



UNIVERSIDADE FEDERAL DA BAHIA  
INSTITUTO DE BIOLOGIA

CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

**RESPOSTAS COMPORTAMENTAIS DAS FÊMEAS À CORTE DOS  
MACHOS DAS ESPÉCIES *ANASTREPHA FRATERCULUS*,  
*ANASTREPHA OBLIQUA* E *CERATITIS CAPITATA* (DIPTERA:  
TEPHRITIDAE)**

BIANCA MENDES DE ALMEIDA

Trabalho de Conclusão de Curso  
apresentado ao Instituto de Biologia da  
Universidade Federal da Bahia como  
exigência para obtenção do grau de Bacharel  
em Ciências Biológicas

Salvador, BA

2023

**BIANCA MENDES DE ALMEIDA**

**RESPOSTAS COMPORTAMENTAIS DAS FÊMEAS À CORTE DOS  
MACHOS DAS ESPÉCIES *ANASTREPHA FRATERCULUS*,  
*ANASTREPHA OBLIQUA* E *CERATITIS CAPITATA* (DIPTERA:  
TEPHRITIDAE)**

Data da defesa:

**Banca Examinadora**

---

Prof. Dra. Iara Sordi Joachim-Bravo  
Universidade Federal da Bahia  
Orientadora

---

Dra. Alzira Kelly de Jesus Passos  
Universidade Federal da Bahia

---

Dr. Antonio Souza do Nascimento  
Embrapa Mandioca e Fruticultura Tropical, Cruz das Almas, BA

## RESUMO

As moscas-das-frutas pertencentes à família Tephritidae são insetos-praga que causam prejuízos significativos à fruticultura em vários países. Técnicas de controle desses insetos que sejam mais sustentáveis e ambientalmente amigáveis são relevantes na atualidade e envolvem o uso de predadores, parasitóides, iscas tóxicas, controle comportamental, machos estéreis, dentre outros métodos. Na Técnica do Inseto Estéril (TIE), o conhecimento sobre o comportamento sexual é essencial, uma vez que, machos estéreis são liberados em campo e competem com os selvagens pela aceitação das fêmeas. Essas possuem papel importante no sucesso da cópula, por meio da discriminação que elas fazem dos machos, avaliando suas características físicas e seus rituais de corte. Este estudo foca na descrição e avaliação das respostas comportamentais de fêmeas durante a corte dos machos de três espécies de moscas-das-frutas: *Anastrepha fraterculus*, *Anastrepha obliqua* e *Ceratitis capitata*. Foram realizadas descrições detalhadas dos comportamentos das fêmeas e avaliadas as frequências e as sequências das unidades comportamentais das fêmeas de cada espécie, em resposta à corte dos machos. As observações foram realizadas com auxílio de filmagem em condições controladas em laboratório. Cada espécie estudada apresentou um conjunto específico de unidades comportamentais que contribuíram para o seu sucesso de acasalamento. Algumas delas, como por exemplo CO e AL nas três espécies se destacam nesta contribuição. Em *A. fraterculus* (*Contact* e *Oviscape in stationary*); em *A. obliqua* (*Aligment*, *Falling*, *Contact*, *Oviscape in stationary* e *Elevation oviscape*) e em *C. capitata* (*Contact*, *Oviscape in stationary*, *Falling* e *Fanning*). Também foi observado que a unidade comportamental *Aceptance mating* (AC-MT) ocorre antes da cópula (*Mating*) nas três espécies. As frequências dos comportamentos são distintas nas espécies estudadas, apesar das frequências de *A. fraterculus* e *A. obliqua* terem apresentado ser mais próximas, do que a de *C. capitata*, provavelmente devido a maior proximidade filogenética. Os resultados deste estudo também mostraram que fêmeas de moscas-das-frutas possuem um padrão comportamental complexo durante o cortejo dos machos, o que é tão importante para o sucesso acasalamento quanto o comportamento de corte dos machos. Uma vez que a interação macho-fêmea possibilita o sucesso do acasalamento.

