

## ECOLOGY, BEHAVIOR AND BIONOMICS

Escolha de Parceiro para Acasalamento em *Ceratitis capitata* (Wiedemann) (Diptera: Tephritidae): Influência do Envelhecimento dos Machos no Sucesso de Cópula

ALBERTO M DA SILVA NETO, VANESSA S DIAS, IARA S JOACHIM-BRAVO

Depto. Biologia Geral, Instituto de Biologia, Univ. Federal da Bahia, Rua Barão de Geremoabo, s/n. Campus  
Universitário de Ondina, 40.170-290, Salvador, BA;  
bio.alberto@gmail.com; vanessasidias@hotmail.com; ibravo@ufba.br

Edited by Carlos Sperber – UFV

*Neotropical Entomology* 38(5):571-577 (2009)

Mating Choice of *Ceratitis capitata* (Wiedemann) (Diptera: Tephritidae): Influence of Male Ageing on Mating Success

**ABSTRACT** - The objective of this study was to evaluate the effect of male ageing on male pheromone release and mating success of *Ceratitis capitata* (Wiedemann). The effects of male ageing on mating were evaluated on five and 21 d-old males by assessing their mating success (males chosen by a female for copulation) and the amount of males releasing the sex pheromone. The mating success was evaluated by using several ratios of young to older males by increasing the number of older males:young males from 1:1 to 5:1. The mating success of the 1:1 ratio was also evaluated in field cages. The evaluation of the mating success (in the 1:1 ratio) showed a clear preference of the females for young males. Sex pheromone emission was much more common on young than older males. Even in cases where older males were more abundant (ratios 2:1 and 3:1), females still chose the young males. However, females could not distinguish young from older males in ratios of 4:1 or 5:1. Our data indicate that the ageing of *C. capitata* males has a considerable negative effect on their reproductive success, especially if they are found in a proportion any lower than 3:1.

**KEY WORDS:** Fruit fly, sex behavior

**RESUMO** - O objetivo deste estudo foi avaliar o efeito da senescência no sucesso de cópula e na secreção de feromônio sexual por machos de *Ceratitis capitata* (Wiedemann). O efeito do envelhecimento do macho sobre o acasalamento foi analisado utilizando-se machos com cinco e 21 dias de idade, através do seu sucesso de cópula (escolha dos machos pela fêmea para cópula) e pela quantidade de machos que emitiram feromônio sexual. O sucesso de cópula foi avaliado através de várias proporções de machos jovens em relação a machos velhos pelo aumento do número de machos velhos:machos jovens de 1:1 até 5:1. O sucesso de cópula na proporção de 1:1 também foi avaliado em gaiola de campo. A avaliação do sucesso de cópula (na proporção 1:1) demonstrou clara preferência das fêmeas pelos machos jovens. A emissão de feromônio sexual foi mais comum em machos jovens do que em machos velhos. Mesmo em casos onde os machos velhos foram mais abundantes (proporções 2:1 e 3:1), as fêmeas continuaram escolhendo os machos jovens. Entretanto, as fêmeas não distinguiram mais os machos jovens em relação aos machos velhos nas proporções 4:1 ou 5:1. Os resultados indicam que o envelhecimento dos machos de *C. capitata* tem considerável efeito negativo sobre seu sucesso reprodutivo, especialmente se eles são encontrados em proporção menor do que 3:1.

**PALAVRAS-CHAVE:** Mosca-das-frutas, comportamento sexual

A mosca do Mediterrâneo, *Ceratitis capitata* (Wiedemann), é uma das pragas mais prejudiciais da fruticultura mundial (Metcalf 1995). No processo de acasalamento dessa espécie, machos disputam entre si a preferência da fêmea (Whittier *et al* 1992, Kaspi *et al* 2000), formando uma arena de

acasalamento (sistema tipo *lek*), onde machos aglomerados defendem certo território com o único objetivo de copular (Hoglund & Alatalo 1995, Shelly & Whittier 1997). Uma das vantagens para a evolução desse tipo de sistema seria a possibilidade de a fêmea comparar machos adjacentes,

reduzindo custos em buscar parceiros sexuais (Thornhill & Alcock 1983). Em *C. capitata*, os *leks* contêm entre dois e 10 machos, os quais liberam uma gota de feromônio sexual a partir de suas respectivas glândulas anais eversíveis (Flath *et al* 1993, Eberhard 1999). O sucesso de cópula de um macho de *C. capitata* depende da sua presença no *lek* e, posteriormente, de sua escolha pela fêmea (Kaspi *et al* 2000).

Uma das técnicas mais utilizadas no controle de *C. capitata* é a técnica do inseto estéril (TIE), a qual consiste na liberação de milhões de machos estéreis para competir pela fecundação de fêmeas com machos selvagens (Hendrichs *et al* 2002). Para que essa técnica tenha sucesso, é preciso que machos estéreis participem de *leks* com machos selvagens, ou formem seus próprios *leks*, atraíam as fêmeas selvagens, cortejem, copulem e inseminem as mesmas (Hendrichs *et al* 2002).

