



**UNIVERSIDADE FEDERAL DA BAHIA - UFBA**

Programa de Pós-Graduação em Ecologia: Teoria, Aplicação e Valores

Mestrado em Ecologia: Teoria, Aplicação e Valores

**JANE LARISSA DE MELO CUSTÓDIO**

**Efeitos da criação em laboratório no comportamento sexual da mosca-das-frutas *Ceratitis capitata* (Wiedemann) (Diptera: Tephritidae)**

**Salvador, Bahia**

**Novembro/2023**

**JANE LARISSA DE MELO CUSTÓDIO**

**Efeitos da criação em laboratório no comportamento sexual da mosca-das-frutas *Ceratitis capitata* (Wiedemann) (Diptera: Tephritidae)**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia: Teoria, Aplicação e Valores, como parte dos requisitos exigidos para obtenção do título de Mestre em Ecologia.

Orientadora: Profa. Dra. Iara Sordi Joachim Bravo

**Salvador, Bahia**

**Novembro/2023**

Dados internacionais de catalogação-na-publicação  
(SIBI/UFBA/Biblioteca Universitária Reitor Macedo Costa)

Custódio, Jane Larissa de Melo.

Efeitos da criação em laboratório no comportamento sexual da mosca-das-frutas *Ceratitis capitata* (Wiedemann) (Diptera: Tephritidae) / Jane Larissa de Melo Custódio. - 2023.  
45 f.: il.

Orientadora: Profª. Dra. Iara Sordi Joachim Bravo.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal da Bahia, Instituto de Biologia, Salvador, 2023.

1. Ecologia animal. 2. Acasalamento de animais. 3. Insetos - Comportamento. 4. Mosca-das-frutas - Comportamento. 5. Mosca-das-frutas - Comportamento sexual. I. Bravo, Iara Sordi Joachim. II. Universidade Federal da Bahia. Instituto de Biologia. III. Título.

CDD - 595.768

CDU - 575.773.4



## PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA: TEORIA, APLICAÇÃO E VALORES

UNIVERSIDADE FEDERAL DA BAHIA – INSTITUTO DE BIOLOGIA  
Rua Barão de Jeremoabo, s/n. Ondina – Salvador – Bahia – CEP. 40.170-000



### ATA DA SESSÃO PÚBLICA DO COLEGIADO DO PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA: TEORIA, APLICAÇÃO E VALORES – INSTITUTO DE BIOLOGIA – UFBA

Título da Dissertação: “Efeitos da criação em laboratório no comportamento sexual da mosca-das-frutas *Ceratitis capitata* (Wiedemann) (Diptera: Tephritidae)”

Mestrando(a): **JANE LARISSA DE MELO CUSTÓDIO**

Orientador(a): **IARA SORDI JOACHIM BRAVO**

De acordo com o regimento geral da UFBA e com o regimento interno deste programa de pós-graduação, foram iniciados os trabalhos da Comissão Examinadora, composta pelo(a) professor(a) Dr(a). Iara Sordi Joachim Bravo (Presidente), Dr(a) Maria Aparecida Castellani e o(a) Dr(a) Vanessa Simões Dias de Castro, às 08:00h do dia 27 de novembro de 2023. O(A) mestrando(a) fez a apresentação oral da dissertação durante 50 minutos. Após o encerramento das arguições, às 11:00 horas, a Comissão Examinadora pronunciou-se pela sua APROVAÇÃO, conforme parecer em anexo. Esta Ata será assinada pelos membros da Comissão Examinadora e deste Colegiado de curso, para compor o processo de emissão do diploma.

Salvador, 27 de novembro de 2023.

#### COMISSÃO EXAMINADORA



Documento assinado digitalmente

IARA SORDI JOACHIM BRAVO

Data: 07/12/2023 15:21:15-0300

Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

---

Membro: Prof(a). Dr(a). Iara Sordi Joachim Bravo  
Universidade Federal da Bahia

---

Membro: Prof(a). Dr(a). Maria Aparecida Castellani  
Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia



Documento assinado digitalmente

VANESSA SIMOES DIAS DE CASTRO

Data: 01/12/2023 11:56:17-0300

Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

---

Membro: Prof(a). Dr(a). Vanessa Simões Dias de Castro  
International Atomic Energy Agency



**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA:  
TEORIA, APLICAÇÃO E VALORES**

UNIVERSIDADE FEDERAL DA BAHIA – INSTITUTO DE BIOLOGIA  
Rua Barão de Jeremoabo, s/n. Ondina – Salvador – Bahia – CEP. 40.170-000




Título da Dissertação: “ **Efeitos da criação em laboratório no comportamento sexual da mosca-das-frutas *Ceratitis capitata* (Wiedemann) (Diptera: Tephritidae)**”

Mestrando(a): **JANE LARISSA DE MELO CUSTÓDIO**

Orientador(a): **Prof(a). Dr(a). IARA SORDI JOACHIM BRAVO**

BANCA EXAMINADORA

COMISSÃO EXAMINADORA


Documento assinado digitalmente  
 **IARA SORDI JOACHIM BRAVO**  
Data: 07/12/2023 15:24:31-0300  
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

---

Membro: Prof(a). Dr(a). Iara Sordi Joachim Bravo  
Universidade Federal da Bahia

---

Membro: Prof(a). Dr(a). Maria Aparecida Castellani  
Universidade Estadual do Sudoeste da Bahia

Documento assinado digitalmente  
 **VANESSA SIMÕES DIAS DE CASTRO**  
Data: 01/12/2023 11:59:42-0300  
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

---

Membro: Membro: Prof(a). Dr(a). Vanessa Simões Dias de Castro  
International Atomic Energy Agency

PARECER DA BANCA

A Comissão Examinadora considera o trabalho de conclusão de curso:

Aprovado

Reprovado

---

*“A história da vida na Terra tem sido uma história de interação entre coisas vivas e seus ambientes.”*

(Rachel Carson)

## Agradecimentos

Agradeço à Universidade Federal da Bahia e ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia: Teoria, Aplicação e Valores (PPG ECOTAV) pelo suporte e estrutura acadêmica disponibilizados para a realização deste trabalho. Estendo os agradecimentos aos professores e professoras que compõem o corpo docente do PPG ECOTAV pela rica troca de conhecimentos, especialmente durante o ano de 2021 quando ainda encontrávamos fisicamente distantes.

Meu muito obrigada à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de estudos que permitiu não só a realização deste trabalho, como toda minha subsistência em outro estado.

Agradeço ao Centro Tecnológico Agropecuário do Estado da Bahia (Cetab), pela infraestrutura que torna possível a manutenção de parte da criação de moscas-das-frutas utilizada neste trabalho. Estendo os agradecimentos à Lorena Peixoto, que além de fazer parte do Leci, possibilita nossa maior integração e comunicação com o Cetab e à Solange Bueno, que colabora diretamente nas atividades de manutenção da criação de moscas-das-frutas.

À minha querida orientadora, professora Iara Bravo, por ter recebido de portas abertas em seu laboratório uma estudante de outra universidade e estado, e que nunca havia trabalhado com moscas-das-frutas. Professora, agradeço imensamente pelo voto de confiança e por se fazer sempre presente. Obrigada por compartilhar seu conhecimento e experiência de forma tão exemplar e inspiradora!

À Alexandre Araújo por toda a colaboração e suporte que deu a este trabalho, e por trocar tanta figurinha comigo até quando estava em outro país! Obrigada por tudo, Xande! Seu senso crítico e curiosidade científica são admiráveis.

Agradeço às Dras. Vanessa Dias e Kelly Roriz por compartilharem de suas experiências com comportamento de moscas-das-frutas, oferecendo importantes *insights*. Agradeço à Amanda Cardoso por ter realizado tão pacientemente meu treinamento inicial na criação de moscas-das-frutas após minha chegada à Salvador.

Aos integrantes do Leci, passados e presentes: Bruno, Liz, Bianca, Carlos, Fabiana, Tawan, Láiza, Felipe, Paulo e Jaqueline, agradeço todo o apoio que ofereceram, direta ou indiretamente, para a concretização deste trabalho. Além disso, obrigada pelos karaokês e por toparem sempre as melhores festas surpresas de laboratório. Estendo agradecimentos especiais à Bianca, que me ajudou desde minha chegada à Salvador, especialmente com o treinamento

para realização dos experimentos de filmagem e análise de vídeos; à Felipe, por me acompanhar nas coletas em campo; e à Tawan e Paulo por toda ajuda na realização dos experimentos de emissão de feromônio.

Às minhas queridas amigas de PPG, Ana e Fernanda, por tudo que compartilhamos nos últimos dois anos tendo em comum a condição de não-soteropolitanas morando em Salvador. Muito obrigada!

Agradeço aos meus amigos potiguares que mesmo distante se fizeram presentes inúmeras vezes.

Aos meus pais, Lúcia Melo e João Maria, agradeço imensamente por todo o esforço e apoio que tornam possível minha jornada e descoberta acadêmico-científica.

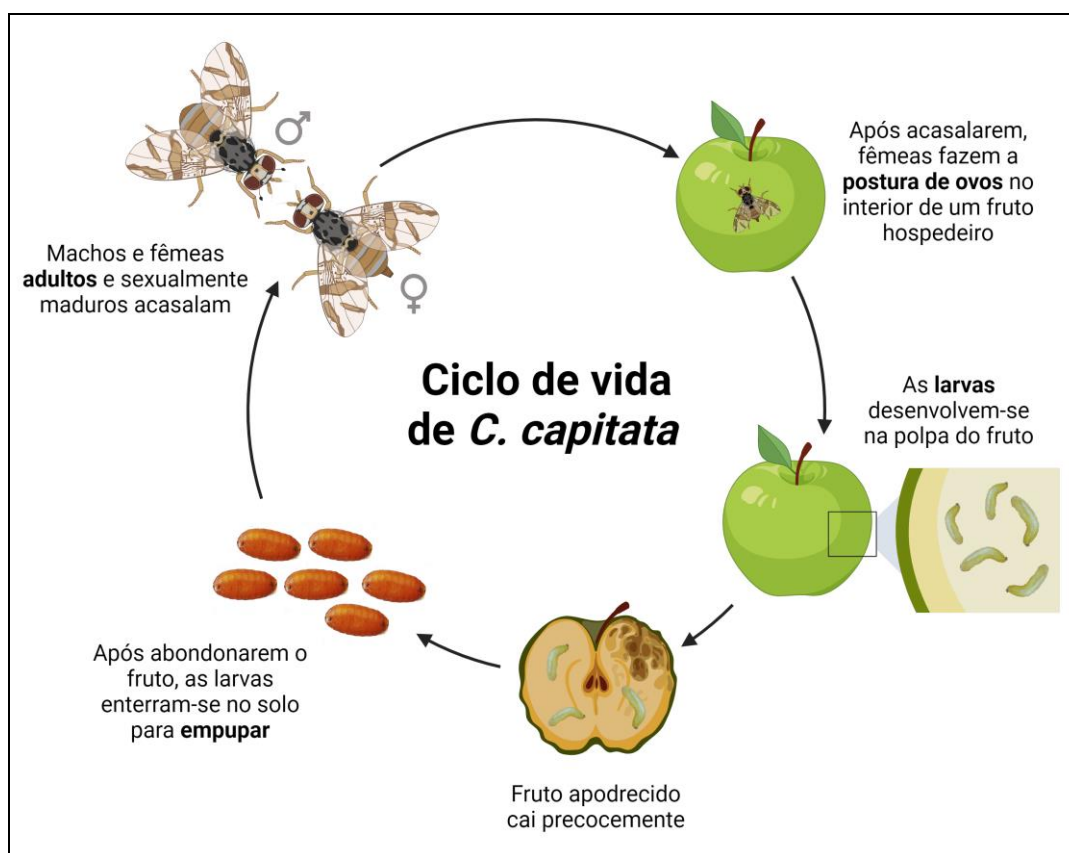
**Muito obrigada!**



## EFEITOS DA CRIAÇÃO EM LABORATÓRIO NO COMPORTAMENTO SEXUAL DE MOSCAS-DAS-FRUTAS: POR QUE ISSO É TÃO IMPORTANTE?

Por Jane Larissa de Melo Custódio

Começo este texto te fazendo uma pergunta: você já encontrou algum bicho no interior de uma fruta que estava prestes a consumir? Imagino que pelo menos uma vez na vida tenha passado por esse infortúnio. Esses “bichos”, por vezes presentes em frutos como goiabas, mangas, laranjas e diversas outras variedades, se tratam na verdade de larvas de moscas-das-frutas. As moscas-das-frutas são insetos pertencentes à família Tephritidae (referida como tefritídeos a seguir) e são pragas agrícolas responsáveis por grandes prejuízos à fruticultura mundial e brasileira. E por falar em prejuízo, dados do Ministério da Agricultura e Pecuária (MAPA) estimam que, somente no Brasil, considerando perdas de produção, custos de controle populacional e comercialização, as moscas-das-frutas geram um prejuízo anual de R\$ 180 milhões. As etapas do desenvolvimento das moscas-das-frutas podem ser conferidas na imagem abaixo, que representa o ciclo de vida de *Ceratitis capitata*, uma das espécies de tefritídeos mais prejudiciais do ponto de vista econômico e social.



Ciclo biológico da mosca-das-frutas *Ceratitis capitata*. Fonte: elaboração própria.

(Esquema criado em BioRender.com)

Uma importante etapa do ciclo de vida das moscas-das-frutas é o encontro de machos e fêmeas sexualmente maduros, e os eventos que levam ao acasalamento (= cópula). Na maioria dos tefritídeos, complexos passos comportamentais precedem o acontecimento da cópula. São os machos que cortejam as fêmeas, normalmente agregados em um local de exibição, e realizam uma sequência de sinalizações químicas, acústicas e visuais com o objetivo de atraí-las e induzi-las ao acasalamento. A fêmea, por sua vez, interage com vários machos antes de escolher seu parceiro, avaliando parâmetros como idade, tamanho e o quão elaborado é o repertório comportamental do macho.

Como muitas moscas-das-frutas infestam uma grande diversidade de frutos hospedeiros, espera-se que estas apresentem uma alta flexibilidade comportamental, ou seja, uma maior probabilidade de modificar seu comportamento quando enfrentam novas condições. E como pesquisador é bicho curioso, muito tem se questionado como o comportamento sexual das moscas-das-frutas é afetado pela criação em ambientes artificiais controlados, que é o caso de laboratórios de pesquisas científicas e das biofábricas que criam moscas em larga escala para a implementação de técnicas de controle de pragas.

