

ALINE CRISTINE LUIZ ROSA

**EFEITO DA RESTRIÇÃO ALIMENTAR SOBRE PARÂMETROS DE
HISTÓRIA DE VIDA DE *Melanotes ornata* (ORTHOPTERA: GRYLLOIDEA)**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Entomologia para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

VIÇOSA
MINAS GERAIS – BRASIL
2019

**Ficha catalográfica preparada pela Biblioteca Central da Universidade
Federal de Viçosa - Câmpus Viçosa**

T

R788e
2019 Rosa, Aline Cristine Luiz, 1989-
Efeito da restrição alimentar sobre parâmetros de história de
vida de *Melanotes ornata* (Orthoptera: Grylloidea) / Aline
Cristine Luiz Rosa. – Viçosa, MG, 2019.
v, 51 f. : il. (algumas color.) ; 29 cm.

Orientador: Carlos Frankl Sperber.
Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Viçosa.
Inclui bibliografia.

1. Grilos. 2. Alimentação dos animais. 3. Grilos -
Desenvolvimento. 4. *Melanotes ornata*. 5. Comportamento
sexual. I. Universidade Federal de Viçosa. Departamento de
Biologia Geral. Programa de Pós-Graduação em Entomologia.
II. Título.

CDD 22. ed. 595.726

ALINE CRISTINE LUIZ ROSA

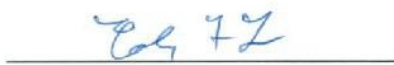
**EFEITO DA RESTRIÇÃO ALIMENTAR SOBRE PARÂMETROS DE
HISTÓRIA DE VIDA DE *Melanotes ornata* (ORTHOPTERA: GRYLLOIDEA)**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Entomologia para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

APROVADA: 20 de fevereiro de 2019.


Luanda Medeiros Santana


Thiago Gechel Kloss


Carlos Frankl Sperber
(Orientador)

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao universo, essa energia maravilhosa que se experimenta cada vez mais, nos minúsculos detalhes dessa “eternidade infinita” da qual fazemos parte.

A Erenita, Anilce, Mariana, D. Preta e Penha, base e ponto de apoio, pelos valores e auxílio e a todos os membros da minha família que de alguma forma contribuem para o meu processo de desenvolvimento.

Ao Renato, por todo amor, companheirismo, apoio, dedicação e parceria. Gratidão por ser lado a lado comigo, te amo!

Ao Carlos Sperber, por ter me abraçado não só como uma orientada, mas como uma pessoa capaz de executar um bom trabalho, confiando liberdade a mim para tomar decisões mesmo em um momento de grandes transformações na minha vida pessoal. Grata pela confiança, pelos grandes ensinamentos da área e da vida e toda consideração. Yes!!!

Ao Gabriel, pela amizade, pelas ideias, ensinamentos e pela coorientação preciosíssima.

A agência CAPES de fomento à pesquisa, por todos os meses de concessão das bolsas, imprescindíveis para execução do projeto.

Aos amigos e irmãos de lab Vinícius, Natalia e o Fred pela convivência e parceria maravilhosas no laboratório e fora dele.

A Silvia, pela presteza, preocupação, auxílio, pelo zelo e carinho.

Ao Lucas, por toda vibe positiva e amizade pura.

Ao laboratório de Biologia celular, em especial ao professor Serrão pela colaboração e aos colegas de trabalho Paulo e Jamile por todo auxílio e amizade.

Ao Professor Eugênio e alunos pela imensa colaboração e ajuda.

Aos colegas e professores da Entomologia, pela ajuda, parcerias e suporte durante todo o processo do mestrado, vocês são massa!

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

SUMÁRIO

RESUMO.....	iv
ABSTRACT.....	v
INTRODUÇÃO GERAL	1
OBJETIVOS.....	3
CAPÍTULO 1 – Efeito da restrição alimentar sobre parâmetros de história de vida de <i>Melanotes ornata</i>	10
CAPITULO 2 – Efeito da restrição alimentar no comportamento sexual de <i>Melanotes ornata</i>	31
CONCLUSÃO GERAL.....	51

RESUMO

ROSA, Aline Cristine Luiz, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, fevereiro de 2019. **Efeito da restrição alimentar sobre o parâmetros de história de vida de *Melanotes ornata* (Orthoptera: Grylloidea)**. Orientador: Carlos Frankl Sperber.

A disponibilidade limitada de recursos pode causar alterações diversas nos processos fisiológicos dos organismos interferindo nos seus parâmetros de história de vida. Esta dissertação aborda como a dieta restrita afeta os padrões de desenvolvimento e o comportamento sexual em grilos da espécie *Melanotes ornata*. No primeiro capítulo manipulamos a quantidade de alimento fornecida para os insetos e comparamos alguns parâmetros de história de vida com insetos em condição alimentar *ad libitum*. Mostramos que o estresse alimentar afetou o desenvolvimento, sobrevivência, crescimento e metabolismo, mas não afetou oviposição e eclosão. No segundo capítulo, além da descrição do comportamento sexual da espécie, mostramos como a restrição alimentar pode alterar as fases que compõem esse comportamento, afetando principalmente o tempo total de corte.

ABSTRACT

ROSA, Aline Cristine Luiz, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, February, 2019.
Effect of the food restriction on the parameters of life history of *Melanotes ornata* (Orthopetra: Grylloidea). Adviser: Carlos Frankl Sperber.

The resource limitation can cause several alterations in the physiologic processes of the organisms interfering in their life history parameters. This dissertation discusses how the restricted diet affects the development patterns and the sexual behavior in crickets of the *Melanotes ornata* species. In the first chapter we manipulated the amount of food supplied to insects and we compared some parameters of life history with insects in food condition *ad libitum*. We showed that the food stress affected the development, survival, growth and metabolism, but did not affect oviposition and hatching. In the second chapter, besides the description of the sexual behavior of the species, we showed how the food restriction can alter the phases that compose this behavior, affecting mainly the total time of courtship.

INTRODUÇÃO GERAL

O acesso restrito aos recursos alimentares pode alterar o investimento energético em diferentes componentes da história de vida dos seres vivos, tais como desenvolvimento, reprodução e sobrevivência. Em algum momento, seja pela competição (Morin *et al.*, 1988), alteração ambiental (Abelha *et al.*, 2001), sazonalidade (Russo *et al.*, 2002; Daura-Jorge *et al.*, 2004), ou outros fatores, os indivíduos precisam lidar com uma limitação de fontes energéticas na natureza. Isso implica diretamente no funcionamento de seus processos fisiológicos, uma vez que a falta de alimento pode diminuir as chances de sobrevivência (Boggs & Freeman, 2005; Braby & Jones, 1995; Good & Tatar, 2001), reduzir o investimento na reprodução (Aguila *et al.*, 2007; Bauerfeind & Fisher, 2005; Braby & Jones, 1995; Davila & Aron, 2017; Du, 2006; Good & Tatar, 2001; Ohgushi, 1996; Ratcliff *et al.*, 2009), alterar o tempo gasto para o desenvolvimento de um indivíduo ou, ainda, diminuir o tamanho corporal quando adulto (Alford & Harris, 1988; Bauerfeind & Fisher, 2005; Mangel, 2008; Masoro, 2000; Shafiei *et al.*, 2001).

Para lidar com tais adversidades ambientais, os organismos contam com o mecanismo da plasticidade fenotípica, no qual ocorre uma realocação de energia entre os componentes de história de vida, o que varia de acordo com a necessidade em cada processo, nas diferentes etapas de vida do indivíduo, ocorrendo as chamadas demandas conflitantes (*trade-offs*) (Bradshaw, 1965; Scheiner, 1993; Schlichting & Pigliucci, 1995). Dessa forma, em situações de escassez de recursos alimentares, um indivíduo pode levar maior tempo para se desenvolver (Lyn *et al.*, 2011; Visanuvimol & Bertram, 2011), bem como apresentar um tamanho corporal reduzido quando adulto na tentativa de suprir, por exemplo, a demanda energética necessária para a reprodução (Aguila *et al.*, 2013; Boggs, 1997; D'Aquino Oliveira Teixeira & Guariento, 2010; Delgado & Camacho, 2005), podendo inclusive ocorrer casos em que fêmeas produzem uma prole menor sendo o investimento direcionado a qualidade da mesma (Stahlschmidt & Adamo, 2015). Além disso, dependendo do investimento, os atributos sexuais que os indivíduos possuem podem ser afetados das mais variadas formas como, por exemplo, na diminuição da quantidade e alteração da forma dos gametas (Gage & Cook, 1994; Komatsu *et al.*, 1982).

A situação de estresse alimentar também pode influenciar o comportamento sexual dos indivíduos em se tratando da quantidade de energia investida na reprodução.

As mudanças que podem ocorrer no comportamento, em sua maioria, são percebidas pelas fêmeas, as quais utilizam um amplo e variado conjunto de pistas e atrativos sexuais para determinar a qualidade de um potencial parceiro sexual (Gray, 1997; Gromko *et al.*, 1984; Wagner JR & Reiser, 2000). Entre os possíveis efeitos da restrição alimentar sobre o comportamento sexual estão a diminuição ou perda de motivação sexual (Alvarenga *et al.*, 2009; Pierce *et al.* 2005), a redução ou inibição do comportamento sexual das fêmeas (Gill & Risman, 1997; Alexander & Emilie, 2004), alterações nos mecanismos utilizados no momento da cópula tais como maiores esforços na produção de sons de corte sob dieta rica em fósforo (Bertram *et al.*, 2009) e preferência por cantos de machos de aves melhor alimentados (Ritschard & Brumm, 2012). Essas alterações podem ocorrer também nos mecanismos de sinalização, como produção reduzida de presente nupcial de aranhas (Macedo-Rego *et al.*, 2016) e a perda do potencial atrativo como em machos de pequenos roedores (Pierce *et al.*, 2005; Govic *et al.*, 2008). Além da abordagem da relação entre efeitos da restrição alimentar e padrões de desenvolvimento e reprodução, atualmente o interesse tem se concentrado em estudos sobre a biologia do envelhecimento, devido à influência na conservação dos telômeros (Ojeda-Rodriguez *et al.*, 2018).

Os efeitos da restrição alimentar nos parâmetros de história de vida dos seres vivos pertencentes aos diferentes grupos podem ser avaliados com base na expressão fenotípica, de acordo com sua dieta (xxxx). Em se tratando de invertebrados, o grupo de interesse tem sido os insetos de desenvolvimento holometábolo (Boggs, 1981), tendo em vista que as fases imaturas na maioria das vezes apresentam hábito e preferência alimentares muito diferentes com relação à fase adulta (Boggs and Freeman, 2005; Aguilla *et al.*, 2012). Além do enfoque à esse grupo, os trabalhos realizados são em sua maioria baseados na restrição de macro e micronutrientes de forma isolada como o fósforo, proteínas e carboidratos (Hall *et al.*, 2008; Visanuvimol & Bertram, 2011; Clark *et al.*, 2015), relacionados à interferência nos mecanismos fisiológicos e caracteres morfológicos pontuais (Crnokrak & Roff, 1998; Roff & Gélinas, 2003). Assim sendo, consideramos que os estudos sobre os efeitos da dieta restrita nos padrões de desenvolvimento e reprodução são importantes para conhecer como o organismo responde ao estresse e de que forma tais padrões podem ser afetados. Consideramos também interessante a utilização de grilos como modelo, tendo em vista seu

desenvolvimento do tipo hemimetábolo além do seu repertório comportamental complexo e a possibilidade de avaliar displays sexuais sonoros.

Nesta dissertação, avaliamos como a restrição alimentar afeta os parâmetros de história de vida e o comportamento sexual de *Melanotes ornata*, uma espécie de grilo de Mata Atlântica, com distribuição conhecida em unidades de conservação do estado do Espírito Santo (Desutter-Grandcolas, 1993). Estes grilos habitam cavidades em troncos de árvores, possuem hábitos noturnos e se comunicam pelo som (G Lobregat, obs. Pessoal). desenvolvimento hemimetábolo, com formas juvenis semelhantes às formas adultas em vários aspectos, principalmente em hábitos alimentares onde as ninfas de primeiro estágio já se alimentam da mesma fonte que adultos (Alexander, 1968). Grilos em condições de criação e manutenção artificiais são considerados onívoros que aceitam desde ração consumida por animais domésticos até carnes, dentre vários outros alimentos de origem orgânica (Gangwere, 1961; Huber *et al.*, 1989), sendo que na natureza, a maioria das espécies possuem a herbivoria como hábito predominante (Evans *et al.*, 1965).

No primeiro capítulo, manipulamos a disponibilidade de alimento em laboratório para avaliarmos como a restrição alimentar afeta a história de vida considerando os seguintes parâmetros: a longevidade, o tempo de desenvolvimento, a sobrevivência, a oviposição, o peso e a taxa respiratória como indicador do metabolismo. No segundo capítulo, descrevemos o comportamento sexual destes grilos e avaliamos como a restrição alimentar pode afetar diferentes etapas do comportamento sexual de machos e fêmeas.

OBJETIVOS

2.1 Objetivo Geral

Avaliar a influência da restrição alimentar na sobrevivência, no desenvolvimento e na reprodução de *Melanotes ornata*, bem como no seu comportamento sexual, identificando possíveis demandas conflitantes de energia entre parâmetros de história de vida desses insetos.

2.2 Objetivos Específicos

Avaliar o efeito da restrição alimentar:

- A) na longevidade dos indivíduos, bem como na sobrevivência dos mesmos;
- B) no tempo de desenvolvimento até fase adulta;
- C) no desempenho reprodutivo (Oviposição e eclosão);
- D) no tamanho corporal e no crescimento;
- E) no metabolismo estimado pela taxa respiratória individual;
- F) Descrever o comportamento sexual da espécie e suas alterações decorrentes da restrição alimentar.

REFERÊNCIAS

- Abelha MCF, Agostinho AA, Goulart E. Plasticidade trófica em peixes de água doce. *Acta Scientiarum*, v. 23, n. 2, p. 425-434, 2001.
- Aguila JR, Suszko J, Gibbs AG, Hoshizaki DK. The role of larval fat cells in adult *Drosophila melanogaster*. *Journal of Experimental Biology*, v.210, p.956-963. 2007.
- Aguila JR, Hoshizaki DK, Gibbs AG. Contribution of larval nutrition to adult reproduction in *Drosophila melanogaster*. *Jornal of Experimental Biology*, 216: 399-406; doi: 10.1242/jeb.078311, 2013.
- Alexander RD. Life cycle origins, speciation, and related phenomena in crickets. *Quarterly Review of Biology*, v. 43, p.1-41,1968.
- Alexander SK, Emilie FR. A Critical Role for the Evolutionarily Conserved Gonadotropin-Releasing Hormone II: Mediation of Energy Status and Female Sexual Behavior, *Endocrinology*, Volume 145, Issue 8, 1 August 2004, Pages 3639–3646, <https://doi.org/10.1210/en.2004-0148>, 2004.
- Alford RA, Harris RN. Effects of larval growth history on anuran metamorphosis. *American Naturalist*, v. 131, p.91-106. 1988.

Alvarenga TA, Andersen M L, Velázquez-Moctezuma J & Tufik S. Food restriction or sleep deprivation: Which exerts a greater influence on the sexual behaviour of male rats? *Behavioural brain research*, v. 202, n. 2, p. 266-271, 2009.

Bauerfeind SS, Fisher K. Effects of food stress and density in different life stages on reproduction in a butterfly. *Oikos*, v. 111, p.514-524. 2005.

Bertram SM, Whattam EM, Visanuvimol L, Bennett R and Lauzon C. Phosphorus availability influences cricket mate attraction displays. *Animal Behaviour*, v. 77, n. 2, p. 525-530, 2009.

Boggs CL. Reproductive allocation from reserves and income in butterfly species with differing adult diets. *Ecology*, v. 78, n. 1, p. 181-191, 1997.

Boggs CL, Freeman KD. Larval food limitation in butterflies: effects on adult resource allocation and fitness. *Oecologia*, v. 144, p.353-361. 2005.