Vários estudos têm sido realizados com relação à influência do tamanho e da alimentação na fase adulta de machos de *C. capitata* sobre seu sucesso de cópula (Blay & Yuval 1997, Shelly *et al* 2002, Yuval *et al* 2002, Maor *et al* 2004). A interação dos efeitos da alimentação e da idade no sucesso de cópula e na longevidade de machos de *C. capitata* (Papadopoulos *et al* 1998, Kaspi & Yuval 2000, Maor *et al* 2004), bem como a influência da reprodução na longevidade (Liedo *et al* 2002), também têm sido temas bastante abordados. Porém, são escassos os estudos em nossas condições que investiguem a influência da idade, isoladamente de outros fatores, no sucesso de cópula de machos de *C. capitata*. Talvez isso ocorra porque os machos de *C. capitata* têm um curto período de pré-cópula (Liedo *et al* 2002) e menor longevidade (Plácido-Silva *et al* 2006), quando comparados a outros Tephritidae, como *Anastrepha* (Aluja 1994, Joachim-Bravo *et al* 2003).

Para o maior sucesso de técnicas de controle dessas pragas agrícolas, como a técnica do inseto estéril, é fundamental que os machos estéreis liberados apresentem idade ideal para a cópula (Abila *et al* 2003). Trabalhos de marcação e recaptura demonstraram que machos estéreis de *C. capitata* podem sobreviver por vários dias após liberação (Wong *et al* 1982, Plant & Cunningham 1991). Assim, estudos que abordem o papel da senescência no sucesso de cópula dos mesmos são relevantes para determinar o período de atividade sexual após a liberação dos machos e também para verificar se a maior sobrevivência no campo reflete em sucesso reprodutivo. Este trabalho teve por objetivo avaliar se a senescência possui efeito negativo no sucesso de cópula de machos de *C. capitata*.

## Material e Métodos

A população de *C. capitata* utilizada nos experimentos tem sido mantida em condições de laboratório, sem a introdução de moscas selvagens, desde 1980, seguindo método descrito por Zucoloto (1987). Aos imaturos foi oferecida dieta à base de farelo de soja e levedo de cerveja (Carvalho *et al* 1998) e aos adultos dieta à base de levedo de cerveja e sacarose (Zucoloto *et al* 1979). Após a emergência, os machos utilizados nos experimentos foram mantidos em gaiolas plásticas (16 x 11 x 10 cm) com densidade média de 50 indivíduos por gaiola, durante quatro ou 20 dias antes da realização do experimento, recebendo alimentação

semelhante àquela descrita anteriormente. As fêmeas foram mantidas nas mesmas condições por quatro dias antes da realização do experimento.

Os experimentos foram divididos em testes de escolha de parceiro sexual em laboratório, testes de emissão de feromônio em laboratório e testes de escolha de parceiro sexual em gaiola de campo. Ao final dos experimentos, todos os machos foram fixados para medição do tamanho da asa esquerda (distância entre a nervura R4+5 a m-cu) com auxílio de um estereomicroscópio munido de ocular micrométrica, como estimativa do tamanho do corpo (Zucoloto 1987). Apenas os experimentos realizados com adultos de tamanho semelhante foram mantidos, evitando-se variações decorrentes de diferenças quanto ao tamanho dos machos. Os experimentos em laboratório foram conduzidos em condições controladas (25-26°C; 70% UR), sendo os ensaios em gaiola de campo realizados em dias ensolarados, com temperaturas variando entre 26°C e 35°C e umidade relativa entre 63% a 82%.

**Efeito da idade na escolha do parceiro sexual em laboratório.** Nestes experimentos dois machos, marcados no notto com tinta atóxica, um com cinco dias (“jovem”) e outro com 21 dias de idade (“velho”), foram colocados juntamente com uma fêmea de cinco dias de idade em uma caixa plástica (10 x 5 cm) contendo dieta de adulto e água. A ocorrência de cópulas foi monitorada a cada cinco minutos, das 8:00h às 15:00h, durante dois dias consecutivos. A finalização dos experimentos ocorreu sempre às 15:00h de cada dia. Cada casal em cópula foi retirado e fixado em álcool 70% após a conclusão do experimento, para posterior registro do macho e medição do tamanho da asa. Foram feitas 100 repetições.

Experimentos semelhantes foram conduzidos variando-se a proporção de machos velhos em relação aos jovens, de 2:1 a 5:1, para se verificar a manutenção da preferência das fêmeas pelos adultos jovens, mesmo na presença de maior número de adultos velhos. Foram realizadas 30 repetições para cada uma das proporções estudadas.