Esse questionamento é muito importante, pois, na natureza, as moscas-das-frutas enfrentam uma grande variação nas condições ambientais abióticas (como temperatura, luminosidade e umidade relativa do ar), além do efeito da presença de predadores, de forma que o ambiente natural é dotado de muita complexidade. Por outro lado, no laboratório, os tefritídeos se desenvolvem em um ambiente com condições mais uniformes e favoráveis, o que, ao longo do tempo, pode acabar contribuindo para o desenvolvimento de moscas com aspectos mais uniformes. Isto é, os indivíduos nascem sincronizados, com tamanho e idade similares, o repertório comportamental dos machos pode se tornar mais simplificado e o cortejo pode ter menor duração, provavelmente em resposta a grande quantidade de moscas em gaiolas de criação, o que favorece a interrupção da corte por outros indivíduos.

Foi pensando nessas questões que desenvolvemos uma pesquisa com o objetivo de ampliar os conhecimentos sobre os efeitos da criação em laboratório no comportamento sexual da espécie de mosca-das-frutas *C. capitata* (sim, a mesma representada no ciclo de vida mais acima!). Para isso, o que fizemos foi comparar vários aspectos importantes do comportamento sexual dos machos de duas populações diferentes: uma criada em laboratório há muitos anos e outra população selvagem, isto é, recém coletada na natureza a partir de frutos infestados.

Nossos resultados apontaram importantes diferenças e semelhanças entre as populações estudadas. Os machos da população de laboratório apresentaram um tamanho de corte menor, ou seja, exibiram um menor número de unidades comportamentais até atingir a cópula. Além disso, alguns comportamentos específicos (por exemplo, andar e voar) foram realizados um menor número de vezes por esses machos. Esses resultados mostram que, em parte, a população de laboratório estudada foi afetada pelas condições da criação artificial. Mas, interessante, não observamos perda de comportamentos nessa população, o que nos indica que essas moscas, mesmo criadas há muitos anos em condições controladas, ainda apresentam uma qualidade comportamental similar à da população selvagem.

Tá, mas aí você pode estar se perguntando... E como isso afeta minha vida? Compreender o impacto das modificações geradas no comportamento das moscas-das-frutas, especialmente em comportamentos associados a perpetuação da espécie, é muito importante para ampliar os conhecimentos sobre a bioecologia desses organismos, mas, para além disso, são úteis para auxiliar na eficácia dos métodos usados no controle populacional dessas pragas agrícolas. Quanto mais eficientes forem as táticas de controle, menores serão os impactos desses insetos-praga no consumo *in natura* e na comercialização de frutos. E quem não prefere pegar um fruto e comer tranquilamente sem medo do que está por vir? Não posso falar por você, mas eu prefiro!

## Resumo

A mosca-das-frutas *Ceratitis capitata* (Wiedemann) (Diptera: Tephritidae) é uma praga agrícola de grande relevância econômica, responsável por consideráveis danos à fruticultura mundial e brasileira. Essa espécie é amplamente colonizada em condições artificiais, tanto em laboratórios de pesquisa como em biofábricas que implementam técnicas de controle populacional. No entanto, a criação em condições artificiais por muitas gerações pode provocar mudanças deletérias nas características comportamentais de moscas-das-frutas mantidas em laboratório quando comparadas com seus coespecíficos selvagens. Neste trabalho, com o objetivo de investigar a influência da criação em laboratório no comportamento sexual de machos da espécie *C. capitata*, realizamos uma comparação entre a performance comportamental de moscas criadas em laboratório e moscas selvagens. Nossa metodologia consistiu na realização de testes em laboratório para obtenção do padrão temporal de emissão de feromônio; filmagens do comportamento de corte para análise do tamanho da corte e dos parâmetros referentes à sequência, frequência e duração das unidades comportamentais; e testes de escolha de parceiro para avaliação do sucesso de acasalamento, latência e duração da cópula. Nossos resultados apontam (1) similaridades no padrão de emissão de feromônio entre as populações; (2) menor frequência de comportamentos associados a movimentos ou posições corporais (*Mobile*, *Flying* e *Stationary*) e limpeza (*Grooming*) em machos de laboratório; (3) menor tamanho da corte em machos de laboratório; (4) maior sucesso de acasalamento em machos de laboratório e (5) similaridades entre as rotinas comportamentais de corte mais prováveis de contribuir para a cópula. Considerando as diferenças encontradas entre as populações, nossos resultados indicam que os efeitos da criação em laboratório predominaram no âmbito quantitativo do comportamento. Qualitativamente, os machos da linhagem de laboratório não perderam nenhum dos comportamentos exibidos pelos machos selvagens, nem os desempenharam de forma diferente. Esses achados são relevantes não só para a ecologia comportamental, mas também para a ecologia aplicada, uma vez que técnicas de controle populacional baseadas no comportamento, como a Técnica do Inseto Estéril, dependem fortemente da interação de indivíduos criados em condições artificiais com indivíduos selvagens no campo.

**Palavras-chave:** tefritídeos; emissão de feromônio; comportamento de corte; sucesso de acasalamento; análise de vídeo; Técnica do Inseto Estéril.

## **Abstract**

The fruit fly *Ceratitidis capitata* (Wiedemann) (Diptera: Tephritidae) is an agricultural pest of great economic relevance, responsible for considerable damage to global and Brazilian orcharding. This species is widely colonized under artificial conditions in research laboratories and biofactories that implement population control techniques. However, rearing under artificial conditions for many generations can cause deleterious changes in the behavioral traits of lab-reared fruit flies compared to their wild conspecifics. In this work, to investigate the influence of laboratory-rearing on the sexual behavior of males of the species *C. capitata*, we carried out a comparison between the behavioral performance of lab-reared and wild flies. Our methodology consisted of laboratory tests to obtain the temporal pattern of pheromone emission; video recording of courtship behavior to analyze the courtship size and the parameters referent to sequence, frequency, and duration of behavioral units; and mate-choice tests to analyze mating success, latency, and copula duration. Our results point to (1) similarities in the pattern of pheromone emission; (2) lower frequency of behaviors associated with body movements or positions (Mobile, Flying, and Stationary) and cleaning (Grooming) in lab-reared males; (3) shorter courtship size in lab-reared males; (4) greater mating success in lab-reared males and (5) similarities between the courtship behavioral routines most likely to contribute to copulation. Considering the differences we found between populations, our results indicate that the effects of laboratory-rearing predominated in the quantitative scope of behavior. Qualitatively, males from the lab-reared strain did not lose any behaviors displayed by wild males, nor did they perform them differently. These findings are relevant to behavioral ecology and applied ecology since behavior-based population control techniques, such as the Sterile Insect Technique, rely heavily on the interaction of individuals raised in artificial conditions with wild individuals in the field.

**Keywords:** tephritids; pheromone emission; courtship behavior; mating success; video analysis; Sterile Insect Technique.

## SUMÁRIO

INTRODUÇÃO.....	12
METODOLOGIA.....	16
Origem do material biológico e protocolos de criação .....	16
Teste de emissão de feromônio.....	16
Registro da corte e análise de vídeo.....	17
Teste de escolha de parceiro .....	18
Análises estatísticas .....	19
RESULTADOS .....	21
Padrão temporal de emissão de feromônio .....	21
Registro da corte e análise de vídeo.....	22
<i>Etograma</i> .....	22
<i>Tamanho da corte</i> .....	25
<i>Sequência comportamental</i> .....	26
<i>Frequência das unidades comportamentais</i> .....	28
<i>Duração total das unidades comportamentais</i> .....	29
Teste de escolha de parceiro .....	30
DISCUSSÃO .....	33
CONCLUSÕES .....	40
REFERÊNCIAS .....	41

---

## Introdução

1 Na natureza, populações selvagens de insetos colonizam seus ecossistemas enfrentando  
2 condições ambientais flutuantes, efeitos da pressão de predação e limitação de recursos, de  
3 forma que sua história de vida e comportamento são moldados pela seleção natural (Cayol,  
4 2000). Por outro lado, populações mantidas em laboratório são expostas a condições ambientais  
5 controladas e favoráveis (Cayol, 2000; Hoffmann & Ross, 2018), com sua história de vida e  
6 comportamento sendo moldados pelos processos de aclimatação, seleção artificial e  
7 domesticação (Ochieng'-Odero, 1994). Dessa forma, quando os ambientes artificiais impõem  
8 novas pressões seletivas que são ausentes na natureza e/ou, fortes na natureza e enfraquecidas  
9 em laboratório, as populações podem acabar evoluindo em novas direções (Hoffmann & Ross,  
10 2018).

11 Ao avaliar as taxas evolutivas de adaptação em laboratório para diferentes ordens de  
12 insetos, Hoffmann & Ross (2018) observaram que, nas ordens Coleoptera, Hymenoptera e  
13 Diptera, características relacionadas à história de vida, comportamento e reprodução  
14 apresentaram uma tendência à mudança positiva, ou seja, à mudança numa direção que favorece  
15 o aumento da aptidão. De fato, a criação de insetos por muitas gerações em laboratório  
16 possibilita a seleção de indivíduos que reproduzem precocemente e desenvolvem-se mais  
17 rápido (Diamantidis et al., 2011; Economopoulos, 1992; Meats et al., 2004). Além disso,  
18 mudanças comportamentais que aceleram a corte e o acasalamento em condições artificiais  
19 foram observadas (Briceño & Eberhard, 1998; Kuriwada et al., 2014). Essas características  
20 possibilitam uma rápida sucessão de gerações, o que, do ponto de vista logístico, viabiliza a  
21 manutenção de colônias em laboratório (Cayol, 2000). Entretanto, dada a ampla variabilidade  
22 e complexidade dos ambientes naturais, tais modificações podem ser deletérias quando  
23 populações colonizadas em laboratório são comparadas com suas contrapartes selvagens  
24 (Cayol, 2000; Liimatainen et al., 1997; Rössler, 1975), especialmente no âmbito dos  
25 comportamentos associados a perpetuação da espécie.

26 Por apresentar uma alta flexibilidade comportamental, a mosca-das-frutas *Ceratitis*  
27 *capitata* (Wiedemann) (Diptera: Tephritidae) constitui um modelo biológico eficiente para a  
28 investigação dos efeitos da criação artificial no comportamento sexual. Essa espécie, distribuída  
29 em quase todas as áreas tropicais e temperadas quentes do mundo (Zucchi, 2000), é uma praga  
30 agrícola responsável por danos severos a uma variedade de frutos comercialmente importantes

31 (Nava & Botton, 2010; Oliveira et al., 2012). As fêmeas realizam a postura de ovos através da  
32 inserção de seu ovipositor nos frutos hospedeiros e, posteriormente, as larvas recém-emergidas  
33 se desenvolvem na polpa dos frutos, tornando-os inaproveitáveis para o consumo *in natura* e  
34 comercialização (Nava & Botton, 2010; Salles, 2000; Zucchi et al., 2004). A nocividade de *C.*  
35 *capitata* é favorecida por sua ampla polifagia, aspecto que contribui para a manutenção de um  
36 vasto círculo de hospedeiros e alta flexibilidade comportamental (Sugayama & Malavasi,  
37 2000). Para o controle populacional dessa espécie, a Técnica do Inseto Estéril (TIE) vem sendo  
38 amplamente empregada (Dunn & Follett, 2017; Hendrichs & Robinson, 2009). A TIE se baseia  
39 na liberação massal de machos esterilizados por irradiação ionizante para competirem com  
40 machos selvagens pelo acasalamento com fêmeas selvagens no campo e, assim, contribuir para  
41 a supressão gradativa da população-alvo (N. P. Dias & Garcia, 2014; Hendrichs & Robinson,  
42 2009). Uma vez que um dos principais pressupostos da TIE é a habilidade dos machos estéreis  
43 sobreviverem, competirem, cortejarem e acasalarem na natureza, por meio da interação com  
44 machos e fêmeas selvagens, o sucesso da estratégia se baseia fortemente no comportamento  
45 reprodutivo da população-alvo.

46 *Ceratitis capitata* apresenta um comportamento sexual complexo. A espécie possui uma  
47 estratégia de acasalamento alternativa onde os machos defendem agressivamente os frutos  
48 hospedeiros e forçam a cópula com fêmeas que estão forrageando ou realizando a postura de  
49 ovos (Prokopy & Hendrichs, 1979). No entanto, o sistema de acasalamento comumente adotado  
50 por *C. capitata* para a aquisição de parceiros sexuais é caracterizado pela formação de leks  
51 (Benelli et al., 2014; V. S. Dias et al., 2023; Eberhard, 2000). Os leks consistem em pequenas  
52 agregações de machos em arenas, geralmente reunidos em folhas de plantas hospedeiras ou  
53 não-hospedeiras, que iniciam um comportamento elaborado envolvendo a emissão de sinais  
54 químicos, acústicos e visuais para atrair fêmeas ao sítio de exibição (V. S. Dias et al., 2023;  
55 Prokopy & Hendrichs, 1979; Sugayama & Malavasi, 2000). Os machos defendem pequenos  
56 territórios e competem entre si pela cópula com fêmeas visitantes, e essas, por sua vez, podem  
57 selecionar livremente um parceiro sexual entre os machos presentes na agregação (Eberhard,  
58 2000; Shelly, 2018). Os leks não envolvem a presença de recursos exigidos pelas fêmeas e,  
59 dessa forma, representam um sistema de seleção sexual não baseada em recursos (Shelly, 2018),  
60 uma vez que é a competição entre os machos (seleção intra-sexual) e a seleção de parceiro  
61 realizada pela fêmea (seleção intersexual) que impulsionam a evolução de suas características  
62 sexuais (Benelli et al., 2014).



63 Inicialmente, o comportamento dos machos dentro dos leks é caracterizado pela  
64 ocupação e defesa de pequenos territórios em folhas individuais da planta (V. S. Dias et al.,  
65 2023; Prokopy & Hendrichs, 1979). Estudos prévios mostram que durante a defesa desses  
66 territórios, os machos realizam uma série de comportamentos agonísticos relacionados a  
67 agressividade, como por exemplo, contato cabeça-a-cabeça, contato direto com as pernas,  
68 empurrões direcionados a mosca oponente e movimentos alares bruscos (Benelli, 2015; Briceño  
69 et al., 1999). Posteriormente, os machos se engajam na realização do comportamento de  
70 chamamento por meio da emissão de feromônio sexual, e a corte inicia com a chegada das  
71 fêmeas aos leks (V. S. Dias et al., 2023; Eberhard, 2000).

