

UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA
INSTITUTO DE BIOLOGIA
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais

**COMPORTAMENTO DE CORTE E CÓPULA E PAPEL DO
TAMANHO E SIMETRIA NA SELEÇÃO SEXUAL DE
Dysdercus maurus DISTANT, 1901 (HEMIPTERA:
PIRRHOCORIDAE)**

ANDRÉ DE SOUSA JORGE

2007

Livros Grátis

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.

ANDRÉ DE SOUSA JORGE

**COMPORTAMENTO DE CORTE E CÓPULA E PAPEL DO
TAMANHO E SIMETRIA NA SELEÇÃO SEXUAL DE
Dysdercus maurus DISTANT, 1901 (HEMIPTERA:
PIRRHOCORIDAE)**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação
em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais da
Universidade Federal de Uberlândia como parte das
exigências para obtenção do título de Mestre em
Ecologia

Orientador

Profa. Dra. Cecília Lomônaco de Paula

UBERLÂNDIA

Abril - 2007

ANDRÉ DE SOUSA JORGE

**Comportamento de corte e cópula e papel do tamanho e simetria na seleção sexual de
Dysdercus maurus Distant, 1901 (Hemiptera: Pirrhocoridae)**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação
em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais da
Universidade Federal de Uberlândia como parte das
exigências para obtenção do título de Mestre em
Ecologia

Banca Examinadora

Uberlândia, 14 de fevereiro de 2007

LISTA DE FIGURAS

FIGURA 1. Médias ($\pm$ erro padrão) do índice de tamanho obtido por Análise de Componentes Principais, do peso e do comprimento de cada um dos caracteres corporais direitos de machos casados e de machos solteiros de *D. maurus*. Diferenças significativas entre médias estão representadas por letras diferentes (P1 = tíbia das pernas anteriores, P2 = 1° tarsômero das pernas anteriores, P3 = tíbia das pernas posteriores, A1 = 4° segmento da antena, A2 = 3° segmento da antena).....12

FIGURA 2. Relação entre o peso dos machos e o peso das fêmeas de *D. maurus* em cópula ($y = 0,024 + 0,186x$).....14

FIGURA 3. Médias ($\pm$ erro padrão) da Assimetria Flutuante (AF) de machos casados e solteiros de *Dysdercus maurus* para cada um dos caracteres corporais. Diferenças significativas entre médias estão representadas por letras diferentes (P1 = tíbia das pernas anteriores, P2 = 1° tarsômero das pernas anteriores, P3 = tíbia das pernas posteriores, A1 = 4° segmento da antena, A2 = 3° segmento da antena).....18

LISTA DE TABELAS

TABELA 1. Primeiros dois componentes principais da matriz de correlação entre as medidas morfométricas dos caracteres corporais direitos de <i>D. maurus</i>	11
TABELA 2. Confirmação da acurácia da medida de assimetria, por meio de análise de variância (ANOVA) da interação lado X indivíduo aplicada às medidas dos caracteres corporais de <i>D. maurus</i> aferidas três vezes numa sub-amostra de 15 indivíduos.....	16
TABELA 3. Análise da distribuição dos dados, por meio de teste t para uma amostra e teste de normalidade de Kolmogorov-Smirnov aplicado às diferenças de medidas ente os lados dos caracteres corporais de <i>D. maurus</i> . Matriz de correlação de Pearson da Assimetria Flutuante com o comprimento do caráter direito medido (P1 = tíbia das pernas anteriores, P2 = 1° tarsômero das pernas anteriores, P3 = tíbia das pernas posteriores, A1 = 4° segmento da antena, A2 = 3° segmento da antena).....	17

ÍNDICE

RESUMO.....	vii
ABSTRACT.....	viii
1 – INTRODUÇÃO.....	1
2 – MATERIAL E MÉTODOS.....	4
2.1 – Organismo estudado.....	4
2.2 – Coleta dos indivíduos.....	4
2.3 – Observação comportamental.....	5
2.4 – Montagem das lâminas.....	5
2.5 – Medidas morfométricas.....	6
2.6 – Pesagem dos indivíduos.....	6
2.7 – Análise estatística.....	6
3 – RESULTADOS.....	8
3.1 – Observação comportamental.....	8
3.2 – Diferenças de tamanho entre machos casados e solteiros.....	10
3.3 – Relação entre o peso dos machos e o peso das fêmeas em cópula.....	13
3.4 – Escolha de parceiros mais simétricos.....	15
4 – DISCUSSÃO.....	19
4.1 – Observação comportamental.....	19
4.2 – Diferenças de tamanho entre machos casados e solteiros.....	21
4.3 – Relação entre o peso dos machos e o peso das fêmeas em cópula.....	22
4.4 – Escolha de parceiros mais simétricos.....	23
5 – REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	24

RESUMO

Jorge, A.S. 2007. Comportamento de corte e cópula e papel do tamanho e simetria na seleção sexual de *Dysdercus maurus* Distant, 1901 (Hemiptera: Pirrhocoridae). Dissertação de Mestrado em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais. UFU. Uberlândia-MG. 29p.

Este estudo investigou o papel do tamanho corpóreo e da simetria corporal na seleção sexual de *D. maurus*. Além disso, foram descritos aspectos do comportamento de corte e cópula. Foram utilizados 30 machos solteiros e 30 casais na confecção de lâminas destinadas às medidas morfométricas. Para obtenção de peso corporal foram utilizados 40 machos solteiros e 90 casais. Além disso, foram utilizadas 50 fêmeas solteiras e 50 machos solteiros para a observação do comportamento de corte e cópula. As medidas morfométricas obtidas foram simplificadas pela Análise de Componentes Principais para obtenção de um índice multivariado de tamanho. A assimetria corporal foi estimada calculando-se a Assimetria Flutuante (AF). As medidas morfométricas, o peso e os índices de tamanho e AF foram comparados por teste t entre as categorias: macho casado e solteiro. A relação entre tamanhos de machos e fêmeas foi verificada utilizando-se regressão linear simples. Em todas as tentativas de cópula observadas houve lutas entre machos e fêmeas e a corte foi sempre realizada pelo macho. O teste t indicou diferenças significativas no peso, no comprimento dos primeiros tarsômeros anteriores e na AF das tíbias posteriores entre machos casados e solteiros. Existe relação entre o peso de machos e fêmeas em cópula. Assim, fêmeas de *D. maurus* escolhem indiretamente machos com características que os tornam melhores manipuladores. Machos maiores, com tíbias posteriores mais simétricas e tarsos anteriores mais longos estão tendo vantagem no processo de seleção sexual.

PALAVRAS-CHAVE: Seleção sexual, conflito entre os sexos, escolha do parceiro, percevejo-manchador-do-algodão.

ABSTRACT

Jorge, A.S. 2007. Courtship behavior and sexual selection determined by size and symmetry in *Dysdercus maurus* Distant, 1901 (Hemiptera: Pirrhocoridae). MSc.thesis. UFU. Uberlândia-MG. 29p.

This study investigated the role of size and corporal symmetry in the sexual selection of *D. maurus*, an insect-plague responsible for serious economic injuries in cotton cultures. Aspects of the courtship and mating behavior of this species were also described. In order to obtain the morphometric measurements, 30 single males and 30 couples were used for slide confection. For corporal biomass assessment, 40 single males and 90 couples were weighted. Moreover, 50 single females and 50 single males were used for the observation of the courtship and mating behavior. The morphometric measurements achieved were simplified by the Principal Component Analysis in order to attain a multivariated index of size. The corporal asymmetry was estimated by calculating an index of Fluctuating Asymmetry (FA). The morphometric measurements, the weight and the indexes of size and FA were compared between paired and single males by using the t test. The relationship between male and female sizes was verified by using the simple linear regression. In all mating attempts male-female struggles were observed and the courtship was always performed by males. The t test indicated significant differences in the individuals weight, in the length of the 1° fore tarsus and in the FA index of the hind tibia between paired and single males. There is a relationship between the couple's weights. Thus, females of *D. maurus* choose indirectly the male based on morphometric and behavioral characteristics that allow the males to be good manipulators. Larger males with more symmetrical hind tibias and longer fore tarsus are more successful in sexual selection.