**Efeito da idade na liberação de feromônio sexual.** As frequências de emissão de feromônio sexual entre machos de diferentes idades foram comparadas em experimentos realizados em gaiola de PVC (68 x 68 x 90 cm) revestida com tela, contendo abertura lateral para a manipulação e observação dos indivíduos. A gaiola continha uma muda de pitanga (*Eugenia uniflora*) com 60 cm de altura e 40 cm de raio de copa e pedaços de maçã (*Malus domestica*), dispostos nas extremidades dos galhos, como estimulantes. Quarenta machos, vinte para cada idade testada, previamente marcados, foram acondicionados na gaiola e monitorados quanto à emissão de feromônio por 1h (8:00h às 9:00h). Esse horário foi escolhido por ter sido considerado o período de pico de ocorrência de cópulas em experimentos preliminares. Cada macho que liberava a gota de feromônio era retirado para identificação e posterior medição do tamanho da asa. Após a finalização do experimento, os machos que não emitiram feromônio também foram fixados e medidos. Foram feitas cinco repetições.

**Escolha de parceiro sexual em gaiola de campo.** Foram

utilizadas gaiolas (230 x 150 x 230 cm) contendo uma muda de pitanga de aproximadamente 107 cm de altura e raio de copa em torno de 40 cm, com pedaços de maçã dispostos nas extremidades de seus galhos. Cem machos, 50 de cada idade testada, previamente marcados, foram liberados no interior da gaiola juntamente com 50 fêmeas de 5 d de idade. A ocorrência de cópulas foi monitorada a cada 5 min, das 8:00h às 13:00h. Cada casal em cópula foi retirado para identificação do macho e posterior medição do tamanho da asa. Sempre que um casal era retirado observava-se a origem do macho em cópula e retirava-se um macho do grupo oposto. Esse procedimento foi feito para manter sempre a proporção de machos com diferentes idades em 1:1. Foram realizadas cinco repetições.

**Análise estatística.** Os dados de escolha do parceiro sexual em laboratório foram analisados usando o teste de Qui-quadrado com auxílio do programa STATISTICA (data analysis software system), version 6 (StatSoft Inc. 2001). A frequência de cópulas esperada para cada tipo de macho (Esperado) utilizada em todos os testes de qui-quadrado foi calculada pela seguinte fórmula: Esperado =  $Nr/TM \times Mi$ , na qual “Nr” é número total de repetições, “TM” o número total de machos dentro de cada caixa experimental e “MI” número de machos do tipo em interesse dentro de cada caixa do experimento. Para análise dos dados de emissão de feromônio e de escolha de parceiro sexual em gaiola de campo, foi utilizado o teste t não-pareado, com o auxílio do programa GraphPad InStat version 3.00 (GraphPad Software, San Diego California USA). Comparações entre o tamanho das asas dos diferentes grupos de idades em cada experimento foram realizadas pelo teste t não-pareado.

## Resultados

**Escolha de parceiro sexual em laboratório.** Nos experimentos de escolha da fêmea na proporção de machos 1:1 (“jovem” – 5 dias; “velho” – 21 dias), as fêmeas preferiram copular com os machos jovens (74) em relação aos machos velhos (26) ( $\chi^2 = 23,04$ ;  $gl = 1$ ;  $P < 0,001$ ). Nas demais proporções, as fêmeas mantiveram a preferência para copular com os machos jovens até a proporção de três machos velhos para cada macho jovem (2 velhos:1 jovem:  $\chi^2 = 9,60$ ;  $gl = 1$ ;  $P = 0,002$ ; 3 velhos:1 jovem:  $\chi^2 = 23,51$ ;  $gl = 1$ ;  $P < 0,001$ ). Nas demais proporções testadas 4:1 e 5:1, as fêmeas não exibiram preferência por nenhum dos dois grupos de machos (4:1 -  $\chi^2 = 0,20$ ;  $gl = 1$ ;  $P = 0,64$ ; 5:1 -  $\chi^2 = 0,24$ ;  $gl = 1$ ;  $P = 0,62$ ) (Fig 1).

Todos os machos utilizados apresentaram tamanho similar (estimado pela medida da asa) (teste t não-pareado: 1:1 –  $P = 0,40$ ; 2:1 –  $P = 0,13$ ; 3:1 –  $P = 0,31$ ; 4:1 –  $P = 0,08$ ; 5:1 –  $P = 0,90$ ).

**Liberção de feromônio sexual.** Machos jovens ( $17,4 \pm 2,07$ ) emitiram feromônio com frequência maior do que machos velhos ( $12,0 \pm 2,45$ ) (teste t não-pareado;  $P = 0,0055$ ). Machos dos diferentes grupos de idade testados apresentaram tamanho similar (teste t não-pareado: Gaiola 1 –  $P = 0,49$ ; Gaiola 2 –  $P = 0,13$ ; Gaiola 3 –  $P = 0,12$ ; Gaiola 4 –  $P = 0,12$ ; Gaiola 5 –  $P = 0,66$ ).