72 A sequência básica do cortejo executado pelos machos de *C. capitata* foi primeiramente  
73 detalhada por Féron (1962) e refinada em trabalhos posteriores (Briceño et al., 1996; Briceño  
74 & Eberhard, 2002; Briceño & Eberhard, 2000; Liimatainen et al., 1997). A corte compreende  
75 os seguintes passos comportamentais: (1) emissão de feromônio sexual através da eversão da  
76 porção distal do epitélio anal; (2) emissão de um sinal acústico produzido pela vibração  
77 contínua das asas, enquanto ainda emite feromônio; (3) emissão de um zumbido intermitente  
78 produzido pelo movimento rítmico para frente e para trás das asas; e (4) execução de balanços  
79 rápidos com a cabeça (*'head rock'*), frequentemente simultâneo ao zumbido intermitente.  
80 Durante a execução do *head rock*, o macho pode estimular a parceira mecanicamente,  
81 estabelecendo contato ao tocar nas aristas e antenas da fêmea (Briceño & Eberhard, 2002). Após  
82 a execução desses passos, o macho salta sobre a fêmea para tentar a cópula (Briceño et al.,  
83 1996; Eberhard, 2000).

84 Diversos estudos demonstraram que a corte de *C. capitata* pode ser afetada pela criação  
85 em laboratório (Briceño et al., 1996; Calcagno et al., 2002; Liimatainen et al., 1997; Lux et al.,  
86 2002; Rössler, 1975). Um desses efeitos é a redução na duração total do cortejo em condições  
87 superadensadas, o que provavelmente é vantajoso, pois reduz a probabilidade do processo ser  
88 interrompido por outras moscas (Briceño & Eberhard, 1998). Outros trabalhos mostram que a  
89 competitividade de machos colonizados em laboratório é significativamente menor quando  
90 confrontados com machos selvagens (De Aquino & Joachim-Bravo, 2013; Liedo et al., 2007;  
91 Pereira et al., 2007). Além disso, as transições entre os comportamentos da sequência básica de  
92 corte foram ausentes ou menos elaboradas em machos criados em massa (Liimatainen et al.,  
93 1997).

94           Esses e outros trabalhos são muito relevantes para o conhecimento atual acerca do  
95 comportamento reprodutivo de *C. capitata*. Entretanto, nota-se uma carência de estudos  
96 comparando outros parâmetros entre as populações ou envolvendo um maior detalhamento dos  
97 parâmetros previamente estudados. Uma dessas lacunas é a necessidade da comparação do  
98 padrão temporal de emissão de feromônio entre populações selvagens e de laboratório, pois  
99 ainda são poucos os trabalhos que se engajaram neste tipo de avaliação (Diamantidis et al.,  
100 2008; Papadopoulos et al., 1998). A duração total da corte é um parâmetro bem estudado  
101 (Briceño & Eberhard, 1998), porém, se faz necessária uma avaliação da duração das unidades  
102 comportamentais, com o intuito de verificar como os machos distribuem o tempo entre os  
103 diferentes comportamentos desempenhados. Além disso, poucos estudos quantificaram  
104 unidades comportamentais além daquelas que compõem a sequência básica de corte (Calcagno  
105 et al., 2002).

106           Buscando preencher essas lacunas, realizamos uma comparação entre o comportamento  
107 sexual de machos oriundos de duas populações da espécie *C. capitata*: uma população  
108 colonizada em laboratório há mais de 30 anos e uma população selvagem (gerações F<sub>0</sub> e F<sub>1</sub>).  
109 Reiteramos nossa escolha por *C. capitata* como modelo de estudo por sua relevância econômica  
110 e alta flexibilidade comportamental, aliados a fácil manutenção em laboratório e possibilidade  
111 de acesso em campo. Nossos objetivos compreenderam: comparar o padrão temporal de  
112 emissão de feromônio entre as populações, descrever a corte de machos de *C. capitata* destinada  
113 a promover a aceitação da fêmea por meio da identificação de seus comportamentos mais  
114 frequentes e do tempo dispendido nessas atividades, identificar rotinas comportamentais  
115 associadas ao sucesso de cópula e comparar o sucesso de acasalamento entre machos  
116 colonizados em laboratório e selvagens.

117

118

---

## Metodologia

### Origem do material biológico e protocolos de criação

Todos os ensaios experimentais foram realizados com moscas adultas sexualmente maduras provenientes de duas populações de *C. capitata*: uma criada em laboratório e uma selvagem. A população de laboratório tem sido mantida na criação artificial do Laboratório de Ecologia Comportamental de Insetos (LECI) da Universidade Federal da Bahia (UFBA) há mais de 30 anos, coletada originalmente em Ribeirão Preto, São Paulo, Brasil, em amêndoas (*Terminalia catappa*) infestadas. As moscas dessa população foram alimentadas, na fase larval, com dieta artificial a base de lêvedo de cerveja, farelo de soja e farelo de aveia, adaptada de Carvalho et al. (1998).

A população de moscas selvagens foi obtida de frutos infestados de amendoeira-da-praia (*T. catappa*) coletados na região metropolitana de Salvador, Bahia, Brasil (12°55'36.6"S 38°19'15.8"W; 12°56'13.4"S 38°19'53.5"W). Após a coleta de amêndoas infestadas, os frutos foram levados ao LECI e dispostos em bandejas com vermiculita monitoradas até a emergência dos adultos. As moscas da geração parental (F<sub>0</sub>) foram criadas em goiabas (*Psidium guajava*) para obtenção de indivíduos da geração F<sub>1</sub>. Para garantir ao máximo sua natureza selvagem, apenas moscas das gerações F<sub>0</sub> e F<sub>1</sub> foram utilizadas em todos os experimentos.

As moscas adultas das duas populações foram mantidas em gaiolas plásticas (20 x 24 x 33 cm) adaptadas para a criação, sob as condições de temperatura de 25 ± 1°C, umidade relativa de 65 ± 10% e fotoperíodo de 12h claro:escuro, com base nas metodologias utilizadas nos laboratórios de Entomologia da FAO/IAEA (Seibersdorf, Áustria) e CENA (USP, São Paulo, Brasil) e receberam água e dieta à base de proteína hidrolisada (Bionis ®) e açúcar (1:3) *ad libitum*.

### Teste de emissão de feromônio

Para avaliar o padrão temporal de emissão de feromônio, 10 machos marcados individualmente com diferentes cores de tinta não-tóxica e pertencentes à mesma população foram liberados em uma caixa de acrílico (20 x 15 x 12 cm) dentro da qual foi disposta uma caixa de vidro menor (9 x 7 x 9 cm), contendo 10 fêmeas selvagens para fornecer estímulo visual aos machos (figura 1) (Roriz et al., 2019). Para garantir que o teste iniciasse no começo da fotofase, as moscas foram mantidas no escuro por pelo menos 12 horas antes da realização do experimento. O registro da emissão de feromônio foi realizado das 07h30 às 18h30, com a

151 contagem dos machos emitindo feromônio sendo realizada a cada intervalo de 30 minutos. A  
 152 identificação da emissão de feromônio foi feita pela observação visual de uma gotícula brilhante  
 153 e translúcida na porção distal do epitélio das glândulas anais e/ou distensão das glândulas  
 154 abdominais laterais (Levinson et al., 1987; Malavasi & Zucchi, 2000). Para cada população  
 155 foram realizadas 10 réplicas utilizando moscas com idade entre 10-12 dias. As condições  
 156 ambientais durante a realização dos testes foram de  $25 \pm 1^\circ\text{C}$ , umidade relativa de  $65 \pm 10\%$  e  
 157 intensidade luminosa de 1.670 lux.



158  
 159 **Figura 1:** Ensaios experimentais para observação do padrão temporal de emissão de feromônio, com fêmeas  
 160 posicionadas no centro (caixa menor) e machos distribuídos no entorno (caixa maior). Uma folha de pitanga  
 161 (*Eugenia uniflora* L.) foi aderida à parede da caixa maior.

162

### 163 **Registro da corte e análise de vídeo**

164 Com a finalidade de descrever e avaliar os comportamentos de corte executados pelos  
 165 machos de *C. capitata*, foram realizados experimentos de filmagem em laboratório, utilizando  
 166 câmeras de vídeo digital do modelo Geovision-GV-BX220D-3. As imagens foram capturadas  
 167 e salvas no formato AVI pelo software de gerenciamento de vídeo GeoVision-NVR.

168 Dois machos da mesma população e uma fêmea selvagem com idades entre 10-12 dias  
 169 foram liberados em uma caixa de vidro (9 x 7 x 9 cm) contendo uma folha de pitanga (*Eugenia*  
 170 *uniflora* L.) como substrato para as interações sexuais. A filmagem teve início com a liberação  
 171 da fêmea e duração máxima de 30 minutos (a gravação era interrompida caso houvesse

172 confirmação de cópula dentro desse intervalo). Apesar da presença de dois machos por caixa,  
173 apenas o macho bem-sucedido – isto é, aquele que copulou dentro do intervalo de 30 minutos  
174 – foi analisado por réplica. Foram obtidas 20 réplicas que resultaram em sucesso de cópula para  
175 cada população, das quais 10 filmagens foram utilizadas para montagem do etograma e 10  
176 filmagens foram utilizadas na análise de dados. Os experimentos foram realizados sob  
177 condições ambientais de  $25 \pm 1^\circ\text{C}$ , umidade relativa de  $65 \pm 10\%$  e luminosidade entre 1.600-  
178 1.800 lux.

179 Os comportamentos exibidos pelos machos foram descritos e sequenciados, segundo a  
180 segundo, de acordo com etograma construído após análise dos vídeos para esta finalidade. As  
181 filmagens voltadas à análise de dados foram utilizadas para obtenção dos seguintes parâmetros:  
182 tamanho da corte, que compreende o número total de unidades comportamentais executadas  
183 desde o início da filmagem até a ocorrência da cópula; sequência comportamental; frequência  
184 das unidades comportamentais, isto é, o número total de ocorrências de um determinado  
185 comportamento exibidas entre o início e o final da filmagem; e duração total das unidades  
186 comportamentais, ou seja, o tempo total (em minutos) no qual todas as ocorrências de um  
187 determinado comportamento duraram entre o início e o final da filmagem.

### 188 **Teste de escolha de parceiro**

189 Os ensaios experimentais de escolha de parceiro foram realizados em gaiolas maiores  
190 (89 x 69 x 69 cm) compostas por estrutura de armação de ferro e revestidas por tela (figura 2),  
191 contendo em seu interior uma muda de pitanga (*E. uniflora* L.) (Roriz et al., 2017, com  
192 modificações). Em virtude da limitação do número total de gaiolas disponíveis (duas unidades),  
193 o teste foi realizado em 5 baterias experimentais, gerando um total de 10 réplicas. As idades  
194 das moscas variaram entre as baterias experimentais, de forma que na primeira bateria (réplicas  
195 1 e 2) as moscas possuíam 7 dias de idade, na segunda bateria (réplicas 3 e 4), as moscas  
196 possuíam 8 dias de idade e assim sucessivamente, com as moscas utilizadas na última bateria  
197 de experimentos (réplicas 9 e 10) possuindo 11 dias de idade. Pelo menos 15 minutos antes do  
198 teste, 20 machos, sendo 10 de cada população, devidamente marcados com tinta não-tóxica,  
199 foram liberados no interior da gaiola. Posteriormente, 10 fêmeas selvagens foram adicionadas  
200 na gaiola. As observações pela presença de cópula foram realizadas no período compreendido  
201 entre 7h e 14h. Após a confirmação de cópula, o casal era removido da gaiola por meio de um  
202 tubo de ensaio e devidamente identificado quanto à população de origem do macho, horário de  
203 início da cópula (latência) e duração da cópula. Os testes de escolha de parceiro foram

204 realizados sob condições ambientais de  $25 \pm 1^\circ\text{C}$ , umidade relativa de  $60 \pm 5\%$  e luminosidade  
 205 entre 1.360-1.540 lux.



206

207 **Figura 2:** Ambientação dos ensaios experimentais de escolha de parceiro, com uma muda de pitanga (*E. uniflora*  
 208 L.) localizada no interior da gaiola. À direita, em destaque, um macho selvagem com marcação feita por tinta não-  
 209 tóxica na região do tórax.

210

### 211 **Análises estatísticas**

212 Para analisar o padrão temporal de emissão de feromônio entre as populações, os dados  
 213 foram testados por meio de um Modelo Linear Generalizado (GLM) autolístico (Besag,  
 214 1972). Essa metodologia compara as populações usando o tempo como uma covariável. Dessa  
 215 forma, tempo (horários) e população (laboratório x selvagem) são a variável explanatória, e o  
 216 número de machos emitindo feromônio é a variável resposta para a qual se assumiu uma  
 217 distribuição de Poisson. A função *log* foi utilizada como função de ligação do GLM. Um  
 218 automodelo foi construído utilizando a covariância de cinco dados consecutivos de tempo,  
 219 livres de dependência (Roriz et al., 2019).

220

221 A partir dos experimentos de filmagens da corte, quatro parâmetros foram avaliados: a  
 frequência das unidades comportamentais; o tamanho da corte; a duração total das unidades

222 comportamentais; e a sequência comportamental. Para analisar se a frequência da unidade  
223 comportamental (variável resposta) varia em função da população (variável explanatória),  
224 foram utilizados GLMs com função de ligação *log* e assumindo distribuição de Poisson para os  
225 dados. Como foi detectada sobredispersão nos dados das variáveis resposta (isto é, variância >  
226 média), uma correção de erros padrão foi realizada aplicando-se modelos de *quasi*-Poisson  
227 (Zuur et al., 2009). A significância do modelo foi checada através de teste F. O tamanho da  
228 corte (variável resposta) foi modelado em função da população (variável explanatória) e  
229 analisado de forma similar à frequência das unidades comportamentais. Para verificar se a  
230 duração total (variável resposta) varia entre os comportamentos (variável explanatória), foi  
231 executado um GLM para cada população estudada, utilizando função de ligação *identity* e  
232 assumindo distribuição normal dos dados. A significância do modelo foi verificada por meio  
233 de teste qui-quadrado. Foi realizado um pós teste de Tukey para comparações par a par.

234 A sequência comportamental foi analisada no software EthoSeq (Japyassu et al., 2006),  
235 construído para extrair sequências comportamentais probabilísticas (sequências geradas em  
236 árvore, ou TGSs – *tree-generated sequences*) a partir de dados observacionais. O EthoSeq  
237 utiliza a teoria dos grafos para produzir representações hierárquicas em árvores direcionadas  
238 (DiTree), onde cada ação comportamental aparece apenas uma vez. Na DiTree, as transições  
239 representadas são aquelas que maximizam o caminho de probabilidades, de forma que as rotinas  
240 comportamentais contidas na árvore são as mais prováveis dentro do conjunto de dados  
241 (Japyassu et al., 2006). Para analisar as sequências comportamentais que mais contribuíram  
242 para o sucesso de cópula, selecionamos as árvores cujas raízes terminam com a unidade *mating*.