Braby MF and Jones RE. Reproductive Patterns and Resource Allocation in Tropical Butterflies: Influence of Adult Diet and Seasonal Phenotype on Fecundity, Longevity and Egg Size. Source: *Oikos*, Vol. 72, No. 2 (Mar., 1995), pp. 189-204 Published by: on behalf of Wiley Nordic Society *Oikos* Stable URL: <http://www.jstor.org/stable/3546221>. 1995.

Bradshaw AD. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *In Advances in genetics*. (E.M. Caspary & J.M. Thoday, eds.). Academic Press, New York. p.115-155, 1965.

Clark RM, Zera AJ, Behmer ST. Nutritional physiology of life-history trade-offs: how food protein-carbohydrate content influences life-history traits in the wing-polymorphic cricket *Gryllus firmus*. *Journal of Experimental Biology*, v. 218, n. 2, p. 298-308, 2015.

Crnokrak P, and Roff DA. "The contingency of fitness: an analysis of food restriction on the macroptery-reproduction trade-off in crickets." *Animal behaviour* 56: 433-441, 1998.

D'Aquino Oliveira Teixeira, I. & Guariento, M. E. Biologia do envelhecimento: teorias, mecanismos e perspectivas. *Ciência & Saúde Coletiva*, 15(6), p 2845-2857, 2010.

Daura-Jorge FG, Wedekin LL, Simões-Lopes, PC. Variação sazonal na intensidade dos deslocamentos do boto-cinza, *Sotalia guianensis* (Cetacea: Delphinidae), na Baía Norte da Ilha de Santa Catarina. Biotemas, Florianópolis, v. 17, n. 1, p. 203-216, jan. ISSN 2175-7925. 2004.

Dávila F, Aron S. Protein restriction affects sperm number but not sperm viability in male ants. *Journal of insect physiology*, v. 100, p. 71-76, 2017.

Desutter-Grandcolas L. *Melanotes* et *Koilenoma*, deux nouveaux genres de Luzarinae à écologie nouvelle pour la sous-famille (Orthoptera, Grylloidea, Phalangopsidae). *Bull Soc entomol Fr.* 98:275–286, 1993.

Du W. Phenotypic plasticity in reproductive traits induced by food availability in a lacertid lizard, *Takydromus septentrionalis*. *Oecologia*, v. 112, p.363-369, 2006.

Delgado M and Camacho AP. Histological study of the gonadal development of *Ruditapes decussates* (L.)(Mollusca: Bivalvia) and its relationship with available food. *Scientia Marina*, v. 69, n. 1, p. 87-97, 2005.

Evans EM, Bass M, Smith LA and Grimes HW. Pygmy crickets - guilty of damaging white clover. *Auburn Univ. Agr.Exp. Sta. Highlights Agr. Res.*, v.12, p.7-11, 1965.

Gage MJG and Cook PA. Sperm size or numbers? Effects of nutritional stress upon eupyrene and apyrene sperm production strategies in the moth *Plodia interpunctella* (Lepidoptera: Pyralidea). *Functional Ecology*, p. 594-599, 1994.

Gangwere SK. A monograph on food selection in Orthoptera. *Transactions of the American Entomological Society*, v.24, p.67-230, 1961.

Gill CJ, Rissman EF. Female sexual behavior is inhibited by short-and long-term food restriction. *Physiology & Behavior*, v. 61, n. 3, p. 387-394, 1997.

Good TP, Tatar M. Age-specific mortality and reproduction respond to adult dietary restriction in *Drosophila melanogaster*. *Journal of Insect Physiology*, v. 47, p.1467-1473. 2001.

Govic A, Levay EA, Hazi A, Penman J, Kent S & Paolini AG. Alterations in male sexual behaviour, attractiveness and testosterone levels induced by an adult-onset calorie restriction regimen. *Behavioural brain research*, v. 190, n. 1, p. 140-146, 2008.

Gray DA. Female house crickets, *Acheta domesticus*, prefer the chirps of large males. *Animal behaviour*, v. 54, n. 6, p. 1553-1562, 1997.

Gromko MH, Newport MEA, Kortier MG. Sperm dependence of female receptivity to remating in *Drosophila melanogaster*. *Evolution*, v. 38, n. 6, p. 1273-1282, 1984.

Hall MD, Bussière LF, Brooks R. The effect of diet quality and wing morph on male and female reproductive investment in a nuptial feeding ground cricket. *PloS one*, v. 3, n. 10, p. e3437, 2008.

Huber F, Moore TE, Loher W. *Cricket Behavior and Neurobiology*. Ithaca: Comstock Pub. Associates. 565p, 1989.

Komatsu H, Kakizoe T, Nijjima T, Kawachi T and Sugimura T. Increased sperm abnormalities due to dietary restriction. *Mutation Research/Fundamental and Molecular Mechanisms of Mutagenesis*, v. 93, n. 2, p. 439-446, 1982.

Lyn JC, Naikkhwah W, Aksenov V, Rollo CD. Influence of two methods of dietary restriction on life history features and aging of the cricket *Acheta domesticus*. *AGE*, v.33, p.509-522, 2011.

Macedo-Rego RC, Costa-Schmidt LE, Santos ESA and Machado G. Negative effects of prolonged dietary restriction on male mating effort: nuptial gifts as honest indicators of long-term male condition. *Scientific Reports*, 6, p. 21846, Feb. <https://www.nature.com/articles/srep21846>, 2016.

Mangel M. Environment, damage and senescence: modelling the life-history consequences of variable stress and caloric intake. *Functional Ecology*, v. 22, p.422-430. 2008.

Masoro EJ. Caloric restriction and aging: an update. *Experimental Gerontology*, v. 35, p.299-305. 2000.

Morin PJ, Lawler SP, and Johnson, EA. Competition Between Aquatic Insects and Vertebrates: Interaction Strength and Higher Order Interactions. *Ecology*, 69: 1401-1409. doi:10.2307/1941637. 1988.

Ohgushi T. A reproductive tradeoff in an herbivorous lady beetle: egg resorption and female survival. *Oecologia*, v.106, p.345-351, 1996.

Ojeda-Rodriguez A, Morell-Azanza L, Alonso-Pedrero L and del Moral AM. Aging, Telomere Integrity, and Antioxidant Food. *Obesity*, 241–261.doi:10.1016/b978-0-12-812504-5.00012-x, 2018.

Pierce AA, Ferkin MH, Williams TK. Food-deprivation-induced changes in sexual behaviour of meadow voles, *Microtus pennsylvanicus*. *Animal Behaviour*, v. 70, n. 2, p. 339-348, 2005.

Ratcliff, WC, Hawthorne P, Travisano M, Denison RF. When Stress Predicts a Shrinking Gene Pool, Trading Early Reproduction for Longevity Can Increase Fitness, Even with Lower Fecundity. *PloS One*, v. 4, 2009.

Ritschard M, Brumm H. Zebra finch song reflects current food availability. *Evolutionary Ecology*, v. 26, n. 4, p. 801-812, 2012.

Roff DA and Gelinas MB. Phenotypic plasticity and the evolution of trade-offs: the quantitative genetics of resource allocation in the wing dimorphic cricket, *Gryllus firmus*. *Journal of Evolutionary Biology*, v. 16, n. 1, p. 55-63, 2003.

Russo MR, Ferreira AD, Rosa M. Disponibilidade de invertebrados aquáticos para peixes bentófagos de dois riachos da bacia do rio Iguaçu, Estado do Paraná, Brasil. *Acta Scientiarum. Biological Sciences*, v. 24, p. 411-417, 2002.

Scheiner SM. Genetics and Evolution of Phenotypic Plasticity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24(1), 35–68. doi:10.1146/annurev.es.24.110193.00034. 1993.

Schlichting CD & Pigliucci M. Gene regulation, quantitative genetic and the evolution of reaction norms. *Evolutionary Ecology* 9:154-168,1995.

Shafiei M, Moczek AP, Nijhout HF. Food availability controls the onset of metamorphosis in the dung beetle *Onthophagus taurus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Physiological Entomology*, v. 26, p.173-180, 2001.

Stahlschmidt ZR and Adamo SA. Food-limited mothers favour offspring quality over offspring number: a principal components approach. *Funct Ecol*, 29: 88-95. doi:10.1111/1365-2435.12287, 2015.

Vargas G, Michaud JP, Nechols JR, Moreno CA. Age-specific maternal effects interact with larval food supply to modulate life history in *Coleomegilla maculata*. *Ecological Entomology*, v. 39, p.39-46, 2014.

Visanuvimol L, Bertram SM. How dietary phosphorus availability during development influences condition and life history traits of the cricket, *Acheta domesticus*. *Journal of Insect Science*, v.11, 2011.

Wagner JR WE, Reiser MG. The importance of calling song and courtship song in female mate choice in the variable field cricket. *Animal Behaviour*, v. 59, n. 6, p. 1219-1226, 2000.

CAPÍTULO 1

INFLUÊNCIA DA RESTRIÇÃO ALIMENTAR SOBRE PARÂMETROS DE HISTÓRIA DE VIDA DE *Melanotes ornata* (ORTHOPTERA: GRYLLOIDEA)

Aline Cristine Luiz Rosa¹, Gabriel Lobregat² & Carlos Frankl Sperber³

¹ Programa de Pós-Graduação em Entomologia, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG, Brasil, acrislrosa@yahoo.com.br; ² Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa-MG, Brasil; ³ Departamento de Biologia Geral, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa-MG, Brasil

RESUMO

Os organismos precisam lidar com vários desafios ao longo de sua vida como a quantidade limitada dos recursos disponíveis para uma população. Muitos estudos abordam o processo de plasticidade fenotípica, por meio de observações sobre como os organismos lidam com demandas conflitantes em situação de estresse ambiental. Manipulamos em laboratório a quantidade de alimento oferecida aos grilos de *M. ornata* e observamos os padrões de alguns aspectos de história de vida. A dieta restrita propiciou ao grupo sob restrição alimentar maior sobrevivência (eclosão do ovo até a morte) e requereu um tempo de desenvolvimento maior, mas não afetou a longevidade dos adultos, oviposição e eclosão dos ovos. Além disso, o grupo *ad libitum* apresentou maior tamanho final e um metabolismo mais baixo. Nossos resultados sugerem uma possível estratégia compensatória entre as demandas energéticas para uma maior sobrevivência e manutenção da reprodução, em detrimento do atraso do tempo de desenvolvimento para a metamorfose. Uma situação cuja estratégia no ponto de vista evolutivo, indica que o amplo período reprodutivo da espécie propiciou a não necessidade de um crescimento rápido para se reproduzir na fase adulta. Além disso, há indícios de que as gerações anteriores tenham sido submetidas a condições de baixas nutricionais, repassando atributos que conferiram vantagem ao estender o tempo de vida e reproduzirem em melhores condições.

Palavras chave: Restrição alimentar, história de vida, *Melanotes ornata*

INTRODUÇÃO

A história de vida de um organismo pode ser definida como um conjunto formado pelos seus padrões de crescimento, desenvolvimento, reprodução em cada etapa de sua vida, incluindo a interação entre eles (Stearns, 1992). De acordo com a teoria, tais padrões podem variar conforme os desafios impostos pelo ambiente, buscando a otimização dos recursos disponíveis em cada um desses componentes para maximizar o sucesso reprodutivo (Flatt & Heyland, 2011). As condições ambientais e a oferta de recursos influenciam diretamente na forma como os aspectos de história de vida se expressam nos indivíduos (Fabian & Flatt, 2012). Dentre esses desafios encontra-se a disponibilidade restrita de recursos alimentares, afetando a disponibilidade energética para investimento em sobrevivência, desenvolvimento e reprodução (Holliday, 1989; Cox *et al.*, 2008; Lyn *et al.*, 2011). Os organismos lidam com esse problema por meio da plasticidade fenotípica, em que o investimento energético em um dado componente da história de vida é priorizado em situações de restrição alimentar havendo, portanto, mecanismos de compensações energéticas (Gotthard & Nylin, 1995).

O acesso restrito às fontes de energia consequente da limitação de recursos alimentares disponíveis se destaca dentre as condições de estresse ambiental por ser um fator externo que implica diretamente nos processos fisiológicos de um organismo (Massoro *et al.*, 1982; Braga & Lima, 2001; Zera & Harshman, 2001). A resposta do indivíduo à essa situação pode ser observada por meio de processos de compensação como os mecanismos *trade-offs* e também por meio dos fenótipos expressos ao longo de sua vida (Scheuber *et al.*, 2003; Cox *et al.*, 2008).

O mecanismo *trade-off* trata-se de uma forma de compensação energética, em que um parâmetro de história de vida do organismo será compensado em detrimento de um outro parâmetro (Stearns, 1989), podendo dessa forma ser interpretado como uma demanda conflitante de alocação de energia. Na grande maioria dos casos, a reprodução recebe maior alocação energética (Stearns, 1989; Boggs, 1997), podendo esta ser reduzida em outros aspectos como tamanho corporal, tempo de desenvolvimento até adulto e tempo de vida caso não haja fonte para obtenção de energia suficiente (Illius *et al.*, 2002; Boggs & Freeman, 2005). Um exemplo disso é quando indivíduos investem mais energia em reprodução em detrimento de menores chances de sobrevivência, menor crescimento ou maior tempo de desenvolvimento (Ohgushi, 1996; Therrien *et*

al., 2007; Cox *et al.*, 2008; Flatt & Heyland, 2011). Em outros casos, o desenvolvimento rápido pode ser favorecido em detrimento do investimento na qualidade da prole, como quando a janela de tempo reprodutiva é pequena ou quando a escassez de alimento é maior para o estágio do ciclo de vida que o organismo se encontra (Metcalfé & Monaghan, 2001; Shafiei *et al.*, 2001).

Em se tratando de longevidade muitos estudos relatam a extensão do período da mesma, quando em situações de ausência de alimento (Tuljapurkar 1989; McNamara 1997; Lytton, 2018). Um dos potenciais benefícios relacionados a esse acontecimento seria a manutenção de uma quantidade de energia suficiente para que a reprodução não fosse afetada com a possibilidade de um período sem fome posterior (Holliday, 1989). Um dos aspectos fisiológicos que tem sido mais abordados, relacionado ao processo de maior longevidade é o metabolismo, mensurado por meio da Taxa Metabólica de Repouso que majoritariamente, é reduzida nos organismos sob condições de baixa quantidade energética disponível (Moe *et al.*, 2004; Roark & Bjorndal, 2009; Burton *et al.*, 2011; Hahn & Denlinger, 2011; Lytton, 2018). Uma das formas de estudar o metabolismo nos organismos é por meio da taxa respiratória, que é medida pelo consumo de oxigênio ou liberação de CO₂ por minuto e tem sido utilizada como um indicador fiel para estudos sobre o metabolismo dos insetos em resposta as diferentes condições ambientais (Marais & Chown, 1993; Guedes *et al.*, 2006; Oliveira *et al.*, 2007). A demanda por oxigênio está diretamente relacionada com a quantidade de energia necessária ao organismo para o funcionamento dos seus processos fisiológicos como a respiração e metabolismo de alimentos (Clarke, 1993) e também com a variação nas características de história de vida dos mesmos (Graves *et al.*, 1992; Kozłowski & Gawelczyk, 2002 Djawdan, 2004).