KEY-WORDS: Sexual-selection, sexual conflict, partner choice, cotton-stainer.

INTRODUÇÃO

As fêmeas tendem a ser o sexo mais seletivo no que se refere à escolha do parceiro. Devido ao número restrito de óvulos ser um fator limitante do sucesso reprodutivo, machos geralmente competem pela atenção da fêmea (Ryan 1997, Dugatkin & Godin 1998). Este padrão de seleção sexual é muito comum e o critério de escolha da fêmea pode diferir muito de uma espécie para outra (Halliday 1993). Em algumas espécies de insetos, por exemplo, fêmeas preferem os machos mais robustos (Shuker *et al.* 2002) ou mais simétricos para o acasalamento (Santos 2001, Beck & Pruett 2002).

Tamanho corporal é uma das características quantitativas mais importantes, sujeitas continuamente à evolução (Darwin 1859, Stearns 1976, Borgia 1979, Stearns 1992). Ele pode afetar significativamente a maioria das características fisiológicas ligadas à sobrevivência e reprodução (Schmidt-Nielsen 1984, Roff 1992). Tipicamente, a seleção sexual influencia o tamanho corporal de machos no contexto da escolha da fêmea e/ou da competição entre machos. Tamanho corporal grande geralmente aumenta o sucesso no pareamento em vários organismos (Darwin 1871, Emlen & Oring 1977, Searcy 1982, Clutton-Brock & Parker 1992) e a escolha da fêmea por machos maiores é comum entre insetos (Thornhill & Alcock 1983, Choe & Crespi 1997). No entanto, nada se sabe a respeito da importância do tamanho na seleção sexual de *Dysdercus maurus* Distant, 1901, embora já tenham sido feitas algumas observações a respeito do seu comportamento de corte e cópula (Brunt 1971, Siddiqi 1988, Almeida 1994, Tamhankar & Harwalkar 1995), e da anatomia funcional do sistema reprodutivo de machos e fêmeas (Jurberg *et al.* 1982) em várias espécies do gênero.

Outra característica morfométrica relacionada à seleção sexual é a Assimetria Flutuante (AF). AF é uma forma particular de assimetria biológica, caracterizada por pequenos desvios aleatórios da simetria perfeita. A base para estudos envolvendo assimetria

flutuante é uma expectativa *a priori* de que a simetria é o estado ideal de características bilaterais pares (Palmer e Strobeck, 1986). O elo entre AF e seleção sexual é baseado primariamente no argumento de que a AF reflete estabilidade de desenvolvimento hereditária ou condição estável para o desenvolvimento. Dessa forma, indivíduos com bons genes podem produzir corpos simétricos (sob condições de stress ambiental) que aumentam o seu fitness. Indivíduos simétricos devem consequentemente ser selecionados pelas fêmeas para a cópula (Moller & Pomiankowski 1993, Watson & Thornhill 1994, Moller & Swaddle 1997). Embora já tenham sido feitos estudos a respeito da seleção sexual de machos mais simétricos em várias espécies de insetos (Santos 2001, Beck & Pruett 2002), nada se sabe a respeito da importância da simetria na seleção sexual de *D. maurus*.

Comportamentos de cópula coerciva realizados por machos de inúmeras espécies e relutância da fêmea estão muitas vezes associados a cópulas que resultam em perda de tempo de forrageamento, aumento do risco de exposição a doenças e predadores e redução da expectativa de vida (Rice 1996, Alexander *et al.* 1997, Arnqvist 1997, Holland & Rice 1998, Partridge & Hurst 1998, Holland & Rice 1999, Johnstone & Keller 2000, Gavrillets *et al.* 2001, Moore *et al.* 2001, Stutt & Siva-Jothy 2001, Arnqvist & Rowe 2002). Estudos indicam que o conúbio em *D. maurus* geralmente dura vários dias, com os componentes do casal posicionados em sentidos diametralmente opostos. Há uma alternância entre períodos de repouso, movimentos rítmicos e alimentação (Almeida *et al.* 1986b). O longo período de conúbio e suas possíveis implicações na sobrevivência e reprodução da fêmea provavelmente impõem uma situação de conflito entre os sexos em *D. maurus*, expressa em atributos e comportamentos sexuais antagonistas ainda não descritos na literatura. A possibilidade da existência destes comportamentos e atributos e suas implicações na escolha da fêmea e nas características do macho a serem favorecidas pela seleção sexual, tornam *D. maurus* uma espécie interessante para o estudo do comportamento e da seleção sexual.

Assim, este estudo descreveu aspectos inéditos do comportamento de corte e cópula de *D. maurus* e investigou o papel do tamanho e simetria na seleção sexual deste inseto.

MATERIAL E MÉTODOS

Organismo estudado: *D. maurus* é uma das espécies de um grupo de insetos conhecidos popularmente no Brasil como “manchadores de algodão” e, em outros países latino-americanos, como “chinchas tintoreas” ou “arrebiatados” (Almeida *et al.* 1986a). Esta espécie é responsável por sérios prejuízos econômicos no meio agrícola, merecendo destaque aqueles referentes à cultura do algodão: perda do peso da semente e redução do teor de óleo, além dos danos indiretos, decorrentes da inoculação de bactérias e fungos responsáveis pela podridão interna dos capulhos e pelas manchas nas fibras do algodão (Almeida *et al.* 1986a; Milano *et al.* 1999). É importante salientar que as malváceas parecem dispor da maior diversidade de recursos para *Dysdercus*, já que são exploradas em todas as fenofases de floração e frutificação, o que as torna seus principais hospedeiros (Almeida *et al.* 1986b). De acordo com Almeida *et al.* (1986b) e Nóbrega (1989), este inseto apresenta comportamento de corte elaborado. O comportamento de corte tem início com o toque de antenas do macho na fêmea por uma abordagem lateral. A fêmea pode rejeitar o macho afastando-se deste, caso contrário a cópula ocorre. A cópula persiste de dois a três dias, com os componentes do casal posicionados em sentidos diametralmente opostos, havendo uma alternância entre períodos de repouso, movimentos rítmicos e alimentação. A fêmea ovipõe logo após o término do conúbio.

Coleta dos indivíduos: machos solteiros, fêmeas solteiras e casais de *D. maurus* foram simultaneamente coletados nos capulhos dos algodoeiros presentes no Jardim Experimental do Instituto de Agronomia da Universidade Federal de Uberlândia, localizado no município de Uberlândia-MG. Os animais foram coletados manualmente e acondicionados em frascos de vidro. Os casais foram removidos delicadamente das plantas com uso de pincel, para que não

se separassem. Posteriormente, parte dos indivíduos foi destinada à observação do comportamento de corte e cópula (50 fêmeas solteiras e 50 machos solteiros), e parte foi sacrificada e preservada em álcool a 70% para pesagem (40 machos solteiros e 90 casais) e confecção de lâminas utilizadas na realização das medidas morfométricas (30 machos solteiros e 30 casais).

Observação comportamental: foram utilizados 50 machos solteiros e 50 fêmeas solteiras para observação do comportamento de corte e cópula em laboratório. Os indivíduos foram mantidos em viveiros que consistiam de um frasco de polietileno contendo areia lavada. Na sua parte superior, o viveiro era fechado por uma peça de gaze fixada por cinto elástico. Os indivíduos foram alimentados com capulhos de algodão e diariamente os viveiros foram borrifados com água.