243 Os dados obtidos a partir do experimento de escolha de parceiro foram a proporção de  
244 machos copulados, a latência e a duração da cópula (variáveis resposta), modelados em função  
245 da população (variável explanatória). Para avaliar a proporção de machos copulados foi  
246 realizado um GLM assumindo distribuição binomial e utilizando função de ligação *logit*. Após  
247 detecção de sobredispersão dos dados, o ajuste foi realizado aplicando um modelo *quasi*-  
248 binomial (Zuur et al., 2009). A significância do modelo foi checada através de um teste F. Para  
249 a análise da latência e duração da cópula, o modelo que melhor se ajustou aos dados foi um  
250 GLM com distribuição normal e função de ligação *identity*. A significância do modelo foi  
251 avaliada por meio de teste qui-quadrado.

252 Todas as análises estatísticas foram realizadas no software gratuito R Studio  
253 considerando um valor de significância de  $p < 0.05$ .

---

**Resultados**
**Padrão temporal de emissão de feromônio**

O GLM analisado demonstrou que a significância do modelo se deu apenas nos horários (AutoCov5) (tabela 1). Ou seja, o padrão temporal de emissão de feromônio não diferiu estatisticamente entre as populações, mas o número de machos emitindo feromônio variou significativamente em relação ao tempo. Os machos das duas populações iniciaram a atividade de emissão de feromônio desde o começo da fotofase e continuaram por pelo menos 8 horas (figura 3). O pico da atividade ocorreu às 8h e 9h nas populações selvagem e de laboratório, respectivamente. A população criada em laboratório mantém um padrão relativamente alto no número médio de machos emitindo feromônio até 10h, quando a atividade começa a diminuir continuamente. O número médio de machos selvagens emitindo feromônio se mantém em níveis relativamente próximos com pequenas oscilações até às 12h30, quando a atividade também começa a reduzir, porém de forma menos contínua em comparação à população de laboratório. Nas duas linhagens, o número de machos liberando feromônio decaiu até sua redução total em horários próximos, às 16h para moscas de laboratório e 16h30 para moscas selvagens. Os machos de laboratório, no entanto, voltaram a emitir feromônio nos dois últimos horários de observação do teste, isto é, às 18h e 18h30.

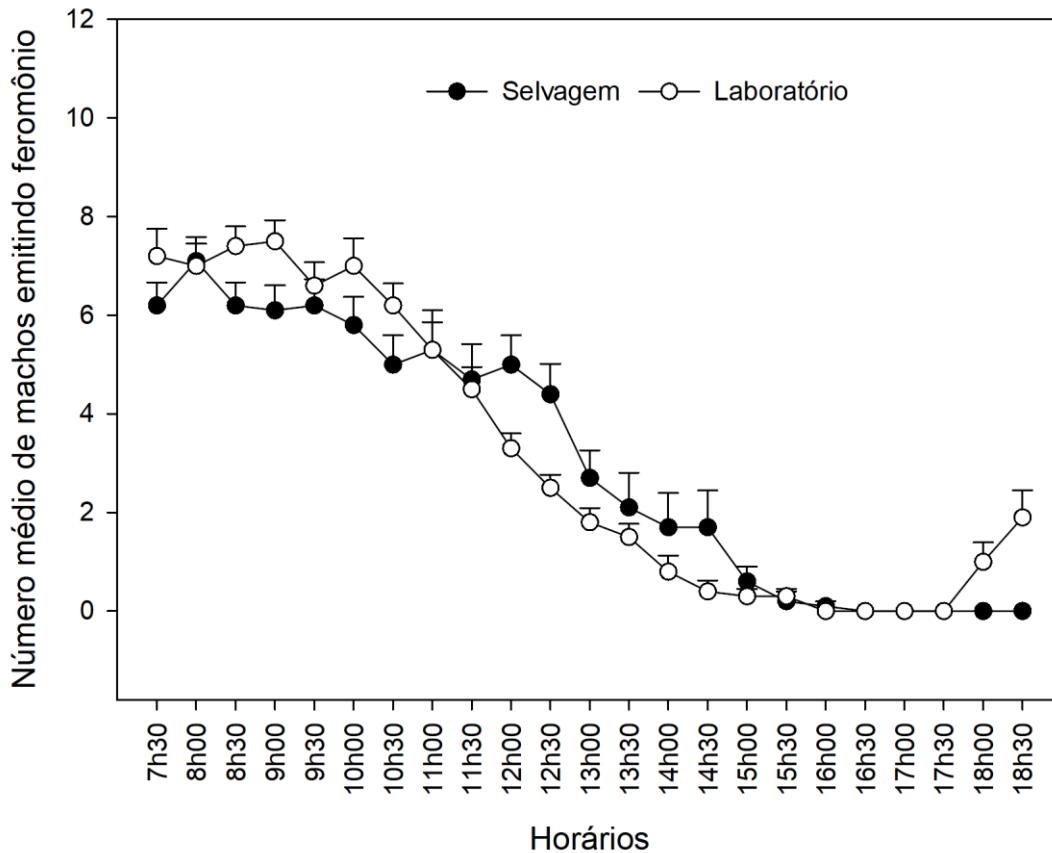
**Tabela 1:** Modelo linear generalizado autolístico dos dados temporais da emissão de feromônio usando a população de laboratório como referência.

	Estimative	SE	Z	P	Signif.
AutoCov5	0.388	0.015	25.258	< 2e <sup>-16</sup>	***
Selvagem	0.040	0.073	0.558	0.577	

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

---





273

274 **Figura 3:** Representação gráfica do padrão temporal de emissão de feromônio para as populações de laboratório  
 275 e selvagem de *C. capitata*. Os pontos representam valores médios e as barras de erro representam erro padrão da  
 276 média ( $P < 0.05$ ; GLM autolístico).

277

## 278 Registro da corte e análise de vídeo

### 279 *Etoograma*

280 Dezessete unidades comportamentais foram descritas para as populações estudadas, e  
 281 divididas nas seguintes categorias comportamentais: emissão de feromônio; posições e  
 282 movimentos realizados com as asas; movimentos de cabeça; posições e/ou movimentos  
 283 corporais; limpeza; comportamentos agonísticos; interações macho-fêmea e cópula (tabela 2).  
 284 O etograma elaborado apresenta atividades comportamentais descritas anteriormente para *C.*  
 285 *capitata* (Briceño et al., 1996, 1999; Briceño & Eberhard, 2002; Briceño & Eberhard, 2000),  
 286 com modificações quando necessárias. Os comportamentos *Oscillation* (OC), *Stationary* (ST),  
 287 *Grooming* (GR), *Rubbing legs* (RU) e *Falling* (FG), previamente descritos para a mosca-das-  
 288 frutas *Anastrepha fraterculus* (Cardoso, 2021, não publicado; Roriz et al., 2018), foram  
 289 observados em *C. capitata*. A descrição do comportamento *Oscillation* foi modificada, pois o  
 290 movimento executado por *C. capitata* foi mais simples em comparação ao que foi descrito para

291 *A. fraterculus*, e, nas vezes em que o comportamento ocorreu, as oscilações foram unilaterais.  
 292 A unidade *Reorientation* (RE) foi inserida durante as análises. Todos os comportamentos  
 293 descritos foram desempenhados pelos machos das duas populações.

**Tabela 2:** Etograma com descrição das unidades comportamentais observadas nas populações de laboratório e selvagem de *C. capitata*.

<b>Categoria comportamental</b>	<b>Unidade comportamental</b>	<b>Descrição</b>
<b>Emissão de feromônio</b>	<b>CALL:</b> Calling	Emissão de uma gotícula de feromônio brilhante e translúcida visível pela eversão do epitélio anal e/ou distensão das glândulas abdominais laterais (Briceño et al., 1996).
<b>Posições e movimentos realizados com as asas</b>	<b>WVb:</b> Wing vibration	As asas, parcialmente estendidas lateralmente, movem-se de forma rítmica no sentido dorsoventral, produzindo uma vibração contínua. Durante o movimento, o epitélio anal do macho encontra-se evertido e direcionado ventralmente, com a gotícula de feromônio permanecendo visível (Briceño & Eberhard, 2000).
	<b>WBz:</b> Wing buzzing	As asas, estendidas lateralmente em cerca de 60° em relação ao tórax, movem-se ritmicamente para a frente e depois retornam a posição inicial, criando movimentos ‘para frente e para trás’ (Briceño & Eberhard, 2000).
<b>Movimentos de cabeça</b>	<b>HRk:</b> Head rock	Balanços rápidos realizados com a cabeça, frequentemente do tipo rotatório, mas também podem ocorrer deflexões laterais ou movimentos dorsoventrais (Briceño et al., 1996).
<b>Posições e/ou movimentos corporais</b>	<b>FL:</b> Flying	A mosca voa, batendo as asas, e se desloca para um campo de pouso.

	<b>OC: Oscillation</b>	A mosca move suas pernas lateralmente, caminhando, criando arcos unilaterais com o movimento do corpo. A cada oscilação, a mosca executa movimentos de abertura da asa e alinhamento em torno de 90° em relação ao tórax (Roriz et al., 2018, com modificações).
	<b>MO: Mobile</b>	A mosca caminha movimentando suas pernas de forma sincronizada.
	<b>RE: Reorientation</b>	Macho gira o corpo reorientando-se em direção a fêmea após detectar algum movimento realizado por ela – normalmente o pouso após o voo.
	<b>ST: Stationary</b>	Macho permanece parado com as asas em uma posição relaxada, perto do corpo – ou seguradas quase transversalmente –, com a porção proximal da asa posicionada para baixo e porção distal para cima (Roriz et al., 2018).
	<b>FG: Falling</b>	Macho cai com as pernas voltadas para cima após <i>attempt</i> ou aterrissagem de voo malsucedida (Cardoso, 2021, não publicado).
<b>Limpeza</b>	<b>GR: Grooming</b>	Parada, a mosca realiza movimentos de limpeza corporal, esfregando as pernas nas asas, cabeça, tórax, abdome, probóscide e antenas (Roriz et al., 2018).
	<b>RU: Rubbing legs</b>	Parada, a mosca esfrega os pares de pernas umas nas outras, normalmente o primeiro e último pares (Cardoso, 2021, não publicado).
<b>Comportamentos agonísticos</b>	<b>FI: Fight</b>	Interações agressivas entre machos ou entre machos e fêmeas, nas quais a mosca que ataca empurra a outra ou bate na outra com a cabeça, ou, ainda, a mosca atacando voa sobre a outra atingindo-a bruscamente no dorso (Briceño et al., 1999, com modificações).

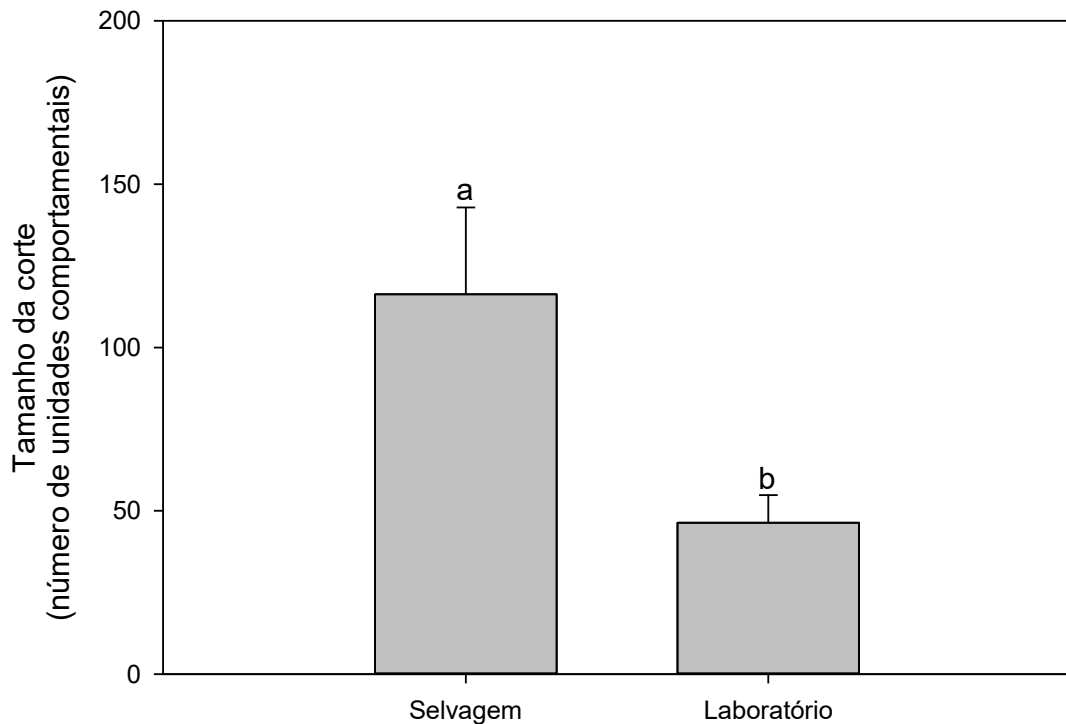
	<b>AL: Alignment</b>	O macho e a fêmea alinham-se frente a frente, a curtas distâncias, olhando diretamente um para o outro (Briceño & Eberhard, 2002).
<b>Interações macho-fêmea</b>	<b>CO: Contact</b>	Aristas do macho batem repetidamente nas aristas da fêmea e/ou o macho executa pequenos passos para a frente e toca nas antenas da fêmea com seu segundo par de cerdas (Briceño & Eberhard, 2002, com modificações).
	<b>AT: Attempt</b>	O macho salta e pousa sobre a fêmea com a parte anterior do seu corpo voltada mais ou menos para a extremidade posterior do corpo da fêmea. Então, o macho gira em torno de 180° sobre o eixo da fêmea para tentar copular (Briceño et al., 1996).
<b>Cópula</b>	<b>MT: Mating</b>	O macho segura a fêmea através de seus três pares de pernas e introduz seu órgão copulador encaixando-o na genitália da fêmea.

294

295 ***Tamanho da corte***

296 As populações diferiram estatisticamente quanto ao tamanho das sequências  
 297 comportamentais de corte ( $F = 7.5542$ ;  $p = 0.0137$ ). O tamanho da corte foi significativamente  
 298 menor na população de laboratório (figura 4).