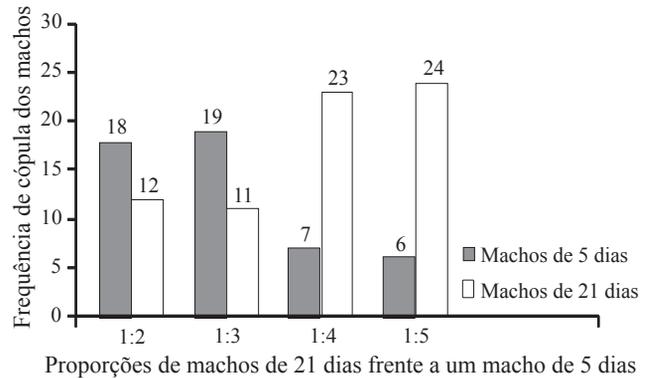


Fig 1 Capacidade de escolha da fêmea para copular com o macho novo (5 dias) frente a diversas proporções crescentes de machos velhos (21 dias). Os resultados representam o observado do número de cópula dos machos de cada grupo de idade em 30 repetições para cada proporção. Houve diferenças entre o observado e o esperado de cópulas dos machos com diferentes idades apenas nas proporções 1:2 ( $\chi^2 = 9,60$   $gl = 1$   $P = 0,001946$ ) e 1:3 ( $\chi^2 = 23,51$   $gl = 1$   $P = 0,00001$ ) Nessas proporções as fêmeas preferiram copular com os machos novos.

**Escolha de parceiro sexual em gaiola de campo.** Fêmeas preferiram copular com machos jovens ( $27,2 \pm 4,15$ ) em relação aos velhos ( $8,0 \pm 4,31$ ) (teste t não-pareado:  $P = 0,0001$ ), e os machos das diferentes idades testadas apresentaram tamanho similar (teste t não-pareado: Gaiola 1 –  $P = 0,87$  Gaiola 2 –  $P = 0,15$ ; Gaiola 3 –  $P = 0,44$ ; Gaiola 4 –  $P = 0,50$  (Gaiola 5 –  $P = 0,99$ )).

## Discussão

A senescência, que reduz a probabilidade de sobrevivência e fecundidade de animais devido à redução da atividade metabólica e fisiológica (Rose 1991, Partridge & Barton 1996, Burger *et al* 2007), parece ser um fator relevante e negativo no sucesso de cópula de machos de *C. capitata*. Inúmeros trabalhos analisam a senescência através de variáveis demográficas, tais como fecundidade e longevidade. Entretanto, características funcionais, como a diminuição do vigor muscular ou da função nervosa, diminuição ou perda de características relacionadas à resistência a desafios ambientais, como resposta do sistema imunológico, fome, dessecação, entre outras, também estão sujeitas à senescência. A resistência aos desafios ambientais para insetos declina com a senescência, aumentando em muito as taxas de mortalidade e reduzindo a fecundidade (Luckinbill *et al* 1984, Nghiem *et al* 2000, Boggs 2009).

Duas grandes linhas que tentam explicar o envelhecimento poderiam trazer possíveis esclarecimentos para o pouco sucesso de cópula dos machos velhos. A primeira linha seria a linha evolucionista do envelhecimento, a qual se fundamenta na teoria do acúmulo de mutações deletérias e nos efeitos antagônicos de genes pleiotrópicos baseados na idéia que genes relacionados a boas características evolutivas no início da vida de certos organismos tenham efeitos danosos no final de suas vidas (Charlesworth 2001, Partridge & Gems 2002, Hughes & Rose

2005). Uma série de estudos com *Drosophila melanogaster* (Meing) tem examinado evidências de acúmulo de mutações e efeitos de genes pleiotrópicos como causas da senescência e redução da capacidade reprodutiva (Mueller 1987, Hughes & Charlesworth 1994, Charlesworth & Hughes 1996).

A segunda linha que tenta explicar o envelhecimento, chamada de mecanicista, possui suas bases em estudos relacionados com estresses oxidativos, que geram os chamados radicais livres causando graves danos celulares (Hughes & Rose 2005). Outro aspecto da linha mecanicista são as falhas causadas por mutações em sinalizações celulares (Kenyon 2001) e restrição alimentar com consequente aumento de longevidade (Longo & Finch 2003). Restrições de dietas calóricas retardaram os efeitos da senescência em leveduras, nematódeos, moscas e mamíferos (Longo & Finch 2003).

Plácido-Silva *et al* (2006), utilizando machos da mesma linhagem dos empregados no presente trabalho, verificaram que, quando alimentados com proteína, os machos apresentaram longevidade média de 35 dias. Desse modo, os machos com 21 dias de idade utilizados neste trabalho já teriam percorrido aproximadamente 60% de seu tempo de vida em laboratório. Sendo assim, um conjunto de efeitos provenientes do envelhecimento podem estar atuando nos machos velhos (21 dias de idade), tornando-os incapazes de competirem em igualdade com os machos jovens (5 dias de idade) pela escolha das fêmeas para cópula.