A grande maioria dos estudos realizados sobre os efeitos da restrição alimentar nos parâmetros de história de vida em insetos são baseados em grupos de desenvolvimento holometábolo, grupo que possui grande número de espécies consideradas pragas agrícolas e que, ao contrário de insetos hemimetábolos, possuem dietas alimentares diferentes de acordo com a fase de desenvolvimento na maioria dos casos. A diferença nesse aspecto biológico pode resultar no surgimento de mecanismos responsivos também diferenciados sobre os *trade-offs* na sobrevivência, crescimento e reprodução. Neste trabalho, investigamos como a restrição alimentar afeta os parâmetros de história de vida de grilos *Melanotes ornata* Desutter-Grandcolas 1993

(Orthoptera: Grylloidea) que são insetos de desenvolvimento hemimetábolo. Manipulamos experimentalmente a quantidade de alimento disponível para os indivíduos e observamos parâmetros associados à sua sobrevivência, desenvolvimento e reprodução. A hipótese central deste trabalho é que o estresse alimentar afeta os parâmetros da história de vida do organismo, podendo haver demandas conflitantes entre esses parâmetros e tais demandas podem ser reveladas quando os grilos são submetidos à restrição alimentar. Se este for o caso, nem todos os parâmetros avaliados serão afetados negativamente pela restrição alimentar. Assim sendo, consideramos as seguintes predições: (i) a restrição alimentar reduz a longevidade na fase adulta; (ii) a restrição alimentar retarda o desenvolvimento até atingir a metamorfose; (iii) a restrição alimentar reduz a sobrevivência; (iv) a restrição alimentar reduz o desempenho reprodutivo (diminuição no número de ovos postos e menor viabilidade dos mesmos); (v) a restrição alimentar reduz o investimento no tamanho corporal; (vi) a restrição alimentar reduz a taxa metabólica.

MATERIAIS E MÉTODOS

Condições de criação

Coletamos indivíduos de *Melanotes ornata* na Estação Biológica de Santa Lúcia, localizada no município de Santa Teresa – Espírito Santo (19°57'S, 40°32'W) e os transferimos para o laboratório em condições controladas de temperatura e umidade (23°C – 24°C/60%, respectivamente) e fotoperíodo de 12D:12N. Acondicionamos os indivíduos em caixas plásticas (40x28x24.5cm) contendo algodão umedecido para manutenção da umidade e como fonte de hidratação, além de pente de ovos servindo como abrigo/refúgio. Os grilos foram alimentados com ração em flocos (Alcon Basic®), que possui na sua composição proteínas, vitaminas, minerais quelatados e enzimas digestivas. Após a eclosão da geração F1, transferimos as ninfas para potes plásticos transparentes, dimensões (11x12x7.5cm), onde registramos as datas de suas respectivas eclosões, crescendo em grupos até atingirem o segundo estágio antes de atingir a fase adulta.

Não foi possível determinar quantas ecdises esta espécie apresenta até atingir a fase adulta, devido à dificuldade de observação da exúvia antes que o inseto tenha se alimentado dela (o que geralmente ocorre momentos após a muda). Consideramos como

estádio de interesse aquele que antecede a fase pré adulta, ou seja, o antepenúltimo estágio. Por meio de observações em laboratório, caracterizamos o antepenúltimo estágio no macho pelo aparecimento das tecas alares que apesar de pequenas, são bem marcadas possibilitando sua visualização a olho nú; na fêmea, caracterizamos o antepenúltimo estágio pelo surgimento do ovipositor juntamente com as tecas alares, (Fig. 1 e 2, respectivamente). Já no estágio seguinte (fase pré adulta), observamos que as tecas alares no macho ficam visivelmente maiores (Fig. 3), bem como o ovipositor da fêmea, que também passa a ter suas tecas alares mais facilmente visualizadas, no entanto, ainda não ultrapassando o primeiro segmento do abdome (Fig. 4). Finalmente, caracterizamos a fase adulta de machos por meio da formação completa de suas tegminas; fêmeas por meio do comprimento do ovipositor, que ultrapassa a metade do tamanho dos cercos, e pelas asas atingindo o 3º segmento abdominal, como mostram as figuras 5 e 6, respectivamente.

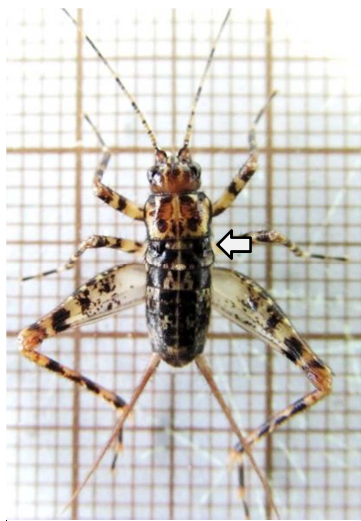


Figura 1. Antepenúltimo estágio de um macho de *Melanotes ornata*. A seta indica o surgimento da teca alar. O sexo é confirmado pelo não aparecimento simultâneo do ovipositor.

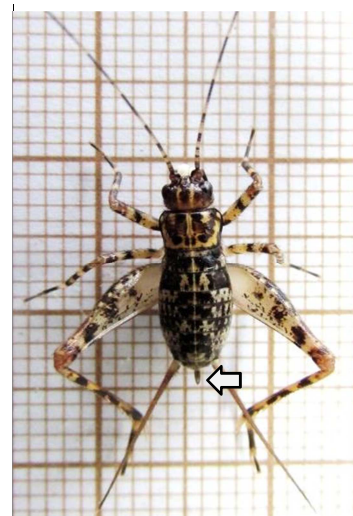


Figura 2. Antepenúltimo estágio de uma fêmea de *Melanotes ornata*. A seta indica o surgimento do ovipositor.

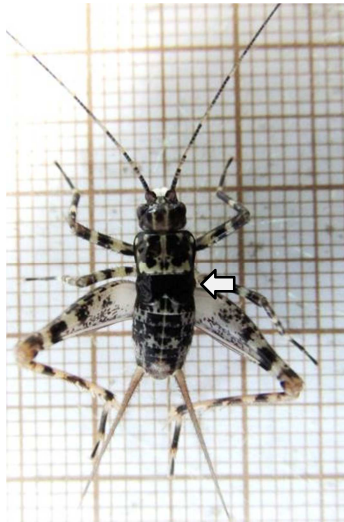


Figura 3. Fase pré adulta de um macho de *Melanotes ornata*. A seta indica a teca alar, com tamanho evidentemente maior que na fase anterior.

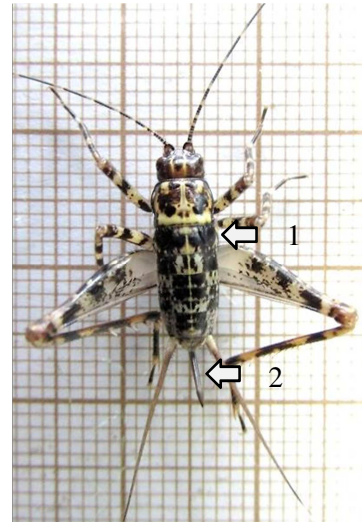


Figura 4. Fase pré adulta de uma fêmea de *Melanotes ornata*. Seta 1 indica a teca alar mais evidente e seta 2, indica o ovipositor de tamanho maior.



Figura 5. Fase adulta do macho de *Melanotes ornata*. A seta indica as tégminas completamente formadas.

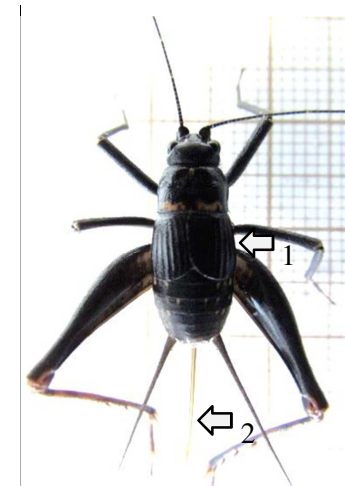


Figura 6. Fase adulta da fêmea de *Melanotes ornata*. Seta 1 indica as tégminas completamente formadas e evidentemente menores com relação ao macho. Seta 2 indica o ovipositor que já, ultrapassa a metade do comprimento dos cercos.

Restrição alimentar

Ao atingirem o antepenúltimo estágio, individualizamos os insetos em recipientes plásticos com dimensões (11x12x7,5) até atingirem a fase adulta. Para avaliar a influência da restrição alimentar sobre os parâmetros de história de vida propusemos a manipulação da quantidade de alimento por meio de dois tratamentos:

insetos com disponibilidade de alimento *ad libitum* e insetos com disponibilidade limitada. O grupo sem restrição alimentar (SR), foi composto por 84 machos e 77 fêmeas, os quais permaneceram com alimentação *ad libitum* desde o momento da eclosão até a morte dos indivíduos. O grupo sob restrição alimentar (CR) foi composto por 74 machos e 76 fêmeas e foram submetidos à restrição somente ao atingirem o segundo estágio antecedente ao adulto, onde a cada 72 horas este grupo teve alimento disponível por 24 horas.

Tempo de desenvolvimento, longevidade e sobrevivência

Para avaliar como a restrição alimentar afeta a longevidade da fase adulta, o tempo de desenvolvimento até a fase adulta e a sobrevivência dos insetos, durante todo o seu ciclo. Mensuramos a longevidade dos adultos (fase reprodutiva) por meio da contagem de dias a partir da ecdise para adulto até a morte. Registramos o tempo de desenvolvimento, considerando a contagem dos dias a partir do início do tratamento de restrição (ecdise para a fase antecedente ao pré adulto) até a ecdise para a fase adulta. Seguindo a contabilização, registramos a sobrevivência pela quantidade de dias desde a eclosão do ovo até a morte do inseto, sendo possível conhecer o tempo médio de vida dos indivíduos dessa espécie. Todos os registros foram realizados por meio de acompanhamento diário de cada indivíduo de ambos os grupos, com e sem restrição alimentar.

Parâmetros Reprodutivos

Para avaliar como a restrição alimentar afeta o investimento reprodutivo, foram formados 63 casais, divididos em quatro grupos: 1) fêmeas e machos sob restrição, 2) fêmeas e machos sem restrição, 3) fêmea sob restrição, macho sem restrição, 4) fêmeas sem restrição, macho sob restrição. Até que o ocorresse o registro das cópulas, mantivemos os insetos individualizados desde o início do tratamento. Registramos as cópulas de forma alternada, entre casais com restrição e casais sem restrição, mas obedecendo a disponibilidade dos insetos sob restrição alimentar, não sendo possível, portanto, padronizar a idade dos adultos para a formação dos pares. Formamos os casais com insetos sob mesmo tratamento e estes permaneceram no mesmo pote até o

momento da morte. Os casais formados por indivíduos sob diferentes tratamentos permaneceram juntos apenas para o registro da cópula, devido a manutenção do tratamento durante toda a vida do inseto. Avaliamos os seguintes parâmetros reprodutivos para cada casal: a quantidade de ovos depositados e o número de eclosões. Contabilizamos os ovos após a morte das fêmeas para garantir a contagem dos ovos depositados durante toda sua fase adulta, com auxílio de lupa estereoscópica e, as ninfas, a partir de suas respectivas eclosões. Consideramos também a variável sexo para as análises, devido a variação das demandas energéticas entre machos e fêmeas para a reprodução.

Crescimento e tamanho corporal

No momento de cada ecdise a partir da ecdise para o antepenúltimo estágio, mensuramos o peso dos indivíduos com balança semianalítica milesimal, modelo Adventurer AR1530 (com precisão máxima de 150,0 x 0,001g) da marca OHAUS. Consideramos o peso dos insetos logo após a ecdise para a fase adulta (peso final) como seu tamanho corporal. Utilizamos o peso final como estimador do investimento no tamanho corporal. O crescimento foi estimado pela diferença entre o peso final e o peso dos insetos no início do tratamento.

Taxa metabólica

Avaliamos as taxas respiratórias (produção média de CO₂/min) dos insetos sob a influência do nível de estresse alimentar, comparado ao grupo sob o tratamento *ad libitum*.

Para isso utilizamos 30 insetos (15 machos e 15 fêmeas) de cada um dos tratamentos, com idade mínima de 10 dias após atingirem a fase adulta. Segundo metodologia adaptada por (Guedes *et al.*, 2003; Oliveira *et al.*, 2007), acondicionamos os insetos em tubos cilíndricos de PVC transparentes, com capacidade volumétrica de 20mL, vedados em suas extremidades que serviram como câmaras, as quais foram acopladas ao respirômetro modelo CA-10 Carbon Dioxide Analyzer. Para as medições da taxa média respiratória de cada inseto, foi feita uma varredura do CO₂ por meio de uma passagem de ar livre do mesmo, ao fluxo de 600mL/min, durante 2 minutos. Essa

corrente de ar conduziu as moléculas de CO₂ produzidas em cada tubo a um leitor infravermelho conectado ao sistema.

Realizamos um total de 4 leituras (de 60 min cada) para cada amostra, sendo desconsiderada a primeira leitura, devido a possibilidade de alterações decorrentes da condição de estresse do inseto, sendo considerada, portanto a média das 3 leituras seguintes, nas quais os insetos permaneciam mais imóveis. O registro dos dados foi obtido por meio do software Expedata-P Data Analysis, específico para o equipamento em questão.

Análises dos Dados

Ajustamos análises de variância de duas vias, com tratamento (com e sem restrição alimentar), sexo e sua interação, como variáveis explicativas. Utilizamos a distribuição que melhor se ajustou aos resíduos, testando distribuição Poisson para as variáveis resposta de contagem, corrigindo para sobredispersão (quasi-Poisson) ou substituindo por distribuição Binomial Negativa, quando necessário. Para avaliar os efeitos da restrição sobre os padrões de mortalidade utilizamos análise de sobrevivência. Para as variáveis-resposta contínuas, utilizamos distribuição normal. A significância foi avaliada por deleção de variáveis explicativas não-significativas (Crawley, 2013). Todos os modelos mínimos foram submetidos a análise de resíduos para avaliar sua adequação. Todas as análises foram realizadas no ambiente de software livre R (R Development Core Team (2018)).

RESULTADOS

A restrição alimentar não afetou a longevidade dos adultos ($F_{1, 263}=1.27$, $p=0.26$). As fêmeas foram mais longevas (64 dias \pm 23.92; média \pm d.p.) que os machos (52 \pm 19.99; $F_{1,264}=20.32$; $p=9.8e-6$). Além disso, a restrição alimentar retardou o tempo de desenvolvimento dos insetos até a fase adulta (41 \pm 5.88 dias para insetos sem restrição, 48 \pm 6.46 dias, para insetos com restrição, $F_{1,259}=88.97$; $p<2.2e-16$, Fig. 7). O tempo de desenvolvimento não variou com sexo ($F_{1,258}=0.63$; $p=0.43$) nem com peso corporal ($F_{1,258}=1.34$; $p=0.24$).

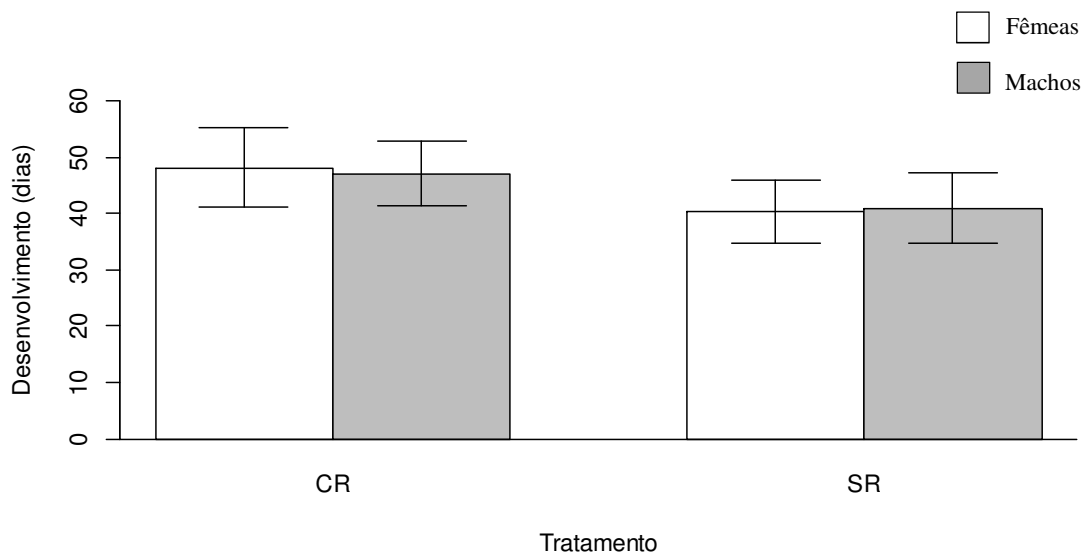


Figura 7. Tempo de desenvolvimento em grilos *Melanotes ornata* (média \pm d.p.). Insetos com restrição (CR) levaram mais tempo para atingir a fase adulta, quando comparados ao grupo sem restrição (SR), $F_{1,259} = 88.97$; $p < 2.2e-16$.