299



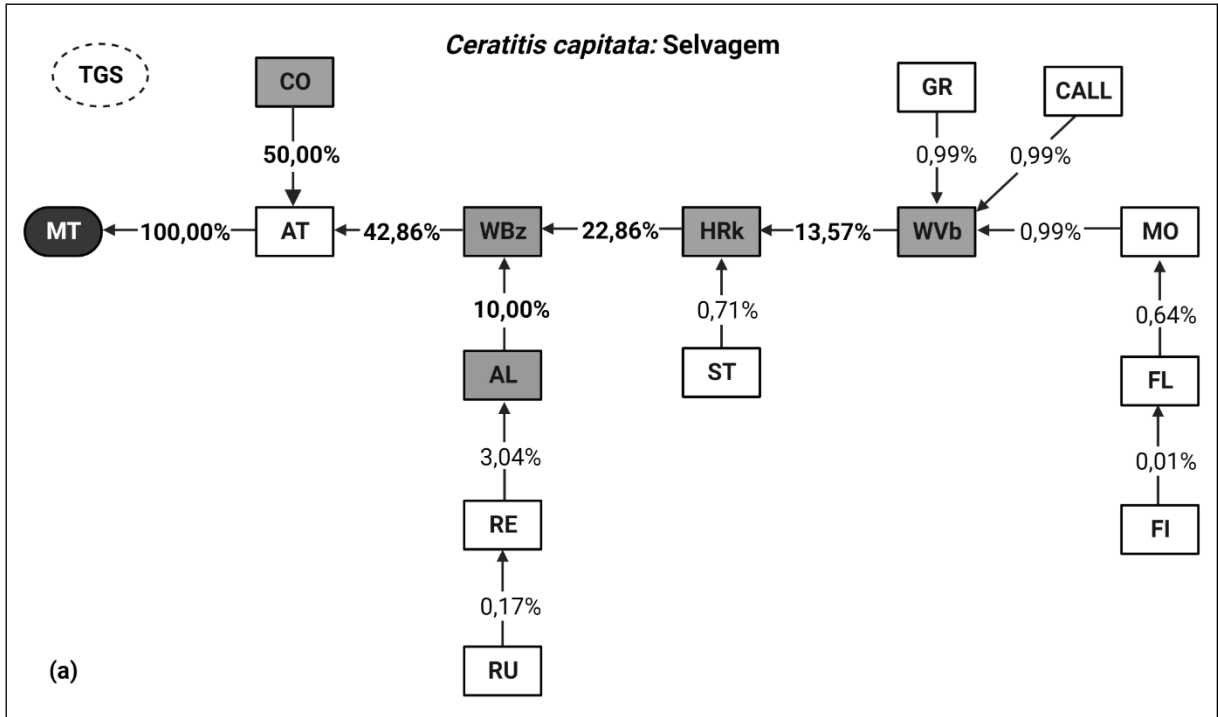
300

301 **Figura 4:** Tamanho das sequências comportamentais de corte em função da população de *C. capitata*. As barras  
 302 representam valores médios e as barras de erro representam erro padrão da média. Letras diferentes acima das  
 303 barras indicam diferenças estatísticas significativas entre as populações ( $P < 0.05$ ; GLM).

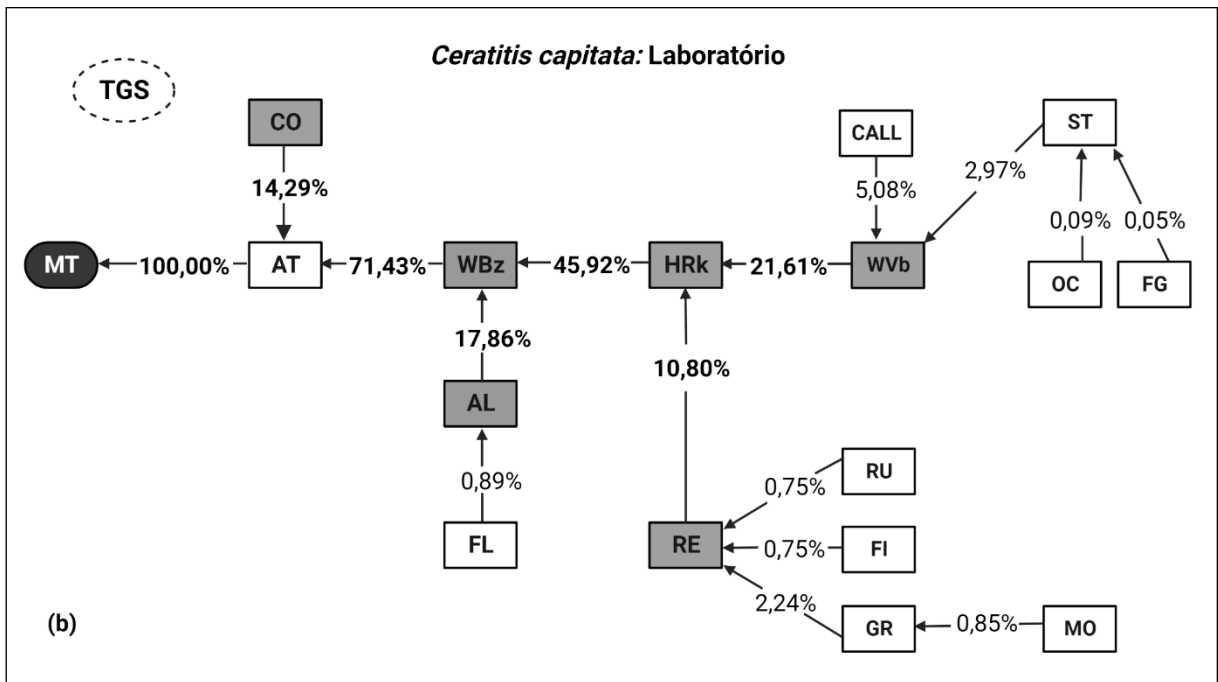
304

### 305 *Sequência comportamental*

306 As sequências geradas em árvore (TGS) apontaram similaridades nas rotinas  
 307 comportamentais que mais contribuíram para a cópula entre as duas populações, com diferenças  
 308 mais concentradas na probabilidade de ocorrência dos caminhos (figura 5). A unidade *mating*  
 309 (MT) foi sempre precedida pelo *attempt* (AT) (AT > MT: 100,00%). Apenas as unidades  
 310 *Contact* (CO) e *Wing buzzing* (WBz) precederam o *attempt* (AT). A sequência CO > AT > MT  
 311 apresentou probabilidade de 50,00% de ocorrência na população selvagem e uma menor  
 312 probabilidade na população de laboratório (14,29%). A sequência WBz > AT > MT apresentou  
 313 alta probabilidade de ocorrência nas duas populações, especialmente na população de  
 314 laboratório (71,43%). Nas moscas de laboratório, a sequência iniciada pelo comportamento de  
 315 reorientação (RE) apresentou 10,80% de probabilidade de contribuir para a cópula com o RE  
 316 ocorrendo antes do balanço de cabeça (HRk), ao passo que, na população selvagem, este  
 317 comportamento apresentou menor contribuição para a cópula e maior probabilidade de preceder  
 318 o alinhamento (AL).



319



320

321 **Figura 5:** Sequências geradas em árvore (TGS) que resultaram em cópula bem-sucedida (terminadas em *mating*  
 322 – MT) para as populações selvagem (a) e de laboratório (b) de *C. capitata*. As setas indicam a sequência das rotinas  
 323 comportamentais com os respectivos valores percentuais que representam a probabilidade de ocorrência de cada  
 324 rotina específica. As unidades comportamentais e percentuais destacados representam rotinas comportamentais  
 325 que mais contribuíram para a cópula. Em contrapartida, à medida que a rotina comportamental se afasta do MT,  
 326 menor é sua probabilidade de ocorrência.

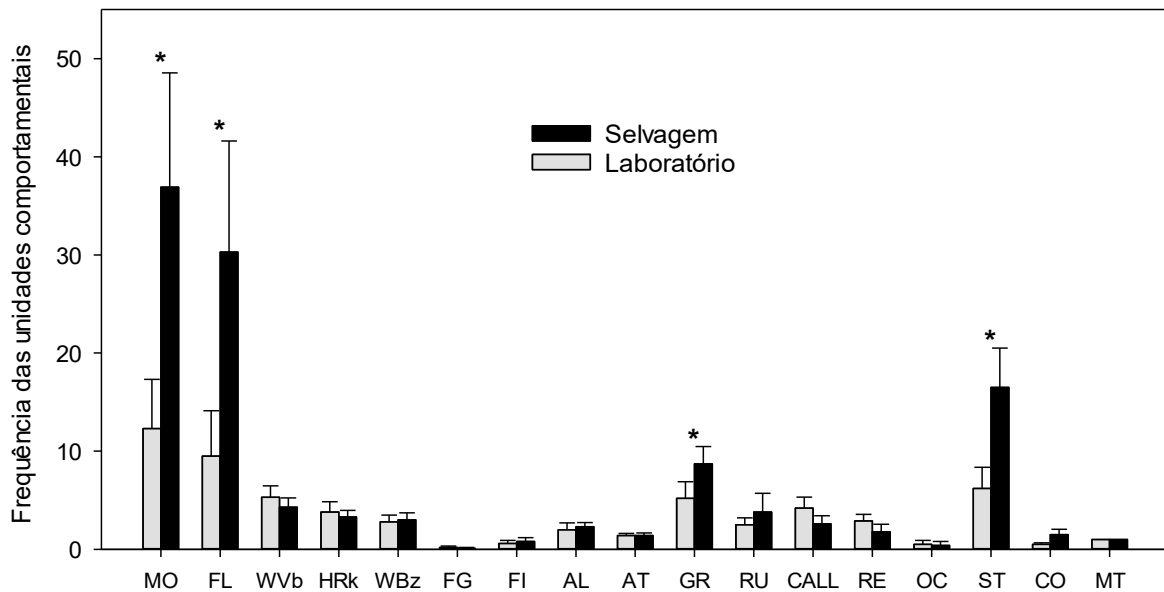
327 ***Frequência das unidades comportamentais***

328 As populações diferiram significativamente quanto ao número de ocorrências  
 329 (frequência) das unidades comportamentais *Mobile* (MO), *Flying* (FL), *Grooming* (GR) e  
 330 *Stationary* (ST) (tabela 3). Em média, esses comportamentos ocorreram em uma frequência  
 331 estatisticamente menor na população de laboratório (figura 6).

**Tabela 3:** Comparação das frequências de cada unidade comportamental entre as populações de laboratório e selvagem de *C. capitata* (Modelo linear generalizado, *family* = *quasi*-poisson).

Unidade Comportamental	Modelo Linear Generalizado (GLM)			
	Df	<i>F</i>	<i>P</i>	Signif.
MO	1	8.5220	<b>0.0096</b>	**
FL	1	7.2121	<b>0.0156</b>	*
WVb	1	0.5403	0.4723	
HRk	1	0.0294	0.8658	
WBz	1	0.1041	0.7509	
FG	1	0.0055	0.9415	
FI	1	0.0673	0.7984	
AL	1	0.0477	0.8298	
AT	1	0.332	0.5720	
GR	1	4.4938	<b>0.0490</b>	*
RU	1	0.9358	0.3469	
CALL	1	0.4627	0.5055	
RE	1	0.6603	0.4277	
OC	1	0.0055	0.9415	
ST	1	6.4862	<b>0.0209</b>	*
CO	1	3.3223	0.0860	.

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1



333

334 **Figura 6:** Frequência das unidades comportamentais, medida em número de ocorrências, e modelada em função  
 335 da população. As barras representam valores médios e as barras de erro representam erro padrão da média.  
 336 Asteriscos acima das barras indicam diferenças estatísticas significativas entre as populações ( $P < 0.05$ ; GLMs).

337

### 338 ***Duração total das unidades comportamentais***

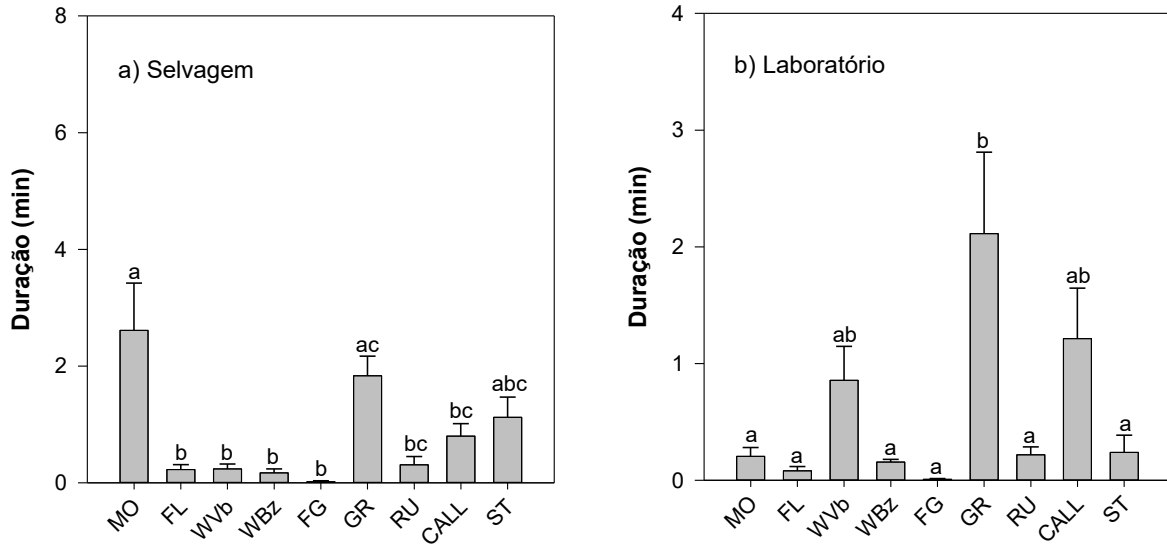
339 Para as duas populações estudadas, o tempo total das ocorrências de cada unidade  
 340 comportamental (duração total) foi avaliado em função dos comportamentos. Nesta análise,  
 341 algumas unidades comportamentais não foram incluídas pela dificuldade em quantificar com  
 342 acurácia sua duração total ou porque são executadas muito rapidamente pelos machos. Assim,  
 343 apenas as unidades *Mobile*, *Flying*, *Wing vibration*, *Wing buzzing*, *Falling*, *Grooming*, *Rubbing*  
 344 *legs*, *CALL* e *Stationary* foram quantificadas quanto à duração total.