Resultados semelhantes aos aqui apresentados foram encontrados por Liedo *et al* (2002), que notaram maior número de cópulas de machos de quatro dias de idade, comparados aos das demais idades.

Os dados de emissão de feromônio neste trabalho evidenciaram novamente a vantagem dos machos mais novos em relação aos mais velhos. O comportamento de corte dos machos de *C. capitata* tem estágios bem definidos. O primeiro deles é a emissão de feromônio de atração das fêmeas a longa distância (Calcagno *et al* 1999, Briceño & Eberhard 2000, Briceño *et al* 2002), sendo este um passo importante para o sucesso de cópula dos machos. Como a maior parte das cópulas observadas em todos os experimentos aqui realizados ocorreu na primeira hora de luz do dia, pode-se inferir que o maior sucesso de cópula dos machos de cinco dias de idade tenha decorrido do maior índice de emissão de feromônio dos mesmos nesse horário.

A síntese e emissão de feromônio sexual requerem alto investimento energético por parte dos machos de *C. capitata* (Warburg & Yuval 1996, Yuval *et al* 1998, Kaspi *et al* 2000). A energia utilizada na emissão de feromônio sexual é obtida, em parte, da dieta ingerida durante o período de pré-cópula (Landolt & Sivinski 1992). Essa enorme demanda de energia pode justificar o período de pré-cópula relativamente longo de alguns tefritídeos, como por exemplo, 20 dias, em *Anastrepha interrupta* Stone (Pereira *et al* 2007).

Lipídios e proteínas de reservas presentes em machos de *C. capitata* são utilizados como fonte de energia para participação em *leks*, emissão de feromônio, competição entre machos e cópula (Yuval *et al* 1998). Nestel *et al* 1986 sugerem que os lipídios de reserva dos machos de *C. capitata* possuem importante papel na regulação e produção de feromônio sexual. Warburg & Yuval (1996) evidenciaram que machos alimentados com proteína na fase adulta apresentaram menor

taxa de lipídios no corpo, copularam mais e participaram mais de *leks* emitindo feromônio, do que os privados de proteína. Os autores sugeriram que as reservas de lipídios dos machos alimentados com proteína seriam utilizadas nas atividades sexuais dos mesmos, o que justificaria a menor taxa de lipídios encontrada em seus corpos.

Levando-se em conta que os machos do presente trabalho receberam durante sua fase adulta dieta rica em proteína, e que o processo de emissão de feromônio ocorre mesmo sem a presença das fêmeas (Briceño & Eberhard 2002), pode-se inferir que machos com 21 dias de idade já tenham consumido boa parte de suas reservas pela emissão de feromônio desde o início de sua fase adulta, comprometendo assim a emissão tardia de feromônio. Nestel *et al* (1985) também demonstraram declínio natural, na taxa de lipídios durante o envelhecimento de machos de *C. capitata*. Além disso, os machos com 21 dias de idade utilizados neste trabalho foram armazenados juntamente com outros machos por esse período, e interações entre machos (que ocorrem mesmo antes da chegada da fêmea), tais como luta cabeça contra cabeça por território para emissão de feromônio, também têm altos custos energéticos (Thornhill & Alcock 1983). Gaskin *et al* (2002) demonstraram que a sobrevivência de machos de *C. capitata* diminui com o aumento da densidade devido ao gasto energético nas interações comportamentais entre eles.

Os dados relativos ao efeito da idade na emissão de feromônio do presente trabalho corroboram dados de Maor *et al* (2004) e Papadopoulos *et al* (1998), porém Kaspi & Yuval (2000), utilizando também uma linhagem de laboratório, não encontraram efeito da idade sobre a emissão de feromônio.

Nos experimentos que testaram a percepção da fêmea para copular com machos jovens frente às crescentes proporções de machos com 21 dias, as fêmeas conseguiram reconhecer e copular com o macho mais novo até na proporção de 1:3 (um macho jovem confrontado com três machos velhos).

Como os *leks* contêm entre dois e 10 machos (Flath *et al* 1993, Eberhard 1999), os experimentos de proporção poderiam simular *leks* de diferentes tamanhos. Nesse caso, uma fêmea teria a capacidade de percepção para copular com o macho de cinco dias em *leks* contendo até quatro machos, sendo um deles o macho de cinco dias de idade e os outros três machos de 21 dias. Pode-se considerar, por esses dados, que as fêmeas apresentam alto nível de discriminação da qualidade de machos. Além disso, esse tipo de experimento inédito pode dar uma idéia melhor sobre quais as características dos machos são mais relevantes para as fêmeas, ou seja, aquelas que elas conseguem discriminar mesmo quando mascaradas em um ambiente mais complexo. Estudos com formação de *leks* da mosca *Lutzomyia longipalpis* (Lutz & Neiva) demonstraram que as fêmeas foram capazes de reconhecer e rejeitar os machos mais velhos para cópula (Jones *et al* 2000).

