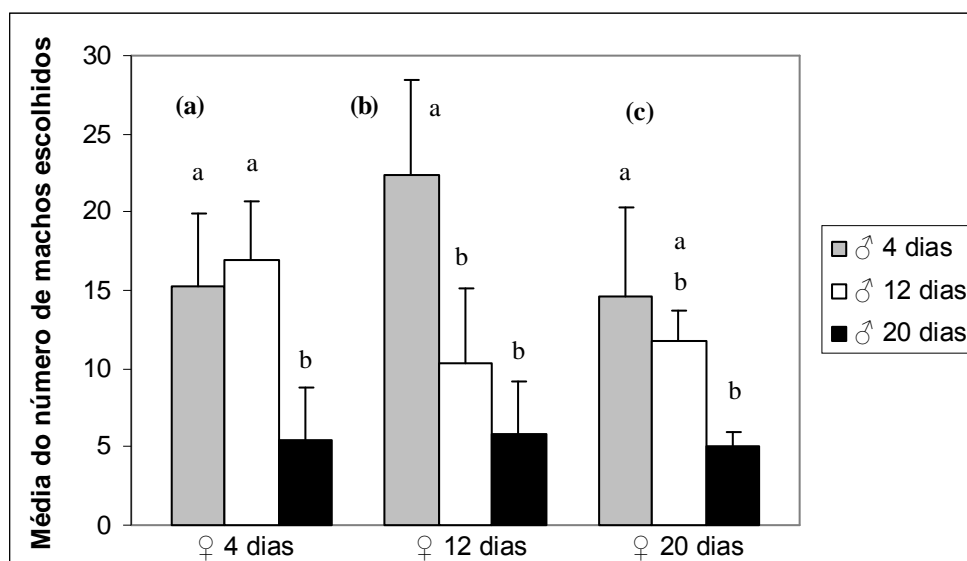


Figura 2. Influência da idade da fêmea na seleção de parceiros sexuais em gaiola de campo. **(a)** Fêmea de 04 dias (Teste de comparação múltipla de Tukey-Kramer). **(b)** Fêmea de 12 dias (Teste de comparação múltipla de Tukey-Kramer). **(c)** Fêmea de 20 dias (Teste de comparação múltipla de Dunn). Estão representadas as médias e desvios padrão de 5 repetições. Barras para uma mesma idade de fêmea seguida por letras distintas são significativamente diferentes.  $\alpha = 0,05$ .

Tabela I. Efeito da idade dos machos e da duração dos passos de corte na probabilidade de acasalamento das fêmeas de diferentes idades.

	<b>Variáveis</b>	$\chi^2$	<b>g.l</b>	<b>P</b>
♀ 4 dias	VCA	0,084	1	0,773
	VIA	0,210	1	0,647
	BC	0,491	1	0,483
	Idade do macho	0,207	1	0,649
♀ 20 dias	VCA	0,265	1	0,606
	VIA	0,127	1	0,722
	BC	1,497	1	0,221
	Idade do macho	0,167	1	0,682

(abreviações: VCA - vibração contínua das asas; VIA - vibração intermitente das asas;

BC - balanço de cabeça; g.l - graus de liberdade). Teste de regressão logística,  $\alpha = 0,05$ .

Tabela II. Efeito da idade do macho e/ou da fêmea na duração total da corte e de cada uma das unidades comportamentais.

		<b>F</b>	<b>g.l</b>	<b>P</b>
Idade da fêmea	BC	0,162	1	0,688
	VIA	0,108	1	0,743
	VCA	4,423	1	0,038*
	TTC	4,164	1	0,044*
Idade do macho	BC	0,007	1	0,934
	VIA	0,108	1	0,743
	VCA	5,429	1	0,022*
	TTC	4,882	1	0,029*
Interação das idades do macho e da fêmea	BC	0,249	1	0,619
	VIA	0,828	1	0,365
	VCA	0,359	1	0,551
	TTC	0,067	1	0,796

(abreviações: VCA - vibração contínua das asas; VIA - vibração intermitente das asas; BC - balanço de cabeça; TTC - tempo total de corte; g.l - graus de liberdade). Modelo linear geral multivariado,  $\alpha = 0,05$ .



Veículo para qual o artigo 2 será submetido:

Revista : Revista Brasileira de Entomologia.

Influência do tamanho da fêmea de *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae) no comportamento de seleção de parceiros sexuais.

Cyntia Santiago Anjos<sup>1,2</sup> & Iara Sordi Joachim-Bravo<sup>1,3</sup>

1. Universidade Federal da Bahia, Instituto de Biologia, Departamento de Biologia Geral. R. Barão do Geremoabo s/n, Campus Universitário de Ondina, Salvador, BA. 40170-290.
2. [cyntiasa@oi.com.br](mailto:cyntiasa@oi.com.br)
3. [ibravo@ufba.br](mailto:ibravo@ufba.br).

**ABSTRACT - Influence of the size of the female *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae) in the mate choice behavior.** Most studies on sexual behavior of the species *Ceratitis capitata* focuses on determining which characteristics of the male influence the success of copulation. Little is known about the importance of the characteristics of females in determining this process. In this study was investigated the influence of female size on mating choice of different size males. The experiments were performed with a colony maintained in the laboratory for fifteen years with occasional introduction of wild flies. The adults of different sizes (large and small) were obtained from the diet of two groups of larvae with different concentrations of protein (7,0 g brewer's yeast /100 ml of water - high protein, 3,0 g brewer's yeast /100 ml of water - low protein). Mating choice tests were conducted in laboratory and field cage where large and small females were exposed simultaneously to the two different sizes males. The results show that both in laboratory tests and in the field cage, large and small females prefer to mate with large males. The data are discussed as the possible benefits to females associated with choice of large males.

**KEY WORDS.** Insects, fruit fly, nutrition, sexual selection, size of the body.

**RESUMO- Influência do tamanho da fêmea de *Ceratitis capitata* (Diptera:**

**Tephritidae) no comportamento de seleção de parceiros sexuais.** A maior parte dos estudos sobre o comportamento sexual da espécie *Ceratitis capitata* concentra-se em determinar quais características dos machos influenciam o seu sucesso de cópula. Pouco se sabe sobre a importância das características das fêmeas na determinação desse processo. Nesse estudo investigou-se a influência do tamanho da fêmea na seleção de parceiros sexuais de diferentes tamanhos. Os experimentos foram realizados com uma colônia mantida em laboratório por quinze anos com ocasional introdução de moscas selvagens. Os indivíduos adultos de diferentes tamanhos (grandes e pequenos) foram obtidos a partir da alimentação de dois grupos de larvas com diferentes concentrações de proteína (7,0 g de lêvedo/100 ml de água – alto teor protéico, 3,0 g - de lêvedo/100 ml de água – baixo teor protéico). Os testes de seleção de parceiro sexual foram conduzidos em laboratório e em gaiola de campo onde fêmeas grandes ou pequenas foram expostas simultaneamente a machos dos dois grupos de tamanhos. Os resultados encontrados revelam que tanto nos testes de laboratório como nos de gaiola de campo, fêmeas grandes e pequenas preferem acasalar com os machos grandes. Os dados são discutidos quanto as possíveis vantagens para as fêmeas associadas à escolha de machos de maior tamanho corporal.

**PALAVRAS-CHAVES.** Insetos, moscas-das-frutas, nutrição, seleção sexual, tamanho do corpo.

## Introdução

A mosca-das-frutas *Ceratitis capitata* (Wiedemann 1824) é frequentemente referida na literatura como uma das mais importantes pragas agrícolas do mundo (Liquido *et al.* 1990). Por apresentar um grande potencial de dispersão e adaptação, essa espécie tem sido amplamente estudada com a finalidade de se estabelecer métodos de controle eficazes e de baixo impacto ao meio ambiente (Sugayama & Malavasi 2000; Carvalho *et al.* 2000).

Dentre os métodos de controle populacional, destaca-se a técnica do inseto estéril (TIE) (Knipling 1955), utilizada em várias partes do mundo (Hendricks *et al.* 1995, 2002). Uma das etapas de aplicação da técnica consiste na liberação na natureza de uma grande quantidade de machos estéreis criados em laboratório que competirão com machos selvagens pela corte e acasalamento com as fêmeas selvagens.

Apesar do grande número de pesquisas enfocando o comportamento sexual da espécie *C. capitata* (revisado por Eberhard 2000) ainda existem várias controvérsias sobre quais seriam os principais fatores que influenciam o processo de escolha de parceiros realizado pelas fêmeas. Os estudos, de modo geral, investigam quais parâmetros dos machos são responsáveis pelo seu sucesso de acasalamento (Arita & Kaneshiro 1988; Whittier *et al.* 1994; Whittier & Kaneshiro 1995; Blay & Yuval 1997; Norry *et al.* 1999; Taylor & Yuval 1999; Rodriguero *et al.* 2002; Shelly & McInnis 2003; Hunt *et al.* 2004), no entanto, até o momento não se sabe com clareza se a ocorrência desse evento depende exclusivamente de suas características. Sendo assim, com a finalidade de se esclarecer porque algumas cortes são bem sucedidas e outras não, torna-se importante a realização de trabalhos que investiguem a influência de fatores extrínsecos ao macho, como as condições inerentes a fêmea.