**Palavras-chave:** comportamento sexual, moscas-das-frutas, interação macho-fêmea, corte.

## ABSTRACT

Fruit flies belonging to the Tephritidae family are insect pests that cause damage to fruit cultivation in several countries. Techniques to control these insects that are more sustainable and environmentally friendly are relevant in the present and involve the use of predators, parasitoids, toxic baits, behavioral control, sterile males, among other methods. In the Sterile Insect Technique (TIE), knowledge about sexual behavior is essential, since sterile males are released into the field and compete with wild ones for the tolerance of females. These have an important role in the success of copulation, through the discrimination they make of males, evaluating their physical characteristics and their courtship rituals. This study focuses on the description and evaluation of the behavioral responses of females during courtship of males of three species of fruit flies: *Anastrepha fraterculus*, *Anastrepha obliqua* and *Ceratitis capitata*. Detailed descriptions of female behaviors were made and the frequencies and sequences of behavioral units of females of each species were evaluated in response to male courtship. The observations were carried out with the aid of filming under controlled conditions in the laboratory. The results indicated that different behaviors contributed more to the mating success of the different species. In *A. fraterculus* (Contact and Oviscape in stationary); in *A. obliqua* (Alignment, Falling, Contact, Oviscape in stationary and Elevation oviscape) and in *C. capitata* (Contact, Oviscape in stationary, Falling and Fanning). It was also observed that the AC-MT behavioral unit occurs before mating in the three species. The frequencies of behaviors are different in the species studied, although the frequencies of *A. fraterculus* and *A. obliqua* proved to be closer than that of *C. capitata*, probably due to greater phylogenetic proximity. The results of this study also showed that female fruit flies have a complex behavioral pattern during male courtship, which may be as important for mating success as the male courtship ritual.

Keywords: sexual behavior, fruit flies, male-female interaction, courtship.

## AGRADECIMENTOS

À Universidade Federal da Bahia, por toda a estrutura e aprendizado adquiridos que levarei para minha vida profissional e pessoal.

À Pró-reitoria de Assuntos Estudantis (PROAE) e ao Partiu Estágio (Governo do Estado da Bahia), pela concessão de bolsas estudantis cruciais para a minha permanência na UFBA.

À minha orientadora, a Dra. Iara Sordi Joachim Bravo, por ter me acolhido em seu laboratório e por compartilhar seu conhecimento e experiência sobre moscas-das-frutas. Obrigada por acreditar no meu potencial!

Ao Me. Alexandre Araújo por todo o seu suporte a este trabalho. E também pelas alegrias e conselhos que compartilhamos desde que nos conhecemos. Você é uma grande inspiração como pesquisador e como pessoa!

À Ma. Lorena Peixoto por todo o apoio desde a minha chegada ao laboratório e pelos momentos de diversão, sabedoria e pelos conselhos valiosos.

À Luis Paulo Sacramento por todo o seu suporte a este trabalho. E também pelos bons momentos no dia a dia do laboratório.

À Dra. Kelly Roriz e as Mestras Inajara Viana e Amanda Amorim por compartilharem todo o seu conhecimento e experiência sobre o comportamento de moscas-das-frutas.

Aos meus pais, Nair Lima e Catarino Almeida e minha irmã, Bruna Almeida, por nunca me deixarem desistir dos meus sonhos e me manterem firme às adversidades da vida e por todo apoio do longo de toda a graduação.

A todos os meus amigos, amigas e professores que acompanharam antes mesmo de eu ser estudante de Ciências Biológicas na UFBA e também durante minha graduação.

À Deus que esteve presente nos momentos bons e árduos da minha jornada acadêmica. Ele sabe tudo o que vivenciei para chegar até este momento glorioso!

À toda equipe antiga e atual dos laboratórios LECI (UFBA), Entomologia e Moscas das frutas (CETAB) aos quais faço parte, inúmeras pessoas que formam/formaram a equipe que fizeram meus dias serem mais leves e divertidos e que ajudaram na criação dos insetos usados neste trabalho desde que comecei a fazer parte destes laboratórios.