Ressalta-se que os resultados de testes realizados em laboratório na proporção 1:1 tiveram completa correspondência com os dos testes efetuados em gaiola de campo, o que demonstra a eficiência dos primeiros para a avaliação de aspectos do comportamento reprodutivo, mesmo em ambiente artificial.

Apesar de este trabalho não examinar os eventos após o início da cópula, como a transferência de esperma do macho

para a espermateca da fêmea, outros trabalhos demonstraram que a probabilidade de transferência de esperma de machos estéreis de *C. capitata*, com subsequente armazenamento de esperma pelas fêmeas em suas espermatecas, decai com o aumento da idade dos machos (Taylor *et al* 2001). Tal fato tem consequência na probabilidade de recópula da fêmea, já que estudos indicaram que existe uma relação negativa entre a quantidade de esperma estocado na espermateca das fêmeas e a recópula das mesmas (Miyatake *et al* 1999, Mossinson & Yuval 2003). Desse modo, seriam interessantes experimentos futuros analisando o efeito da idade dos machos na recópula de fêmeas, pois caso a taxa de recópula aumente após copula com machos velhos, isso poderia ser prejudicial ao completo sucesso da técnica do inseto estéril. Dados da literatura têm indicado que fêmeas selvagens podem copular com machos estéreis (Liedo *et al* 2002), porém apresentam grande capacidade de recópula com qualquer outro macho, inclusive um selvagem (Mossinson & Yuval 2003, Vera *et al* 2003).

Os estudos de senescência em laboratório com grupos como insetos, os quais possuem altas taxas de mortalidade extrínseca (ex., predação), são muitas vezes questionáveis, pois devido a essas altas taxas de mortalidade na natureza, quase nenhum indivíduo apresentaria efeitos da senescência (Keller & Genoud 1997). Entretanto, os efeitos da senescência podem atuar na natureza, mesmo em grupos com altas taxas de mortalidade extrínseca, como verificado para a mosca *Protophila litigata* (Bonduriansky) (Bonduriansky & Brassil 2002).

Alguns trabalhos de marcação e recaptura demonstraram que machos estéreis podem sobreviver, em alguns casos, por muitos dias após a sua liberação em campo (Wong *et al* 1982, Plant & Cunningham 1991). Porém, como os resultados do presente trabalho indicam que a senescência tem efeito negativo no sucesso de cópula dos machos criados em laboratório, a questão se os machos estéreis são ou não mais longevos assume menor relevância para a técnica do macho estéril do que seu sucesso de cópula nos primeiros dias após a liberação.

### Agradecimentos

Agradecemos à Fapesb (Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado da Bahia) pelo apoio financeiro para realização deste trabalho, sob número do contrato APR0001/2006; e pela bolsa concedida ao primeiro autor, sob o número de contrato BOL0266/2005.

### Referências

- Abila P P, Kiendrebeogo M, Mutika G N, Parker A G, Robinson A S (2003) The effect of age on the mating competitiveness of male *Glossina fuscipes* and *G. palpalis*. *J Insec Scien* 3:13- 21.
- Aluja M (1994) Bionomics and management of *Anastrepha*. *Annu Rev Entomol* 39: 155-178.
- Blay S, Yuval B (1997) Nutritional correlates to reproductive success of male Mediterranean fruit flies. *Anim Behav* 54: 59-66.
- Boggs C L (2009) Understanding insect life histories and senescence through a resource allocation lens. *Functional Ecology* 23 : 27-37.
- Bonduriansky R, Brassil C E (2002) Rapid and costly ageing in wild male flies: short-lived insects surprisingly still suffer senescence under natural conditions. *Nature* 420: 377.
- Briceño R D, Eberhard W G (2000) Male wing positions during courtship by Mediterranean fruit flies (*Ceratitidis capitata*) (Diptera: Tephritidae). *J Kans Entomol Soc* 73: 111-115.
- Briceño R D, Eberhard W G (2002) Courtship in the medfly, *Ceratitidis capitata*, includes tactile stimulation with the male's arista. *Entomol Exp Appl* 102: 221-228
- Briceño R D, Eberhad W G, Vilardi J C, Liedo P (2002) Variation in the intermittent buzzing songs of male medflies (Diptera: Tephritidae: *Ceratitidis capitata*) associated with geography, mass-rearing, and courtship success. *Fla Entomol* 85: 32-40.
- Burger J M S, Hwangbo D S, Corby-Harris V, Promislow D E L (2007) The functional costs and benefits of dietary restriction in *Drosophila*. *Aging Cell* 6: 63-71.
- Calcagno G, Vera M T, Manso F, Lux S, Norry F, Munyiri N, Vilardi J C (1999) Courtship behavior of wild and mass-rearing Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae) males from Argentina. *J Econ Entomol* 92: 373-379.
- Carvalho R S, Nascimento A S, Matrangolo W J (1998) Metodologia de criação do parasitóide exótico *Diachasmimorpha longicaudata* (Hymenoptera: Braconidae, visando estudos em laboratório e em campo. *Circular Técnica EMBRAPA*, n. 30, 16p.
- Charlesworth B (1980) Evolution in age-structured population, 2nd edition. Cambridge, Cambridge University Press, 237p.
- Charlesworth B (2001) Patterns of age-specific means and genetic variations of mortality rates predicted by the mutation-accumulation theory of aging. *J Theor Biol* 210:47-65.
- Charlesworth B, Hughes K A (1996) Age-specific inbreeding depression and components of genetic variance in relation to the evolution of senescence. *Proc Natl Acad Sci USA* 93: 6140-6145.
- Eberhard W G (1999) Sexual behavior and sexual selection in the medfly, *Ceratitidis capitata*, p.459-489. In Aluja M, Norrbom A (eds) Fruit flies (Tephritidae): phylogeny and evolution of behavior. Boca Raton, CRC Press, 490p.
- Flath R A, Jang E B, Light D M, Mon R T, Carvalho L, Binder R G, John J O (1993) Volatile pheromonal emissions from the male Mediterranean fruit fly: effects of fly age and time of day. *J Agric Food Chem* 41: 830-837.
- Gaskin T, Futerman P, Chapman T (2002) Increase density and male-male interactions reduce male longevity in the medfly, *Ceratitidis capitata*. *Anim Behav* 63: 121-129.
- Hendrichs J, Robinson A S, Cayol J P, Enkerlin W (2002) Medfly area wide sterile insect technique programmes for prevention, suppression or eradication: the importance of mating behavior studies. *Fla Entomol* 85: 1-13.
- Höglund J, Alatalo R (1995) Leks. Princeton, Princeton University Press, 248p.