Um dos fatores que pode influenciar os eventos reprodutivos de escolha de parceiro e sucesso de acasalamento é o tamanho do corpo (Anderson 1994). Esta característica é determinada por fatores genéticos e ambientais (Nijhout 2003), destacando-se dentre estes últimos, a importância da nutrição. Sabe-se que as necessidades nutricionais de uma espécie de inseto não são constantes e variam ao longo do ciclo de vida do indivíduo (Zucoloto 2000), sendo necessária uma alimentação nutricionalmente eficiente para o adequado crescimento e manutenção dos tecidos (Slansky & Scriber 1985). Nos insetos, a ingestão de proteínas durante a fase imatura provoca significantes conseqüências para a fase adulta, podendo afetar dentre outros parâmetros a produção de feromônio (Ferro & Zucoloto 1989); percepção olfatória (Nakagawa *et al.* 1994); produção de óvulos no período de pré-oviposição pelas fêmeas (Cangussu & Zucoloto 1997); e o tamanho do corpo (Dadd 1985; Cangussu & Zucoloto 1997).

Visto que a qualidade nutricional do alimento ingerido durante a fase larval pode influenciar o tamanho corporal do adulto de *C. capitata*, o objetivo desse estudo foi verificar se a escolha de parceiros sexuais pelas fêmeas varia em função do seu próprio tamanho e/ou do tamanho do macho.

## Material e Métodos

Origem e manutenção da população.

O trabalho foi realizado com moscas da espécie *C. capitata* provenientes de uma linhagem híbrida mantida há quinze anos no Laboratório de Ecologia Nutricional de Insetos (LENI) do Instituto de Biologia da UFBA, com introdução freqüente de indivíduos selvagens, obtidos a partir de amêndoas (*Terminalia catappa*) e carambolas (*Averrhoa carambola*) infestadas. A manutenção dessa população seguiu a metodologia

de Zucoloto (1987). Na fase imatura foi utilizada uma dieta segundo Carvalho *et al.* (1998) e na fase adulta de acordo com Zucoloto *et al.* (1979).

A obtenção de indivíduos adultos de diferentes tamanhos foi um pré-requisito para a realização dos experimentos. Para isso dois grupos de larvas foram criados em dietas conforme Zucoloto *et al.* (1979), que diferiam quanto à concentração de lêvedo (fonte de proteína): 7,0g de lêvedo por 100ml de água (dieta de alta concentração protéica – A/P) e 3,0g de lêvedo por 100ml de água (dieta de baixa concentração protéica - B/P). Ao longo do artigo, fêmeas e machos provenientes da dieta de alta concentração protéica serão denominados de ‘maiores’ e aqueles derivados da dieta de baixa concentração protéica serão chamados de ‘menores’.

Com o objetivo de impedir que as larvas mantidas na dieta B/P pudessem compensar o déficit protéico através do aumento do período da fase larval e atingisse um tamanho maior, estas foram retiradas da dieta após 07 dias da eclosão (Silva-Neto 2007), tempo médio observado para a duração do estágio larval dos imaturos criados nas dietas adequadas nutricionalmente. Tal metodologia simula o que provavelmente ocorre na natureza, quando larvas se alimentam de frutos nutricionalmente distintos e estão limitadas pelo ciclo de maturação e queda dos mesmos.

Na fase adulta, todas as moscas receberam a mesma alimentação utilizada na criação. Os indivíduos utilizados nos experimentos foram separados por sexo, após 24h da emergência e mantidos em gaiolas plásticas (16x11x10cm) até atingirem a maturidade sexual por quatro ou oito dias, respectivamente, se provenientes da dieta A/P ou B/P. Esse procedimento foi realizado com a finalidade de utilizar nos experimentos apenas indivíduos sexualmente maduros. Observações preliminares indicaram que a maturação sexual é mais tardia nos indivíduos alimentados com a dieta B/P (início de corte dos machos e recepção de cópula pelas fêmeas ocorre após

aproximadamente 06-07 dias da emergência) em relação aos alimentados com a dieta A/P (03-04 dias). Antes de cada experimento, os machos de cada dieta foram marcados no tórax com tinta atóxica de diferentes cores (azul e verde escuro), para identificação do grupo de origem. As cores foram alternadas em cada repetição.

Teste de seleção de parceiros sexuais em laboratório.

Os testes foram conduzidos conforme o seguinte procedimento: uma fêmea oriunda da dieta B/P ou A/P foi colocada em um pote plástico (4,6 cm de diâmetro e 2,7 cm de altura) e exposta simultaneamente a um macho de cada tipo de dieta, totalizando 192 fêmeas acasaladas (96 de cada tratamento).

As observações para registro de cópulas foi realizado a cada 05 min, das 8:00 às 15:00h, por dois dias consecutivos. Verificada a ocorrência da cópula, o casal era retirado do pote experimental com auxílio de um tubo de ensaio e o macho identificado com o auxílio de um estereomicroscópio. Após o término da cópula, o casal era fixado em álcool a 70% para que fosse efetuada a estimativa do corpo dos indivíduos a partir da medição da asa direita (distância entre a nervura R4+5 a m-cu) (Zucoloto 1987). Quando não havia ocorrência de cópulas no primeiro dia, as moscas eram separadas por sexo e mantidas com alimentação e água até o início do período de observação do segundo dia.

Os machos que não foram escolhidos pelas fêmeas também foram fixados para a realização das medidas biométricas. Todos os testes foram realizados à  $25\pm 1^\circ\text{C}$  e umidade relativa de 70%.



Teste de seleção de parceiros sexuais em gaiola de campo.

Para avaliar se o comportamento seletivo das fêmeas era influenciado pelas condições de laboratório foram realizados experimentos em um ambiente mais próximo do natural.

As montagens dos testes ocorreram de novembro de 2007 a fevereiro de 2009, no Campus de Ondina da Universidade Federal da Bahia, Salvador/Bahia, em uma em uma gaiola de campo (2,30X1,50X2,30m) revestida de tela e contendo duas árvores de pitanga (*Eugenia uniflora*) (média das medidas das árvores: 33cm de diâmetro da copa e 46cm de altura), dispostas sobre bancos de madeira de 60cm de altura. Cinquenta fêmeas sexualmente maduras provenientes de um dos tipos de dieta foram introduzidas na gaiola juntamente com cem machos (cinquenta de cada dieta), sexualmente maduros e previamente marcados com diferentes cores. A ocorrência de cópulas foi monitorada a cada cinco minutos, das 8:00 às 12:00h, durante 1 dia. Após a retirada do casal em cópula observava-se a cor do macho e retirava-se um macho do grupo oposto (Silva-Neto 2007). Este procedimento teve como objetivo manter na gaiola uma proporção equivalente de machos procedentes dos diferentes tipos de dieta. Foram realizadas 5 repetições com gerações alternadas, para cada tamanho de fêmea testado. Os dados de temperatura, umidade e luminosidade foram registrados para cada repetição. Durante o experimento uma solução de açúcar embebida em chumaços de algodão foi disponibilizada aos adultos.

Análise Estatística.

O teste Kolmogorov-Smirnov foi utilizado para testar a normalidade dos dados, e a homogeneidade das variâncias foi verificada pelo teste de Bartlett. No experimento de escolha de parceiros em laboratório foi utilizado o teste do qui-quadrado. O teste t

não-pareado foi empregado nos ensaios de escolha de parceiros em gaiola de campo. Para confirmar a diferença de tamanho entre os indivíduos utilizados nos experimentos de laboratório e de gaiola de campo foi utilizado o teste não-paramétrico de Kruskal-Wallis e as comparações entre os pares foram realizadas pelo teste de Dunn.

Todos os testes estatísticos foram realizados com o auxílio do programa GraphPad SOFTWARE (Inc., San Diego California USA, versão 3.00, 1997), utilizando  $\alpha = 0,05$ .

### Resultados

Nos testes de escolha de parceiros em laboratório (Fig. 1), fêmeas grandes e pequenas preferiram copular com machos grandes em relação aos machos pequenos (fêmeas grandes:  $X^2 = 33,820$ ,  $df=1$ ,  $p < 0,0001$ ; fêmeas pequenas;  $X^2 = 4.843$ ,  $df=1$ ,  $p = 0,0278$ , teste do qui-quadrado).

Nos experimentos de escolha de parceiros sexual em gaiola de campo (Fig. 2) as fêmeas grandes e pequenas mantiveram a tendência dos testes em laboratório preferindo machos grandes aos pequenos (fêmeas grandes:  $p < 0,0001$ ; fêmeas pequenas:  $p = 0,0389$ , teste t não-pareado).