Obrigada por tudo!

*“No futuro, mesmo se as minhas lágrimas caírem  
de novo*

*Apertarei os meus punhos e encararei o amanhã  
O sorriso que tinha sido esquecido, eu o terei de  
novo*

*Olhe para cima e caminhe para frente bravamente  
Minhas cicatrizes, eu vou mostrar todas*

*Isso não mudará o meu coração*

*Mesmo se eu estiver acabado*

*Mesmo se eu estiver chegando ao meu limite”*

*(Scars – Stray Kids)*

# ÍNDICE

RESUMO

ABSTRACT

AGRADECIMENTOS

ÍNDICE.....	(i)
ÍNDICE DAS FIGURAS.....	(ii)
ÍNDICE DAS TABELAS.....	(iii)
1. INTRODUÇÃO e REVISÃO BIBLIOGRÁFICA.....	11
2. OBJETIVOS.....	14
3. MATERIAIS E MÉTODOS.....	15
3.1. COLETA E MANUTENÇÃO DAS COLÔNIAS EM CONDIÇÕES DE LABORATÓRIO. ....	15
3.2. REGISTRO DOS COMPORTAMENTOS DAS FÊMEAS EM RESPOSTA À CORTE DOS MACHOS.....	15
3.3. ANÁLISE DOS VÍDEOS.....	16
3.4. ANÁLISE ESTATÍSTICA.....	17
4. RESULTADOS.....	18
4.1. ETOGRAMAS.....	18
4.2. SEQUÊNCIA COMPORTAMENTAL.....	22
5. DISCUSSÃO.....	29
6. CONCLUSÕES GERAIS.....	32
7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	33

## ÍNDICE DAS FIGURAS

Figura 1. a) Árvore probabilística comportamental (TGS) de *Ceratitis capitata* b) Árvore probabilística comportamental (TGS) de *Anastrepha obliqua*. c) Árvore probabilística comportamental (TGS) de *Anastrepha fraterculus*. As árvores foram geradas com as rotinas comportamentais de cada espécie. As setas indicam as rotinas comportamentais e a taxa em que ocorrência em uma unidade comportamental antecede outra. As unidades mais distantes do *Mating*, possuem menor taxa de ocorrência, o que indica que ocorreram menos durante o repertório comportamental. As informações em cinza claro destacam as unidades que mais contribuíram para o *Mating*.

Figura 2. a) Gráfico de barras mostrando a frequência absoluta das unidades comportamentais de fêmeas de três espécies de moscas-das-frutas em resposta a corte dos machos. a) *A. fraterculus*; b) *A. obliqua*; c) *C. capitata*. As letras diferentes, dentro de cada espécie, correspondem à diferença estatística.

## ÍNDICE DAS TABELAS

Tabela 1: Etograma das unidades comportamentais realizadas pelas fêmeas de *A. fraterculus* durante a corte do macho (\* indicam comportamentos adicionados durante as análises).

Tabela 2: Etograma das unidades comportamentais realizadas pelas fêmeas de *A. obliqua* durante a corte do macho (\* indicam comportamentos adicionados durante as análises).

Tabela 3: Etograma das unidades comportamentais realizadas pelas fêmeas de *C. capitata* durante a corte do macho (\* indicam comportamentos adicionados durante as análises)

## 1. INTRODUÇÃO e REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

Muitas espécies de moscas-das-frutas da família Tephritidae são consideradas pragas altamente prejudiciais para a fruticultura (Lemos *et al.*, 2017). Esses insetos, em sua fase larval, consomem a polpa dos frutos, tornando-os inviáveis ao consumo. Dessa forma, as moscas-das-frutas podem impedir exportações de frutas em todo o mundo, pois, muitos países possuem regulamentos de quarentena destinados a evitar introduções de pragas agrícolas, causando muitos prejuízos aos países exportadores de frutas. (Carvalho, 2000; Dick, Hendrichs, Robinson, 2005, Hendrichs *et al.*, 2002).