345 Nas duas populações, o GLM analisado foi significativo. Na população selvagem, os  
 346 machos levaram significativamente mais tempo caminhando (*Mobile* - MO) em comparação às  
 347 outras atividades, exceto *Grooming* (GR) e *Stationary* (ST), cujas médias não foram  
 348 estatisticamente diferentes da média do MO (figura 7a). A duração total do comportamento GR  
 349 foi significativamente maior do que a duração dos comportamentos *Flying* (FL), *Wing vibration*  
 350 (*WVb*), *Wing buzzing* (*WBz*) e *Falling* (FG).

351 As moscas de laboratório dispenderam significativamente mais tempo realizando  
 352 atividade de limpeza (GR) em comparação aos demais comportamentos, com exceção das  
 353 unidades *Calling* (CALL) e *Wing vibration* (*WVb*), cujas médias não foram estatisticamente



354 diferentes da média do GR (figura 7b). CALL e WVb, comportamentos associados à atividade  
 355 de emissão de feromônio, tiveram, em média, duração total similar.

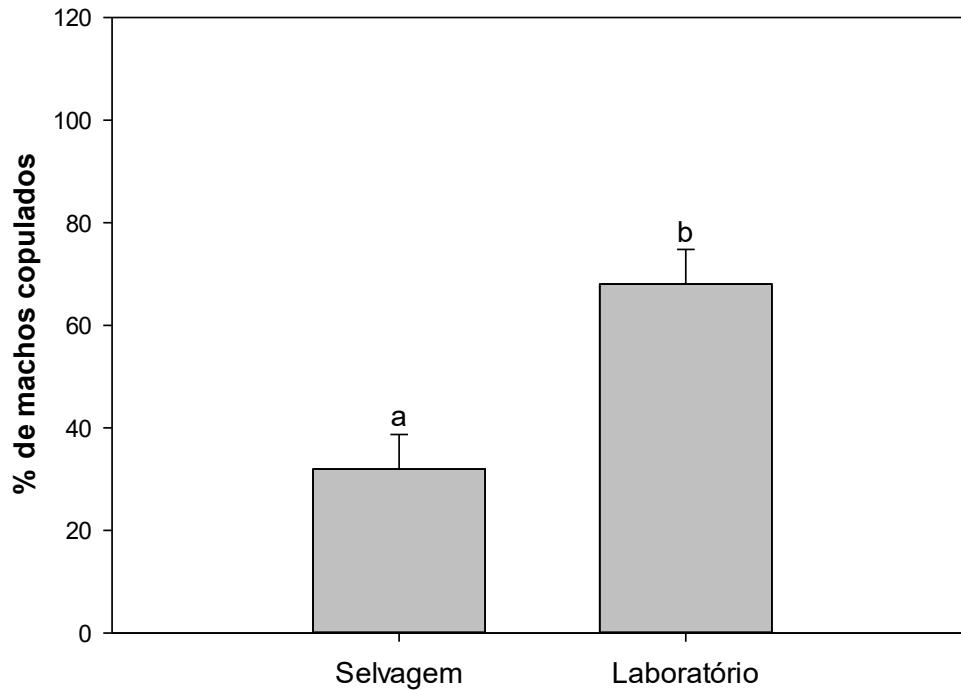


356  
 357 **Figura 7:** Duração total (em minutos) das unidades comportamentais para a população selvagem (a) e população  
 358 de laboratório (b) de *C. capitata*. As barras representam valores médios e as barras de erro representam erro padrão  
 359 da média. Letras diferentes acima das barras indicam diferenças estatísticas significativas entre as unidades  
 360 comportamentais ( $P < 0.05$ ; teste *post hoc* de Tukey).

361

### 362 **Teste de escolha de parceiro**

363 As populações diferiram significativamente quanto à proporção de machos copulados  
 364 no teste de escolha de parceiro ( $F = 12.74$ ;  $p = 0.0022$ ). A proporção de machos copulados  
 365 pertencentes à população de laboratório foi significativamente maior que a proporção de  
 366 machos copulados da população selvagem (figura 8).



367

368

369

370

**Figura 8:** Proporção de machos copulados em função da população de *C. capitata*. As barras representam valores médios e as barras de erro representam erro padrão da média. Letras diferentes acima das barras indicam diferenças estatísticas significativas entre as populações ( $P < 0.05$ ; GLM).

371

372

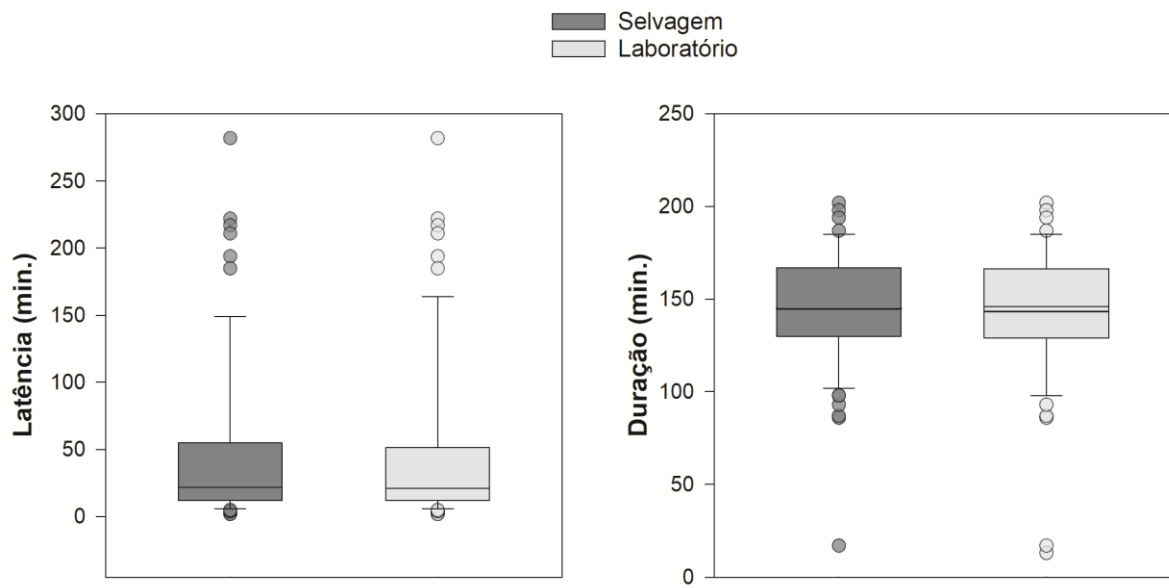
373

As populações não diferiram estatisticamente quanto à latência ( $p = 0.7740$ ) e duração da cópula ( $p = 0.8862$ ) (tabela 4; figura 9).

**Tabela 4:** Resumo dos dados de 'latência da cópula' e 'duração da cópula' considerando as duas populações ( $N = 70$ ). Onde Mín. = Mínimo; 1st. Q = Primeiro quartil; 3rd. Q = Terceiro quartil; e Máx. = Máximo.

Variável resposta	Resumo					
	Mín.	1st. Q	Média	Mediana	3rd. Q	Máx.
Latência da cópula	2.00	12.00	50.93	21.50	53.25	282.00
Duração da cópula	13.0	130.2	143.1	145.5	166.0	202.0

374



375  
376  
377  
378

**Figura 9:** Representação gráfica da latência até a cópula (esq.) e duração da cópula (dir.) de *C. capitata* em função da população ( $P < 0.05$ ; GLM).

---

## Discussão

379

380

381 Neste trabalho avaliamos os efeitos da criação em laboratório no comportamento sexual  
382 de machos de *C. capitata* por meio da comparação entre moscas selvagens e moscas  
383 colonizadas em laboratório. Nossos resultados apontaram que, em relação ao tamanho da corte,  
384 frequência comportamental e sucesso de acasalamento, as populações diferiram  
385 significativamente. Além disso, a análise da duração total dos comportamentos, realizada para  
386 cada população, indicou uma diferente distribuição de tempo entre as atividades  
387 desempenhadas. Por outro lado, os machos de laboratório e selvagens apresentaram  
388 similaridades nos demais parâmetros avaliados, a saber, o padrão de emissão de feromônio,  
389 rotinas comportamentais da sequência de corte, latência e duração da cópula.

390

391

392

393

394

395

396

397

398

399

400

401

402

403

404

405

406

407

408

409

A liberação de feromônio sexual para atrair as fêmeas é um passo crítico no esforço de um macho para garantir uma parceira. Nossos achados mostraram que o padrão temporal de emissão de feromônio da população de laboratório não diferiu significativamente do padrão apresentado pela população selvagem, indicando que, em relação a esse parâmetro, a qualidade da população de laboratório se mantém. Não obstante, independente da população, observamos uma variação no número de machos emitindo feromônio em relação aos horários. Nosso resultado demonstrou que moscas mantidas em um fotoperíodo de 12h claro:escuro apresentaram um padrão temporal de emissão de feromônio do tipo unimodal, com apenas um pico de chamamento ocorrendo durante o dia (pela manhã entre 8h00 e 9h00). Esse padrão também foi observado em machos selvagens de *C. capitata* avaliados em laboratório sob um regime de fotoperíodo similar (Landolt et al., 1992). Por outro lado, moscas selvagens testadas em laboratório e mantidas em um fotoperíodo distinto (14h claro: 10h escuro) (Diamantidis et al., 2008; Papadopoulos et al., 1998) apresentaram um pico adicional de emissão de feromônio no período da tarde. Esses padrões também foram encontrados em populações selvagens de *C. capitata* testadas em gaiolas de campo. Prokopy & Hendrichs (1979) observaram apenas um pico de emissão de feromônio em moscas oriundas da Guatemala, por volta das 12h30, horário em que a temperatura foi quente o suficiente para permitir altos níveis da atividade. Por sua vez, em um experimento de campo conduzido no Egito, dois picos de emissão de feromônio foram observados nos horários mais quentes da manhã e da tarde, respectivamente (Hendrichs & Hendrichs, 1990).

410           Dessa forma, condições ambientais abióticas como temperatura e fotoperíodo parecem  
411 regular fortemente o ritmo da atividade sexual diária em *C. capitata*. Os machos da população  
412 selvagem estudada emitiram níveis relativamente altos de feromônio desde o início da manhã  
413 até às 12h30, faixa de horários em que a temperatura em Salvador, Bahia, Brasil (12°55'36.6"S  
414 38°19'15.8"W; 12°56'13.4"S 38°19'53.5"W) parece ser quente o suficiente para a ocorrência  
415 desse padrão. Alternativamente, a concentração de altos níveis da atividade entre as primeiras  
416 horas do dia e início da tarde pode ser atribuída à falta de oscilações na temperatura durante a  
417 realização do teste, que foi controlada em  $25 \pm 1^\circ\text{C}$ . Os machos da população de laboratório  
418 tiveram um padrão de emissão de feromônio relativamente similar ao observado para os  
419 selvagens, com o adendo de que começam a reduzir a atividade mais cedo (a partir das 10h) e  
420 de forma mais contínua. A atividade, em um primeiro momento, cessou em horário similar à  
421 população selvagem. No entanto, os machos de laboratório voltaram a emitir feromônio nos  
422 dois últimos horários do teste, possivelmente em resposta aos efeitos da domesticação em um  
423 ambiente cuja mudança entre claro e escuro é abrupta. Para verificar se a tendência desses  
424 machos seria apresentar um segundo pico de emissão de feromônio, sugere-se ampliar a faixa  
425 temporal do teste em estudos futuros.

426           Os resultados obtidos a partir dos experimentos de filmagem indicaram que todas as  
427 unidades comportamentais descritas para *C. capitata* estiveram presentes nas duas populações,  
428 com os comportamentos sendo desempenhados de forma similar pelos machos avaliados. O  
429 tamanho da corte (número de unidades comportamentais até a cópula) foi menor na população  
430 de laboratório. Esse achado é corroborado por estudos anteriores que relataram um  
431 encurtamento da corte performada por machos de *C. capitata* criados em massa (Briceño &  
432 Eberhard, 1998; Calcagno, 1999; Liimatainen et al., 1997). A seleção de cortes encurtadas em  
433 machos de laboratório parece diminuir o risco de interrupções por outros indivíduos nas gaiolas  
434 de criação altamente adensadas (Briceño & Eberhard, 1998; Calcagno, 1999), característica que  
435 é vantajosa para seu desempenho sexual em laboratório, mas pode impactar negativamente sua  
436 performance em campo. De fato, fêmeas criadas em massa coevoluem e aceitam, mais do que  
437 as fêmeas selvagens, machos que apresentam cortes mais breves (Cayol, 2000; Robinson et al.,  
438 2002).

439           A análise da sequência comportamental de *C. capitata* demonstrou que a sequência  
440 básica de corte previamente apontada para a espécie, composta pelos comportamentos *Wing*  
441 *vibration* (WVb), *Wing buzzing* (WBz) e *Head rock* (HRk), ocorreu nas duas populações. Neste  
442 trabalho, o *head rock* sempre iniciou imediatamente antes do *wing buzzing* e, com o início desse

443 último, continuaram ocorrendo simultaneamente. De fato, foi previamente demonstrado que o  
444 *head rock* ocorre em dois estágios (Briceño & Eberhard, 2002). No primeiro estágio, o balanço  
445 de cabeça inicia imediatamente antes do *wing buzzing* e, no segundo estágio, o macho executa  
446 o *head rock* assim que o *wing buzzing* começa (Briceño & Eberhard, 2002; Lux et al., 2002).

447 A probabilidade da rotina comportamental  $WVb > HRk > WBz$  contribuir para a  
448 aceitação da fêmea foi maior na população de laboratório. Complementando esse achado, é  
449 importante destacar que os machos de laboratório dispenderam um tempo total similar na  
450 execução dos comportamentos *wing vibration* e CALL, ambos associados à emissão de  
451 feromônio. Tanto o *wing vibration* como o *wing buzzing* são importantes etapas da corte, uma  
452 vez que produzem sinais acústicos para atração da fêmea (Briceño & Eberhard, 2000; V. S.  
453 Dias et al., 2023). Durante o *wing vibration* o macho continua emitindo feromônio,  
454 direcionando ventralmente o epitélio retal evertido (Briceño et al., 1996). Nesse sentido,  
455 acredita-se que a vibração contínua das asas, além de promover a produção de sinais acústicos,  
456 pode também estar associada com a dispersão de plumas de feromônio em direção a fêmea  
457 (Briceño et al., 1996; Briceño & Eberhard, 2000; Féron, 1962). Por sua vez, foi previamente  
458 relatado que a gotícula de feromônio é reabsorvida total ou parcialmente durante a execução do  
459 *wing buzzing* e do *head rock* (Briceño et al., 1996). Neste trabalho, observamos que a gotícula  
460 de feromônio continuava aparente durante esses comportamentos, no entanto, em virtude da  
461 limitação visual de algumas filmagens, não foi possível confirmar se isso aconteceu em todas  
462 as ocorrências do *wing buzzing* e do *head rock*.