Através das medidas biométricas foi possível constatar a diferença de tamanho entre machos e fêmeas oriundos das distintas dietas nos testes em laboratório e em gaiola de campo (Tabela I). Quando criados em uma mesma dieta, as fêmeas são 0,10-0,15 mm maiores que os machos e essa relação se manteve para as fêmeas oriundas de ambas as dietas utilizadas (Tabela I).

### Discussão

O requerimento de proteínas pelos insetos relaciona-se com o pleno desenvolvimento de funções mínimas, tais como, reprodução e crescimento (Hagen *et al.*, 1984; Dadd 1985), salientado que a construção de tecidos ocorre principalmente

durante a fase imatura (Dadd 1985; Slansky & Scriber 1985). Para a espécie *Ceratitidis capitata*, a deficiência na ingestão de proteína na fase imatura provoca redução tanto na emergência dos adultos como no tamanho das fêmeas, além da diminuição da produção de óvulos no período de pré-oviposição (Cangussu & Zucoloto, 1997).

No presente estudo os imaturos de *C. capitata* foram alimentados com diferentes concentrações protéicas, e conseqüentemente, as fêmeas que emergiram desses distintos regimes alimentares apresentaram tamanhos variados. Sendo assim, esperava-se que essas em decorrência de suas condições intrínsecas específicas, manifestassem diferenças quanto a escolha de parceiros sexuais. Uma das hipóteses era que fêmeas maiores fossem mais seletivas quanto à escolha de parceiros. Nessa espécie, independentemente da concentração de proteína da dieta oferecida para os indivíduos durante a fase larval, as fêmeas apresentam um tamanho corporal maior do que o dos machos quando alimentados com a mesma dieta (Plácido-Silva *et al.*, 2005). Esse padrão de dimorfismo sexual caracterizado pela ocorrência de fêmeas de tamanho maior é comum entre os invertebrados e associa-se as vantagens nas taxas de fecundidade das fêmeas com o aumento do tamanho absoluto do corpo (Darwin 1871; Anderson 1994). Considerando que fêmeas grandes apresentam maiores benefícios quanto às taxas de fecundidade em relação as pequenas, pode-se supor que seria vantajoso para as primeiras serem mais rigorosas na seleção de parceiros. Outra hipótese era que a escolha da fêmea fosse influenciada pelo tamanho da fêmea relativo ao tamanho dos machos aos quais ela foi exposta. Esse efeito da relação entre o tamanho de fêmeas e de machos na preferência de acasalamento já foi observado por Beeler *et al.*, (2002) com o besouro *Nicrophorus orbicollis*. No trabalho, os autores verificaram que apesar de uma tendência geral de preferência por machos maiores, machos pequenos foram preferidos quando as fêmeas também eram pequenas. Entretanto, nenhuma das hipóteses

mencionadas foi corroborada pelo presente estudo e independentemente do seu tamanho corporal, as fêmeas escolheram os maiores machos.

Embora não exista um consenso, como demonstrado em alguns trabalhos (ver Singer 1982; Arita & Kaneshiro 1988; Anhof 1992), fêmeas de vários insetos acasalam preferencialmente com machos maiores (Thornhill & Alcock 1983). Em *C. capitata*, Whittier & Kaneshiro (1995) sugeriram que as fêmeas parecem não discriminar entre os machos com base na variação de tamanho, visto que esses autores não encontraram nenhuma correlação entre o tamanho do macho e seu sucesso copulatório. Entretanto, em outros estudos realizados em laboratório machos maiores apresentaram uma frequência maior de cópula (Blay & Yuval 1997; Taylor & Yuval 1999), possivelmente relacionado ao fato das fêmeas os preferirem. Vantagens de machos maiores, tanto selvagens quanto os criados em laboratório, também têm sido relatadas em estudos em gaiolas de campo (Rodríguez *et al.* 2002; Silva-Neto 2007).

O tamanho corporal dos indivíduos é afetado por fatores genéticos e ambientais (Nijhout 2003), e pode ser um indicador para as fêmeas das boas condições dos machos associadas a maiores chances de sobrevivência (Anderson 1994). Os machos de *C. capitata* produzem um conjunto de sinais visuais, químicos e sonoros energeticamente custosos durante as exibições de corte (Féron 1962; Whittier *et al.* 1994; Eberhard 2000) que podem ser utilizados pela fêmea para reconhecimento da qualidade do parceiro em potencial. Sendo assim, machos maiores podem apresentar maior vigor na execução dos movimentos de corte, ou podem se diferenciar dos machos menores pela quantidade e/ou qualidade do feromônio emitido durante a atividade de chamamento. Fêmeas acasaladas com machos maiores podem ter como vantagem a garantia de benefícios indiretos associados à qualidade genética do progenitor. O material genético doado pelo macho para a fecundação do ovo permitiria a geração de uma prole

apresentando um tamanho corporal maior e as conseqüentes vantagens reprodutivas associadas a essa condição, condizendo com o modelo de Fisher (1930) (Anderson, 1994).

Em outras espécies têm sido relatados benefícios diretos, promovendo o aumento do tamanho dos ovos (Fox *et al.* 1995) e da fecundidade das fêmeas (Fox *et al.* 1995; Aluja *et. al.* 2008) quando essas acasalam com machos maiores. Essas vantagens podem estar associadas à possibilidade do macho de maior tamanho corporal em fornecer maiores quantidades de espermatozoides possibilitando um aumento no número de fertilizações, hipótese que pode ser corroborada pelo trabalho de Taylor & Yuval (1999). Segundo esses autores, acasalamentos envolvendo machos maiores e alimentados com proteína são mais prováveis em alcançar a estocagem de esperma, e esse estoque envolve volumes maiores. As fêmeas de *C. capitata*, ao acasalarem com machos maiores, também poderiam se beneficiar da absorção de maiores volumes de nutrientes presentes no sêmen (Yuval *et al.* 1996). A maioria do sêmen ejaculado não alcança as espermatecas e pode ser então absorvido pelo organismo da fêmea, funcionando como um presente nupcial (Whittier & Kaneshiro 1991; Yuval *et al.* 1996).

Apesar das evidentes vantagens no acasalamento com machos maiores, o comportamento aparentemente similar de fêmeas de diferentes tamanhos, demonstrado neste estudo, pode ter sido causado por fatores distintos. Como discutido por Taylor & Yuval (1999), alguns machos de insetos apresentam vantagens em combate relacionadas a um maior tamanho corporal, assim como apresentam um aumento nas reservas energéticas quando se alimentam com proteína. Considerando tais benefícios, conseqüentemente, outra interpretação é que as fêmeas pequenas podem não ter selecionado o macho maior, mas simplesmente não ter conseguido escapar da tentativa de cópula realizada por esse macho, já que essas fêmeas provavelmente ofereceriam

menos resistência (Solinas & Nuzzaci 1984). Como as fêmeas alimentadas com dieta B/P eram sempre menores que os machos oriundos da dieta A/P, estes podem ter sido mais fortes para segurar a fêmea, forçando a cópula. A mesma situação provavelmente não ocorreu com as fêmeas alimentadas com a dieta A/P, pois essas eram sempre maiores que os machos procedentes da mesma dieta.

Os resultados obtidos no presente estudo geram importantes considerações que devem ser observadas na manutenção das criações para a aplicação da técnica do inseto estéril. Sugere-se um maior rigor na observância das concentrações das substâncias primárias e secundárias utilizadas na composição da dieta larval, a fim de que possam nutrir os indivíduos adequadamente, refletindo na emergência de machos com maior tamanho corporal. Ao serem liberados na natureza, esses machos estéreis que competirão com os selvagens pelo acasalamento com as fêmeas selvagens já teriam uma vantagem associada ao tamanho do corpo preferido pelas fêmeas, que segundo os resultados aqui encontrados é independente do tamanho destas. Sendo assim, a probabilidade de êxito da aplicação dessa técnica pode ser aumentada.

#### Agradecimentos

À FAPESB (Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado da Bahia) pela bolsa concedida ao primeiro autor (termo de outorga nº BOL1068/2007).

#### Referências

Aluja, M.; D. Pérez-Staples; J. Sivinsky; A. Sánchez & J. Piñero. 2008. Effects of male condition on fitness in two tropical tephritid flies with contrasting life histories.

**Animal Behaviour** 76: 1997-2009.

Anderson, M. 1994. **Sexual Selection**. Princeton University Press, Princeton, NJ, 599p.