A restrição alimentar estendeu o tempo de sobrevivência ($\chi^2 = 5.35$, g.l.=1, $n=309$, $p=0.019$), que foi maior para fêmeas do que machos ($\chi^2=29.71$, g.l.=1, $n=309$, $p=5.01e-08$; Fig. 8). Assim, fêmeas com restrição alimentar tiveram o maior tempo médio de sobrevivência (233 dias), seguidas de fêmeas sem restrição (224), machos com restrição (211) e machos sem restrição (203).

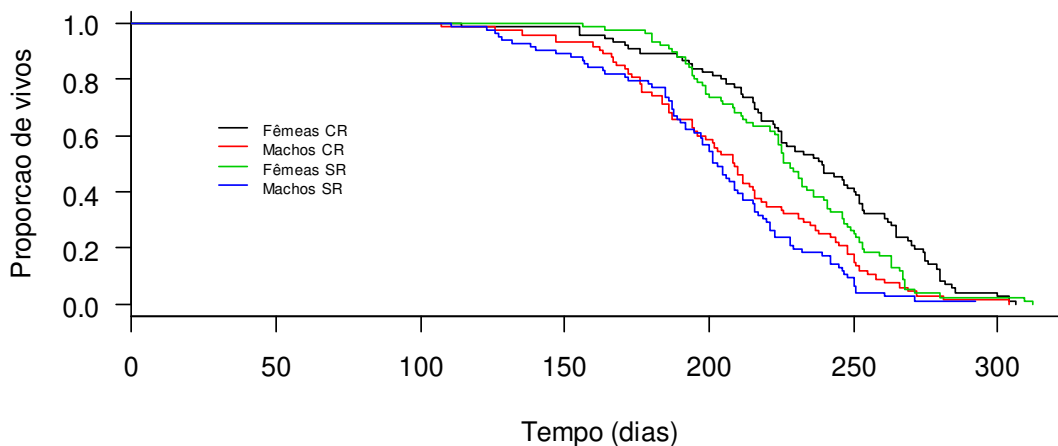


Figura 8. Sobrevivência de grilos *Melanotes ornata*. Insetos fêmeas viveram mais que machos ($\chi^2=29.71$, g.l.=1, $n=309$, $p=5.01e-08$) e insetos sob restrição alimentar viveram mais quando comparados ao grupo em dieta *ad libitum*

($\chi^2=5.35$, g.l.=1, n=309, p=0.019). Início aproximado do tratamento de restrição alimentar: tempo = 100 dias. CR: insetos com restrição, SR: insetos sem restrição.

A restrição alimentar não afetou o desempenho reprodutivo. As fêmeas ovipuseram tanto antes quanto depois da cópula, porém os ovos depositados antes da cópula foram todos inviáveis. Fêmeas copuladas ovipuseram mais (178 +/- 99) que fêmeas virgens (69 +/- 56; $\chi^2=32.1$, gl=1, n=103 fêmeas, p=1.465e-08, distribuição binomial negativa). Não houve efeito da restrição alimentar na oviposição, tanto para fêmeas virgens ($\chi^2 = 12.94$, g.l. = 1, n = 40, p=0.2), quanto para as fêmeas copuladas (ovos depositados antes da cópula: $\chi^2 = 0.74$, g.l. = 1, n = 62, p = 0.38; após a cópula: $\chi^2 = 73.19$, g.l. = 1, n = 63 , p = 0.24). Tampouco houve influência da restrição alimentar do macho na quantidade de ovos postos pela fêmea com a qual ele copulou ($\chi^2 = 72$, g.l. = 3, n = 63, p=0.68). A restrição não alterou o número de eclosões ($\chi^2 = 4.27$, g.l. = 3, n = 63, p = 0.25, distribuição Binomial negativa).

Os insetos sem restrição apresentaram peso final (0.30 ± 0.07 , média \pm d.p.) maior que os insetos com restrição (0.25 ± 0.07 ; $F_{1,262} = 38.84$, p = 1.849e-09) e as fêmeas apresentaram um peso final (0.32 ± 0.07) maior que os machos ($F_{1,262} = 177.26$, p < 2.2e-16, 0.23 ± 0.04 ; Fig. 9).

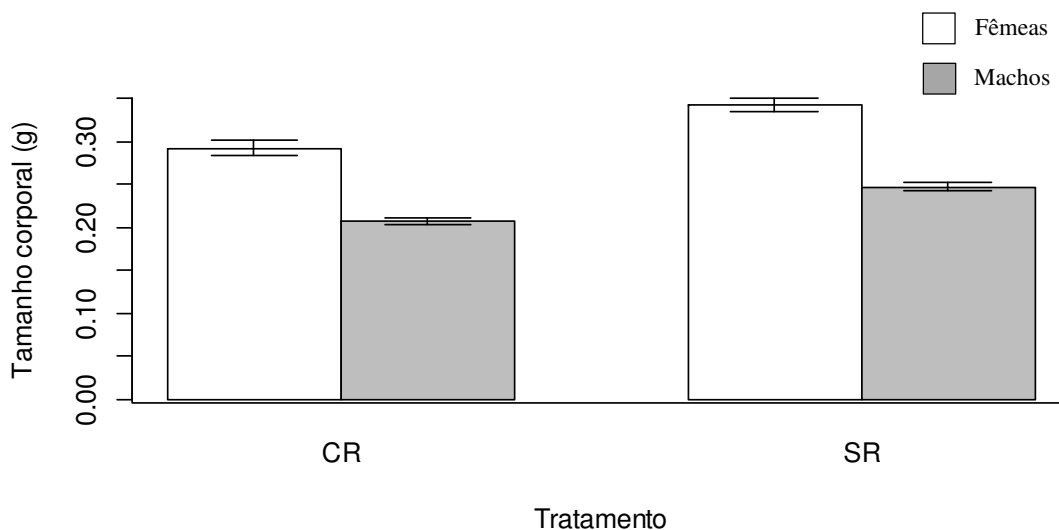


Figura 9. Efeito da restrição alimentar sobre o tamanho corporal em grilos *Melanotes ornata* (média \pm d.p.). Fêmeas foram mais pesadas que os machos ($F_{1,262} = 177.26$, p < 2.2e-16) e insetos com restrição alimentar (CR) apresentaram peso final menor que insetos sem restrição alimentar (SR; $F_{1,262} = 38.84$, p = 1.849*10⁻⁰⁹).

A restrição alimentar reduziu o crescimento corporal (CR: 0.15 ± 0.05 ; SR: 0.19 ± 0.07 ; $F_{1,262} = 47.16$, $p = 1.67e-10$; Fig. 10). O crescimento foi maior para fêmeas (0.20 ± 0.06 ; $F_{1,262} = 127.20$, $p < 2.2e-16$) do que machos (0.14 ± 0.04) e insetos sem restrição tiveram um ganho maior que insetos com restrição.

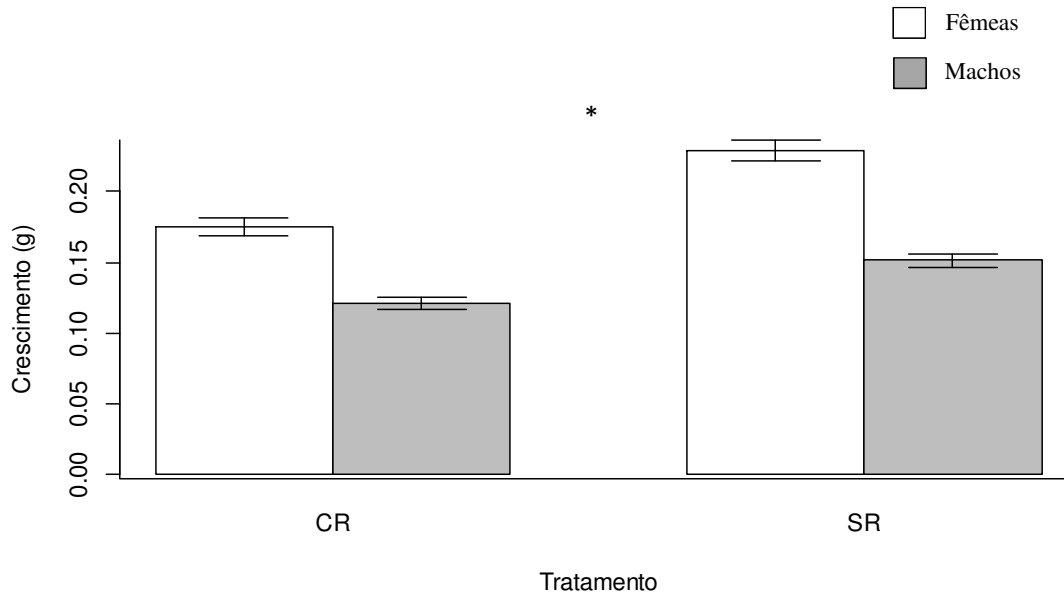


Figura 10. Efeito da restrição alimentar sobre o ganho de peso em grilos *Melanotes ornata* (média \pm d.p.). *Todas as variáveis foram significativas. O ganho foi maior para as fêmeas ($F_{1,262} = 127.20$, $p = < 2.2e-16$) e para o insetos (sem restrição), $F_{1,262} = 47.16$, $p = 1.67e-10$.

Houve interação entre o efeitos da restrição alimentar e o peso corporal ($F_{1,55} = 9.14$, $p = 0.0037$) sobre a taxa respiratória: a taxa respiratória aumentou com o peso, porém esse aumento foi maior nos insetos com restrição alimentar (Fig. 11). A taxa respiratória diminuiu com a idade ($F_{1,55} = 4.77$, $p = 0.033$, Fig. 12).

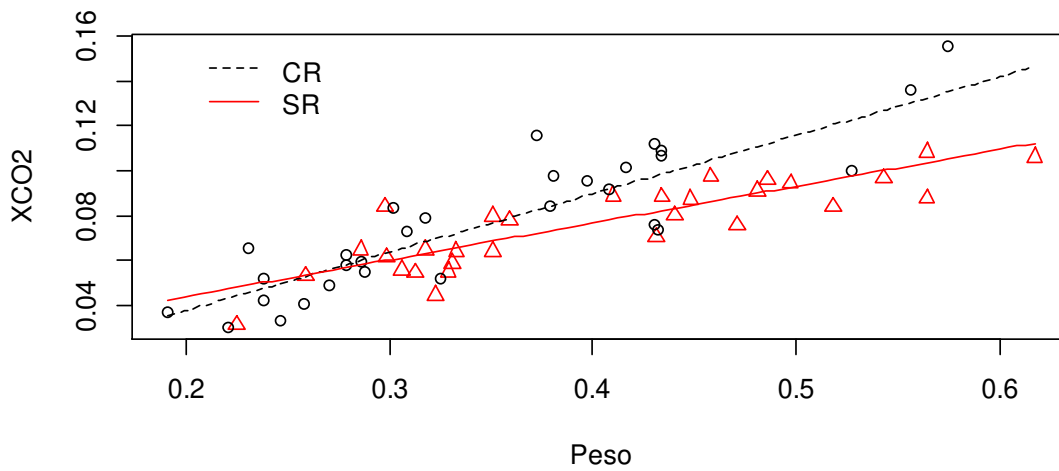


Figura 11. Taxa média respiratória em grilos *Melanotes ornata*, de acordo com o peso. Insetos CR (com restrição) apresentaram produção média de CO₂, maior quando comparados ao grupo SR (sem restrição), com ($F_{1,55} = 9.14$, $p = 0.0037$).

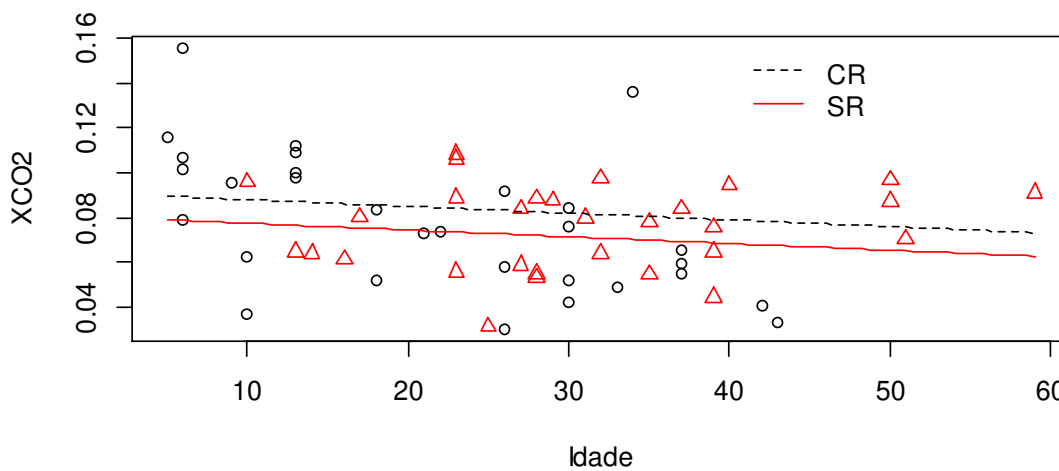


Figura 12. Taxa média respiratória em grilos *Melanotes ornata* de acordo com a idade. A produção média de CO₂ diminuiu com a idade tanto em insetos CR (com restrição) quanto em insetos SR (sem restrição), com ($F_{1,55} = 4.77$, $p = 0.033$). O grupo CR manteve uma taxa respiratória maior em relação ao grupo SR.

DISCUSSÃO

Nosso trabalho demonstrou que indivíduos de *M. ornata* sob restrição alimentar apresentaram um maior tempo de desenvolvimento até a fase adulta, bem como uma maior sobrevivência, maiores taxas respiratórias e menor peso corporal. Em

contrapartida, a restrição alimentar não afetou a longevidade dos indivíduos após alcançarem a fase adulta nem a quantidade de ovos depositados pelas fêmeas. Estes resultados demonstram que, nesta espécie, indivíduos com déficit energético investem menos energia para o desenvolvimento, tornando este processo mais lento, porém satisfatório, mesmo tendo apresentado menor ganho de peso na fase adulta. Além disso, as curvas de sobrevivência foram maiores para os insetos com restrição e os parâmetros associados à reprodução não diferiram entre indivíduos sob restrição alimentar e indivíduos com alimento *ad libitum*. Isto sugere que o maior tempo para atingir a fase adulta propicia o desenvolvimento necessário para assegurar o sucesso reprodutivo.

Nossa hipótese sobre o maior tempo de desenvolvimento do *M. ornata*, do grupo com restrição, pôde ser confirmada já na primeira ecdise após o início do tratamento. O atraso no período para atingir a fase adulta decorrente da baixa disponibilidade energética é bem reportado (McCay *et al.*, 1935; Schofield, 1980; Roark & Bjorndal, 2009; Hou *et al.*, 2011). Uma explicação do ponto de vista evolutivo para o atraso no tempo de desenvolvimento seria a chance de se reproduzir em melhores condições ambientais posteriormente, o que é possível as populações com fêmeas por um longo período de vida. Isso já foi observado e considerado como um processo de crescimento compensatório diante de estresses ambientais como, escassez de alimento em determinado período, seguido de alimentação normal (Jobling *et al.*, 1994). Esse tipo de avaliação só é possível para insetos hemimetábolos que possuem o mesmo hábito alimentar durante toda sua vida como é o caso do nosso modelo de estudo. Eles se distinguem dos insetos holometábolos, que consomem alimentos diferentes nas fases larval e adulta e que podem se beneficiarem de uma aceleração no seu desenvolvimento, uma vez que o recurso na fase adulta pode estar mais disponível. As larvas de besouros da espécie *Onthophagus taurus* aceleram o desenvolvimento para pupa em situação de estresse nutricional, aumentando as chances de se tornarem adultos e explorarem outros recursos alimentares que estejam em maior disponibilidade, aumentando suas chances de sobrevivência e, conseqüentemente, de reprodução (Shafiei *et al.*, 2001).