As espécies de moscas-das-frutas alvos deste estudo são a *Anastrepha fraterculus* (Wiedemann, 1830) e *Anastrepha obliqua* (Macquart) que possuem ampla ocorrência nas Américas (Stone, 1942) e a *Ceratitis capitata* que está presente em vários países africanos, e possui ampla distribuição no Oriente Médio, Europa, Américas e Austrália (Norrbon, 2008a, 2008b; Vera *et al.*, 2013; Weldon, 2020).

Estudos que visem ao controle desses insetos-praga com técnicas mais ambientalmente amigáveis se fazem necessários para diminuir os prejuízos ecológicos e à saúde humana, visto que, o controle normalmente é feito como uso de defensivos agrícolas. Existem técnicas de controle mais sustentáveis e que pretendem contribuir para diminuir o impacto do uso de agrotóxicos, como as práticas do Manejo Integrado de Pragas (MIP), que consistem em um conjunto de técnicas como o controle biológico, controle comportamental, monitoramento populacional, dentre outros (Carvalho *et al.*, 2000).

Uma das técnicas de controle que envolve a necessidade de conhecimento comportamental é a Técnica do Inseto Estéril (TIE), na qual, machos estéreis criados massalmente, devem competir com machos selvagens pelo acasalamento com as fêmeas selvagens, contribuindo assim para a diminuição das populações desses insetos em campo. (Dick, Hendrichs, Robinson, 2005; Hendrichs *et al.*, 2002; Rull *et al.*, 2013). Dessa forma, compreender os mecanismos que levam ao sucesso de acasalamento é importante para aprimorar essa prática de controle, uma vez que já se conhece o comportamento sexual dos machos, conhecer o comportamento das fêmeas pode ajudar criar melhores linhagens estéreis que sejam atrativas para as fêmeas e resultem em sucesso de acasalamento (Vilela e Kovaleski, 2000; Sugayama e Malavasi, 2000).

A escolha de parceiros ou seleção intersexual, é um tipo de seleção sexual que é compreendida por características consideradas “mais atraentes” que certos indivíduos possuem, por exemplo, machos com determinados traços tendem a ser mais escolhidos

como parceiros sexuais pelas fêmeas (Darwin, 1871). Estudos indicam que a seleção intersexual teria ajudado a desenvolver determinadas características físicas que os machos possuem, como serem maiores, mais fortes, terem plumas mais vistosas, dentre outros, fazendo com que estes machos tenham mais sucesso reprodutivo (Darwin, 1871; Sousa e Silva, 2011). Ter características atrativas para a fêmea pode aumentar as chances desse macho de acasalar e passar seus genes para a próxima geração. Logo, esses machos possuem maior vantagem na competição pelas fêmeas (Darwin, 1871; Dawkins, 1989; Ritchie, 2007; Sousa e Silva, 2011; Roriz, Japyassú, Joachim-Bravo, 2017). Sendo assim, o sucesso no acasalamento pode ser diferente de macho para macho e, isso também pode ser considerado como resultado da seleção sexual (Arita e Kaneshiro, 1989).

Estudos sobre o comportamento sexual dos Tephritidae em relação, revelam que o reconhecimento de parceiros está ligado ao comportamento de corte que as moscas-das-frutas realizam (Aluja *et al.*, 1993; Whittier *et al.*, 1994; Whitter e Kaneshiro 1995; Bosa *et al.*, 2016), por exemplo, o reconhecimento entre machos e fêmeas como possíveis parceiros sexuais e a escolha da fêmea de aceitar ou não acasalar com o macho (Darwin, 1871; Holland e Rice, 1998; Yamamoto e Volpato, 2011; Medeiros-Santana e Zucoloto, 2016).