- Hughes K A, Charlesworth B (1994) A genetic analysis of senescence in *Drosophila*. *Nature* 367: 64-66.
- Hughes K A, Rose M R (2005) Evolutionary and mechanistic theories of aging. *Annu Rev Entomol* 50: 421-45.
- Joachim-Bravo I S, Magalhães T C, Silva-Neto A M, Guimarães A N, Nascimento A S (2003) Longevity and fecundity of four species of *Anastrepha* (Diptera: Tephritidae). *Neotrop Entomol* 32:543-549.
- Jones T M, Balmford A, Quinell R J (2000) Adaptive female choice for middle-aged mates in a lekking sandfly. *Proc R Soc Lond B Biol Sci* 267: 681-686.
- Kaspi R, Taylor P W, Yuval B (2000) Diet and size influence sexual advertisement and copulatory success of males in Mediterranean fruit fly leks. *Ecol Entomol* 25: 279-284.
- Kaspi R, Yuval B (2000) Post-teneral protein feeding improves sexual competitiveness but reduces longevity of mass reared sterile male Mediterranean fruit flies. *Ann Entomol Soc Am* 93: 949-955.
- Keller L, Genoud M (1997) Extraordinary lifespans in ants: a test of evolutionary theories of ageing. *Nature* 389: 958-960.
- Kenyon C (2001) A conserved regulatory system for aging. *Cell* 105: 165-168.
- Landolt P, Sivinski J (1992) Effects of time of day, adult food, and host fruit on incidence of calling by male Caribbean fruit flies (Diptera: Tephritidae). *Environ Entomol* 21: 382-387.
- Liedo P, Leon E, Barrios M I, Valle-Mora J F, Ibarra G (2002) Effect of age on the mating propensity of the Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae). *Fla Entomol* 85:94-101.
- Longo V D, Finch C E (2003) Evolutionary medicine: from dwarf model systems to healthy centenarians? *Science* 299:1342-46.
- Luckinbill L S, Arking R, Clare M J, Cirocco W C, Buck S A (1984) Selection for delayed senescence in *Drosophila melanogaster*. *Evolution* 38: 996-1003.
- Maor M, Kamensky B, Shloush S, Yuval B (2004) Effects of post-teneral diet on foraging success of sterile male Mediterranean fruit flies (Diptera: Tephritidae). *Entomol Exp Appl* 110: 225-230.
- Metcalf R E (1995) Biography of the medfly, p.43-48. In Morse J G, Metcalf R L, Carrey J R, Dowell R V (eds) *The Mediterranean fruit fly in California: defining critical research*. Riverside, Coll Nat Agric Sci, Univ CA, 318p.
- Miyatake T, Chapman T, Partridge L (1999) Mating-induced inhibition of remating in female Mediterranean fruit flies *Ceratitits capitata*. *J Insect Physiol* 45:1021-1028.
- Mossinson S, Yuval B (2003) Regulation of sexual receptivity of female Mediterranean fruit flies: old hypotheses revisited and a new synthesis proposed. *J Insect Physiol* 49: 561-567.
- Mueller L D (1987) Evolution of accelerated senescence in laboratory populations of *Drosophila*. *Proc Natl Acad Sci* 84: 1974-1977.
- Nestel D, Galun R, Friedman S (1985) Long-term regulation of sucrose intake by the adult Mediterranean fruit fly, *Ceratitits Capitata* (Wiedmann). *J Insect Physiol* 131: 533-536.
- Nestel D, Galun R, Friedman S (1986) Balance energetico en el adulto irradiado de *Ceratitits capitata* (Wied.) (Diptera: Tephritidae). *Folia Entomol Mex* 70: 75-85.
- Nghiem D, Gibbs A G, Rose M R, Bradley T J (2000) Postponed aging and desiccation resistance in *Drosophila melanogaster*. *Exp Gerontol* 35: 957-969.