- Anholf, B. R. (1992). Measuring selection on a population of damselflies with a manipulated phenotype. **Evolution** **45**: 1091-1106.
- Arita, L. H., & K. Y. Kaneshiro. 1988. Body size and differential mating success between males of two populations of the Mediterranean fruit fly. **Pacific Science** **42**: 173-177.
- Beeler, A. E., Rauter, C. M. & Moore, A. J. (2002). Mate discrimination by females in the burying beetle *Nicrophorus orbicollis*: the influence of male size on attractiveness to females. **Ecological Entomology** **27**: 1-6.
- Blay, S.; Yuval, B. 1997. Nutritional correlates of reproductive success of male Mediterranean fruit flies (Diptera: Tephritidae). **Animal Behaviour** **54**: 59-66.
- Cangussu, J. A & Zucoloto F. S. 1997. Effect of protein sources on fecundity, food acceptance, and sexual choice by *Ceratitis capitata* (Diptera, Tephritidae). **Revista Brasileira de Biologia** **57 (4)**: 611-618.
- Carvalho, R. S.; A. S. Nascimento & W. J. Matrangolo. 1998. Metodologia de criação do parasitóide exótico *Diachasmimorpha longicaudata* (Hymenoptera: Braconidae, visando estudos em laboratório e em campo. **Circular Técnica EMBRAPA**. N° 30, 16pp.
- Carvalho, R. S.; Nascimento, A. S. & Matrangolo, W. J. R. 2000. Controle Biológico, p. 113-117. *In*: Malavasi, A. & R. A. Zucchi (eds.). **Moscas-das-frutas de importância econômica no Brasil: Conhecimento básico e aplicado**. Holos, Ribeirão preto, 327 p.
- Dadd, R. H., 1985. Nutrition organisms, p. 313-389. *In*: Kerkut, G. A. & L. I, Gilbert (eds.). **Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology**. Pergamon Press, Oxford, 1176 p.
- Darwin, C. 1871. *The descent of man, and selection in relation to sex*. London: Murray.

- Eberhard, W. G. 2000. Sexual behavior and sexual selection in the medfly, *Ceratitis capitata*, p. 459-489. In: Aluja, M. & A. Norrbom (eds.). **Fruit flies (Tephritidae): phylogeny and evolution of behavior**. CRC Press, Boca Raton, FL. 963 p.
- Féron, M. 1962. L'instinct de reproduction chez la mouche Méditerranéenne des fruits *Ceratitis capitata* Wied. (Diptera Trypetidae). Comportement sexuel. - Comportement de ponte. **Revue de Pathologie Végétale et d'Entomologie Agricole de France 41**: 1-129.
- Ferro, M. I. T. & F. S. Zucoloto. 1989. Influência da nutrição protéica no desenvolvimento da glândula salivar de machos de *Anastrepha obliqua*. **Científica 17(2)**: 189-193.
- Fisher, R. A. 1930. **The genetical Theory of Natural Selection**. Clarendon Press, Oxford. apud Anderson, M. 1994. **Sexual Selection**. Princeton University Press, Princeton, NJ, 599p.
- Fox, C. W.; L. A. MacLennan & T. A. Mousseau. 1995. Male body size affects female lifetime reproductive success in a seed beetle. **Animal Behavior 50**: 281-284.
- Hagen, K, S; R. H. Dadd & J. Deese. 1984. The food of insects. **Ecological Entomology 9**: 79-112.
- Hendrichs, J.; A. S. Robinson; J. P. Cayol & Enkerlin W. 2002. Medfly areawide sterile insect technique programmes for prevention, suppression or eradication: The importance of mating behavior studies. **Florida Entomologist 85**: 1-13.
- Hendrichs, J.; G. Franz & P. Rendon. 1995. Increased effectiveness and applicability of the sterile insect technique through male-only releases for control of Mediterranean fruit flies during fruiting seasons. **Journal of Applied Entomology 119**: 371-377.



- Hunt, M. K.; C. J. Nicholls; R. J. Wood; A. P. Predon; A. S. Gilburn. 2004. Sexual selection for symmetrical male medflies (Diptera: Tephritidae) confirmed in the field. **Biological Journal of the Linnean Society** **81**: 347-355.
- Knipling, E. F. 1955. Possibilities of insect control or eradication through the use of sexual sterile males. **Journal of Economic Entomology** **48**: 459-462.
- Liquido, N. J.; R. T. Cunningham & S. Nakagawa. 1990. Hosts plants of the mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae) on the Island of Hawaii (1949-1985 survey). **Journal of Economic Entomology** **83**:1863-1868.
- Nakagawa, A.; I. Iwana, & Mizukami A. 1994. Age-dependent changes related to reproductive development in the odor preferences of blowflies, *Phormia regina*, and flesh flies *Boettcherisca peregrina*. **Zoological Sciences** **11**: 725-730.
- Nijhout, H. F. 2003. The control of body size in insects. **Developmental Biology** **261**: 1-9.
- Norry, F. M; G. E. Calcagno; M. T. Vera; F. Manso & J. C. Vilardi. 1999. Sexual selection on morphology independent of male-male competition in the Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae). **Annals of the Entomological Society of America** **92** (4): 571-577.
- Plácido-Silva, M. C.; F. S. Zucoloto & I. S. Joachim-bravo. 2005. Influence of protein on feeding behavior of *Ceratitis capitata* Wiedmann (Diptera: Tephritidae): comparison between of immature males and females. **Neotropical Entomology** **34** (4): 539-545.
- Rodriguero, M. S. R.; J. C. Vilardi; T. M. Vera; J. P. Cayol & E. Rial. 2002. Morphometric traits and sexual selection in medfly (Diptera: Tephritidae) under field cage conditions. **Florida Entomologist** **85** (1): 143-149.

- Shelly, T. E. & D. O. Mcinnis. 2003. Influence of adult diet on the mating success and survival of male Mediterranean fruit flies (Diptera: Tephritidae) from 2 mass-rearing strains on field-caged host trees. **Florida Entomologist 86**: 340-344.
- Silva-Neto, A. M. 2007. **Efeito do tamanho, da alimentação na fase adulta e da idade no sucesso de cópula de machos de *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae)**. Dissertação de mestrado do programa de pós-graduação em ecologia e biomonitoramento, Universidade Federal da Bahia. Salvador-Ba.
- Singer, M. C. (1982). Sexual selection for small size in male butterflies. **American Naturalist 119**: 440-443.
- Slansky, F. & J. M. Scriber. 1985. Food consumption and utilization, p. 89–163. *In*: Kerkut, G. A. and Gilbert, L. I. (eds.). **Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology**, Pergamon Press, Oxford, 1176 p.
- Solinas, M. & G. Nuzzaci. 1984. Funcional anatomy of *Dacus oleae* Gmel. Female genitalia in relation to insemination and fertilization processes. **Entomologica 14**: 135-165.
- Sugayama, L. R & A. Malavazi. 2000. Ecologia Comportamental, p. 103-108. *In*: **Moscas-das-frutas de importância econômica no Brasil: Conhecimento básico e aplicado**. Holos, Ribeirão preto, 327 p.
- Taylor, P. W. & B. Yuval. 1999. Postcopulatory sexual selection in Mediterranean fruit flies: advantages for large and protein-fed males. **Animal Behavior 58**: 247-254.
- Thornhill, R. & J. Alcock J. 1983. **The evolution of insect mating systems**. Harvard University Press, Cambridge, 576p.
- Whittier, T. S. & K. Y. Kaneshiro 1995. Intersexual selection in the Mediterranean fruit fly: does female choice enhance fitness? **Evolution 49**: 990-996.

- Whittier, T. S. & K. Y. Kaneshiro. 1991. Male mating success and female fitness in the Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae). **Annals of the Entomology Society of America** **84**: 608-611.
- Whittier, T. S.; F. Y. Nam; T. E. Shelly & K. Y. Kaneshiro. 1994. Male courtship success and female discrimination in the Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae). **Journal Insect Behaviour** **7**: 159-170.
- Yuval, B.; S. Blay & R. Kaspi. 1996. Sperm transfer and storage in the Mediterranean fruit fly. **Annals of the Entomology Society of America** **89**: 486-492.
- Zucoloto, F. S. 1987. Feeding habits of *Ceratitidis capitata*: can larvae recognize a nutritional effective diet? **Journal of Insect Physiology Oxford** **33**:349-353.
- Zucoloto, F. S. 2000. Alimentação e Nutrição de Moscas-das-frutas, p. 67-80. *In*: Malavasi, A. & Zucchi, R. A.(eds.). **Moscas-das-frutas de importância econômica no Brasil: Conhecimento básico e aplicado**. Holos, Ribeirão preto, 327 p.
- Zucoloto, F. S., S. Puschel & C. M. Message 1979. Valor nutritivo de algumas dietas artificiais para *Anastrepha obliqua* (Diptera: Tephritidae). **Boletim de Zoologia São Paulo**. **4**: 75-80.