As observações foram realizadas em duas situações distintas: apenas um macho e uma fêmea em viveiros de 441 cm^3 ($7 \times 7 \times 9\text{ cm}$), para observação do comportamento de corte e cópula e 10 machos e 10 fêmeas em viveiros de 5400 cm^3 ($30 \times 20 \times 9\text{ cm}$), para observação de disputas entre machos pela fêmea. Os espaços dos viveiros foram definidos mantendo-se cerca de 250 cm^3 por indivíduo. Foram realizadas ao todo 60 horas de observação (30 horas para cada situação), divididas em seções de 1 hora cada.

As observações sobre comportamento de corte e cópula no campo foram feitas periodicamente durante as coletas no Jardim Experimental.

Montagem das lâminas: dos machos e fêmeas coletados foram utilizadas as seguintes partes corporais para a confecção das lâminas: par de pernas anteriores, par de pernas posteriores e par de antenas. Não foram usados corantes nem preservantes na confecção do material. A lamínula foi fixada na lâmina com uso de resina de esmalte incolor.

Medidas morfométricas: as lâminas montadas foram fotografadas por meio de câmara digital acoplada à lupa. Utilizou-se um aumento de 10x. As medições foram realizadas utilizando o programa Adobe Photoshop 6.0 (Adobe 2000). Os caracteres bilateralmente medidos foram: comprimento da tíbia e do primeiro tarsômero do par de pernas anterior, comprimento da tíbia do par de pernas posterior e comprimento do terceiro e quarto segmentos das antenas. Para confirmação da acurácia da medida, cada caráter foi aferido três vezes, numa sub-amostra de 15 indivíduos.

Pesagem dos indivíduos: a pesagem dos casais e dos machos solteiros foi feita utilizando-se uma balança analítica. Foi considerado o peso seco dos indivíduos. Como os insetos estavam preservados em álcool 70%, antes de serem pesados, passaram por um processo de secagem em papel absorvente.

Análise estatística: inicialmente, foi verificado por meio do teste de correlação de Pearson se as medidas morfométricas obtidas no lado direito estavam correlacionadas entre si. Em seguida, as medidas morfométricas que estavam correlacionadas foram simplificadas através da Análise de Componentes Principais (ACP) para obtenção de um índice multivariado de tamanho (Manly 1994). Em seguida, foi verificado se a distribuição dos dados era normal por meio do teste de normalidade de Kolmogorov-Smirnov. Utilizou-se o teste-t para comparação das medidas morfométricas do lado direito, dos índices obtidos e dos pesos entre machos solteiros e em cópula. A relação entre tamanhos de machos e fêmeas foi verificada utilizando-se regressão linear simples (Zar 1984).

A AF foi obtida considerando-se o valor, em módulo, resultante da subtração da medida do lado direito pela medida do lado esquerdo ($AF = |D - E|$). A ANOVA para dois

fatores (lado x indivíduo) foi utilizada para determinar se as variações entre os lados foram significativamente maiores que os erros de medida (Woods *et al.* 1998, Perfectti & Camacho 1999). De acordo com Palmer e Strobeck (1986) é necessário distinguir a AF de outras duas formas de assimetria: a assimetria direcional e a antissimetria. Para descartar a ocorrência de simetria direcional foi feito o teste t para uma amostra utilizando a distribuição de dados obtida da diferença entre as medidas bilaterais. Em seguida, a ocorrência de antissimetria foi verificada por meio do teste de normalidade de Kolmogorov-Smirnov. O teste de correlação de Pearson foi utilizado para verificar se a AF estava relacionada ao tamanho do caráter medido. Nos casos positivos, o caráter foi corrigido, dividindo-o pelo valor de sua própria medida. Finalmente, para a verificação da ocorrência de diferenças significativas nas médias de AF dos caracteres analisados entre machos casados e solteiros, foi utilizado o teste t (Zar 1984).

Todas as análises estatísticas foram feitas com auxílio do programa SYSTAT for Windows (Systat 2000).

RESULTADOS

Observação comportamental: foram observadas 234 tentativas de cópula (macho/fêmea) e 17 pareamentos bem sucedidos. Em todos os casos, a tentativa de cópula foi feita pelo macho. Todos os machos utilizados para observação comportamental em laboratório tentaram copular com as fêmeas. No viveiro com vários machos e várias fêmeas, todos os machos tentaram copular assim que encontravam qualquer fêmea. O encontro entre os indivíduos deu-se sempre ao acaso. A corte é iniciada pelo toque de antenas do macho na fêmea. Em seguida o macho tenta montar a fêmea. Posicionado perpendicularmente ao corpo da fêmea, o macho realiza toques com as antenas na região ventral desta. Ainda montado, o macho expõe o edeago e gira seu corpo de modo a ficar paralelo ao corpo da fêmea. Finalmente o macho tenta inserir o edeago no orifício genital da fêmea. Imediatamente após a introdução do edeago, o macho desmonta da fêmea, realizando um giro de 180° para um dos lados. Assim, após o sucesso no pareamento os componentes do casal assumem sentidos diametralmente opostos.

Em todas as situações observadas, a fêmea tentou rejeitar os machos. As reações da fêmea frente à tentativa de corte variaram de empurrar o macho e correr para longe deste, até a realização de movimentos rápidos do corpo para os lados de forma a se livrar do macho montado sobre ela. Quando houve tentativas de introdução do edeago, a fêmea abaixou o corpo rente ao substrato e protegeu seu orifício genital, utilizando as pernas posteriores e o dorso como escudos. Imediatamente após a inserção do edeago, a fêmea pára de reagir e aceita o pareamento. Foram observadas situações em que, em decorrência desta relutância à cópula, fêmeas acabaram em decúbito dorsal e, mesmo nesta posição, o macho tentou inserir o edeago, montado-a agora sobre sua região ventral.

Não foram observadas lutas entre machos (seleção intrasexual) pelo acesso à fêmea. Agressões entre machos foram observadas apenas em situações em que um macho tentou copular com outro. Aparentemente os machos não reconhecem de imediato o sexo do outro indivíduo. Assim, foi muito comum cortes entre machos, quando dois indivíduos se encontraram pela primeira vez no viveiro. Em alguns casos, a corte cessou sem agressões, porém, diversas vezes, o macho que foi cortejado empurrou e tentou derrubar o outro macho. Além disso, foram observadas tentativas de cópula com fêmeas envolvendo mais de um macho simultaneamente. Neste caso, foi comum a exclusão de um dos machos pela impossibilidade de todos permanecerem montados sobre a fêmea, de forma que não foram observadas tentativas diretas de expulsão dos machos competidores. Ocorreram tentativas de cópula envolvendo fêmeas já em conúbio, porém em nenhum dos casos o casal se separou.

Diferenças de tamanho entre machos casados e solteiros: as medidas de todos os caracteres morfológicos do lado direito estavam correlacionadas com exceção do comprimento do 1º tarsômero das pernas anteriores ($p > 0.05$), o qual foi excluído da ACP. A ACP revelou que todos os coeficientes do primeiro componente principal foram positivos (TABELA 1), indicando que o índice multivariado de tamanho foi adequadamente obtido. Cerca de 70,12% das variações das medidas morfométricas correspondiam a variações no tamanho (primeiro componente principal), sendo que os 29,88% restantes deveram-se às distorções na forma dos organismos (demais componentes principais). Os índices multivariados de tamanho, as medidas de todos os caracteres morfológicos do lado direito e os pesos de machos casados e solteiros apresentaram distribuição normal, segundo resultado do teste de normalidade de Kolmogorov-Smirnov ($p > 0,05$). O teste t não indicou diferenças significativas no índice de tamanho obtido por ACP entre machos solteiros e em cópula (FIGURA 1). Também não foram encontradas diferenças significativas no tamanho de cada um dos caracteres corporais entre machos casados e solteiros, com exceção do comprimento do 1º tarsômero das pernas anteriores (FIGURA 1). O comprimento do 1º tarsômero das pernas anteriores foi maior em machos casados do que em machos solteiros (FIGURA 1). O teste t indicou diferenças significativas no peso entre machos casados e solteiros, sendo que o peso de machos casados foi maior que o de machos solteiros (FIGURA 1). Assim, machos casados de *D. maurus* tenderam a ser maiores e ter os primeiros tarsômeros das pernas anteriores mais longos do que os machos solteiros.