A sobrevivência dos insetos sob restrição alimentar foi maior que de insetos sem restrição, em ambos os sexos. Esses dados corroboram com a literatura que reporta inúmeros estudos mostrando uma extensão do tempo de sobrevivência em diversos organismos com uma dieta calórica restrita (Masoro, 1984; McCater, 1995; Cooper *et al.*, 2004; Romey-Glusing *et al.*, 2018). Nossos resultados se encaixam na teoria

evolutiva do soma descartável (Kirkwood, 1977), que propõe uma demanda conflitante entre desenvolvimento ou reprodução e manutenção somática (reparação, defesa contra doenças, crescimento, desintoxicação, etc.). Ela é vista como uma adaptação em resposta a mudanças no meio ambiente, que aumenta a chance que o organismo se reproduza em um momento posterior ao período de fome (Holliday, 1989). *M. ornata*, possui um período de janela reprodutiva consideravelmente grande, que vai de julho a novembro, o que propicia também mais tempo para encontrar parceiro sexual.

Em nosso estudo não houve diferença entre a quantidade de ovos postos com relação ao tratamento de restrição alimentar e as fêmeas copuladas botaram em média 2,5 vezes mais que as virgens em ambos os grupos de tratamento. Visanuvimol e Bertram (2011), mostraram que a quantidade de fósforo na dieta das fêmeas de grilos domésticos está relacionada positivamente com a quantidade de ovos produzidos. Além disso, sabe-se também que o presente nupcial pode contribuir para a produção de ovos, devido a quantidade e qualidade nutritiva que apresenta (Simmons, 1990, Vahed, 1998). Brown (1997), mostrou que alimentação da glândula do presente nupcial fez com que o período reprodutivo fosse maior em *Oecanthus nigricornis*, mas sem aumento da taxa de oviposição. Porém, fêmeas que tiveram acesso a uma quantidade suplementar da secreção metanotal apresentaram um aumento considerável na quantidade de ovos depositados (Ono *et al.*, 2004). Dessa forma, sugerimos que a restrição alimentar nos machos de *M. ornata* pode não ter afetado a qualidade do presente nupcial, necessitando de avaliações da glândula metanotal e, nas fêmeas, não afetou seu investimento em reprodução. Da mesma forma, a qualidade do espermátóforo também influencia na produção de ovos (Gwynne, 1988), indicando mais uma vez que os machos de *M. ornata* mesmo sob restrição calórica investiram na qualidade da reprodução.

No entanto, apesar de que os parâmetros reprodutivos avaliados não tenham sido afetados pela restrição alimentar, verificamos que indivíduos sob restrição apresentaram um menor investimento no peso corporal final. Na natureza, grilos maiores apresentam vantagens em disputas por território e por fêmeas (Nosil, 2002; Briffa, 2008, Conroy, 2014, Lobregat *et al.*, 2019). Embora nossos resultados tenham mostrado que a reprodução não foi prejudicada independente da composição dos casais, uma vez que todos os machos tiveram oportunidade de cópulas sem lutas prévias, os machos sob restrição alimentar teriam menor propensão a vencer as lutas e conseqüentemente, menores chances de acesso às fêmeas em situações naturais.

Observamos que a restrição alimentar no período considerado parece não ter afetado negativamente o metabolismo de repouso, mostrando uma taxa respiratória maior em insetos sob restrição. Nossos resultados não corroboram com grande parte dos estudos que apresentaram a restrição calórica e a taxa metabólica de repouso, correlacionadas positivamente (O'Connor *et al.*, 2000; Moe *et al.*, 2004; Roark & Bjorndal, 2009). O metabolismo basal é o custo para se manter vivo, ou seja, processos fisiológicos essenciais, não incluindo reprodução, crescimento ou desenvolvimento (Clarke, 1993). Portanto, uma taxa respiratória mais alta é sinônimo de uma alta demanda por oxigênio para síntese de ATP, ou seja, os insetos com dieta restrita podem ter compensado a energia que não obtiveram por meio da alimentação diária com uma ingestão de quantidades maiores de alimento no período em que houve disponibilidade. Além disso, os insetos CR apresentaram um tamanho final menor dos que os insetos SR e ainda assim a taxa respiratória foi maior no grupo sob restrição, diferente da ideia de que metabolismo é positivamente correlacionado ao aumento do tamanho corporal como relatado para outros organismos (Fenchel, 1974).

CONCLUSÕES

Tendo em vista que os recursos disponíveis para uma espécie são limitados, em situações de estresse alimentar o *M. ornata* prioriza o investimento energético que o possibilite atingir a fase adulta com chances de se reproduzir, retardando seu tempo de desenvolvimento até essa fase e investindo menos em crescimento e tamanho corporal. Essa estratégia de compensação energética, provavelmente foi selecionada devido ao amplo período reprodutivo que a espécie possui, não sendo necessário um crescimento rápido para se reproduzir. Além disso, os recursos para a manutenção da quantidade de ovos depositados podem ter sido estocados no início da fase juvenil, quando ainda não havia restrição alimentar. Esses achados permitem conhecer sobre o passado evolutivo da espécie já que muitas das diferenças entre os indivíduos de uma população são hereditárias.

REFERÊNCIAS

- Braga MV e Lima MM. Efeitos de níveis de privação alimentar sobre a oogênese de *Panstrongylus megistus* Effects of food deprivation levels on the oogenesis of *Panstrongylus megistus*. Rev Saúde Pública; 35(3): 312-4, 2001.
- Boggs CL. Reproductive allocation from reserves and income in butterfly species with differing adult diets. Ecology, v. 78, n. 1, p. 181-191, 1997.
- Boggs CL, Freeman KD. Larval food limitation in butterflies: effects on adult resource allocation and fitness. Oecologia, v. 144, p.353-361. 2005.
- Briffa M. Decisions during fights in the house cricket, *Acheta domesticus*: mutual or self assessment of energy, weapons and size? Animal Behaviour, Volume 75, Issue 3, March, Pages 1053-1062, 2008.
- Brown, WD. Courtship feeding in the tree crickets increases insemination and female reproductive life span. Anim. Behav. 54: 1369-1382, 1997.
- Clarke A. Seasonal acclimatization and latitudinal compensation in metabolism: do they exist? Functional Ecology,7,139–149, 1993.
- Conroy LP. Leg armaments and alternative mating behavior in *Pristoceuthophilus camel* crickets. Tese de Doutorado. California State University, Northridge, 2014.
- Cooper TM, Mockett RJ, Sohal BH, Sohal RS, and Orr WC. Effect of caloric restriction on life span of the housefly, *Musca domestica*. The FASEB Journal 18:13, 1591-1593, 2004.
- Cox RM, Barrett MM and John-Alder HB. Effects of food restriction on growth, energy allocation, and sexual size dimorphism in Yarrow's Spiny Lizard, *Sceloporus jarrovi*. Canadian Journal of Zoology, 86:268-276, <https://doi.org/10.1139/Z08-002>. 2008.
- Crawley MJ. The R book. A John Wiley & Sons, Ltd., 2ed, 2013.
- Djawdan M, Sugiyama TT, Schlaeger LK, Bradley TJ, and Rose MR. Metabolic Aspects of the Trade-Off between Fecundity and Longevity in *Drosophila melanogaster*. Methuselah Flies, 145–164. 2004. doi:10.1142/9789812567222_0014.
- Fabian DK and Flatt T. Life History Evolution. Nature, Education Knowledge, 3 (10):24, 2012.

Fenchel T. Intrinsic rate of natural increase: The relationship with body size *Oecologia*, 14: 317, <https://doi.org/10.1007/BF00384576>, 1974.

Flatt T and Heyland A. *Mechanisms of Life History Evolution. The Genetics and Physiology of Life History Traits and Trade-Offs.* Oxford: Oxford University Press, 2011. Life History Evolution. Disponível em: <https://www.researchgate.net/publication/249342068_Life_History_Evolution> acesso Dec 25 2018.

Gotthard K, and Nylin S. Adaptive Plasticity and Plasticity as an Adaptation: A Selective Review of Plasticity in Animal Morphology and Life History. *Oikos*, 74(1), 3-17. 1995. doi:10.2307/3545669.

Graves JL, Toolson EC, Jeong C, Vu LN and Rose MR. Desiccation, flight, glycogen, and postponed senescence in *Drosophila melanogaster*. *Physiol. Zool.* 65,268 -286, 1992.

Guedes RNC, Smith RH & Guedes NMP. Host suitability, respiration rate and the outcome of larval competition in strains of the cowpea weevil, *Callosobruchus maculatus*. *Physiological Entomology*, 28, 298–305, 2003.

Guedes RNC, Oliveira EE, Guedes NMP, Ribeiro BM and Serrão JE. Cost and mitigation of insecticide resistance in the maize weevil, *Sitophilus zeamais*. *Physiol. Entomol.* 31, 30–38, 2006.

Gwynne DT. Courtship feeding and the fitness of female katydids (ORTHOPTERA: TETTIGONIIDAE). *Evolution*, 42: 545-555. doi:10.1111/j.1558-5646.1988.tb04159.x, 1988.

Hahn DA and Denlinger DI. Energetic of insects diapause. *Annual Review of Entomology*, vol. 56:103-121, 2011.

Holliday R. Food, Reproduction and Longevity : Is the Extended Lifespan of Calorie Restricted Animals an Evolutionary? *BioEssays*, Vol. 10. No. 4 – 125, April, 1989.

Hou C, Bolt KM and Bergman A. A general model for ontogenetic growth under food restriction. *Proc. R. Soc. B* 278, 2881–2890 doi:10.1098/rspb.2011.0047 Published online 23 February 2011.

Illiuss A, Tolkamp B, and Yearsley J. The evolution of the control of food intake. *Proceedings of the Nutrition Society*, 61(4), 465-472. doi:10.1079/PNS2002179, 2002.

Jobling M, Meløy O, dos Santos J and Christiansen B. The compensatory growth response of the Atlantic cod: effects of nutritional history. *Aquaculture International*, June 1994, Volume 2, Issue 2, pp 75–90 2: 75. <https://doi.org/10.1007/BF00128802>, 1994.

Kirkwood T B L. Evolution of ageing. *Nature* 270, 301 304, 1977.

Kozłowski J and Gawelczyk AT. Why are species' body size distributions usually skewed to the right? *Funct. Ecol.* 16,419 -432, 2002.

Lyn JC, Naikkhwah W, Aksenov V, Rollo CD. Influence of two methods of dietary restriction on life history features and aging of the cricket *Acheta domesticus*. *AGE*, v.33, p.509-522, 2011.

Lytton R. The effect of nutrition and diapause on longevity and aging in the pitcher-plant mosquito, *Wyeomyia smithii*. Tese de Doutorado. 2018.

Marais E and Chown SL. Repeatability of standard metabolic rate and gas Exchange characteristics in a highly variable cockroach, *Perisphaeria* sp. *Journal of Experimental and Biology*, 206, 4565–4574, 1993.

Masoro EJ, Yu BP and Bertrand HA. Action of food restriction in delaying the aging process. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, Jul, 79 (13) 4239-4241; DOI:10.1073/pnas.79.13.4239, 1982.

Masoro EJ. Food Restriction and the Aging Process. *Journal of the American Geriatrics Society*, 32(4), 296–300. doi:10.1111/j.1532-5415.1984.tb02025.x. 1984.

McCarter RJM. Role of Caloric Restriction in the Prolongation of Life, *Clinics in Geriatric Medicine*, Volume 11, Issue 4, Pages 553-566, 1995 [https://doi.org/10.1016/S0749-0690\(18\)30256-8](https://doi.org/10.1016/S0749-0690(18)30256-8).

McCay CM, Crowell MF and Maynard LA. The effect of retarded growth upon the length of life span and upon the ultimate body size. *J. Nutr.*, 10, pp. 63-79, 1935.

McNamara JM. Optimal life histories for structured populations in fluctuating environments. *Theor. Popul. Biol.* 51:94–108. 1997.

Metcalf NB and Monaghan P. Compensation for a bad start: grow now, pay later? *Trends in Ecology & Evolution*, 16(5), 254–260. doi:10.1016/s0169-5347(01)02124-3, 2001.

Moe B, Brunvoll S, Mork D, Brobakk TE, Bech C. Developmental plasticity of physiology and morphology in diet-restricted European shag nestlings (*Phalacrocorax aristotelis*). *J Exp Biol.* Nov; 207(Pt 23):4067-76, 2004.

Nosil P. Food fights in house crickets, *Acheta domesticus*, and the effects of body size and hunger level. *Canadian Journal of Zoology*, 80(3): 409-417, 2002. Disponível em <<https://doi.org/10.1139/z02-018>>.

O'Connor K, Taylor A and Metcalfe N. The stability of standard metabolic rate during a period of food deprivation in juvenile Atlantic salmon. *Journal of Fish Biology*, 57: 41-51. doi:10.1111/j.1095-8649.2000.tb00774.x, 2000.

Ohgushi T. A reproductive tradeoff in an herbivorous lady beetle: egg resorption and female survival. *Oecologia*. May;106(3):345-351. doi: 10.1007/BF00334562, 1996.

Oliveira EE, Guedes RNC, Tótola MR, and De Marco P. Competition between insecticide-susceptible and resistant populations of the maize weevil, *Sitophilus zeamais*. *Chemosphere*, 69(1), 17–24. doi:10.1016/j.chemosphere, 04.077.2007.

Ono, T., C. Ando & Y. Kondo. Effect of metanotal secretion ingestion on oviposition in a tree cricket, *Trujalia hibinonis* (Orthoptera: Gryllidae). *Entomol. Sci.* 7:9-13, 2004.

Roark AM and Bjorndal KA. Metabolic rate depression is induced by caloric restriction and correlates with rate of development and lifespan in a parthenogenetic insect. *Experimental Gerontology* 44 (2009) 413–419, 2009.

Romey-Glüsing R, Li Y, Hoffmann J, von Frieling J, Knop M, Pfefferkorn R, Bruchhaus I, Fink C, and Roeder T. Nutritional regimens with periodically recurring

phases of dietary restriction extend lifespan in *Drosophila*. The FASEB Journal 32:4, 1993-2003, 2018.

Scheuber H, Jacot A and Brinkhof MW. The effect of past condition on a multicomponent sexual signal. Proc Biol Sci, Sep 7;270(1526):1779-84, Jul, 2003.

Schofield CJ. Density regulation of domestic populations of *Triatima infestans* in Brazil. Trans R Soc Trop Med Hyg., 74 (6):761-769, 1980.

Simmons LW. Nuptial feeding in tettigoniids male costs and the rates of fecundity increase. Behavioral Ecology and Sociobiology, 27, 43–47, 1990.

Stearns SC. Trade-Offs in Life-History Evolution. Functional Ecology, Vol. 3, No. 3, pp. 259-268, 1989. Disponível em: < <http://www.jstor.org/stable/2389364> >

Stearns SC. The Evolution of Life Histories. Oxford, Oxford University Press, 1992.

Therrien JF, Côté SD, Festa-Bianchet M and Ouellet JP. Conservative maternal care in an iteroparous mammal: a resource allocation experiment. Behavioral Ecology and Sociobiology, Volume 62, Issue 2, pp 193–199, Dec, 2007. <https://doi.org/10.1007/s00265-007-0453-8>.

Tuljapurkar S. An uncertain life: demography in random environments. Theor. Popul. Biol. 35:227–294. 1989.

Vahed K. The function of nuptial feeding in insects: a review of empirical studies. Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society, 73, pp. 43-78, 1998.

Visanuvimol L, Bertram SM. How dietary phosphorus availability during development influences condition and life history traits of the cricket, *Acheta domesticus*. Journal of Insect Science, v.11, 2011.

Zera AJ and Harshman LG. The Physiology of Life History Trade-Offs in Animals Annual Review of Ecology and Systematics Vol. 32, pp. 95-126, 2001. Disponível em: <<https://www.jstor.org/stable/2678636>>.