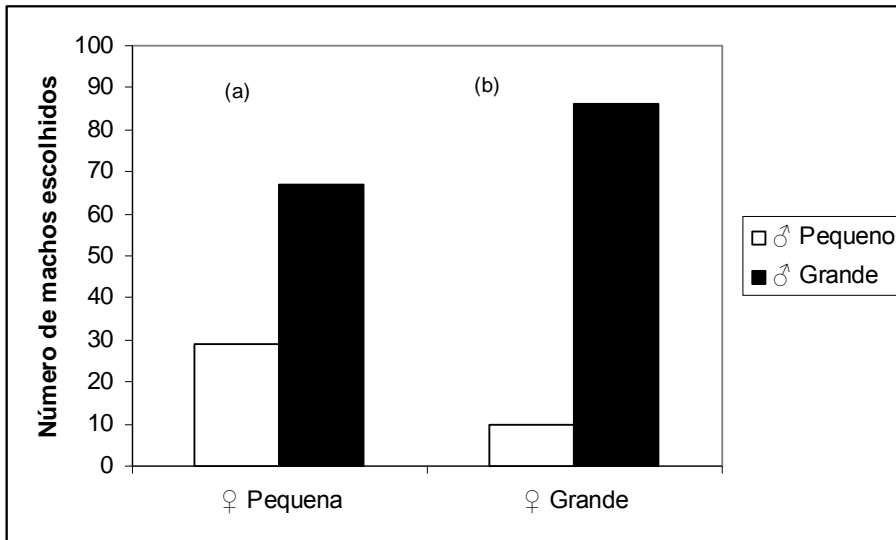


Figura 1. Influência do tamanho da fêmea na seleção de parceiros sexuais em laboratório. (a) Fêmeas pequenas: macho grande > macho pequeno ( $p=0,0278$ ). (b) Fêmeas grandes: macho grande > macho pequeno ( $p<0,0001$ ). Teste do qui-quadrado,  $\alpha = 0,05$ .  $N= 96$  para cada grupo de fêmea.

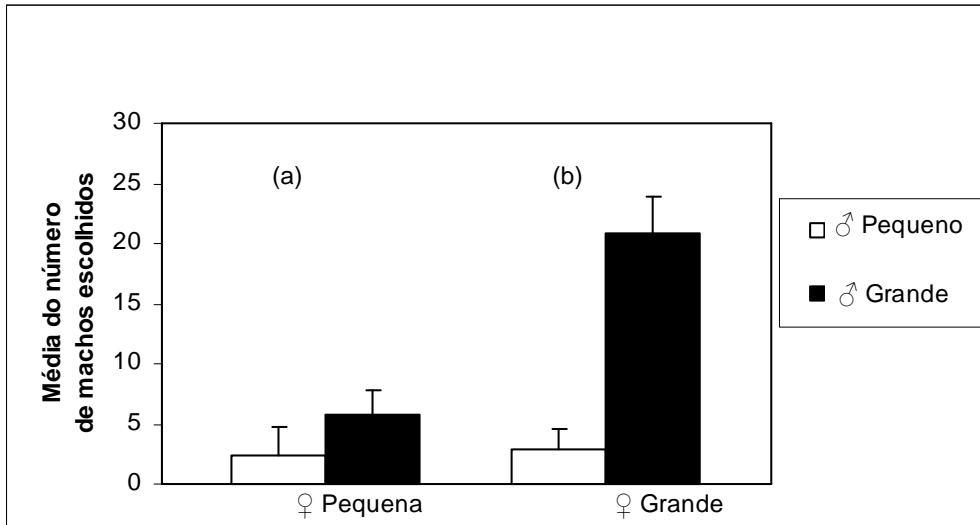


Figura 2. Influência do tamanho da fêmea na seleção de parceiros sexuais em gaiola de campo. (a) Fêmeas pequenas: macho grande > macho pequeno ( $p=0,0389$ ). (b) Fêmeas grandes: macho grande > macho pequeno ( $p<0,0001$ ). Teste t não pareado,  $\alpha = 0,05$ .

Estão representadas as médias e desvios padrão de 5 repetições.

Tabela I. Comparação do tamanho dos indivíduos oriundos das distintas dietas utilizados em cada teste. Estão representados as medianas (mínimo-máximo) de 5 repetições, para os experimentos de gaiola de campo, e de 96 repetições para os experimentos em laboratório. Teste de Kruskal-Wallis,  $\alpha = 0,05$ . Todas as comparações dois a dois dos valores de tamanho em uma mesma linha apresentam diferença estatística (Teste de comparação múltipla de Dunn).

Testes em Laboratório - Tamanho (mm)			
♀ B/P	♂ A/P	♂ B/P	P
2,45 (2,15 - 2,75)	2,75 (2,50 - 2,95)	2,30 (2,00 - 2,60)	< 0,0001
♀ A/P	♂ A/P	♂ B/P	P
2,95 (2,60 - 3,25)	2,80 (2,50 - 2,95)	2,30 (2,00 - 2,90)	< 0,0001
Testes em Gaiola de campo - Tamanho (mm)			
♀ B/P	♂ A/P	♂ B/P	P
2,45 (2,10 - 2,80)	2,70 (2,55 - 2,85)	2,35 (2,05 - 2,70)	< 0,0001
♀ A/P	♂ A/P	♂ B/P	P
2,85 (2,55 - 3,05)	2,75 (2,50 - 2,90)	2,35 (2,00 - 2,70)	< 0,0001

## Conclusão Geral

O presente estudo indica que os resultados encontrados têm uma importante aplicação nos estudos de seleção sexual, pois sugerem a dificuldade de formulação de uma explicação geral sobre a influência das características intrínsecas das fêmeas no seu comportamento de preferência por parceiros sexuais. Nesse trabalho foi demonstrado que dependendo da característica estudada pode-se encontrar ou não variação na escolha do macho pela fêmea.

Baseando-se na variação encontrada no comportamento de escolha de parceiros sexuais entre as fêmeas de diferentes idades pode-se deduzir que este é um fator determinante na discriminação dos machos. Conseqüentemente infere-se que a preferência das fêmeas pelos machos não se restringe as características destes, podendo ser também afetada pelas particularidades da fêmea. Sendo assim, o comportamento de escolha pode ser um importante agente de manutenção do polimorfismo de algumas características dos machos.

Em relação ao fator tamanho da fêmea, variado a partir da condição nutricional disponibilizada durante o desenvolvimento larval, foi demonstrado que algumas características dos machos podem ser preferidas de modo unânime pelas fêmeas. Nesse estudo, ficou claro que a ingestão de proteína pelo macho durante a fase larval, e seu conseqüente tamanho corporal são mais importantes para a seleção deste pela fêmea, do que o tamanho da mesma.

Do ponto de vista aplicado, focando o emprego da técnica do inseto estéril, esse estudo sugere que para a liberação dos machos na natureza devem-se observar parâmetros que vão além da atual condição nutricional do adulto, como o tamanho e a idade dos mesmos. Essa atitude introduzirá qualidades adicionais aos machos estéreis

liberados no ambiente natural, aumentando a probabilidade de êxito da aplicação da técnica.



## Referências bibliográficas da introdução geral

- Alcock, J., Gwynne, D. T. (1991). Evolution of insect mating systems: the impact of individual selection thinking. In Bailey, W. J. and Ridsdill-Smith, J. (eds.), *Reproductive Behavior of Insects: Individuals and Populations*. Chapman & Hall, UK. pp. 10-41.
- Alcock, J. (2005). *Animal Behavior: An Evolutionary Approach*. 8 ed. Sinauer Associates, Inc.
- Anderson, M. (1994). *Sexual Selection*, Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Arita, L. H., and Kaneshiro, K. Y. (1989). Sexual selection and lek behavior in the Mediterranean fruit fly, *Ceratitis capitata*. *Pac. Science*. **43**: 135-143.
- Briceño, R. D., Ramos, D., and Eberhard, W. G. (1996). Courtship behavior of male medflies (*Ceratitis capitata*; Diptera:Tephritidae) in captivity. *Fla. Entomol.* **79**: 1-15.
- Blay, S., and Yuval, B. (1997). Nutritional correlates of reproductive success of male Mediterranean fruit flies (Diptera: Tephritidae). *Anim. Behav.* **54**: 59-66.
- Bloem, K., Bloem, S., Rizzo, N. and Chambers, D. (1993). Female medfly refractory period: effect of male reproductive status. In Aluja, M. and Liedo, P. (eds.), *Fruit Flies: Biology and Management*, Springer-Verlag, pp. 189-190.
- Briceño, R. D., Eberhard, W. G., and Shelly, T. (2007). Male courtship behavior in *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae) that have received aromatherapy with ginger root oil. *Fla. Entomol.* **90(1)**: 175- 179.
- Bricenõ, R. D., and Eberhard, W. G. (1998). Medfly courtship duration: a sexually selected reaction norm changed by crowding. *Ethol. Ecol. & Evol.* **10**: 369-382.
- Bricenõ, D., and W. Eberhard. (2000). Possible Fisherian changes in female choice criteria in a massreared strain of the medfly, *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae). *Ann. Ent. Soc. Am.* **93**: 343-345.