TABELA 1. Primeiros dois componentes principais da matriz de correlação entre as medidas morfométricas dos caracteres corporais direitos de *D. maurus*.

Medidas morfométricas	1	2
Tíbia das pernas anteriores	0,904	0,282
Tíbia das pernas posteriores	0,876	0,330
4º segmento da antena	0,670	-0,718
3º segmento da antena	0,879	-0,072
Variância explicada pelos componentes	2,805	0,708
Percentagem do total de variância explicada (%)	70,120	17,711

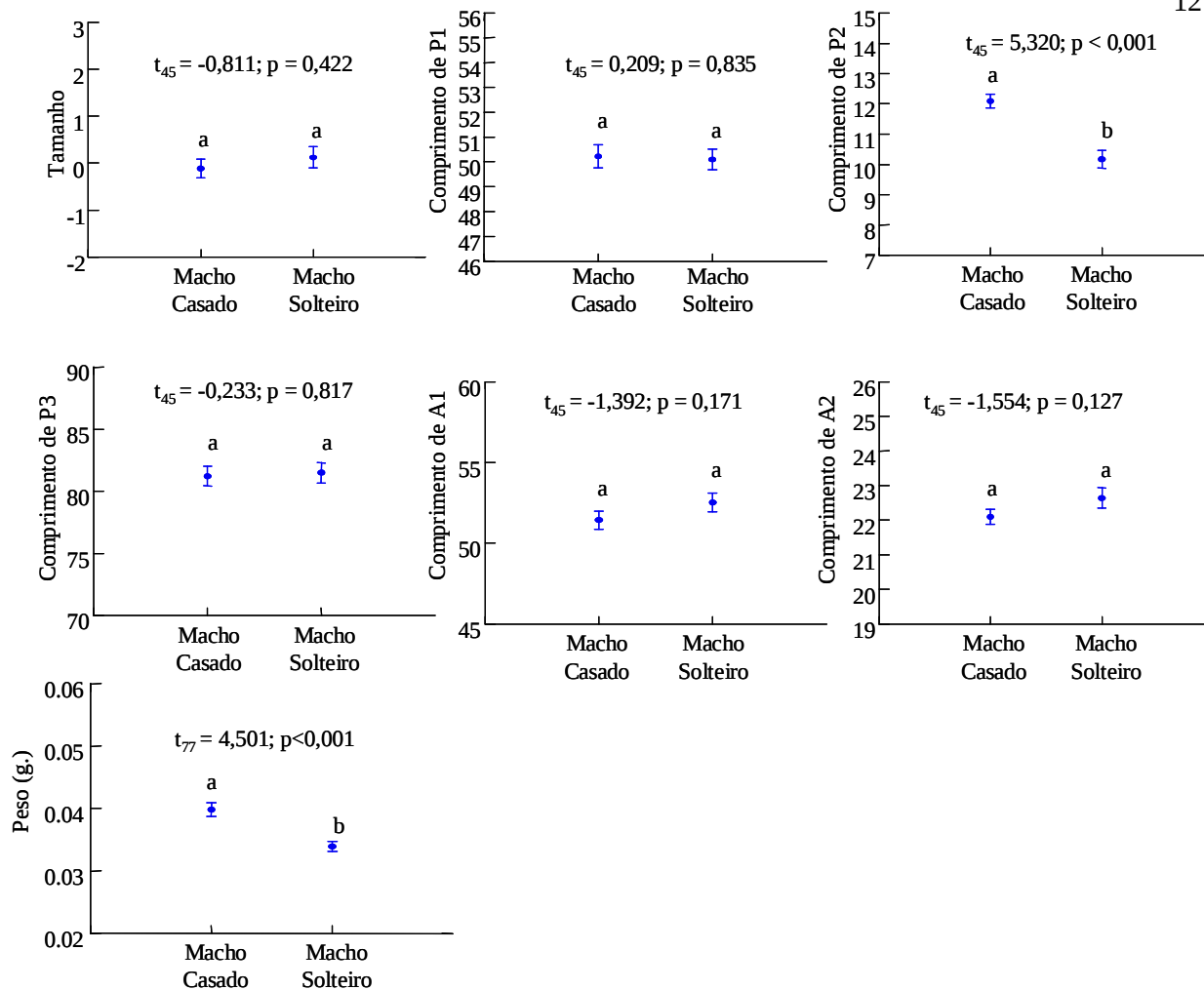


FIGURA 1. Médias ($\pm$ erro padrão) do índice de tamanho obtido por Análise de Componentes Principais, do peso e do comprimento de cada um dos caracteres corporais direitos de machos casados e de machos solteiros de *D. maurus*. Diferenças significativas entre médias estão representadas por letras diferentes (P1 = tíbia das pernas anteriores, P2 = 1° tarsômero das pernas anteriores, P3 = tíbia das pernas posteriores, A1 = 4° segmento da antena, A2 = 3° segmento da antena).

Relação entre o peso dos machos e o peso das fêmeas em cópula: os pesos de machos casados e fêmeas casadas apresentaram distribuição normal, segundo resultado do teste de normalidade de Kolmogorov-Smirnov ($p > 0,05$). Foi observada relação entre o peso dos machos e o peso das fêmeas ($r^2 = 0,118$; $F_{1, 87} = 11,613$; $p < 0,001$). A reta de regressão estabelecida entre estes pesos foi $y = 0,024 + 0,186x$ (FIGURA 2).

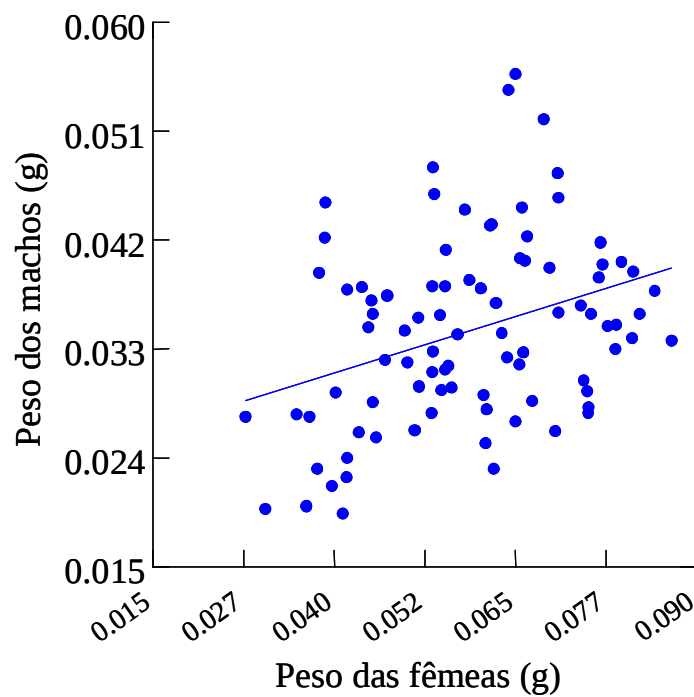


FIGURA 2. Relação entre o peso dos machos e o peso das fêmeas de *D. maurus* em cópula ($y = 0,024 + 0,186x$).