CAPÍTULO 2

EFEITO DA RESTRIÇÃO ALIMENTAR NO COMPORTAMENTO SEXUAL DE *Melanotes ornata* (ORTHOPTERA: GRYLLOIDEA)

Aline Cristine Luiz Rosa¹, Gabriel Lobregat² & Carlos Frankl Sperber³

¹ Programa de Pós-Graduação em Entomologia, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG, Brasil, acrislrosa@yahoo.com.br; ² Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa-MG, Brasil; ³ Departamento de Biologia Geral, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa-MG, Brasil

RESUMO

Avaliamos os efeitos da restrição alimentar no comportamento sexual de *Melanotes ornata*. Fizemos uma breve descrição do comportamento da espécie e a partir disso, determinamos alguns parâmetros para observar possíveis alterações decorrentes do estresse nutricional sobre os mesmos. Formamos casais com 4 combinações distintas, onde fêmeas com restrição alimentar copularam com machos com e sem restrição, bem como as fêmeas sem restrição alimentar que também copularam com machos de ambos os tratamentos. Registramos todas as cópulas e selecionamos métricas para identificar possíveis alterações no comportamento. Observamos que a restrição alimentar reduziu a receptividade sexual das fêmeas, não afetou o desempenho sexual de machos e estes diferenciaram o investimento entre fêmeas com e sem restrição durante o seu comportamento de corte. Apesar das alterações, as cópulas foram concluídas, sugerindo plasticidade comportamental da espécie sob condições de estresse alimentar.

Palavras chave: Comportamento sexual, Restrição alimentar, *Melanotes ornata*

INTRODUÇÃO

A escolha do parceiro sexual normalmente se baseia em peculiaridades de características morfológicas, fisiológicas e comportamentais do sexo oposto, as quais possuem como principal funcionalidade o potencial atrativo (Wilson, 1975). Estudos indicam que machos representantes dos mais diversos grupos precisam investir pesado em atributos que lhe propiciem maiores chances de atrair as fêmeas, como forma de compensação no cuidado parental (Thornhill, 1976), uma vez que a escolha por parte da fêmea se baseia em pistas atrativas fornecidas pelo macho que indicam a qualidade genética do que ele pode oferecer à fêmea, como a capacidade de ofertar alimento, os ornamentos, o tamanho corporal e a corte (Beach, 1976; Wade et al., 1996; Petfield et al., 2005). A priorização nesse tipo de investimento é bem reportada, como mostram os estudos de Hack, 1998, em que grilos consomem oxigênio para produção do som de corte a uma taxa líquida 2,5 vezes maior, em comparação com a taxa metabólica de descanso (0,511 ml e 0,204 ml g⁻¹ h⁻¹, respectivamente), sendo que tal investimento chega a ser substancial para anuros (Burk, 1988; Prestwitch, 1994).

Entretanto, o sucesso da cópula pode estar diretamente relacionado com a situação ambiental em que o macho se encontra no momento, afinal o fenótipo que confere sua habilidade para atrair fêmeas é consequência dos genes herdados e do ambiente onde são expressos (Metcalf & Morgan, 2001). Em condições de estresse alimentar, tais atributos podem sofrer alterações, influenciando diretamente no sucesso da cópula, como por exemplo, a redução do tamanho corporal em aranhas (Lomborg & Toft, 2009), da agressividade em disputas entre peixes (Kolluru & Grether, 2004), do tempo investido na corte em patos (Brodsky & Weatherhead, 1985) e de feromônios em moscas (Epsky & Heath, 1993).

A quantidade de energia investida no momento da cópula varia de acordo com situação ambiental em que um organismo se encontra (Brodsky & Weatherhead, 1985; McGhee & Travis, 2011; Rosenthal & Hebets, 2012). Isso interfere em suas condições fisiológicas e conseqüentemente, no potencial de seleção sexual tanto dos machos quanto das fêmeas como, por exemplo, reduzindo a qualidade dos atributos sexuais (Roth, 1964; Temple *et al.*, 2002; Janicke *et al.*, 2015), ou ainda a capacidade de percepção desses sinais e a receptividade por parte das fêmeas quando em jejum (Zdarek, 1970; Ringo, 1996; Moskalik & Uetz, 2011; Hoopwood, 2013). Um dos

principais mecanismos fisiológicos que atuam na mudança comportamental diz respeito à redução e controle dos níveis de hormônios sexuais (Alexander & Emilie, 2004; Govic *et al.*, 2008) e aos efeitos da pouca disponibilidade de alimentos no funcionamento da *corpora allata* e desenvolvimento dos órgãos sexuais (Chaudhury & Ball, 1973).

Em se tratando dos insetos, estes animais contam com uma variedade de características consideradas como atributos sexuais para atrair o parceiro (West-Emberhard, 1984). Em Gryllidae a produção do som de chamado pelos machos é a forma predominante para atrair fêmeas (Alexander, 1962), mas também fazem parte o reconhecimento químico por meio da liberação de feromônios e hidrocarbonetos específicos da cutícula (Tregenza & Wedell, 1997; Nagamoto *et al.*, 2005; Thomas & Simmons, 2009), oferta de nutrientes por meio da secreção da glândula de presente nupcial (Wedell, 1994), da hemolinfa (Prado, 2005) e do espermatóforo (Vahed, 1998), além de um ritual de movimentos corporais que vão desde simples reconhecimento por antenação, toques com os palpos (Zefa *et al.*, 2008), até tremores e vibrações (Narvaez & Robillard, 2012). Tais atributos e comportamentos podem ser afetados em decorrência da falta de recursos alimentares, o que interfere no potencial de acasalamento, reduzindo, por exemplo, a qualidade do presente nupcial e a produção de espermatozoides, além de poder alterar a composição química da cutícula (Macedo-Rego *et al.*, 2016; Dávila & Aron, 2017; Francis *et al.*, 1989).

Entender de que forma os organismos respondem ao ambiente é de grande relevância visto que as condições ambientais podem implicar diretamente em manifestações fisiológicas nos organismos e, por conseguinte, podem acarretar alterações nos padrões de comportamentos durante o acasalamento. Grilos são animais que tendem a seguir uma sequência padrão de eventos durante a cópula e consideramos um bom modelo para observar possíveis alterações decorrentes de uma situação de estresse nutricional. Nós observamos o comportamento sexual em *Melanotes ornata* Desutter-Grandcolas, 1993 (Orthoptera: Grylloidea) e o descrevemos, a fim de conhecer o padrão de corte e cópula dessa espécie. Avaliamos também como a restrição alimentar pode interferir no comportamento sexual, por meio da manipulação experimental da quantidade de alimento fornecida aos indivíduos, considerado as seguintes hipóteses:

H1: O desempenho no comportamento sexual depende do tratamento (com ou sem restrição alimentar) ao qual o próprio executor do comportamento foi submetido.

H2: O desempenho no comportamento sexual do executor depende do tratamento recebido pelo parceiro.

H3: Insetos com restrição alimentar tem menor capacidade de identificar a condição alimentar do parceiro. Assim, esperamos que grilos sem restrição alimentar se comportem de forma diferenciada a parceiros com e sem restrição alimentar, enquanto que grilos com restrição alimentar tenham o mesmo desempenho no comportamento com parceiros com e sem restrição alimentar.

MATERIAIS E MÉTODOS

Condições de criação

Coletamos indivíduos de *Melanotes ornata* na Estação Biológica de Santa Lúcia, localizada no município de Santa Teresa – Espírito Santo (19°57'S, 40°32'W) e os transferimos para o laboratório em condições controladas de temperatura e umidade (23°C ± 1; 60%, respectivamente) e fotoperíodo de 12D:12N. Acondicionamos os indivíduos em caixas plásticas (40x28x24.5cm) contendo algodão umedecido e pente de ovos servindo como abrigo/refúgio, sendo alimentados com ração para peixe (Alcon Basic®). Após a eclosão da geração F1, transferimos as ninfas para potes plásticos transparentes, dimensões (11x12x7.5cm), onde registramos as datas de suas respectivas eclosões, crescendo em grupos até atingirem o estágio de interesse.

Restrição alimentar

Ao atingirem o segundo estágio anterior a fase adulta, individualizamos os insetos em recipientes plásticos com dimensões (11x12x7,5) até atingirem a fase adulta. Para avaliar a influência da restrição alimentar sobre o comportamento sexual propusemos a manipulação da quantidade de alimento por meio de dois tratamentos: insetos com disponibilidade de alimento *ad libitum* e insetos com disponibilidade limitada, onde a cada 72 horas de jejum este grupo teve alimento disponível por apenas 24 horas. O grupo sob restrição alimentar (CR) teve o seu tratamento iniciado ao atingirem a fase

anterior ao pré adulto. O grupo sem restrição alimentar (SR), teve a disponibilidade de alimento desde o momento da eclosão.

Descrição do comportamento

Para a descrição do comportamento sexual, acompanhamos cópulas de 18 casais virgens, com alimento *ad libitum*. Colocamos os insetos em um terrário cúbico de vidro transparente, dimensões (12x12x12cm) e a partir daí, filmamos até o momento em que fêmea e macho não mais apresentassem nenhum comportamento indicativo de acasalamento. Observamos e registramos os eventos dos acasalamentos por meio de anotações durante a ocorrência dos mesmos e posteriormente, com o auxílio das filmagens realizadas. Para as filmagens, utilizamos a câmera de dois aparelhos celulares (modelos MotoG e Zenfone 4), dispostas na parte de cima e na parte frontal do terrário. As filmagens ocorreram em ambiente com temperatura controlada (23°C – 24°C) e luminosidade provida apenas por luz vermelha. Colocamos a fêmea e posteriormente, o macho e só então iniciamos a gravação. Consideramos o início do comportamento sexual a partir da antenação entre macho e fêmea e desconsideramos todos os comportamentos anteriores a isto, devido a eventualidade de ocorrência e por não apresentarem nenhuma relação com acasalamento.

Efeitos da restrição alimentar no comportamento sexual

Para observar possíveis alterações no comportamento sexual decorrentes do tratamento de restrição alimentar, formamos 63 casais, divididos em quatro grupos: 1) fêmeas e machos sob restrição (n= 15), 2) fêmeas e machos sem restrição (n= 18), 3) fêmea sob restrição, macho sem restrição (n= 15), 4) fêmeas sem restrição, macho sob restrição (n= 15). Quando atingiram a fase adulta, mantivemos os indivíduos separados, até que ocorresse o registro das cópulas. Registramos as cópulas de forma alternada, mas obedecendo a disponibilidade dos insetos sob restrição alimentar para formação de casais. Assim sendo, não sendo possível padronizar a idade dos adultos para a formação dos pares, pois as observações com esses insetos foram realizadas no dia da quebra de jejum. Não houve nenhum registro em que a diferença da idade adulta entre os indivíduos de um casal (uma observação) fosse superior a 30 dias. Codificamos cada

casal da seguinte forma: (♀CR x ♂CR, ♀CR x ♂SR, ♀SR x ♂CR, ♀SR x ♂SR), onde CR: com restrição alimentar, SR: sem restrição alimentar.

Para quantificar as características do comportamento sexual, de forma que fosse possível avaliar o efeito da restrição alimentar, delimitamos fases do comportamento de acasalamento, categorizando os comportamentos observados em eventos que se repetiram entre os casais sem restrição alimentar (n=18). Com isto, quantificamos o tempo dedicado a cada período (ver o item *Descrição do comportamento* na seção Resultados):

- 1- Tempo desde a antenação até o início da corte (momento em que o macho direciona o abdome à fêmea).
- 2- Tempo desde a antenação até a exposição do metanoto (região onde se localiza a glândula de presente nupcial).
- 3- Tempo desde a antenação até o início da produção de som, pelo macho.
- 4- Tempo acumulado de som produzido.
- 5- Tempo desde a antenação até o momento de extrusão do espermátóforo pelo macho.
- 6- Tempo desde a antenação até a fêmea demonstrar interesse pelo macho (consideramos aqui, o momento em que ela se dirige ao macho com a intenção de degustar o presente nupcial)
- 7- A quantidade de tentativas de escaladas sobre o macho que cada fêmea realizou para degustação da glândula metanotal.
- 8- Tempo total de degustação do presente nupcial, pela fêmea.
- 9- Tempo total de duração do comportamento de corte realizado pelo macho (determinado desde o direcionamento do abdome à fêmea até a resposta da mesma).
- 10- Tempo total do acoplamento (momento de transferência dos gametas à fêmea).

Análise de dados

Avaliamos todas as três hipóteses para cada um dos eventos do comportamento sexual. Ajustamos análises de variância de tratamento (com e sem restrição alimentar),

como variável explicativa. Utilizamos distribuição normal para as variáveis-resposta de acoplamento extrusão do espermatóforo, tempo total de corte e acoplamento. Para as demais variáveis utilizamos a distribuição que melhor se ajustou aos resíduos, testando distribuição Poisson, substituindo por distribuição Binomial Negativa quando necessário. Avaliamos a significância por deleção de variáveis explicativas não-significativas (Crawley, 2013). Submetemos os modelos à análise de resíduos para avaliar sua adequação. As análises foram realizadas no ambiente de software livre R (R Development Core Team (2018)).

Para testar H_1 a variável explicativa foi o tratamento do executor do comportamento, para H_2 a variável explicativa foi o tratamento do parceiro na cópula, para H_3 a variável explicativa foi a combinação de tratamentos do casal. Caso H_3 for verdadeira, esperamos que haja efeito da combinação dos casais sobre a duração da fase comportamental avaliada, ou seja: quando o executor fosse CR, a duração seria a mesma, independente do tratamento do parceiro; quando o executor fosse SR, a duração seria diferente conforme o tratamento do parceiro.

RESULTADOS

Descrição do comportamento

O macho de *M. ornata* executou a maior quantidade dos eventos registrados durante a cópula dessa espécie. O primeiro deles foi a aproximação direcionada tanto da fêmea em direção ao macho quanto do macho em direção à fêmea. Não observamos nenhum padrão consistente de que um dos sexos iniciava esse comportamento. Em seguida ocorreu antenação entre ambos pelo toque da antena de um com a antena do outro, ou pelo toque da antena do macho em alguma parte do corpo da fêmea. Após um tempo variável (4 a 185 segundos, média = 59.28 ± 66.5), o macho posicionou a parte posterior do seu abdômen em direção à fêmea. Neste momento, alguns dos machos ($n=5$) expuseram o espermatóforo. Em seguida o macho deu início ao comportamento de corte. As cortes observadas apresentaram, de forma predominante, a estridulação das tégminas, o que resulta na produção do som de corte (ausente em apenas uma das observações). Além da emissão do som de corte, observamos também outros três comportamentos que consideramos ser parte da corte, uma vez que tais comportamentos ocorreram tanto isoladamente quanto concatenados: movimentação intermitente de suas

antenas (2 observações), tremor antero-posterior do corpo do macho (3 observações), ou levantamento de suas tégminas sem estridulação, sendo este último o único comportamento que ocorreu em todas as observações realizadas. Ao erguer as tégminas, o macho expôs a região do mesonoto, onde se localiza a glândula metanotal (dados não publicados).

Em seguida, a fêmea se aproximou do macho, tocando em seus cercos e seu abdome com os tarsos anteriores e/ou com os palpos, subindo sobre o macho. Posteriormente, aproximou suas peças bucais da região metanotal do macho para degustação da secreção da glândula (Fig. 1). Nos casos em que a fêmea não demonstrou interesse, o macho fez movimentos de aproximação de seu abdômen à fêmea. Com o toque da fêmea, o macho ficou imóvel até que ela conseguisse iniciar a ingestão do produto da glândula metanotal (Fig. 2). O tempo total da ingestão variou de 124 a 2174 (452.22 ± 480.77) segundos, tempo este que dependeu da tentativa bem sucedida do macho de acoplar de sua genitália à genitália da fêmea. A demonstração de interesse por parte da fêmea nem sempre era bem sucedida na primeira tentativa.



Figura 1. Aproximação por parte da fêmea de *Melanotes ornata* enquanto o macho produz o som de chamado. Foto: Thiago Gechel Kloss.