As moscas-das-frutas possuem um ritual complexo de acasalamento que inclui uma agregação, chamada de *lek*. Nele os machos se reúnem em um pequeno grupo em uma planta hospedeira ou não, onde eles se exibem e competem entre si, realizando vários comportamentos a fim de chamar a atenção da fêmea para o acasalamento (Burk, 1983; Webb, Sivinski, Litzkow, 1984; Segura *et al.*, 2007). Esses comportamentos abrangem a exibição de sinais acústicos, visuais e/ ou químicos (feromônios) (Segura *et al.*, 2007). As fêmeas que são atraídas para o *lek* escolhem um dos machos do agrupamento para acasalar. A decisão é tomada avaliando-se as características físicas e comportamentais que os machos apresentam durante o cortejo (Andersson e Simmons, 2006; Burk, 1983; Segura *et al.*, 2007). Durante o cortejo, os sinais realizados pelos machos são considerados uma relação de estímulo e resposta entre macho e fêmea, e são apontados como uma parte importante do processo de aceitação e reconhecimento entre parceiros sexuais em potencial. Os estímulos e respostas que ocorrem durante o ritual de corte, sejam eles aceitos ou não pela fêmea, podem variar entre as espécies (Holland e Rice, 1998; Medeiros-Santana e Zucoloto, 2016; Whitter *et al.*, 1992; Whittier *et al.*, 1994).

Considerando que estudos sobre o comportamento sexual em determinadas espécies de moscas-das-frutas demonstraram que o cortejo é um dos elementos que

desempenha um papel crucial no êxito do acasalamento (Aluja *et al.*, 1993; Whittier *et al.*, 1994; Whitter e Kaneshiro 1995; Bosa *et al.*, 2016), saber mais sobre como funcionam os mecanismos de escolha da fêmea pode ajudar a entender melhor como funciona o processo de acasalamento. Até o momento, pouco se conhece sobre o comportamento da fêmea durante o ritual de acasalamento em interação com o macho durante a corte do mesmo e os trabalhos existentes apenas descrevem comportamentos pontuais. Por exemplo, Liimatainen *et al.*, (1997) descreveu para *C. capitata*, um comportamento chamado de *Approach* por (AP), no qual a fêmea anda com a intenção de se aproximar do macho. Outros trabalhos descreveram que as fêmeas de *C. capitata* fazem o movimento rítmico das asas, chamado de *Fanning* (FA) (Prokopy e Hendrichs, 1979; Liimatainen *et al.*, 1997).

Assim, entender mais sobre o comportamento desses insetos pode ajudar nas práticas de controle como na Técnica do Inseto Estéril (TIE), uma vez que, deseja-se que os machos estéreis tenham uma performance comportamental tão boa quanto os machos selvagens para assim conseguirem atrair e serem aceitos pelas fêmeas e terem sucesso no acasalamento (Pereira *et al.*, 2007).

Este estudo pretende conhecer mais acerca do comportamento das fêmeas durante a corte dos machos nas espécies *A. fraterculus*, *A. obliqua* e *C. capitata*, como também descrever e comparar a sequência e a frequência das unidades comportamentais das fêmeas que obtiveram sucesso de cópula, em cada uma das espécies.

## 2. OBJETIVOS

Descrever e avaliar o comportamento das fêmeas de *A. fraterculus*, *A. obliqua* e *C. capitata* durante a corte dos machos.

### 3. MATERIAL E MÉTODOS

#### 3.1. Manutenção das colônias em condições de laboratório

Os experimentos foram conduzidos com insetos mantidos no Laboratório de Ecologia Comportamental de Insetos (LECI), Instituto de Biologia, Universidade Federal da Bahia. Os adultos foram acondicionados em gaiolas teladas (32 × 21 × 19 cm) sob condições controladas (T = 25°C; h = 70±10%; fotófase: 12h), onde foram oferecidos água e dieta a base de proteína hidrolisada e açúcar (1:3) *ad libidum* (Silva Neto *et al.*, 2012), seguindo o protocolo da FAO/IAEA (Seibersdorf, Áustria) (Vera *et al.*, 2006).