Escolha de parceiros mais simétricos: O erro de medida da assimetria foi considerado negligenciável para todas as variáveis (TABELA 2). As distribuições de frequência das diferenças de medida entre os lados apresentaram curvas normais (TABELA 3), descartando a ocorrência de antissimetria. O teste t para uma amostra indicou que as distribuições não eram direcionais (TABELA 3), descartando a ocorrência de assimetria direcional. As medidas de assimetria não estavam relacionadas ao tamanho do caráter medido, com exceção do comprimento do 1º tarsômero das pernas anteriores, que foi, em seguida, corrigido (TABELA 3). O teste t não apontou diferenças na AF entre machos casados e solteiros para nenhum caráter analisado, com exceção do comprimento da tíbia das pernas posteriores (FIGURA 3). O comprimento da tíbia das pernas posteriores foi menos assimétrico em machos casados do que em machos solteiros (FIGURA 3).

TABELA 2. Confirmação da acurácia da medida de assimetria, por meio de análise de variância (ANOVA) da interação lado X indivíduo aplicada às medidas dos caracteres corporais de *D. maurus* aferidas três vezes numa sub-amostra de 15 indivíduos.

Variável	F	GL	p
Tíbia das pernas anteriores	345,980	14, 60	<0,001
1º tarsômero das pernas posteriores	3051,915	14, 60	<0,001
Tíbia das pernas posteriores	449,571	14, 60	<0,001
4º segmento da antena	189,592	14, 60	<0,001
3º segmento da antena	6559,869	14, 60	<0,001

TABELA 3. Análise da distribuição dos dados, por meio de teste t para uma amostra e teste de normalidade de Kolmogorov-Smirnov aplicado às diferenças de medidas ente os lados dos caracteres corporais de *D. maurus*. Matriz de correlação de Pearson da Assimetria Flutuante com o comprimento do caráter direito medido (P1 = tíbia das pernas anteriores, P2 = 1° tarsômero das pernas anteriores, P3 = tíbia das pernas posteriores, A1 = 4° segmento da antena, A2 = 3° segmento da antena).

Variável	n	Teste t para uma amostra		Teste Kolmogorov-Smirnov		Matriz de correlação de Pearson	
		t	p	D _{max}	p	r	p
P1	94	0,112	0,911	0,060	0,506	-0,007	0,946
P2	97	-1,807	0,074	0,082	0,107	-0,312	0,002
P3	94	1,019	0,311	0,075	0,197	-0,142	0,173
A1	92	0,832	0,408	0,057	0,607	-0,150	0,154
A2	94	1,967	0,052	0,074	0,215	0,006	0,952

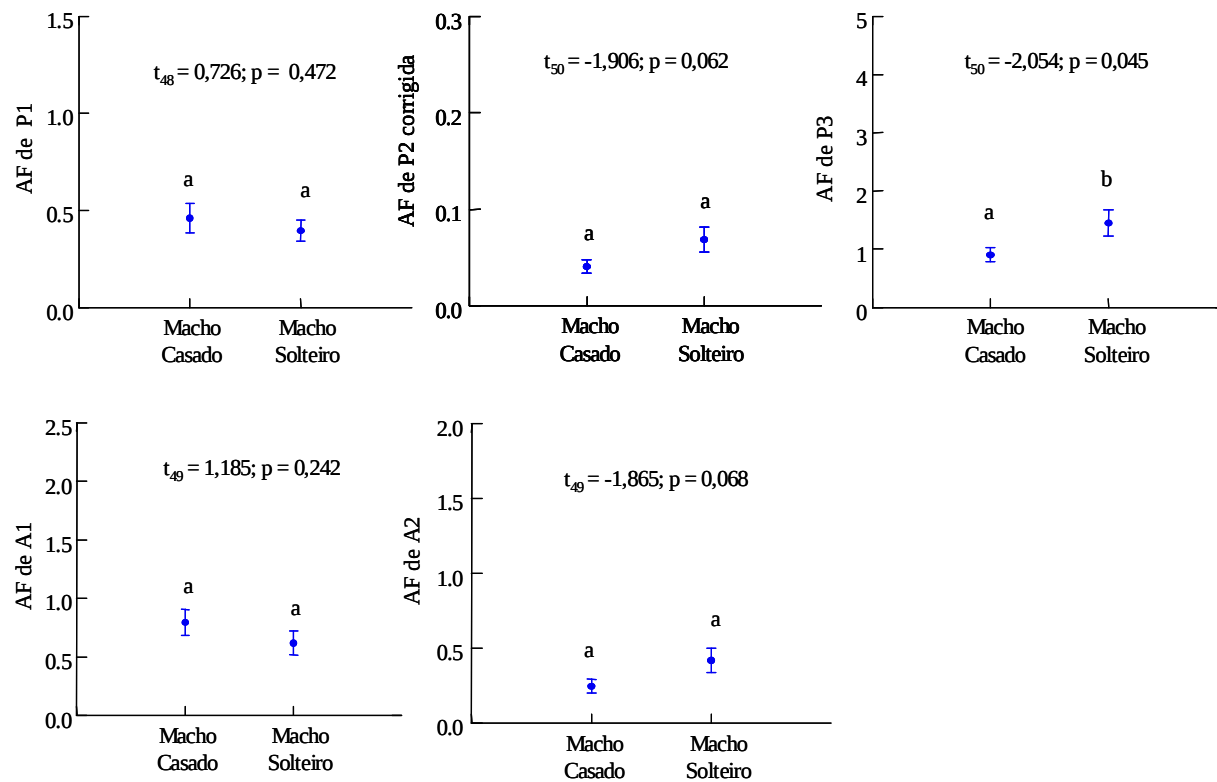


FIGURA 3. Médias ($\pm$ erro padrão) da Assimetria Flutuante (AF) de machos casados e solteiros de *Dysdercus maurus* para cada um dos caracteres corporais. Diferenças significativas entre médias estão representadas por letras diferentes (P1 = tíbia das pernas anteriores, P2 = 1° tarsômero das pernas anteriores, P3 = tíbia das pernas posteriores, A1 = 4° segmento da antena, A2 = 3° segmento da antena).

DISCUSSÃO

Observação comportamental: os resultados da observação comportamental indicaram que a seleção intrassexual (disputas entre machos pelo acesso à fêmea) não é a principal forma de seleção sexual em *D. maurus*. Este tipo de seleção ocorreu apenas de forma esporádica, nas situações em que um dos machos competidores foi excluído durante a corte por impossibilidade de mais de um macho manter-se sobre a fêmea.

Por outro lado, as lutas pré-cópula entre machos e fêmeas, que são um sinal óbvio de conflito entre os sexos, foram comuns em *D. maurus*, o que indica, segundo Cordero e Eberhard (2003), a ocorrência de seleção intersexual. Esta seleção opera favorecendo os machos mais manipuladores (mais aptos a forçar a cópula), visto que vários machos tentam copular com a fêmea, mas apenas alguns têm sucesso na cópula coerciva. Esta habilidade comportamental pode sinalizar vigor e aptidão em machos, que estariam sob seleção a partir da escolha da fêmea, mesmo que indiretamente. A seleção sexual decorrente da escolha da fêmea resulta de qualquer mecanismo comportamental ou fisiológico a ela peculiar que torne um determinado fenótipo do macho mais bem sucedido para a cópula (Maynard Smith 1987, Kirkpatrick & Ryan 1991, Andersson 1994). Nas situações em que este tipo de seleção ocorre, fêmeas obtêm benefícios substanciais (diretos ou indiretos) ao escolherem determinados machos em detrimento dos demais (Parker 1979, Lande 1981, Kirkpatrick 1982, Heywood 1989, Grafen 1990, Iwasa *et al.* 1991, Pomiankowski *et al.* 1991, Price *et al.* 1993, Holland & Rice 1998, Iwasa & Pomiankowski 1999, Day 2000, Gavrilets 2000, Gavrilets *et al.* 2001, Houle & Kondrashov 2002, Kokko *et al.* 2002). Numa situação de conflito entre os sexos, fêmeas se beneficiam indiretamente tendo filhos manipuladores (capazes de forçar cópula com outras fêmeas). Assim as defesas da fêmea contra a cópula coerciva dos machos podem ser interpretadas como uma forma indireta de escolha da fêmea. A resistência das

fêmeas ao comportamento antagonista dos machos filtra os indivíduos de acordo com suas capacidades de manipulação, selecionando os melhores manipuladores (Cordero & Eberhard 2003). Uma situação semelhante à observada em *D. maurus* ocorre em *Sepsis cynipsea* (Díptera: Sepsidae). Nesta espécie, os machos são aparentemente selecionados de forma indireta pelas fêmeas com base na capacidade competitiva individual do macho em se prender na fêmea enquanto ela tenta livra-se dele (Allen & Simmons 1996).