- Bricenõ, D., and W. Eberhard. (2002b). Courtship in the medfly *Ceratitidis capitata* includes tactile stimulation with the male's arista (Diptera: Tephritidae). *Entomol. Expt. Applic.* **102 (3)**: 221-228.
- Bricenõ, D., and W. Eberhard. (2002a). Decisions during courtship by male and female medflies (Diptera, Tephritidae): correlated changes in male behavior and female acceptance criteria in mass-reared flies. *Fla. Entomologist.* **85(1)**: 14-31.
- Carvalho, R. S.; A. S. Nascimento; W. J. R. Matrangolo. (2000). Controle Biológico. In Malavasi, A. and Zucchi, R. A. (eds.), *Moscas-das-frutas de importância econômica no Brasil: Conhecimento básico e aplicado*. Holos, Ribeirão preto, pp. 113-117.
- Churchill-Stanland, C., Stanland, R., Wong, T. Y., Tanaka, N., McInnis, D. O. and Dowell, R. V. (1986). Size as a factor in the mating propensity of the Mediterranean Fruit flies, *Ceratitidis capitata* (Diptera, Tephritidae), in the laboratory. *J. Econ. Entomol.* **79**: 614-619.
- Darwin, C. (1871). *The descent of man, and selection in relation to sex*. London: Murray.
- Eberhard, W. G. (2000). Sexual behavior and sexual selection in the medfly, *Ceratitidis capitata*. In: Aluja, M. and Norrbom, A. (eds.), *Fruit flies (Tephritidae): phylogeny and evolution of behavior*. CRC Press, Boca Raton, FL. pp. 459-489.
- Evans, J. P., Bisazza, A., Pilastro, A. (2004). Female mating preferences for colourful males in a population of guppies subject to high predation. *J. Fish Biol.* **65**: 1154–1159.
- Féron, M. (1962). L'instinct de reproduction chez la mouche Méditerranéenne des fruits *Ceratitidis capitata* Wied. (Diptera Trypetidae). Comportement sexuel. - Comportement de ponte. *Rev. Pat. Veg. Entomol. Veg.* **41**: 1-129.
- Gray, D. A. (1999). Intrinsic factors affecting female choice in House Crickets: time cost, female age, nutritional condition, body size, and size-relative reproductive investment. *J. Insect Behav.* **12 (5)**: 691-700.

- Hebets, E. A. and Vink, C. J. (2007). Experience leads to preference: experienced females prefer brush-legged males in a population of syntopic wolf spiders. *Behav. Ecol.* **18**: 1010-1020.
- Hebets, E. A. (2003). Subadult experience influences adult mate choice in an arthropod: exposed female wolf spiders prefer males of a familiar phenotype. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.A.* **100**: 13390-13395.
- Hebets, E. A., Wesson, J., and Shamble, P. S. (2008). Diet influences mate choice selectivity in adult female wolf spiders. *Anim. Behav.* **76**: 355-363.
- Hendrichs, J., Franz, G., and Rendon, P. (1995). Increased effectiveness and applicability of the sterile insect technique through male-only releases for control of Mediterranean fruit flies during fruiting seasons. *J. Appl. Entomol.* **119**: 371-377.
- Hendrichs, J., Robinson, A. S., Cayol, J. P., and W. Enkerlin. (2002). Medfly areawide sterile insect technique programmes for prevention, suppression or eradication: The importance of mating behavior studies. *Fla. Entomol.* **85**: 1-13.
- Hendrichs, J., and Hendrichs, M. A. (1990). Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae) in nature: localization and diel pattern of feeding and other activities on fruiting and nonfruiting hosts and nonhosts. *Ann. Entomol. Soc. Amer.* **83**: 632-641.
- Höglund, J., and Alatalo, R. (1995). *Leks*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Hunt, M. K., Crean, C. S., Wood, R. J., and Gilburn, A. S. (1998). Fluctuating asymmetry and sexual selection the Mediterranean fruitfly (Diptera, Tephritidae). *Biol. J. Linn. Soc.* **64**: 385-396.
- Hunt, M. K., Nicholls, C. J., Wood, R. J., Predon, A. P., and Gilburn, A. S. (2004). Sexual selection for symmetrical male medflies (Diptera: Tephritidae) confirmed in the field. *Biol. J. Linn. Soc.* **81**: 347-355.

- Janetos, A. C. 1980. Strategies of female mate choice: A theoretical analysis. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **7**: 107-112.
- Iwasa, Y., Pomiankowski, A., and Nee, S. (1991). The evolution of costly mate preferences II. The “handicap” principle. *Evolution* **45**: 1431-1442.
- Kaspi, R., Taylor, P.W., and Yuval, B. (2000). Diet and size influence sexual advertisement copulatory success of males in Mediterranean fruit fly leks. *Ecol. Entomol.* **25**: 279-284.
- Katiyar, K. P., and Ramirez, E. R. (1970). Mating frequency and fertility of the Mediterranean fruit fly females alternately mated with normal and irradiated males. *J. Econ. Entomol.* **63**: 1247-1250.
- Kirkpatrick, M., and Ryan, M. J. (1991). The evolution of mating preferences and the paradox of the lek. *Nature* **350**: 33-38.
- Knipling, E. F. (1955). Possibilities of insect control or eradication through the use of sexual sterile males. *J. Econ. Entomol.* **48**: 459-462.
- Kodric-Brown, A., and Nicoletto, P. F. (2001). Age and experience affect female choice in the guppy (*Poecilia reticulata*). *Am. Nat.* **157**: 316-323.
- Krebs, J.R., and Davies, N. B. (1996). *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*. Wiley-Blackwell, UK.
- Lopez, S. (1999). Parasitized female guppies do not prefer showy males. *Anim. Behav.* **57**: 1129-1134.
- Loyau A., Gomez, D., Moureau, B., Théry, M., Hart, N., Bennett, A., Saint Jalme, M., and Sorci, G. (2007). Structural colouration and iridescence of eyespots correlate with male

- mating success in the peacock (*Pavo cristatus*). *Behavior Ecology*, Advance Access published online on September 20, 2007.
- Loyau, A., Saint Jalme, M., and Sorci, G. (2005). Intra- and Intersexual Selection for Multiple Traits in the Peacock (*Pavo cristatus*). *Ethology* **111**: 810—820.
- Malavasi, A., Viana, R., Virgínio, J. F., Gonçalves, N., and Nascimento, A. S. (2007). O monitoramento e controle em área-ampla, uso da técnica do inseto estéril e sua aplicação em pomares de mamão. In: Martins, D. S.; A. N. Costa; A. F. S. Costa. (Org.). *Papaya Brasil: manejo, qualidade e mercado do mamão*. Vitória: Incaper - Instituto Capixaba de Pesquisa, 2007, pp. 151-159.
- MAPA** - Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento. Cadeia produtiva de frutas. Coordenadores: Antônio Márcio Buainain e Mário Otávio Batalha. Série Agronegócios. Brasília, MAPA/SPA vol. 07. 2007.
- Mariconi, F. A. M., and Iba, S. A. (1955). A Mosca do Mediterrâneo. *O Biólogo*, **2**: 17-32.
- McInnis, D. O. (1993). Size difference between normal and irradiated sperm heads in mated female Mediterranean fruit flies (Diptera: Tephritidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* **86(3)**: 305-308.
- Moller, A. P. (1994). *Sexual selection and the barn swallow*. Oxford University Press, USA.
- Moller, A. P. (2005). Mate choice, mating systems, and sexual selection. In Bolhuis, J. J. and Giraldeau, Luc-Alain (eds.), *The behavior of animals: mechanisms, function, and evolution*. Blackwell Publishing, pp. 251-271.
- Moore, P. J., and Moore, A. J. (2001). Reproductive aging and mating: the ticking of the biological clock in female cockroaches. *Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A.* **98**: 9171-9176.

- Nakagawa, S., Farias, G. J., Suda, D., Cunningham, R. T. and Chambers, D. L. (1971).  
Reproduction of the Mediterranean Fruit Fly: Frequency of mating in the laboratory.  
*Ann. Entomol. Soc. Amer.* **64(4)**: 949-950.
- Norry, F. M., Calcagno, G. E., Vera, M. T., Manso, F., and Vilardi, J. C. (1999). Sexual  
selection on morphology independent of male-male competition in the Mediterranean  
fruit fly (Diptera: Tephritidae). *Ann. Entomol. Soc. Amer.* **92 (4)**: 571-577.
- Orozco, D., and Lopez, R. O. (1993). Mating competitiveness of wild and laboratory mass-  
reared medflies: effect of male size. In Aluja, M, and Liedo, P. (eds.), *Fruit Flies:  
biology and management*. Springer, NY, pp. 185-188.
- Papadopoulos, N.T., Katsoyannos, B.I., Kouloussis, N.A., Economopoulos, A.P., and  
Carrey, J.R. (1998). Effect of adult age, food, and time of day on sexual calling  
incidence of wild and massreared. *Ceratitis capitata* males. *Entomol. Exp. Appl.* **89**:  
175–182.
- Parker, G. A., Baker, R. R., and Smith, V. G. F. (1972). The origin and evolution of  
gamete dimorphism and the male-female phenomenon. *Journal Theoretical Biology.* **36**:  
529-553.
- Pfennig, K. S. and Tinsley, R. C. (2002). Different mate preferences by parasitized and  
unparasitized females potentially reduces sexual selection. *Journal of Evolutionary  
Biology*, **15**, 399-406.
- Pomiankowski, A., Iwasa, Y., and Nee, S. (1991). The evolution of costly mate preferences  
I. Fisher and biased mutation. *Evolution* **45**:1422- 1430.
- Prokopy, R. J., and Hendrichs, J. (1979). Mating behavior of *Ceratitis capitata* a field-cage  
host tree. *Ann. Entomol. Soc. Amer.* **72**: 642-648.
- Reynolds, J. D., and Gross, M. R. (1990). Costs and benefits of female mate choice: is  
there a lek paradox? *Am. Nat.* **136**: 230-243.