- Papadopoulos N T, Katsoyannos B I, Kouloussis N A, Economopoulos A P, Carrey J R (1998) Effect of adult age, food, and time of day on sexual calling incidence of wild and mass reared *Ceratitits capitata* males. *Entomol Exp Appl* 89: 175-182.
- Partridge L, Barton N H (1996) On measuring the rate of ageing. *Proc Roy Soc Lon B*. 263: 1365-1371.
- Partridge L, Gems D (2002) Mechanisms of aging: public or private? *Nat Rev Genet* 3:165-175.
- Pereira R, Steck G J, Varona E, Sivinski J (2007) Biology and natural history of *Anastrepha interrupta* (Diptera: Tephritidae). *Fla Entomol* 90: 389-391
- Plácido-Silva M C, Silva-Neto A M, Zucoloto F S, Joachim-Bravo I S (2006) Effects of different protein Concentrations on longevity and feeding behavior of two adult populations of *Ceratitits capitata* Wiedemenn (Diptera: Tephritidae). *Neotrop Entomol* 35: 747-752.
- Plant R E, Cunningham R T (1991) Analyses of the dispersal of sterile Mediterranean fruit flies (Diptera: Tephritidae) released from a point source. *Environ Entomol* 20: 1493-1503.
- Rose M R (1991) *Evolutionary biology of aging*. New York, Oxford University Press, 238p.
- Shelly T E, Kennelly S S, McInnis D O (2002) Effect of adult diet on signaling activity, mate attraction, and mating success in male Mediterranean fruit flies (Diptera: Tephritidae). *Fla Entomol* 85: 150-155.
- Shelly T E, Whittier T S (1997) Lek behaviour of insects, p.273-293. In Crespi B, Choe J C (eds) *The evolution of mating systems in insects and Arachnids*. Cambridge, Cambridge Press, 443p.
- Taylor P, Kaspi R, Mossinson S, Yuval B (2001) Age-dependent insemination success of sterile Mediterranean fruit flies. *Entomol Exp Appl* 98: 27-33.
- Thornhill R, Alcock J (1983) *The evolution of insect mating systems*. Cambridge, Harvard University Press, 547p.
- Vera M T, Cladera J L, Calcagno G, Vilardi J C, Mcinnis D O, Stolar E, Segura D, Marty N P, Krsticevic F, Cendra P G, Rodriguero M, Barborini K, Heer T, Allinghi A, Bonpland G, Hansen L, Segade G (2003) Remating of wild *Ceratitits capitata* (Diptera: Tephritidae) females in field cages. *Ann Entomol Soc Am* 96: 563-570.
- Warburg M S, Yuval B (1996) Effects of diet and activity on lipid levels of adult Mediterranean fruit flies. *Physiol Entomol* 21: 151-158.
- Whittier T S, Kaneshiro K Y, Prescott L D (1992) Mating behavior of Mediterranean fruit flies (Diptera: Tephritidae) in a natural environment. *Ann Entomol Soc Am*. 85: 214-218.
- Wong T T Y, Whitehand L C, Kobayashi R M, Ohinata K, Tanaka N, Harris E J (1982) Mediterranean fruit fly: dispersal of wild

- and irradiated and untreated laboratory-reared males. Environ Entomol 11: 339-343.
- Yuval B, Kaspi R, Field SA, Blay S, Taylor P (2002) Effects of post-teneral nutrition on reproductive success of male Mediterranean fruit flies (Diptera: Tephritidae). Fla Entomol 85: 165-170.
- Yuval B, Kaspi R, Sholmit S, Warburg M S (1998) Nutritional reserves regulates male participation in Mediterranean fruit fly leks. Ecol Entomol 23: 211-215.
- Zucoloto F S (1987) Feeding habits of *Ceratitis capitata*: can larvae recognize a nutritional effective diet? J. Insect Physiol Oxford. 33: 349-353.
- Zucoloto F S, Puschel S, Message C M (1979) Valor nutritivo de algumas dietas artificiais para *Anastrepha obliqua* (Diptera: Tephritidae). Bol Zool 4: 75-80.

Received 20/II/08. Accepted 12/V/09.

---