Comportamentos de cópula coerciva realizados pelos machos e relutância da fêmea estão muitas vezes associados a cópulas que resultam em perda de tempo de forrageamento, aumento do risco de exposição a doenças e predadores, e redução da expectativa de vida (Rice 1996, Alexander *et al.* 1997, Arnqvist 1997, Holland & Rice 1998, Partridge & Hurst 1998, Holland & Rice 1999, Johnstone & Keller 2000, Gavrilets *et al.* 2001, Moore *et al.* 2001, Stutt & Siva-Jothy 2001, Arnqvist & Rowe 2002). Estudos indicam que o conúbio em *D. maurus* geralmente dura vários dias, com os componentes do casal posicionados em sentidos diametralmente opostos. Há uma alternância entre períodos de repouso, movimentos rítmicos e alimentação (Almeida *et al.* 1986b). O longo período de conúbio e suas implicações na sobrevivência e reprodução da fêmea são provavelmente as razões do conflito entre sexos em *D. maurus*.

O elaborado comportamento de corte observado em *D. maurus* está de acordo com as descrições de Almeida *et al.* (1986b) e Nóbrega (1989). No entanto, ainda não haviam sido feitas inferências a respeito da cópula coerciva, da relutância da fêmea, das tentativas de cópula envolvendo mais de um macho simultaneamente e das tentativas de cópula entre machos. Nos trabalhos anteriores, o sucesso da cópula do macho havia sido atribuído ao consenso da fêmea e as etapas do comportamento de corte haviam sido apresentadas como “apetitosas” (que despertam o desejo da fêmea). Os dados destes autores não estão de acordo

com os resultados da observação comportamental realizada neste trabalho, uma vez que a pré-cópula foi marcada pela luta entre machos e fêmeas.

Diferenças de tamanho entre machos casados e solteiros: os resultados indicam que machos de *D. maurus* maiores e com os primeiros tarsômeros das pernas anteriores mais longos apresentaram vantagem no processo de seleção sexual. A discrepância dos resultados das diferenças entre machos casados e solteiros quanto ao peso e ao índice de tamanho obtido por ACP deve-se ao fato desta análise utilizar apenas alguns caracteres corporais do indivíduo, enquanto o peso fornece uma medida da biomassa do indivíduo como um todo.

O tamanho corporal afeta significativamente a maioria dos caracteres fisiológicos e ligados à sobrevivência e reprodução de um organismo, sendo uma das características quantitativas mais importantes sujeitas continuamente à evolução (Darwin 1859, Stearns 1976, Borgia 1979, Schmidt-Nielsen 1984, Roff 1992, Stearns 1992). A seleção para aumento de fecundidade em fêmeas e favorecimento de machos na seleção sexual são as principais forças evolutivas favorecendo aumento no tamanho corporal em várias espécies (Wootton 1979, Shine 1988, Shine 1989, Honek 1993, Andersson 1994). Tamanhos corporais grandes geralmente aumentam o sucesso no pareamento devido à competição intrasexual (geralmente macho-macho) ou escolha da fêmea (Darwin 1871, Emlen & Oring 1977, Searcy 1982, Maynard Smith 1991, Clutton-Brock & Parker 1992, Andersson 1994). Escolha da fêmea por machos maiores é comum em insetos (Thornhill & Alcock 1983, Choe & Crespi 1997). A escolha de machos de maior tamanho já foi descrita em várias espécies de moscas (Diptera: Coelopidae): *Coelopa frigida* Fabricius, *C. nebularum* Aldrich, *C. vanduzeei* Cresson, *C. pilipes* Haliday, *Gluma musgravei* McAlpine e *G. nítida* McAlpine (Crean *et al.* 2000). O tamanho corporal também tem um papel importante no resultado da disputa agressiva entre machos (competição intrasexual) em muitas espécies de insetos (Thornhill & Alcock 1983,

O'Neill 1983, Goldsmith 1987, O'Neill *et al.* 1989, Rasmussen 1994, Alcock 1995). Os machos maiores geralmente têm vantagens em lutas com oponentes menores, o que repercute em maior frequência de cópulas (Juliano 1985, Goldsmith 1987, O'Neill *et al.* 1989, Villalobos and Shelly 1991, Rasmussen 1994).

No caso de *D. maurus*, tamanhos corporais maiores e primeiros tarsômeros das pernas anteriores mais longos provavelmente conferem vantagem mecânica na cópula coerciva, facilitando o macho a não se soltar da fêmea durante os comportamentos de relutância exibidos por esta. Além disso, machos de *D. maurus* maiores provavelmente excluem espacialmente outros machos competidores durante o comportamento de corte envolvendo mais de um macho simultaneamente.

Relação entre o peso dos machos e o peso das fêmeas em cópula: os resultados sugerem que o tamanho ótimo de machos de *D. maurus* no processo de seleção sexual depende do tamanho da fêmea a ser cortejada. É possível que a existência desta relação de peso entre machos e fêmeas em cópula deva-se à forma na qual as fêmeas escolhem o tamanho do parceiro. A escolha da fêmea, neste caso, pode se dar de tal forma que cada fêmea tenha seu próprio tamanho ótimo de macho para cópula. Este tamanho seria o resultado de um *trade-off* entre as influências negativas de tamanhos grandes de parceiros sobre a fecundidade da fêmea e as vantagens de machos grandes para o *fitness* da prole. Como normalmente nas espécies de *Dysdercus* os casais se deslocam na direção da fêmea durante os longos períodos de conúbio, machos grandes poderiam dificultar a movimentação e alimentação da fêmea durante esses períodos, o que poderia resultar no término da cópula ou problemas relacionados à nutrição da fêmea. Além disso, fecundidade da fêmea está correlacionada com a disponibilidade e qualidade dos alimentos (Mendes 1956). Assim, copular com machos muito grandes pode implicar na redução da fecundidade da fêmea. Por outro lado, a aptidão geralmente é uma

função crescente do tamanho corporal em animais (Clutton-Brock 1988, Reiss 1989), particularmente em insetos (Thornhill & Alcock 1983, Honek 1993). Além disso, a análise das diferenças de tamanho entre machos casados e solteiros em *D. maurus* indicou que machos maiores apresentam vantagem no processo de seleção sexual. Assim, a seleção de machos pequenos pode comprometer o *fitness* da prole. Dessa forma, a melhor escolha para uma fêmea de *D. maurus* é provavelmente um macho de tamanho médio em relação ao seu próprio tamanho.