- Rodriguero, M. S., Vilardi, J. C., Vera, M. T., Cayol, J. P., and Rial, E. (2002). Morphometric traits and sexual selection in medfly (Diptera: Tephritidae) under field cage conditions. *Fla. Entomol.* **85**: 143-149.
- Shelly, T. E., and Mcinnis, D. O. (2003). Influence of adult diet on the mating success and survival of male Mediterranean fruit flies (Diptera: Tephritidae) from 2 mass-rearing strains on field-caged host trees. *Fla. Entomol.* **86**: 340-344.
- Shelly, T.E., and Kennelly, S. (2002). Influence of male diet on male mating success and longevity and female remating in the Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae) under laboratory conditions. *Fla. Entomol.* **85(4)**: 572-579.
- Sugayama, L. R, and Malavazi, A. (2000). Ecologia Comportamental. In Malavasi, A., and Zucchi, R. A. (eds.), *Moscas-das-frutas de importância econômica no Brasil: Conhecimento básico e aplicado*. Holos, Ribeirão Preto, pp. 103-108.
- Taylor, P.W., and Yuval, B. (1999). Postcopulatory sexual selection in Mediterranean fruit flies: advantages for large and protein-fed males. *Anim. Behav.* **58**: 247–254.
- Taylor, P.W., Kaspi, R., Mossinson, S., and Yuval, B. (2001). Age-dependent insemination success of sterile Mediterranean fruit flies. *Entomol. Experimentalis et Appl.* **98(1)**: 27-33.
- Taylor, P.W., Kaspi, R., and Yuval, B. (2000). Copula duration and sperm storage in Mediterranean fruit flies from a wild population. *Physiol. Entomol.* **25(1)**: 94-99.
- Trivers, R. L. (1972). Parental investment and sexual selection. In: Campbell B. (ed.), *Sexual selection and the descent of man*. Aldine Publishing Company, Chicago. pp. 136-179.
- Uetz, G.W., and Norton, S. (2007). Preference for male traits in female wolf spiders varies with the choice of available males, female age, and reproductive state. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **61**: 631-641.

- Vera, M.T., Cladera, J. L., Calcagno, G., Vilardi, J. C., and McInnis, D.O. (2003). Remanting of wild *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae) females in Field cages. *Ann. Entomol. Soc. Am.* **96(4)**: 563-570.
- Walder, J. M. M. (2000). Técnica do Inseto Estéril – Controle Genético. In Malavasi, A., and Zucchi, R. A. (eds.), *Moscas-das-frutas de importância econômica no Brasil: Conhecimento básico e aplicado*. Holos, Ribeirão Preto, pp. 151-158.
- Whittier, T. S., and Kaneshiro, K. Y. (1995). Intersexual selection in the Mediterranean fruit fly: does female choice enhance fitness? *Evolution* **49**: 990-996.
- Whittier, T. S., Kaneshiro, K. Y., and Prescott, L. D. (1992). Mating behavior of Mediterranean fruit flies (Diptera: Tephritidae) in a natural environment. *Ann. Entomol. Soc. Amer.* **85**: 214-218.
- Whittier, T. S., Nam, F. Y., Shelly, T. E., and Kaneshiro, K. Y. (1994). Male courtship success and female discrimination in the Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae). *J. Insect Behav.* **7**: 159-170.
- Yuval, B., Blay, S., and Kaspi R. (1996). Sperm transfer and storage in the Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae). *Ann. Entomol. Soc. Amer.* **89(3)**: 486-492.
- Yuval, B., and Hendrichs, J. (2000). Behavior of flies in the genus *Ceratitis* (Dacinae: Ceratidini). In: Aluja, M. and Norrbom, A. (eds.), *Fruit flies (Tephritidae): phylogeny and evolution of behavior*. CRC Press, Boca Raton, FL. pp. 429-457.
- Zucchi, R. A. (2000). Taxonomia. In Malavasi, A., and Zucchi, R. A. (eds.), *Moscas-das-frutas de importância econômica no Brasil: Conhecimento básico e aplicado*. Holos, Ribeirão Preto, pp 13-24.



## Anexo 1

### Journal of Insect Behavior

#### Instructions to Contributors

1. Manuscripts, in English, should be submitted only to Editor Payne:  
Thomas L. Payne  
University of Missouri—Columbia  
CAFNR Dean's Office  
2-69 Agriculture Building  
Columbia, Missouri 65211  
Tel.: (573) 884-3024 Fax: (573) 884-3218  
E-mail: JIB@missouri.edu
2. Submission is a representation that the manuscript has not been published previously and is not currently under consideration for publication elsewhere. A statement transferring copyright from the authors (or their employers, if they hold the copyright) to Springer Science+Business Media, Inc. will be required before the manuscript can be accepted for publication. The Editor will supply the necessary forms for this transfer. Such a written transfer of copyright, which previously was assumed to be implicit in the act of submitting a manuscript, is necessary under the U.S. Copyright Law in order for the publisher to carry through the dissemination of research results and reviews as widely and effectively as possible.
3. Type double-spaced on one side of 8 1/2 × 11 inch white paper using generous margins on all sides, and submit the one original. The type must be dark, sharp, and clear. Computer-generated manuscripts must be of letter quality (not dot-matrix). Also, submit an electronic copy of the manuscript (including, where possible, all illustrations and tables), either on 3.5\_\_ diskette, on ZIP disk, on CD-ROM, or via e-mail to jib@missouri.edu.
4. Order the elements comprising the manuscript as follows: title page, abstract, key words, text, appendix, acknowledgements, references, tables, and figure-caption list. All acknowledgements (including those for grant and financial support) should be typed in one paragraph on a separate page that directly precedes the references section.
5. A title page is to be provided and should include the title of the article, author's name (no degrees), author's affiliation, and suggested running head. The affiliation should comprise the department, institution (usually university or company), city, and state (or nation) and should be typed as a footnote to the author's name. The suggested running head should be less than 80 characters (including spaces) and should comprise the article title or an abbreviated version thereof. For office purposes, the title page should include the complete mailing address, telephone number, fax number, and e-mail address of the one author designated to review proofs.
6. An abstract is to be provided, preferably no longer than 125 words. (Short Communications do not require an abstract, but do require key words.)

7. A list of 4–6 key words is to be provided directly below the abstract. Key words should express the precise content of the manuscript, as they are used for indexing purposes.
8. Illustrations (photographs, drawings, diagrams, and charts) are to be numbered in one consecutive series of Arabic numerals. The captions for illustrations should be typed on a separate sheet of paper. All illustrations must be complete and final, i.e., camera-ready. Photographs should be large, glossy prints, showing high contrast. Drawings should be prepared with india ink. Either the original drawings or good-quality photographic prints are acceptable. Identify figures on the back with author's name and number of the illustration. Electronic artwork submitted on disk should be in TIFF or EPS format (1200 dpi for line and 300 dpi for half-tones and gray-scale art). Color art should be in the CMYK color space. Artwork should be on a separate disk from the text, and hard copy must accompany the disk.
9. Tables should be numbered (with Roman numerals) and referred to by number in the text. Each table should be typed on a separate sheet of paper. Center the title above the table, and type explanatory footnotes (indicated by superscript lowercase letters) below the table.
10. List references alphabetically at the end of the paper and refer to them in the text by name and year in parentheses. Where there are three or more authors, only the first author's name is given in the text, followed by et al. References should include (in this order): last names and initials of all authors, year published, title of article, name of publication, volume number, and inclusive pages. The style and punctuation of the references should conform to that used in the journal—illustrated by the following examples:

Journal Article

Schal, C., Charlton, R. E., and Card´ e, R. T. (1987). Temporal patters of sex pheromone titers and release rates in *Holomelina lamae* (Lepidoptera: Arctiidae). *J. Chem. Ecol.* 13: 1115–1129.

Book

Poinar, G. O., Jr., and Thomas, G. M. (1984). *Laboratory Guide to Insect Pathogens and Parasites*, Plenum Press, New York.

Contribution to a Book

Payne, T. L. (1981). Disruption of southern pine beetle infestations with attractants and inhibitors. In Mitchell, E. R. (ed.), *Management of Insect Pests with Semiochemicals: Concepts and Practice*, Plenum Press, New York, pp. 365–383.