463 A rotina comportamental *Contact* (CO) > *Attempt* (AT) também contribuiu  
464 substancialmente para a ocorrência da cópula. Essa rotina, entretanto, apresentou maior  
465 probabilidade de contribuir para o *mating* na população selvagem. O *contact* foi reportado  
466 anteriormente como sendo uma parte importante da corte de *C. capitata*, ocorrendo por meio  
467 do contato entre aristas do macho e da fêmea durante o segundo estágio do *head rock* (Briceño  
468 & Eberhard, 2002). Os machos de *C. capitata* possuem cerdas orbitais sexualmente dimórficas  
469 localizadas na superfície anterior da cabeça, estrutura que possivelmente foi selecionada para  
470 promover o estímulo tátil na fêmea (Eberhard, 2000; Miranda, 2000). Briceño & Eberhard  
471 (2002) demonstraram que a remoção das aristas dos machos de *C. capitata*, assim como a  
472 colagem de sua cabeça para impedir a execução do *head rock*, resultaram em um menor sucesso  
473 de acasalamento nos machos avaliados. Esse trabalho mostrou não só a relevância do *contact*  
474 para a aceitação da cópula pelas fêmeas, mas também a importância do *head rock* em facilitar  
475 a ocorrência desse estímulo mecânico antes do *attempt*. Apesar da menor probabilidade de

476 ocorrência da rotina CO > AT nos machos de laboratório, deixamos aqui a ressalva de que a  
477 quantificação do *contact* pode ter sido subestimada nas duas populações em virtude das  
478 limitações visuais das filmagens, que por vezes impossibilitavam a observação da ausência ou  
479 presença desse comportamento, já que as aristas e antenas são estruturas de difícil visualização  
480 a depender da qualidade dos vídeos.

481 A análise da frequência das unidades comportamentais indicou que os comportamentos  
482 *Mobile* (MO), *Flying* (FL), *Stationary* (ST) e *Grooming* (GR) ocorreram com menor frequência  
483 na população de laboratório. Esse resultado pode indicar que o nosso ambiente de criação está  
484 exercendo uma força seletiva que seleciona moscas menos ativas. As gaiolas de criação  
485 representam ambientes aglomerados e de área limitada, e a seleção de moscas menos ativas  
486 pode reduzir a ocorrência de danos físicos por meio de colisões (FAO/IAEA/USDA, 2019).  
487 Adicionalmente, as fontes de alimento e água estão em constante proximidade das moscas  
488 criadas em laboratório, não sendo necessário percorrer longas distâncias à procura de recursos  
489 alimentares (Cayol, 2000). Complementando esse resultado, destaca-se que a análise de  
490 duração total dos comportamentos indicou que as moscas selvagens dispenderam mais tempo  
491 na realização do *Mobile* em comparação às demais unidades, demonstrando seu maior nível de  
492 atividade. Com relação ao *Grooming*, apesar desse comportamento ter ocorrido com maior  
493 frequência na população selvagem, a análise de duração total demonstrou que foi nessa  
494 atividade que os machos de laboratório investiram mais tempo. Isso pode estar associado a uma  
495 maior prevalência de patógenos nos ambientes aglomerados das gaiolas de criação e, portanto,  
496 níveis mais elevados de higiene podem conferir uma maior proteção (Weldon et al., 2010).

497 Alternativamente, a menor frequência desses comportamentos nos machos de  
498 laboratório, em especial o *Flying*, pode ter ocorrido em virtude de uma menor pressão seletiva  
499 para a irritabilidade no ambiente artificial. Na natureza, essa característica permite que os  
500 indivíduos adultos escapem de predadores (Hendrichs et al., 1996). Entretanto, no laboratório,  
501 além da pressão de predação ser nula, os ambientes aglomerados possibilitam a interação  
502 frequente entre coespecíficos, levando a uma redução dos níveis de irritabilidade ao longo das  
503 gerações (Cayol, 2000). De fato, foi previamente demonstrado que a irritabilidade inicialmente  
504 elevada em moscas selvagens de *C. capitata* foi substancialmente reduzida após apenas seis  
505 gerações de criação em laboratório (Boller & Calkins, 1984). Neste trabalho, utilizamos moscas  
506 selvagens das gerações F<sub>0</sub> e F<sub>1</sub>, e foi possível notar uma maior agitação dessas moscas em  
507 comparação às de laboratório, não só nas pequenas caixas usadas nas filmagens, mas também  
508 dentro das gaiolas maiores de criação (observação pessoal). A maior propensão a um estilo de

509 vida menos ativo e/ou menos irritado nas moscas de laboratório é um fator que, em campo,  
510 pode afetar negativamente a sobrevivência desses indivíduos, prejudicando sua capacidade de  
511 locomoção, forrageamento, busca por cópulas e fuga de predadores. Uma forma de reduzir essa  
512 força seletiva pode ser alcançada ao modificar as gaiolas de criação com a adição de superfícies  
513 extra para as moscas empoleirarem e exibirem a corte (Liedo et al., 2007).

514 Na natureza, fêmeas de *C. capitata* selecionam um parceiro com base em cortes longas  
515 e detalhadas, por isso, é comum que fêmeas selvagens rejeitem cortes de machos criados em  
516 laboratório, resultando em um menor sucesso de acasalamento quando estes competem com  
517 machos selvagens (Briceño & Eberhard, 1998; Pereira et al., 2007; Rössler, 1975). Esse  
518 resultado não foi encontrado neste trabalho. Pelo contrário, o teste de escolha de parceiro  
519 apontou que os machos de laboratório tiveram um maior sucesso de acasalamento em  
520 comparação aos machos da população selvagem.

521 Os machos de laboratório podem ter se favorecido da pressão seletiva mais relaxada do  
522 nosso ambiente de criação, caracterizado por possuir uma menor densidade de moscas em  
523 comparação às criações altamente massais das biofábricas, além da flexibilidade na quantidade  
524 de alimento e água disponibilizados nas gaiolas de criação. Tais fatores podem ter promovido,  
525 ao longo das gerações, a manutenção dos níveis de competitividade dos machos. Um estudo  
526 recente realizado em condições laboratoriais mostrou que machos de laboratório da espécie  
527 *Bactrocera oleae* oriundos de uma criação de pequena escala foram tão competitivos quanto  
528 machos selvagens pela cópula com fêmeas selvagens (Terzidou et al., 2022). Alternativamente,  
529 nosso resultado também pode ser atribuído às condições ambientais controladas durante a  
530 realização dos testes e à falta de estímulos naturais, fatores que são desfavoráveis aos machos  
531 selvagens. Foi previamente demonstrado que moscas-das-frutas selvagens tiveram uma  
532 performance sexual reduzida sob condições laboratoriais em comparação ao seu desempenho  
533 em testes de campo (Meza-Hernández & Díaz-Fleischer, 2006). Nesse contexto, ainda é  
534 inconclusivo afirmar se, de fato, as características da nossa criação promoveram, ao longo das  
535 gerações, a manutenção de machos tão (ou mais) competitivos quanto suas contrapartes  
536 selvagens, ou se, na verdade, o maior sucesso de acasalamento encontrado nos machos de  
537 laboratório foi favorecido pelo desempenho sexual reduzido dos machos selvagens. Dessa  
538 forma, sugere-se a realização de estudos complementares para determinar se as diferenças  
539 observadas se manteriam sob condições mais similares às das populações naturais.



540 Em relação ao parâmetro de latência do acasalamento, o teste de escolha de parceiro  
541 revelou que as populações não diferiram significativamente. A latência indica o tempo até o  
542 início da cópula e pode ser usada como um *proxy* para indicar a disposição ao acasalamento.  
543 Do ponto de vista da TIE, a manutenção do tempo de latência é importante, pois a liberação de  
544 machos com menor latência para a cópula poderia resultar em um descompasso entre a  
545 prontidão sexual do macho e o horário em que as fêmeas selvagens participam dos *leks* na  
546 natureza (Pérez et al., 2021).

547 As populações também não diferiram quanto à duração da cópula. No âmbito da TIE,  
548 esse resultado é relevante, pois tem sido apontado que a duração da cópula pode estar  
549 negativamente correlacionada com a probabilidade de recópula (FAO/IAEA/USDA, 2019).  
550 Assim, cópulas mais curtas parecem aumentar a probabilidade das fêmeas acasalarem  
551 novamente com machos férteis em campo, fator indesejável para a eficiência da TIE (Cayol,  
552 1999; FAO/IAEA/USDA, 2019). Em *C. capitata*, ainda não está totalmente compreendido se  
553 são os machos ou as fêmeas que desempenham maior controle sobre a duração da cópula, sendo  
554 difícil diferenciar as influências de cada sexo na determinação desse parâmetro (Eberhard,  
555 2000).

556 De forma integrada, nossos resultados mostram que a criação em laboratório afetou  
557 significativamente o escopo mais quantitativo do comportamento sexual de *C. capitata*.  
558 Qualitativamente, o repertório e a performance comportamental se mantêm nos machos da  
559 população de laboratório. No entanto, cabe o questionamento do quanto essas mudanças,  
560 mesmo quantitativas, podem impactar o desempenho desses machos quando confrontados com  
561 indivíduos selvagens, uma vez que a alta qualidade de um inseto criado em laboratório não  
562 implica necessariamente em uma boa performance no campo.

563 A possível seleção do ambiente artificial por moscas menos ativas e/ou menos irritadas,  
564 além do menor tamanho de corte aqui encontrados, são fatores que, em condições naturais,  
565 podem prejudicar a sobrevivência e a performance sexual dos machos de laboratório. No  
566 entanto, esses efeitos parecem ser compensados pela manutenção da qualidade da população  
567 em relação a outros parâmetros do comportamento sexual, como o padrão de emissão de  
568 feromônio, o repertório comportamental e a sequência básica de corte. Levando em  
569 consideração a relevância econômica e a nocividade que *C. capitata* representa enquanto praga  
570 agrícola, nossos achados fornecem novos conhecimentos acerca da influência da criação em

571 laboratório no comportamento sexual da espécie, além de suscitar importantes discussões no  
572 âmbito das estratégias de controle baseadas no comportamento.

573

574

575

---

## Conclusões

576 Os estudos sobre o comportamento sexual de moscas-das-frutas são historicamente  
577 numerosos e dizem respeito a diferentes etapas que envolvem esse processo. No âmbito das  
578 pragas agrícolas de interesse econômico, compreender a sequência natural do comportamento  
579 sexual e seus mecanismos adjacentes é uma ótima maneira de fornecer, via conhecimentos  
580 teóricos, suporte para o aprimoramento logístico e estratégico de técnicas de controle  
581 populacional que se embasam fortemente no comportamento.

582 Um dos grandes dilemas no gerenciamento de criações em larga escala voltadas ao  
583 controle populacional envolve encontrar um equilíbrio entre os custos voltados à manutenção  
584 da criação e o nível de qualidade que se almeja manter nos insetos. Neste trabalho, a linhagem  
585 de laboratório utilizada é mantida há muitos anos em condições artificiais controladas e, mesmo  
586 assim, nossos resultados indicam que a criação em uma menor escala e com condições que  
587 favorecem uma seleção artificial mais relaxada (por exemplo, menor densidade de moscas e  
588 flexibilidade na disponibilidade de alimento para adultos e larvas) parece ter sido um fator  
589 importante para a manutenção da qualidade da população de laboratório em aspectos cruciais  
590 do comportamento sexual dos machos, como o padrão de emissão de feromônio, o repertório  
591 comportamental e sua capacidade de acasalarem com fêmeas selvagens.

592 Nesse contexto, esperamos que nossos achados, aliados às discussões anteriormente  
593 levantadas, forneçam subsídios à aplicação de técnicas de controle populacional como a TIE e  
594 ampliem o leque de conhecimentos gerais sobre o comportamento sexual da mosca-das-  
595 frutas *C. capitata*.

## Referências

- Benelli, G. (2015). Aggression in Tephritidae Flies: Where, When, Why? Future Directions for Research in Integrated Pest Management. *Insects*, 6(1), 38–53. <https://doi.org/10.3390/insects6010038>
- Benelli, G., Daane, K. M., Canale, A., Niu, C.-Y., Messing, R. H., & Vargas, R. I. (2014). Sexual communication and related behaviours in Tephritidae: Current knowledge and potential applications for Integrated Pest Management. *Journal of Pest Science*, 87(3), 385–405. <https://doi.org/10.1007/s10340-014-0577-3>
- Besag, J. E. (1972). Nearest-Neighbour Systems and the Auto-Logistic Model for Binary Data. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Methodological)*, 34(1), 75–83. <https://doi.org/10.1111/j.2517-6161.1972.tb00889.x>
- Boller, E. F., & Calkins, C. O. (1984). Measuring, monitoring and improving the quality of massreared Mediterranean fruit flies, *Ceratitis capitata* (Wied.). *Zeitschrift Für Angewandte Entomologie*, 98(1–5), 1–15. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1984.tb02678.x>
- Briceño, R. D., & Eberhard, W. G. (1998). Medfly courtship duration: A sexually selected reaction norm changed by crowding. *Ethology Ecology & Evolution*, 10(4), 369–382. <https://doi.org/10.1080/08927014.1998.9522850>
- Briceño, R. D., & Eberhard, W. G. (2000). Male Wing Positions during Courtship by Mediterranean Fruit Flies (*Ceratitis capitata*) (Diptera: Tephritidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 73(3), 143–147.
- Briceño, R. D., & Eberhard, W. G. (2002). Courtship in the medfly, *Ceratitis capitata*, includes tactile stimulation with the male's aristae. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 102(3), 221–228. <https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.2002.00943.x>
- Briceño, R. D., Ramos, D., & Eberhard, W. G. (1999). Aggressive Behavior in Medflies (*Ceratitis capitata*) and Its Modification by Mass Rearing (Diptera: Tephritidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 72(1), 17–27.
- Briceño, R. D., Ramos, D., Eberhard, W. G., & Briceño, R. D. (1996). Courtship Behavior of Male *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae) in Captivity. *The Florida Entomologist*, 79(2), 130. <https://doi.org/10.2307/3495810>
- Calcagno, G. E. (1999). Courtship Behavior of Wild and Mass-Reared Mediterranean Fruit Fly (Diptera: Tephritidae) Males from Argentina. *Journal of Economic Entomology*, 92(2).
- Calcagno, G. E., Manso, F., & Vilardi, J. C. (2002). Comparison of mating performance of medfly (Diptera: Tephritidae) genetic sexing and wild type strains: field cage and video recording experiments. *Florida Entomologist*, 85(1), 41–50. [https://doi.org/10.1653/0015-4040\(2002\)085\[0041:COMPOM\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1653/0015-4040(2002)085[0041:COMPOM]2.0.CO;2)
- Cardoso, A. A. a S. (2021). Interações sociais podem alterar o comportamento sexual de *Anastrepha fraterculus* (Diptera: Tephritidae)? *Repositório Institucional da UFBA*. <https://repositorio.ufba.br/handle/ri/34236>