Escolha de parceiros mais simétricos: os resultados indicaram que machos de *D. maurus* com as tíbias das pernas posteriores menos assimétricas apresentaram vantagem no processo de seleção sexual. Uma série de estudos sugere que os tipos e o grau de assimetria podem influenciar padrões comportamentais da história de vida como seleção do parceiro para cópula, sucesso de cópula e a probabilidade de novos encontros para cópula em vertebrados e invertebrados. Harvey e Walsh (1993) observaram que, em machos de *Coenagrion puella* (Odonata: Zygoptera), a AF e o sucesso na cópula ao longo da vida estavam correlacionados, pois a asa dos machos que obtiveram maior número de cópulas foram, em média, mais simétricas do que a dos machos com menor número de cópulas. Em *Sepsis cynipsea* (Diptera: Sepsidae) a AF da tíbia anterior do macho influenciou o sucesso na cópula coerciva. Nesta espécie, a tíbia anterior foi mais simétrica nos machos em cópula do que nos demais, indicando que a simetria deste caráter parece conferir vantagem mecânica (Allen & Simmons 1996). No caso de *D. maurus*, os resultados indicam uma situação semelhante a esta. Provavelmente a simetria das tíbias das pernas posteriores em *D. maurus* está relacionada à capacidade do macho de se prender na fêmea durante os comportamentos de relutância da fêmea.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Adobe Photoshop 2000.** version 6.0. Adobe Systems Incorporated. Adobe®, San Jose, California.
- Alcock, J. 1995.** Body size and its effect on male-male competition in *Hylaeus alcyoneus* (Hymenoptera: Colletidae). *J. Insect Behav.* 8: 149-159.
- Alexander, R.D., D. Marshall & J. Cooley. 1997.** Evolutionary perspectives on insect mating, p. 4-31 In J.C. Choe & B.J. Crespi (eds). *The evolution of Mating Systems in Insects and Arachnids*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Allen, G.F. & L.W. Simmons. 1996.** Coercive mating, fluctuating asymmetry and male mating success in the dung fly *Sepsis cynipsea*. *Animal Behavior*. 52: 737-741.
- Almeida, A.A.D. 1994.** Structure of the reproductive system and mating behaviour of *Dysdercus fasciatus* Signoret, 1861 (Hemiptera, Pyrrhocoridae). *Rev. Brasil. Entomol.* 38: 595-598.
- Almeida, J.R., S.B. Almeida & R. Xerez. 1986a.** Variação geográfica na dieta das espécies brasileiras de percevejos “manchadores de algodão” (Hemiptera, Pyrrhocoridae, *Dysdercus* spp.). *Rev. Bras. Biol.* 2: 329-337.
- Almeida, J.R., R. Xerez & J. Jurberg. 1986b.** Comportamento de acasalamento de *Dysdercus maurus* Distant, 1901 (Hemiptera, Pyrrhocoridae). *An. Soc. Entomol. Brasil.* 15: 161-167.
- Andersson, M. 1994.** Sexual selection, Princeton, Princeton University Press.
- Arnqvist, G. 1997.** The evolution of water strider mating systems: causes and consequences of sexual conflicts, p. 146-163 In J.C. Choe & B.J. Crespi (eds.). *The Evolution of Mating Systems in Insects and Arachnids*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Arnqvist, G. & L. Rowe. 2002.** Antagonistic coevolution between the sexes in a group of insects. *Nature* 415: 787-789.
- Beck, M.L. & J.S. Pruett. 2002.** Fluctuating asymmetry, sexual selection, and survivalship in male dark-winged damselflies. *Ethology* 108: 779-791.
- Borgia, G. 1979.** Sexual selection and the evolution of mating systems, p. 19-80. In S.M. Blum & N.A. Blum (eds.), *Sexual selection and reproductive competition in insects*. New York, Academic Press.
- Brunt, A.M. 1971.** The reproductive behaviour of *Dysdercus fasciatus* Signoret (Hem., Pyrrhocoridae) in culture. *Entomol. Month. Mag.* 107: 18-23.

- Choe, J.C. & Crespi, B.J. 1997.** Mating systems in insects and arachnids, Cambridge, Cambridge University Press.
- Clutton-Brock, T.H. 1988.** Reproductive success: Studies of individual variation in contrasting breeding systems, Chicago, The University of Chicago Press.
- Clutton-Brock, T.H. & G.A. Parker. 1992.** Potential reproductive rates and the operation of sexual selection. *Q. Rev. Biol.* 67: 437-456.
- Cordero, C. & G. Eberhard. 2003.** Female choice of sexually antagonistic male adaptations: a critical review of some current research. *J. Evol. Biol.* 16: 1-6.
- Crean, C.S., D.W. Dunn, T.H. Day & A.S. Gilburn. 2000.** Female mate choice for large males in several species of seaweed fly (Diptera: Coelopidae). *Anim. Behav.* 1: 121-126.
- Darwin, C. 1859.** The origin of species by means of natural selection, London, John Murray.
- Darwin, C. 1871.** The descent of man and selection in relation to sex, London, John Murray.
- Day, T. 2000.** Sexual selection and the evolution of costly female preferences: spatial effects. *Evolution* 54: 715-730
- Dugatkin, L.A. & J.G.J. Godin. 1998.** How females choose their mates. *Sci. Amer.* 46-51.
- Emlen, S.T. & L.W. Oring. 1977.** Ecology, sexual selection, and mating systems. *Science* 197:215-223.
- Gavrilets, S. 2000.** Rapid evolution of reproductive barriers driven by sexual conflict. *Nature* 403: 886-889.
- Gavrilets, S., G. Arnqvist & U. Friberg. 2001.** The evolution of female mate choice by sexual conflict. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 268: 531-539.
- Goldsmith, S.K. 1987.** The mating system and alternative reproductive behaviors of *Dendrobias mandibularis* (Coleoptera: Cerambycidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 20:111 -115.
- Grafen, A. 1990.** Biological signals as handicaps. *J. Theor. Biol.* 144: 517-546.
- Halliday, T. 1993.** Sexual selection and mating systems, p.264-306. In P. Skelton (ed.), *Evolution*. Milton Keynes, The Open University, 1064p.
- Harvey, I.F. & K.J. Walsh. 1993.** Fluctuating asymmetry and lifetime mating success are correlated in males of the damselfly *Coenagrion puella* (Odonata: Coenagrionidae). *Ecological Entomology*. 18: 198-202.
- Heywood, J.S. 1989.** Sexual selection by the handicap mechanism. *Evolution* 43: 1387-1397.
- Holland, B. & W.R. Rice. 1998.** Chase-away selection: antagonistic seduction vs. resistance. *Evolution* 52: 1-7.

- Holland, B. & W.R. Rice. 1999.** Experimental removal of sexual selection reverses intersexual antagonistic coevolution and removes a reproductive load. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 96: 5083-5088.
- Honek, A. 1993.** Intraspecific variation in body size and fecundity in insects: a general relationship. *Oikos* 66:483-492.
- Houle, D. & A.S. Kondrashov. 2002.** Coevolution of costly mate choice and condition dependent display of good genes. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 269: 97-104.
- Iwasa, Y. & A. Pomiankowski. 1999.** Good parent and good genes models of handicap evolution. *J. Theor. Biol.* 200: 97-109.
- Iwasa, Y., A. Pomiankowski & S. Nee. 1991.** The evolution of costly mate preferences. II. The handicap principle. *Evolution* 45: 1431-1442.
- Johnstone, R.A. & L. Keller. 2000.** How males gain by harming their mates: sexual conflict, seminal toxins, and the cost of mating. *Am. Nat.* 156: 368-377.
- Juliano, S. 1985.** The effects of body size on mating and reproduction in *Brachinus lateralis* (Coleoptera: Carabidae). *Ecol. Entomol.* 10: 271-280.
- Jurberg, J., E.F. Rangel & T.C.M. Gonçalves. 1982.** Estudo morfológico comparativo da genitália de três espécies do gênero *Dysdercus* Guérin Méneville, 1831-(Hemiptera, Pyrrhocoridae). *Rev. Brasil. Biol.* 42: 387-407.
- Kirkpatrick, M. 1982.** Sexual selection and the evolution of female choice. *Evolution* 36: 1-12.
- Kirkpatrick, M. & M.J. Ryan. 1991.** The evolution of mating preference and the paradox of the lek. *Nature* 350: 33-38.
- Kokko, H., R. Brooks, J.M. McNamara & A.I. Houston. 2002.** The sexual selection continuum. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 269: 1331-1340.
- Lande, R. 1981.** Models of speciation by sexual selection on polygenic traits. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 78: 3721-3725.
- Manly, B.F.J. 1994.** *Multivariate statistical methods*, 2nd ed., London, Chapman & Hall, 215p.
- Maynard Smith, J. 1987.** Sexual selection – a classification of models, p. 9-20. In J.W. Bradbury & M.B. Anderson (eds.), *Sexual selection: Testing the Alternatives*. J. Wiley, Chichester.
- Maynard Smith, J. 1991.** Theories of sexual selection. *Trends Ecol. Evol.* 6: 146-151.
- Mendes, L.O.T. 1956.** Longevidade de *Dysdercus*. I-Fêmeas adultas de *Dysdercus mendesi* Bloete, em condições de laboratório. *Bragantia*. 15: 43-54.