Figura 2. Fêmea degustando da glândula metanotal. Foto: Thiago Gechel Kloss

A etapa do acoplamento consiste na transferência do espermatozoide para a fêmea e ocorreu quando o macho suspendeu o corpo dela e executou um movimento brusco de ré, que o fez deslizar sob a fêmea para acoplar o pseudoepifalo ao prato subgenital dela. Durante algumas tentativas de acoplamento do macho, ocorreu da fêmea parar a degustação ou sair de cima dele, o que sucedeu na produção do som de chamado novamente, independente da forma como a corte se iniciou (se foi com ou sem som). No momento em que o macho conseguiu acoplar, o pseudoepifalo prendeu a fêmea e só então ele abaixou as tégminas, permanecendo sob ela para a transferência do espermatozoide. O tempo de permanência do macho sob a fêmea variou de 520 a 5752 (2056.44 ± 1476.21) segundos. Após esse tempo, ocorreu o desacoplamento, momento em que o macho retirou o pseudoepifalo e saiu debaixo da fêmea, sendo o mesmo considerado como fim da cópula por não terem apresentado outro comportamento indicando o contrário.

Ao final, alguns machos comeram o espermatozoide e no caso daqueles que não o ingeriram, ocorreu o descarte ou a intrusão do mesmo. Já as fêmeas fizeram o comportamento de limpeza (*self grooming*), do esterno e da parte ventral do abdome. A representação esquemática das etapas do comportamento encontra-se na figura 3.

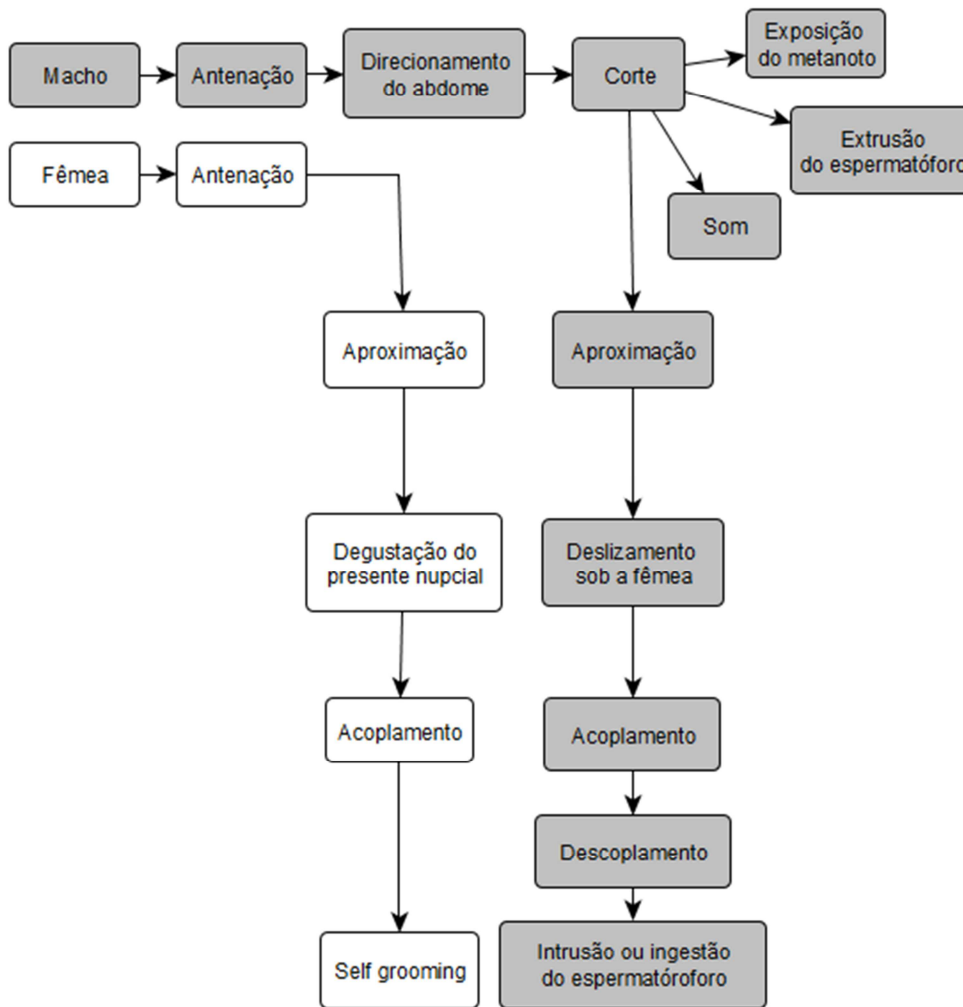


Figura 3. Sequência de eventos comportamentais relacionados ao acasalamento de *Melanotes ornata*, executados por casais de adultos virgens.

Efeitos da restrição alimentar no comportamento sexual

Encontramos evidências do efeito da restrição alimentar no comportamento sexual nos seguintes eventos (Tabela 1):

i) Tempo desde antenação até o início da corte: a restrição alimentar reduziu a duração desse evento em casais formados por machos sem restrição alimentar e fêmeas com restrição alimentar e ($\chi^2=14.94$, g.l.=3, n=63, p=0.0032, distribuição binomial negativa, H3), com tempo médio de 24.6 ± 20 s (média \pm d.p.), em relação às demais combinações de casais (90.04 ± 254). Não houve efeito da restrição alimentar imposta ao executor do comportamento (o macho; $\chi^2=0.42$, g.l.=1, n=63, p=0.518, H1), nem da restrição imposta a sua parceira ($\chi^2=0.372$, g.l.=1, n=63, p=0.053, H2).

ii) Tempo acumulado de produção de som: a restrição alimentar aumentou o tempo desse evento em machos que se acasalaram com fêmeas sob restrição (1340 ± 1697 s), do que com fêmeas sem restrição (625 ± 723 ; $\chi^2=4.13$, g.l.=1, n=63, p=0.042, distribuição binomial negativa, H2). Não houve efeito da restrição alimentar do executor ($\chi^2=0.16$, g.l.=1 n=63, p=0.689 H1) e nem na combinação dos casais ($\chi^2=4.59$, g.l.=3, n=63, p=0.204, H3).

iii) Tempo que a fêmea levou para demonstrar interesse pelo macho: a restrição alimentar aumentou esse tempo para a combinação de casais com fêmeas sob restrição e machos se restrição, (1548.6 ± 1616 s; demais grupos: 577 ± 777 s; $\chi^2=12.26$, g.l.=3, n=63, p=0.0065, distribuição binomial negativa, H3). Rejeitamos H1 ($\chi^2=3.02$, g.l.=1, n=63, p=0.082,) e H2 ($\chi^2=1.32$, g.l.=1, n=63, p=0.250).

iv) Número de tentativas de “escalada” das fêmeas sobre os machos: a restrição alimentar aumentou esse número para as fêmeas ($\chi^2=5.20$, g.l.=1, n=63, p=0.023, distribuição Poisson, H1) e também nos casais em que fêmea e macho foram submetidos a restrição ($\chi^2=13.73$, g.l.=3, n=63, p=0.0033, H3). Rejeitamos H2 para esse evento ($\chi^2=3.74$, g.l.=1, n=63, p=0.053).

v) Tempo total do comportamento de corte: fêmeas com restrição demandaram maior tempo de corte, independente do tratamento do macho (fêmeas CR: 1662 ± 1204 , fêmeas SR: 733 ± 954 ; $F_{1,63}=11.62$, p=0.0011, distribuição normal, H2 Fig. 4). A restrição alimentar do macho não alterou o tempo total do comportamento de corte ($F_{1,63}=11.62$, p=0.445).

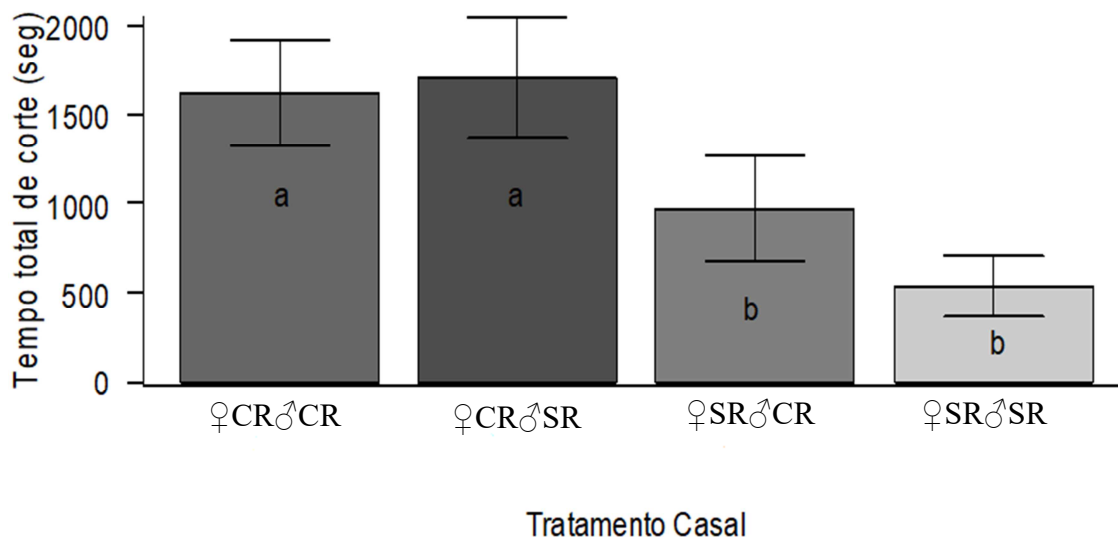


Figura 4. Efeito da restrição alimentar sobre o tempo total de corte em casais de *Melanotes ornata* (média \pm e.p.). Casais com fêmeas CR (com restrição) apresentaram tempo de duração maior do comportamento de corte pelos machos, indicados por (a), com $p = 0.0083$. Tratamento do casal: CR = com restrição; SR = sem restrição, sendo o primeiro par de letras referente ao tratamento da fêmea, o segundo par se refere aos machos.

Tabela 1. Efeito da restrição alimentar (variável explicativa) no comportamento sexual de *Melanotes ornata* (Orthoptera: Grylloidea). Cada linha corresponde a um dos períodos delimitados pelos eventos citados na primeira coluna; executor do comportamento do final do período; tempo médio (s) ou contagem por indivíduo (N° de tentativas escalada) \pm desvio padrão. Para todas as hipóteses, a variável resposta é a extensão do período assinalado na primeira coluna. Para H_1 a variável explicativa é o tratamento do executor, para H_2 a variável explicativa é o tratamento do parceiro, para H_3 a variável explicativa é a combinação de tratamentos do casal (CRCR, CRSR, SRCR, SRSR). O primeiro par de letras se refere à fêmea, o segundo para ao macho. CR: com restrição alimentar, SR: sem restrição alimentar.

Período	Executor	Tempo médio (s) / média por indivíduo	n	P (H_0)		
				H_1	H_2	H_3
Antenação até início da corte	Macho	24.6 \pm 20	63	0.518	0.0535	0.0032**
Antenação até exposição da glândula	Macho	399 \pm 547	63	0.671	0.841	0.381
Antenação até início do som	Macho	668 \pm 845	63	0.510	0.248	0.229
Tempo acumulado de som	Macho	861 \pm 1096	62	0.689	0.042*	0.204
Antenação até extrusão do espermatóforo	Macho	33 \pm 244	21	0.495	0.252	0.287
Antenação até interesse	Fêmea	1548.6 \pm 1616	63	0.082	0.250	0.0065**
N° de tentativas escalada	Fêmea	1.2 \pm	63	0.023*	0.053	0.0033**
Tempo total de corte	Ambos	1662 \pm 1204	63	0.445	0.0011**	0.0083**
Tempo total de degustação	Fêmea	523 \pm 469	63	0.126	0.696	0.426
Tempo total de acoplamento	Macho	2230 \pm 1410	59	0.825	0.921	0.797

* $P < 5\%$; ** $P < 1\%$

A restrição alimentar não afetou, sob nenhuma das hipóteses propostas, a duração dos seguintes eventos:

i) tempo desde antenação até exposição da glândula, $\chi^2=0.180$, g.l.=1, n=63, p=0.671, distribuição binomial negativa (H1); $\chi^2=0.040$, g.l. =1, n=63, p=0.841 (H2) e $\chi^2=0.065$, g.l.=3, n=63, p=0.381 (H3);

ii) tempo desde antenação até o início da produção de som, $\chi^2=0.43$, g.l.=1, n=63, p=0.510, distribuição binomial negativa (H1); $\chi^2=1.33$, g.l. =1, n=63, p=0.248 (H2) e $\chi^2=4.32$, g.l.=3, n=63, p=0.229 (H3);

iii) tempo desde antenação até a extrusão do espermatóforo, $F_{1,21}=0.484$, p=0.495, Distribuição normal (H1); $F_{1,21}=1.392$, p=0.252 (H2) e $F_{1,21}=1.364$, p=0.287 (H3).

iv) tempo desde antenação até degustação do presente nupcial, $\chi^2=2.33$, g.l.=1, n=63, p=0.126 (H1, distribuição binomial negativa); $\chi^2=0.15$, g.l.=1, n=63, p=0.696 (H2) e $\chi^2=2.78$, g.l.=3, n=63, p=0.426 (H3).

v) tempo total de acoplamento, $F_{1,63}=0.048$, p=0.825, distribuição normal (H1); $F_{1,63}=0.009$, p=0.921 (H2) e $F_{3,63}=0.338$, p=0.797 (H3).

DISCUSSÃO

Verificamos que a restrição alimentar altera o comportamento de cópula: (i) machos sem restrição iniciaram a corte antes, quando com fêmeas com restrição; (ii) independente de sua dieta, machos estridularam mais tempo para fêmeas com restrição alimentar; (iii) fêmeas com restrição levaram mais tempo para se interessarem por machos sem restrição; (iv) fêmeas com restrição alimentar tiveram maior número de tentativas de aproximação ao macho com restrição. Assim, houve aspectos do comportamento sexual em que o desempenho dependeu do tratamento ao qual o próprio executor do comportamento foi submetido (H1, item iv). Houve aspectos do comportamento sexual em que o desempenho do executor dependeu do tratamento recebido pelo parceiro (H2, item ii). Finalmente, houve aspectos do comportamento sexual em que insetos sob restrição alimentar tiveram menor capacidade de distinguir o parceiro ou menor plasticidade fenotípica (H3, itens i, iii e iv). Desta forma, as nossas três hipóteses foram parcialmente corroboradas. Além disso, verificamos que o tempo total de corte foi afetado pela restrição alimentar: casais com fêmea sob restrição

levaram maior tempo para executar a corte; embora não significativo, casais em que ambos não tiveram restrição alimentar, apresentaram o menor tempo de corte.

Assim, nossos resultados sugerem que a restrição alimentar reduz a receptividade sexual das fêmeas. Há estudos que mostram inibição de comportamento sexual em fêmeas (Gill e Hissman, 1997) ou a redução do nível de excitação e interesse sexuais, devido à restrição alimentar em machos de roedores e peixes (Govic *et al.*, 2008; Rahman *et al.*, 2014). Por outro lado, encontramos evidências de que machos percebem parceiras com e sem restrição: no início do comportamento sexual, machos sem restrição levaram menos tempo para iniciar a corte (item i), e o maior número de tentativas de escalada por parte da fêmea sob restrição alimentar, pode refletir uma relutância do macho (item iv).