11. Footnotes should be avoided. When their use is absolutely necessary, footnotes should be numbered consecutively using Arabic numerals and should be typed at the bottom of the page to which they refer. Place a line above the footnote, so that it is set off from the text. Use the appropriate superscript numeral for citation in the text.
12. The journal makes no page charges. Reprints are available to authors, and order forms with the current price schedule are sent with proofs.
13. Open Choice Publication. In addition to the normal publication process (whereby an article is submitted to the journal and access to that article is granted to customers

who have purchased a subscription), Springer now provides an alternative publishing option: Springer Open Choice. A Springer Open Choice article receives all the benefits of a regular ‘subscription-based’ article, but in addition is made available publicly through Springer’s online platform SpringerLink. To publish via Springer Open Choice, upon acceptance please visit [www.springeronline.com/openchoice](http://www.springeronline.com/openchoice) to complete the relevant order form and provide the required payment information. Payment must be received in full before publication or articles will be published as regular subscription-model articles. We regret that Springer Open Choice cannot be ordered for published articles.

## **Revista Brasileira de Entomologia**

### **Escopo e política**

A **Revista Brasileira de Entomologia** (RBE), órgão da Sociedade Brasileira de Entomologia (SBE), publica trabalhos científicos inéditos produzidos na área da Entomologia. A RBE mantém seções destinadas à divulgação de comunicações científicas, resenhas bibliográficas e notícias de interesse. A RBE eventualmente poderá publicar sessões contendo pontos de vistas ou revisões a convite da Comissão Editorial.

Para publicar na RBE pelo menos um dos autores deve ser sócio da SBE e estar em dia com a anuidade. No caso de nenhum dos autores ser sócio a taxa de publicação será de R\$ 50,00, para autores brasileiros e de US\$ 25, para estrangeiros, por página impressa; em ambos os casos para manuscritos com até três autores. Para manuscritos com mais de três autores a taxa de publicação será de R\$ 100,00 por página impressa, para brasileiros e de US\$ 50 para estrangeiros.

As pranchas coloridas terão um custo de R\$ 300,00 para os sócios nacionais e US\$ 150 para os estrangeiros. As pranchas podem ser publicadas em preto e branco na versão impressa e obtidas em cores, sem custo, na versão eletrônica (pdf) por meio da página eletrônica da RBE no SciELO ([www.scielo.br/rbent](http://www.scielo.br/rbent)).

Os trabalhos deverão ser preferencialmente redigidos em inglês. Manuscritos em outro idioma (português, espanhol) poderão ser aceitos para a publicação a critério da Comissão Editorial. Os manuscritos deverão ter, no máximo, 120 páginas incluindo as pranchas das figuras. Para manuscritos maiores, os autores deverão consultar a comissão editorial previamente à submissão.

### **Forma e preparação de manuscritos**

Os manuscritos devem ser enviados online pelo endereço <http://submission.scielo.br/index.php/rbent/login>. O texto deve ser editado, de preferência, em Microsoft Word®, em página formato A4, usando fonte Times New Roman tamanho 12, espaço duplo entre as linhas, com margem direita não justificada e com páginas numeradas. Usar a fonte Times New Roman também para rotulagem das figuras e dos gráficos. Apenas tabelas e gráficos podem ser incorporados no arquivo contendo o texto do manuscrito.

O manuscrito deve começar com uma página de rosto, contendo: título do trabalho e nome(s) do(s) autor(es) seguido(s) de número(s) (sobrescrito) com endereço(s) completo(s), inclusive endereço eletrônico, e com respectivos algarismos arábicos para remissão. Não utilizar palavras escritas totalmente em maiúsculas, exceto nas indicações a seguir. Em seguida, apresentar ABSTRACT, com no máximo 250 palavras, com o título do trabalho em inglês e em parágrafo único; KEYWORDS, em inglês, em ordem alfabética e no máximo cinco. Na seqüência virá o RESUMO em português, incluindo o título e PALAVRAS-CHAVE, em ordem alfabética e equivalentes às KEYWORDS. Devem ser evitadas palavras-chave que constem do título e do resumo do artigo.

No corpo do texto, os nomes do grupo-gênero e do grupo-espécie devem ser escritos em itálico. Os nomes científicos devem ser seguidos de autor e data, pelo menos na primeira vez. Não usar sinais de marcação, de ênfase, ou quaisquer outros. Conforme o caso (manuscritos de outra área, que não sejam de Sistemática, Morfologia e Biogeografia), a Comissão Editorial decidirá como proceder.

As referências devem ser citadas da seguinte forma: Canhedo (2004); (Canhedo 2003, 2004); (Canhedo 2004; Martins & Galileo 2004); Parra *et al.* (2004).

As figuras (fotografias, desenhos, gráficos e mapas) devem ser sempre numeradas com algarismos arábicos e, na medida do possível, na ordem de chamada no texto. As escalas devem ser colocadas na posição vertical ou horizontal. As tabelas devem ser numeradas com algarismos romanos e incluídas, no final do texto em páginas separadas. Se necessário, gráficos podem ser incluídos no arquivo do texto e, como as tabelas, deverão vir no final do texto. As figuras devem ser enviadas em arquivos suplementares, com, no mínimo, 300 dpi de resolução para fotos coloridas e 600 dpi para desenhos a traço e fotos branco e preto, em formato tiff ou jpeg de baixa compactação, sendo que os manuscritos que não atendam às configurações indicadas acima serão devolvidos. O tamanho da prancha deve ser proporcional ao espelho da página (23 x 17,5 cm), de preferência não superior a duas vezes. Para a numeração das figuras utilizar Times New Roman 11, com o número colocado à direita e abaixo. Isto só deve ser aplicado para as pranchas quando em seu tamanho final de publicação. A fonte Times New Roman deve ser usada também para rotulagem inserida em fotos, desenhos e mapas (letras ou números utilizados para indicar nomes das estruturas, abreviaturas etc.) e em tamanho apropriado de modo que em seu tamanho final não fique mais destacada que as figuras propriamente ditas. Fotografias (preto e branco ou coloridas) e desenhos a traço devem ser montados em pranchas distintas. A Comissão Editorial poderá fazer alterações ou solicitar aos autores uma nova montagem, bem como o envio de novos arquivos de figuras. As legendas das figuras devem ser apresentadas no arquivo de texto. O custo da publicação de pranchas coloridas deverá ser arcado pelos autores.

Os AGRADECIMENTOS devem ser relacionados no final do trabalho, imediatamente antes das Referências. Sugere-se aos autores que sejam sucintos e objetivos. Para as REFERÊNCIAS, adota-se o seguinte:

1. Periódicos (os títulos dos periódicos devem ser escritos por extenso e em negrito, assim como o volume do periódico):

Zanol, K. M. R. 1999. Revisão do gênero *Bahita* Oman, 1936 (Homoptera, Cicadellidae, Deltocephalinae). **Biociências** 7: 73145.

Martins, U. R. & M. H. M. Galileo. 2004. Contribuição ao conhecimento dos Hemilophini (Coleoptera, Cerambycidae, Lamiinae), principalmente da Costa Rica. **Revista Brasileira de Entomologia** 48: 467472.

Alves-dos-Santos, I. 2004. Biologia da nidificação de *Anthodioctes megachiloides* Holmberg (Anthidiini, Megachilidae, Apoidea). **Revista Brasileira de Zoologia** 21: 739744.

## 2. Livros:

Michener, C. D. 2000. **The Bees of the World**. Baltimore, Johns Hopkins University Press, xiv+913 p.

## 3. Capítulo de livro:

Ball, G. E. 1985. Reconstructed phylogeny and geographical history of genera of the tribe Galeritini (Coleoptera: Carabidae), p. 276-321. *In*: G. E. Ball (ed.). **Taxonomy, Phylogeny and Zoogeography of Beetles and Ants**. Dordrecht, W. Junk Publishers, xiii+514 p.

Referências a resumos de eventos não são permitidas e deve-se evitar a citação de dissertações e teses.

Nas Comunicações Científicas o texto deve ser corrido sem divisão em itens (Material e Métodos, Resultados e Discussão). Inclua o Abstract e o Resumo seguidos das Keywords e Palavras-Chave.

Provas serão enviadas eletronicamente ao autor responsável e deverão ser devolvidas, com as devidas correções, no tempo solicitado.

O teor científico do trabalho assim como a observância às normas gramaticais são de inteira responsabilidade do(s) autor(es). Para cada trabalho publicado serão fornecidas 10 (dez) separatas, independente do número de autores.

Sugere-se aos autores que consultem a última edição da revista para verificar o estilo e lay-out. Ao submeter o manuscrito o autor poderá sugerir até três nomes de revisores para analisar o trabalho, enviando: nome completo, endereço e e-mail. Entretanto, a escolha final dos consultores permanecerá com os Editores.

### **Envio de manuscritos**

**Envio dos manuscritos:** <http://submission.scielo.br/index.php/rbent/login>

**Endereço eletrônico:** [rbe@ufpr.br](mailto:rbe@ufpr.br)

Fone/FAX: (41) 3266-0502

### **Endereço para correspondência:**

**Revista Brasileira de Entomologia/Editora Chefe**

Lúcia Massutti de Almeida

Departamento de Zoologia - UFPR

Caixa Postal 19030

81531-980, Curitiba, PR.