- Milano, P., F.L. Consoli, N.G. Zerio & J.R.P. Parra. 1999.** Exigências térmicas de *Dysdercus peruvianos* Guérin-Ménéville (Heteroptera: Pyrrhocoridae), o percevejo manchador do algodoeiro. An. Soc. Entomol. Brasil 2: 233-238.
- Moller, A.P. & A. Pomiankowski. 1993.** Fluctuating asymmetry and sexual selection. Genetica 89: 267- 279.
- Moller, A.P. & J.P. Swaddle. 1997.** Asymmetry, Developmental Stability and Evolution, Oxford, Oxford University Press.
- Moore, A.J., P.A. Gowaty, W.G. Wallin & P.J. Moore. 2001.** Sexual conflict and the evolution of female mate choice and male social dominance. Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci. 268: 517-523.
- Nóbrega, A.M.I. 1989.** Reprodução e longevidade de *Dysdercus maurus* Distant, 1901 (Hemiptera: Pyrrhocoridae). An. Soc. Ent. Brasil. 18: 109-118.
- O'Neill, K.M. 1983.** The significance of body size in territorial interactions of male beeswolves (Hymenoptera: Sphecidae, *Philanthus*). Anim. Behav. 31: 404-411.
- O'Neill, K.M., H.E. Evans & R.P. O'Neill. 1989.** Phenotypic correlates of mating success in the sand wasp *Bembecinus quinquespinosus* (Hymenoptera: Sphecidae). Can. J. Zool. 67: 2557-2568.
- Palmer, R.A. & C. Strobeck. 1986.** Fluctuating asymmetry: measurement analysis, patterns. Annu. Rev. Ecol. 17: 391-421.
- Parker, G.A. 1979.** Sexual selection and sexual conflict, p. 123-166. In M. S. Blum & N.A. Blum (eds.), Sexual Selection and Reproductive Competition in Insects. Academic Press, New York.
- Partridge, L. & L.D. Hurst. 1998.** Sex and conflict. Science 281: 2003-2008.
- Perfectti, F. & J.P. Camacho. 1999.** Analysis of genotypic differences in developmental stability in *Annona cherimola*. Evolution 53: 1396-1405.
- Pomiankowski, A., Y. Iwasa & S. Nee. 1991.** The evolution of costly mate preferences I. Fisher and biased mutation. Evolution 45: 1422-1430.
- Price, T., D. Schuluter & N.E. Heckman. 1993.** Sexual selection when the female directly benefits. Biol. J. Linn. Soc. 48: 187-211.
- Rasmussen, J.L. 1994.** The influence of horn and body size on the reproductive behavior of the horned rainbow scarab beetle *Phanaeus difformis* (Coleoptera: Scarabaeidae). J. Insect Behav. 7: 67-82.
- Reiss, M.J. 1989.** The allometry of growth and reproduction, Cambridge, Cambridge University Press.

- Rice, W.R. 1996.** Sexually antagonistic male adaptation triggered by experimental arrest of female evolution. *Nature* 361: 232-234.
- Roff, D.A. 1992.** *The Evolution of Life Histories*, New York, Chapman & Hall.
- Ryan, M. 1997.** Sexual selection and mate choice, p. 161-190. In J.R. Krebs and N.B. Davies (eds.), *Behavioral Ecology: An Evolutionary Approach*. Blackwell Science, 388p.
- Santos, M. 2001.** Fluctuating asymmetry is nongenetically related to mating success in *Drosophila buzzatii*. *Evolution*. 55: 2248-2256.
- Schmidt-Nielsen, K. 1984.** *Scaling. Why is animal size so important?* Cambridge, Cambridge University Press.
- Searcy, W.A. 1982.** The evolutionary effects of mate selection. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 13:57-85.
- Shine, R. 1988.** The evolution of large body size in females: a critique of Darwin's "fecundity advantage model". *Am. Nat.* 131:124-131.
- Shine, R. 1989.** Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence. *Q. Rev. Biol.* 64:419-461.
- Shuker, D., N. Bateson, H. Breitsprecher, R. O'Donovan, H. Taylor, C. Barnard, J. Behnke, S. Coilins & F. Gilbert. 2002.** Mating behavior, sexual selection, and copulatory courtship in a promiscuous beetle. *J. Insect Behav.* 15: 617-631.
- Siddiqi, J.I. 1988.** Behavioral responses of the male *Dysdercus cingulatus* Fabr. (Hemiptera: Pyrrhocoridae) towards the female sex pheromone. *Indian J. Entomol.* 50: 276-278.
- Stearns, S.C. 1976.** Life-history tactics: a review of the ideas. *Q. Rev. Biol.* 51:3-47.
- Stearns, S.C. 1992.** *The evolution of life histories*. Oxford Univ. Press, Oxford, U.K.
- Stutt, A.D. & M.T. Siva-Jothy. 2001.** Traumatic insemination and sexual conflict in the bed bug *Cimex lectularius*. *Proc. Nat. Acad. Sci. U. S. .* 98: 5683-5687.
- Systat. 2000.** version 9.0. SPSS Inc., Chicago.
- Tamhankar, A.J. & M.R. Harwalkar. 1995.** Mating behaviour and mating competitiveness of radiation sterilized males of *Dysdercus koenigii* Fabricius. *J. Nucl. Agric. Biol.* 24: 180-184.
- Thornhill, R. & J. Alcock. 1983.** *The evolution of insect mating systems*, Cambridge, Harvard University Press.
- Villalobos, E.M. & T.E. Shelly. 1991.** Correlates of male mating success in two species of *Anthidium* bees (Hymenoptera: Megachilidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 29: 47-53.

- Watson, P.J. & R. Thornhill. 1994.** Fluctuating asymmetry and sexual selection. *Trends Ecol. Evol.* 9: 21-25.
- Woods, R.E., M.J. Hercus & A.A. Hoffmann. 1998.** Estimating the heritability of fluctuating asymmetry in *Drosophila*. *Evolution* 52: 816-824.
- Wootton, R.J. 1979.** Energy cost of egg production and environmental determinants of fecundity in teleost fishes. *Symp. Zool. Soc. Lond.* 44:133-159.
- Zar, J.H. 1984.** Biostatistical analysis, New Jersey, Prentice Hall, 718p.

Livros Grátis

(<http://www.livrosgratis.com.br>)

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)
[Baixar livros de Matemática](#)
[Baixar livros de Medicina](#)
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)
[Baixar livros de Meteorologia](#)
[Baixar Monografias e TCC](#)
[Baixar livros Multidisciplinar](#)
[Baixar livros de Música](#)
[Baixar livros de Psicologia](#)
[Baixar livros de Química](#)
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)
[Baixar livros de Serviço Social](#)
[Baixar livros de Sociologia](#)
[Baixar livros de Teologia](#)
[Baixar livros de Trabalho](#)
[Baixar livros de Turismo](#)