- Carvalho, R. da S., Nascimento, A. S. do, & Matrangolo, W. J. R. (1998). Metodologia de criação do parasitóide exótico: *Diachasmimorpha longicaudata* (Hymenoptera: braconidae), visando estudos em laboratório e em campo. *Embrapa Mandioca e Fruticultura. Circular Técnica*, 30.
- Cayol, J.-P. (2000). Changes in Sexual Behavior and Life History Traits of Tephritid Species Caused by Mass-Rearing Processes. In *Fruit Flies (Tephritidae)*. CRC Press.
- De Aquino, J. C., & Joachim-Bravo, I. S. (2013). Relevance of Male Size to Female Mate Choice in *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae): Investigations with Wild and Laboratory-Reared Flies. *Journal of Insect Behavior*, 27(2), 162–176. <https://doi.org/10.1007/s10905-013-9410-8>
- Diamantidis, A. D., Carey, J. R., Nakas, C. T., & Papadopoulos, N. T. (2011). Ancestral populations perform better in a novel environment: Domestication of Mediterranean fruit fly populations from five global regions. *Biological Journal of the Linnean Society*, 102(2), 334–345. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2010.01579.x>
- Diamantidis, A. D., Papadopoulos, N. T., & Carey, J. R. (2008). Medfly populations differ in diel and age patterns of sexual signalling. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 128(3), 389–397. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2008.00730.x>
- Dias, N. P., & Garcia, F. R. M. (2014). Fundamentos da Técnica do Inseto Estéril para o controle de moscas-das-frutas (Diptera: Tephritidae). *São Paulo*.
- Dias, V. S., Joachim-Bravo, I. S., & Paranhos, B. J. (2023). Comportamento das moscas-das-frutas. In R. A. Zucchi, A. Malavasi, R. Adaime, & D. E. Nava (Eds.), *Moscas-das-Frutas no Brasil: Conhecimento básico e aplicado* (1st ed.).
- Dunn, D. W., & Follett, P. A. (2017). The Sterile Insect Technique ( SIT ) – an introduction. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 164(3), 151–154. <https://doi.org/10.1111/eea.12619>
- Eberhard, W. (2000). Sexual Behavior and Sexual Selection in the Mediterranean Fruit Fly, *Ceratitis capitata* (Dacinae: Ceratitidini). In *Fruit Flies (Tephritidae)*. CRC Press.
- Economopoulos, A. P. (1992). Adaptation of the Mediterranean Fruit Fly (Diptera: Tephritidae) to Artificial Rearing. *Journal of Economic Entomology*, 85(3), 753–758. <https://doi.org/10.1093/jee/85.3.753>
- Féron, M. (1962). L'Instinct de Reproduction chez la Mouche mediterraneenne des fruits *Ceratitis capitata* Wied (Dipt. Trypetidae) Comportement sexuel. *Revue de Pathologie Végétale et d'Entomologie Agricole de France*.
- FAO/IAEA/USDA. (2019). Product Quality Control for Sterile Mass-Reared and Released Tephritid Fruit Flies, Version 7.0. *International Atomic Energy Agency*, Vienna, Austria. 148 pp.
- Hendrichs, J., & Hendrichs, M. A. (1990). Mediterranean Fruit Fly (Diptera: Tephritidae) in Nature: Location and Diel Pattern of Feeding and Other Activities on Fruiting and

- Nonfruiting Hosts and Nonhosts. *Annals of the Entomological Society of America*, 83(3), 632–641. <https://doi.org/10.1093/aesa/83.3.632>
- Hendrichs, J., Katsoyannos, B., Gaggli, K., & Wornoayporn, V. (1996). Competitive Behavior of Males of Mediterranean Fruit Fly, *Ceratitis capitata*, Genetic Sexing Strain Vienna-42. In B. A. McPherson & G. J. Steck (Eds.), *Fruit Fly Pests: A World Assessment of Their Biology and Management*. Routledge & CRC Press.
- Hendrichs, J., & Robinson, A. (2009). Chapter 243—Sterile Insect Technique. In V. H. Resh & R. T. Cardé (Eds.), *Encyclopedia of Insects (Second Edition)* (pp. 953–957). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-374144-8.00252-6>
- Hoffmann, A. A., & Ross, P. A. (2018). Rates and Patterns of Laboratory Adaptation in (Mostly) Insects. *Journal of Economic Entomology*, 111(2), 501–509. <https://doi.org/10.1093/jee/toy024>
- Japyassu, H. F., Alberts, C. C., Izar, P., & Sato, T. (2006). EthoSeq: A tool for phylogenetic analysis and data mining in behavioral sequences. *Behavior Research Methods*, 549. <https://doi.org/10.3758/BF03193884>
- Kuriwada, T., Kumano, N., Shiromoto, K., & Haraguchi, D. (2014). Laboratory adaptation reduces female mating resistance in the sweet potato weevil. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 152(1), 77–86. <https://doi.org/10.1111/eea.12202>
- Landolt, P. J., Heath, R. R., & Chambers, D. L. (1992). Oriented flight responses of female Mediterranean fruit flies to calling males, odor of calling males, and a synthetic pheromone blend. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 65(3), 259–266. <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.1992.tb00679.x>
- Levinson, H. Z., Levinson, A. R., & Schäfer, K. (1987). Pheromone biology of the Mediterranean fruit fly (*Ceratitis capitata* Wied.) with emphasis on the functional anatomy of the pheromone glands and antennae as well as mating behaviour. *Journal of Applied Entomology*, 104(1–5), 448–461. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1987.tb00546.x>
- Liedo, P., Salgado, S., Oropeza, A., & Toledo, J. (2007). Improving mating performance of mass-reared sterile Mediterranean fruit flies (Diptera: Tephritidae) through changes in adult holding conditions: demography and mating competitiveness. *Florida Entomologist*, 90(1), 33–40. [https://doi.org/10.1653/0015-4040\(2007\)90\[33:IMPOMS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1653/0015-4040(2007)90[33:IMPOMS]2.0.CO;2)
- Liimatainen, J., Hoikkala, A., & Shelly, T. (1997). Courtship Behavior in *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae) Comparison of Wild and Mass-Reared Males. *Annals of the Entomological Society of America*, 90(6), 836–843. <https://doi.org/10.1093/aesa/90.6.836>
- Lux, S. A., Munyiri, F. N., Vilardi, J. C., Liedo, P., Economopoulos, A., Hasson, O., Quilici, S., Gaggli, K., Cayol, J. P., & Rendon, P. (2002). Consistency in courtship pattern among populations of medfly (Diptera: Tephritidae): comparisons among wild strains and strains mass reared for SIT operations. *Florida Entomologist*, 85(1), 113–125. [https://doi.org/10.1653/0015-4040\(2002\)085\[0113:CICPAP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1653/0015-4040(2002)085[0113:CICPAP]2.0.CO;2)

- Malavasi, A., & Zucchi, R. A. (2000). *Moscas-das-frutas de importância econômica no Brasil: Conhecimento básico e aplicado*. [https://repositorio.usp.br/single.php?\\_id=001073254](https://repositorio.usp.br/single.php?_id=001073254)
- Meats, A., Holmes, H. M., & Kelly, G. L. (2004). Laboratory adaptation of *Bactrocera tryoni* (Diptera: Tephritidae) decreases mating age and increases protein consumption and number of eggs produced per milligram of protein. *Bulletin of Entomological Research*, 94(6), 517–524. <https://doi.org/10.1079/BER2004332>
- Meza-Hernández, J. S., & Díaz-Fleischer, F. (2006). Comparison of sexual compatibility between laboratory and wild Mexican fruit flies under laboratory and field conditions. *Journal of Economic Entomology*, 99(6), 1979–1986.
- Miranda, X. (2000). Sexual Dimorphism in the Aristae of *Ceratitis capitata* (Diptera, Tephritidae) and Its Possible Importance in Courtship. *Journal of the New York Entomological Society*, 108(3/4), 339–348.
- Nava, D. E., & Botton, M. (2010). *Bioecologia e controle de Anastrepha fraterculus e Ceratitis capitata em pessegueiro*. (Embrapa Clima Temperado. Documentos, 315, p. 29). Embrapa Clima Temperado.
- Ochieng'-Odero, J. P. R. (1994). Does adaptation occur in insect rearing systems, or is it a case of selection, acclimatization and domestication? *International Journal of Tropical Insect Science*, 15(01), 1–7. <https://doi.org/10.1017/S1742758400016696>
- Oliveira, C. M., Auad, A. M., Mendes, S. M., & Frizzas, M. R. (2012). Economic impact of exotic insect pests in Brazilian agriculture. *Journal of Applied Entomology*, 137(1–2), 1–15. <https://doi.org/10.1111/jen.12018>
- Papadopoulos, N. T., Katsoyannos, B. I., Kouloussis, N. A., Economopoulos, A. P., & Carrey, J. R. (1998). Effect of adult age, food, and time of day on sexual calling incidence of wild and mass-reared *Ceratitis capitata* males. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 89(2), 175–182. <https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.1998.00397.x>
- Pereira, R., Silva, N., Quintal, C., Abreu, R., Andrade, J., & Dantas, L. (2007). Sexual performance of mass reared and wild Mediterranean fruit flies (Diptera: Tephritidae) from various origins of the Madeira Islands. *Florida Entomologist*, 90(1), 10–14. [https://doi.org/10.1653/0015-4040\(2007\)90\[10:SPOMRA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1653/0015-4040(2007)90[10:SPOMRA]2.0.CO;2)
- Pérez, J., Mendez, V., Yuval, B., & Taylor, P. W. (2021). Domestication-related changes in sexual performance of Queensland fruit fly. *Insect Science*, 28(5), 1491–1503. <https://doi.org/10.1111/1744-7917.12873>
- Prokopy, R. J., & Hendrichs, J. (1979). Mating Behavior of *Ceratitis capitata* on a Field-Caged Host Tree. *Annals of the Entomological Society of America*, 72(5), 642–648. <https://doi.org/10.1093/aesa/72.5.642>
- Robinson, A. S., Cayol, J. P., & Hendrichs, J. (2002). Recent findings on medfly sexual behavior: implications for SIT. *Florida Entomologist*, 85(1), 171–181. [https://doi.org/10.1653/0015-4040\(2002\)085\[0171:RFOMSB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1653/0015-4040(2002)085[0171:RFOMSB]2.0.CO;2)
- Roriz, A. K. P., Japyassú, H. F., Cáceres, C., Vera, M. T., & Joachim-Bravo, I. S. (2019). Pheromone emission patterns and courtship sequences across distinct populations

- within *Anastrepha fraterculus* (Diptera-Tephritidae) cryptic species complex. *Bulletin of Entomological Research*, 109(3), 408–417. <https://doi.org/10.1017/S0007485318000846>
- Roriz, A. K. P., Japyassú, H. F., & Joachim-Bravo, I. S. (2017). Incipient speciation in the *Anastrepha fraterculus* cryptic species complex: Reproductive compatibility between *A* . sp.1 aff. *fraterculus* and *A* . sp.3 aff. *fraterculus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 162(3), 346–357. <https://doi.org/10.1111/eea.12526>
- Roriz, A. K. P., Japyassu, H. F., & Sordi Joachim-Bravo, I. (2018). Courtship in Two Morphotypes of the *Anastrepha fraterculus* (Diptera: Tephritidae) Cryptic Species Complex and their Implications for Understanding Mate Recognition. *Journal of Insect Behavior*, 31(5), 535–551. <https://doi.org/10.1007/s10905-018-9697-6>
- Rössler, Y. (1975). Reproductive Differences between Laboratory-reared and Field-collected Populations of the Mediterranean Fruitfly, *Ceratitis capitata*1, 2. *Annals of the Entomological Society of America*, 68(6), 987–991. <https://doi.org/10.1093/aesa/68.6.987>
- Salles, L. A. (2000). Biologia e ciclo de vida de *Anastrepha fraterculus* (Wied.). In A. Malavasi & R. A. Zucchi (Eds.), *Moscas-das-frutas de importância econômica no Brasil: Conhecimento básico e aplicado*. [https://repositorio.usp.br/single.php?\\_id=001073254](https://repositorio.usp.br/single.php?_id=001073254)
- Shelly, T. E. (2018). Sexual Selection on Leks: A Fruit Fly Primer. *Journal of Insect Science*, 18(3). <https://doi.org/10.1093/jisesa/iey048>
- Sugayama, R. L., & Malavasi, A. (2000). Ecologia Comportamental. In A. Malavasi & R. A. Zucchi (Eds.), *Moscas-das-frutas de importância econômica no Brasil: Conhecimento básico e aplicado*. [https://repositorio.usp.br/single.php?\\_id=001073254](https://repositorio.usp.br/single.php?_id=001073254)
- Terzidou, A., Koveos, D., & Kouloussis, N. (2022). Mating Competition between Wild and Artificially Reared Olive Fruit Flies. *Crops*, 2(3), 247–257. <https://doi.org/10.3390/crops2030018>
- Weldon, C. W., Prenter, J., & Taylor, P. W. (2010). Activity patterns of Queensland fruit flies (*Bactrocera tryoni*) are affected by both mass-rearing and sterilization. *Physiological Entomology*, 35(2), 148–153. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.2010.00726.x>
- Zucchi, R. A. (2000). Taxonomia. In A. Malavasi & R. A. Zucchi (Eds.), *Moscas-das-frutas de importância econômica no Brasil: Conhecimento básico e aplicado*. [https://repositorio.usp.br/single.php?\\_id=001073254](https://repositorio.usp.br/single.php?_id=001073254)
- Zucchi, R. A., Malavasi, A., Nascimento, A. S. do, & Walder, J. M. M. (2004). Prejuízos das moscas-das-frutas na exportação de citros. *Visão Agrícola*.
- Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N. J., Saveliev, A. A., & Smith, G. M. (2009). GLM and GAM for Count Data. In A. F. Zuur, E. N. Ieno, N. Walker, A. A. Saveliev, & G. M. Smith (Eds.), *Mixed effects models and extensions in ecology with R* (pp. 209–243). Springer. [https://doi.org/10.1007/978-0-387-87458-6\\_9](https://doi.org/10.1007/978-0-387-87458-6_9)