Embora muitos trabalhos tenham sugerido que os sinais sexuais, como a estridulação, sejam muito dispendiosos devido à manutenção da honestidade (Zahavi, 1977; Prestwich & Walker 1981; Hack, 1998), nossos resultados mostraram que a restrição alimentar do macho de *Melanotes ornata* não afetou seu tempo de estridulação. Gray & Eckhardt (2001) sugerem que mesmo sob condições de escassez alimentar, machos investem no som de corte da mesma forma, ao surgir a oportunidade do acasalamento por ser fundamental para a reprodução, remetendo ao contexto evolutivo. Mais do que isso, nossos resultados mostraram como, independente do tratamento recebido, os machos distinguem se sua parceria sofreu ou não restrição, aumentando seu tempo de estridulação com fêmeas sob restrição alimentar (item ii). Interpretamos essa resposta como mais uma evidência de redução da libido de fêmeas sob restrição alimentar, exigindo maior investimento do macho. Embora seja o macho o executor do comportamento de estridulação, interpretamos que a extensão desse comportamento foi uma consequência do maior desinteresse por parte da fêmea sob restrição. Uma evidência de que a estridulação tem baixo custo energético para *Melanotes ornata*, é que em vários casais, o macho retomou a estridulação após a cópula (ACLR, observação pessoal), como observado em *Adelosgryllus rubricephalus* (Zefa *et al.*, 2008). Em *Teleogryllus commodus*, machos com dieta rica investem mais em estridulação e morrem mais cedo (Hunt *et al.*, 2004).

A redução da libido de fêmeas sob restrição alimentar nos parece ser resultante de uma possível economia de energia durante o comportamento sexual. *Melanotes ornata* sob restrição alimentar aumenta sua taxa respiratória (Rosa *et al.*, em preparação;

capítulo 1 desta dissertação), ou seja, os grilos em jejum investem mais energia para seu metabolismo basal, restando menos energia disponível para o comportamento sexual. Nas fêmeas, isso resultou em aumento no tempo para que ela se decidisse (item iii). No entanto, não encontramos nenhuma evidência de redução do desempenho no comportamento sexual dos machos sob restrição alimentar.

Interpretamos o aumento no número de tentativas de aproximação por fêmeas sob restrição (item iv) de machos sob restrição, como indicativo de relutância do macho em aceitar a fêmea sob restrição alimentar. Ao ser tocado pelas fêmeas nessa condição durante a corte, vários machos afastaram-se delas, mas sempre reiniciando a corte após o afastamento (ACLR, observação pessoal).

Dessa forma, consideramos alguns padrões: encontramos evidências sugerindo que a restrição alimentar reduz a libido das fêmeas, machos identificam fêmeas com e sem restrição alimentar durante o seu comportamento de corte e o desempenho sexual de machos não é afetado pela sua restrição alimentar. A redução da receptividade pelas fêmeas parece ser resultante de restrição energética, ligada a mecanismos fisiológicos, não adaptativos. Não consideramos, portanto, que fêmeas sob restrição com menor libido tenham alguma vantagem adaptativa. De fato, a restrição alimentar não altera o número de ovos depositados nem o número de ovos eclodidos de *Melanotes ornata*, ou seja, o valor adaptativo não é alterado, embora a restrição alimentar aumente a sobrevivência (Rosa et al., em preparação, capítulo 1 desta dissertação). A habilidade dos machos em distinguir fêmeas sob restrição alimentar poderia ser adaptativa, caso comportamentos homogêneos reduzissem o sucesso da cópula. Como, no entanto, todos os casais observados concluíram a cópula e não houve diferença na produção de ovos (Rosa et al., em preparação, capítulo 1 desta dissertação), consideramos a interpretação adaptativa pouco provável.

Uma vez que as tentativas de escalada por parte da fêmea foram direcionais à região da glândula metanotal no macho, isto sugere que esta glândula tem função feromonal. A glândula metanotal do macho de *Melanotes ornata* possui conteúdo lipoprotéico (ACLR & J.E. Serrão, dados não publicados), que são metabólitos primários em insetos. Assim, interpretamos essa glândula como uma forma de presente nupcial. Glândula de presente nupcial oferecida à fêmea como forma de atrativo e fonte de nutrição é comum em Orthoptera (Thornhill 1976; Prado & Fontanetti; Gwynne

1983; Thornhill & Alcock 1983) e dependendo da composição da secreção produzida, atua também como feromônio indicando à fêmea posição pré cópula em baratas (Nojima *et al*, 1999, 2002; Kugimya *et al*, 2002, 2003).

Os valores do desvio padrão dos eventos tenderam a ser bem maiores que a média, indicando uma alta variação entre os indivíduos no tempo de execução dos comportamentos. Entretanto mesmo com essas variações, nenhuma cópula foi malsucedida, indicando potencial da espécie em escolher o modo mais adequado para investir na cópula até que a mesma ocorra, ainda que em condição de escassez de alimento e mesmo não tendo ocorrido escolhas de parceiros.

CONCLUSÕES

Mediante o exposto, verificamos plasticidade comportamental de *M. ornata* em situação de estresse alimentar. A restrição alimentar afetou o comportamento sexual desta espécie: ela aumentou o tempo de corte, provavelmente porque reduziu o interesse da fêmea, levando ao aumento no tempo de estridulação e maior número de tentativas de escalada por parte da fêmea. Mesmo com tais alterações, isto não impediu a conclusão das cópulas.

REFERÊNCIAS

Alexander RD. Evolutionary change in cricket acoustical communication. *Evolution* 16(4):443-467, 1962.

Alexander SK, Emilie FR. A Critical Role for the Evolutionarily Conserved Gonadotropin-Releasing Hormone II: Mediation of Energy Status and Female Sexual Behavior, *Endocrinology*, Volume 145, Issue 8, 1 August 2004, Pages 3639–3646, <https://doi.org/10.1210/en.2004-0148>, 2004.

Beach FA. Sexual attractivity, proceptivity and receptivity in femae mammals. *Horm. Behaviour* 7, 105 – 138, 1976.

Brodsky LM and Weatherhead PJ. Time and energy constraints on courtship in wintering American black ducks. *Condor*, p. 33-36, 1985.

Burk T. Acoustic signals, arms races and the costs of honest signalling. *Ha. Entomol.* 71: 400-409, 1988.

Chaudhury MFB and Ball HJ. The effect of age, nutritional factors, and gonadal development on the mating behaviour of the face fly, *Musca autumnalis*. *J. Insect Physiol.* 1957-64, 1973.

Dávila F, Aron S. Protein restriction affects sperm number but not sperm viability in male ants. *Journal of insect physiology*, v. 100, p. 71-76, 2017.

Epsky ND and Heath RR. Food availability and pheromone production by males of *Anastrepha suspensa* (Diptera: Tephritidae). *Environmental Entomology*, v. 22, n. 5, p. 942-947, 1993.

Francis BR, Blanton WE, Littlefield JL and Nunamaker RA. Hydrocarbons of the Cuticle and Hemolymph of the Adult Honey Bee (Hymenoptera: Apidae). *Annals of the Entomological Society of America*, Volume 82, Issue 4, Pages 486-494 1 July, 1989. <https://doi.org/10.1093/aesa/82.4.486>.

Gill CJ and Rissman EF. Female Sexual Behavior Is Inhibited by Short and Long term Food Restriction. *Physiology & Behavior* Volume 61, Issue 3, Pages 387-394, March, 1997.

Govic A, Levay EA, Hazi A, Penman J, Kent S & Paolini AG. Alterations in male sexual behaviour, attractiveness and testosterone levels induced by an adult-onset calorie restriction regimen. *Behavioural brain research*, v. 190, n. 1, p. 140-146, 2008.

Gray DA and Eckhardt G. Is cricket courtship song condition dependent? *Animal Behaviour*, 62, pp. 871-877, 2001.

Gwynne DT. Male nutritional investment and the evolution of sexual differences in Tettigoniidae and other Orthoptera. *Orthopteran Mating Systems*, p. 337-366, 1983.

Hack MA. The energetics of male mating strategies in field crickets (Orthoptera: Gryllinae: Gryllidae). *Journal of Insect Behaviour*, vol 11, n 6, Mar, 1998.

Hopwood PE, Moore AJ and Royle NJ. Nutrition during sexual maturation affects competitive ability but not reproductive productivity in burying beetles. *Funct Ecol*, 27: 1350-1357. doi:[10.1111/1365-2435.12137](https://doi.org/10.1111/1365-2435.12137), 2013.

Hunt J, Brooks R, Jennions MD, Smith MJ, Bentsen CL and Bussière LF. High-quality male field crickets invest heavily in sexual display but die young. Letter, Nature, volume, 432, pages 1024–1027 (23 December), 2004.

Janicke T, David P and Chapuis E. Environment-Dependent Sexual Selection: Bateman's Parameters under Varying Levels of Food Availability. The American Naturalist, 185:6, 756-768, 2015.

Kolluru GR, Grether GF. The effects of resource availability on alternative mating tactics in guppies (*Poecilia reticulata*). Behavioral Ecology, v. 16, n. 1, p. 294-300, 2004.

Kugimiya S, Nishida R, Kuwahara Y, Sakuma M. Phospholipid composition and pheromonal activity of nuptial secretion of the male German cockroach, *Blattella germanica*. Entomol Exp Appl 104:337–344, 2002.

Kugimiya S, Nishida R, Sakuma M, and Kuwahara Y. Nutritional phagostimulants function as male courtship pheromone in the German cockroach, *Blattella germanica*. Chemoecology, v. 13, n. 4, p. 169-175, 2003.

Lomborg JP and Toft Søren. Nutritional enrichment increases courtship intensity and improves mating success in male spiders. Behavioral Ecology, v. 20, n. 4, p. 700-708, 2009.

Macedo-Rego RC, Costa-Schmidt LE, Santos ESA and Machado G. Negative effects of prolonged dietary restriction on male mating effort: nuptial gifts as honest indicators of long-term male condition. Scientific Reports, 6, p. 21846, Feb. <https://www.nature.com/articles/srep21846>, 2016.

Moskalik B and Uetz GW. Female hunger state affects mate choice of a sexually selected trait in a wolf spider. Animal Behaviour, Volume 81, Issue 4, Pages 715-722, <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2010.12.016>, 2011.

McGhee KE and Travis J. Early food and social environment affect certain behaviours but not female choice or male dominance in bluefin killifish. Animal Behaviour 82, 139e147, 2011.

- Metcalf NB and Monaghan P. Compensation for a bad start: grow now, pay later? *Trends in Ecology & Evolution*, 16(5), 254–260. doi:10.1016/s0169-5347(01)02124-3, 2001.
- Nagamoto, J, Aonuma H and Hisada M. Discrimination of Conspecific Individuals via Cuticular Pheromones by Males of the Cricket *Gryllus bimaculatus*. *Zoological Science* 22(10):1079-1088, 2005. Disponível em: <<https://doi.org/10.2108/zsj.22.1079>>.
- Narvaez A and Robillard R. The reproductive behaviour of the cricket *Lebinthus santoensis* Robillard, 2009 (Grylloidea, Eneopterineae, Lebinthini). *Zoosystema* 34 (2): 279–286. <http://dx.doi.org/10.5252/z2012n2a6>. 2012.
- Nojima S, Nishida R, Kuwahara Y, Sakuma M. Nuptial feeding stimulants: A male courtship pheromone of the German cockroach, *Blattella germanica* (L.) (Dictyoptera:Blattellidae). *Naturwissenschaften* 86:193–196, 1999.
- Nojima S, Kugimiya S, Nishida R, Sakuma M, Kuwahara Y. Oligosaccharide composition and pheromonal activity of male tergal gland secretions of the German cockroach, *Blattella germanica* (L.). *J Chem Ecol* 28:1483–1494, 2002.
- Petfield D, Chenoweth SF, Rundle HD and Blows MW. Genetic variance in female condition predicts indirect genetic variance in male sexual display traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences* Apr, 102 (17) 60456050; DOI: 10.1073/pnas.04093-78102, 2005.
- Prado R. Reproductive behavior of *E. corumbatai* Garcia (Orthoptera: Phalangopsidae). *Neotropical Entomology* 35(4): 452-457,2005.
- Prado RA and Fontanetti CS .Metanotal gland of the genus *Eidmanacris* (Grylloidea, Phalangopsidae): taxonomic importance. *Iheringia, Sér. Zool., Porto Alegre*, 95(1):83-87, Mar, 2005.
- Prestwich KN and Walker TJ. Energetics of singing in crickets: effect of temperature in three trilling species (Orthoptera: Gryllidae). *Journal of Comparative Physiology*, 143, pp. 199-212, 1981.
- Prestwich KN. The energetics of acoustic signalling in anurans and insects. *Am. Zool.* 34:625-643, 1994.

- Rahman MM, Turchini GM, Gasparini C, Norambuena F and Evans JP. The expression of pre-and postcopulatory sexually selected traits reflects levels of dietary stress in guppies. *Plos One*, v. 9, n. 8, p. e105856, 2014.
- Ringo J. Sexual Receptivity in Insects. *Annual Review of Entomology*, 41(1), 473–494. doi:10.1146/annurev.en.41.010196.00235, 1996.
- Rosenthal MF and Hebets EA. Resource heterogeneity interacts with courtship rate to influence mating success in the wolf spider *Schizocosa floridana*. *Animal Behaviour* 84, 1341e1346, 2012.
- Roth LM. Control of reproduction in female cockroaches with special reference to *Nauphoeta cinerea*. I. First pre-oviposition period. *J. Insect Physiol.* 10:15-45, 1964.
- Temple JL, Schneider JE, Scott DK, Korutz A and Rissman EF. Mating behavior is controlled by acute changes in metabolic fuels. *American Journal of Physiology-Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 282:3, R782-R790. 2002.
- Thornhill R. Sexual Selection and Paternal Investment in Insects. *The American Naturalist* 110:971, 153-163, 1976.
- Thornhill R and Alcock L. *The Evolution of Insect Mating Systems*. Cambridge, MA: Harvard University Press, 1983.
- Thomas ML, and Simmons LW. Sexual selection on cuticular hydrocarbons in the Australian field cricket, *Teleogryllus oceanicus*. *BMC Evolutionary Biology*, 9 : 162, 2009.
- Tregenza T and Wedell N. Definitive evidence for cuticular pheromones in a cricket. *Animal Behaviour* 54:979-984, 1997.
- Vahed, K. The function of nuptial feeding in insects: a review of empirical studies. *Biological Reviews* 73:43-78, 1998.
- Wade GN, Schneider JE and Li HY. Control of fertility by metabolic cues. *American Journal of Physiology-Endocrinology and Metabolism*, 270:1, E1-E19, 1996.
- Wedell N. Variation in nuptial gift quality in bush crickets (Orthoptera: Tettigoniidae). *Behavioral Ecology*, 5(4), 418–425. doi:10.1093/beheco/5.4.418, 1994.

West-Emberhard MJ. Sexual selection, competitive communication and species-specific signals in insects. 1984.

Wilson EO. Sociobiology: The New Synthesis, Harvard University Press, 1975.

Zahavi A. The cost of honesty (further remarks on the handicap principle). *Journal of Theoretical Biology*, 67, 603–605, 1977.

Zdarek J. Mating behaviour in the bug *Fyrrhocoris apterus* L. (Heteroptera): ontogeny and its environmental control. *Behaviour* 37:253-68, 1970.

Zefa E, Martins LP, Szinwelski N. Complex mating behavior in *Adelosgryllus rubricephalus* (Orthoptera, Phalangopsidae, Grylloidea). *Iheringia, Sér. Zool., Porto Alegre*, v. 98, n. 3, p. 325-328, Sept, 2008.

CONCLUSÃO GERAL

Com base nos dois capítulos dessa dissertação, concluímos que em condições de estresse alimentar, *Melanotes ornata* prioriza o investimento energético para a reprodução, sendo capaz de realocar a energia disponível tanto no decorrer do seu desenvolvimento quanto durante a fase adulta: num primeiro momento, retardando o tempo para atingir a fase adulta, investindo menos em crescimento e tamanho corporal e aumentando a taxa respiratória para manutenção do metabolismo basal. Ao atingir a fase adulta, apresentando plasticidade comportamental assegurando assim o êxito no acasalamento, além da manutenção de energia suficiente para produção de ovos e viabilidade dos mesmos. Ambos os momentos, sugerem uma plasticidade fenotípica em resposta escassez de alimento, de caráter adaptativo uma que vez as variações foram em nível fisiológico e comportamental, que contribuíram para a manutenção de sua aptidão reprodutiva. Isso possibilita entender sobre seu passado evolutivo já que muitas das diferenças no fenótipo entre os indivíduos são hereditárias.