Para a manutenção da colônia de *A. fraterculus*, os ovos foram coletados periodicamente através de um dispositivo de oviposição (Tanaka *et al.*, 1969; Nava *et al.*, 2019) e dispostos em uma placa contendo dieta a base de farinha de milho. As placas com larvas foram dispostas em bandejas por sete dias. As pupas foram coletadas e armazenadas em BOD até a emergência dos adultos, esses indivíduos eram de linhagens com gerações entre F99 a F102. Em *A. obliqua*, frutos de manga (*Mangifera indica* L.) foram oferecidas para oviposição de fêmeas sexualmente maduras. Os frutos infestados foram dispostos em bandejas plásticas com vermiculita e monitorados até os imaturos atingirem o estágio de pupa. As pupas foram acondicionadas em BOD até a emergência dos adultos, esses indivíduos eram de linhagens com gerações entre F50 a F64. Os ovos de *C. capitata* foram coletados e dispostos em placas de Petri contendo dieta à base de levedura (Carvalho *et al.*, 2000) e mantidas por até sete dias. As pupas foram condicionadas da mesma forma que as outras espécies, esses indivíduos eram de linhagens mantidas em laboratório há aproximadamente 20 anos.

#### 3.2. Registro dos comportamentos das fêmeas durante a corte dos machos

Os comportamentos foram registrados por meio de filmagens em que duas fêmeas e dois machos virgens foram colocados em caixas de vidro (9x7x9 cm). Uma folha de pitanga (*Eugenia uniflora* L.) foi inserida na gaiola para que os indivíduos pudessem usá-la como local para demonstrar comportamentos sexuais (Briceño *et al.*, 2007; Roriz *et al.*, 2018). O mesmo procedimento foi feito para cada uma das espécies utilizadas neste experimento (Roriz *et al.*, 2018 modificado). Foram utilizados indivíduos de *A. fraterculus*, *A. obliqua*, e *C. capitata* com idade de 13-18, 12-17 e 8-12 dias, respectivamente.

As filmagens foram feitas com câmeras (Geovision – GV-BX 200D-3, 2M, lente varifocal com 30 frames/s) colocadas em frente das caixas iluminadas por luz artificial de aproximadamente 1.686lx, simulando um ambiente o mais natural possível para que se obtivesse os comportamentos dos insetos (Norry, 1999). As imagens foram capturadas e gravadas com a ajuda do programa Eagle Vision Pro versão 4.1 e os vídeos foram salvos em formato AVI pelo programa Geo Vision 800. As filmagens foram realizadas de acordo com o horário que correspondente à atividade sexual dos machos. Para *A. obliqua* as filmagens ocorreram das 09h às 11h ou das 13h às 17h, para *C. capitata* das 08h às 12h e para *A. fraterculus* das 07h às 09h. Foram analisadas apenas as filmagens em que a corte do macho resultou em cópula. Foram feitas 20 réplicas para cada uma das três espécies estudadas. Das 20 réplicas, 10 foram selecionadas aleatoriamente para elaborar o etograma, e outras 10 foram usadas para analisar o comportamento que as fêmeas exibem durante a corte com o macho. Durante as análises, foi registrada a frequência absoluta de cada uma das unidades comportamentais.

### 3.3. Análise dos vídeos

A descrição dos comportamentos das fêmeas em resposta à corte dos machos foi elaborada com base nas observações das filmagens e com auxílio da literatura sobre o comportamento sexual de moscas-das-frutas. Para *A. fraterculus* foram usados como base etogramas já existentes para machos da mesma espécie de Gomez-Cendra *et al.*, (2011), Roriz *et al.*, (2018) e Cardoso (2021) (Tabela 1). Para *A. obliqua*, utilizou-se o etograma de Roriz *et al.*, (2018) para machos de *A. fraterculus*, por se tratar de um etograma para uma espécie do mesmo gênero e, também foi utilizado o etograma de (Lima, 2019) para machos de *A. obliqua* (Tabela 2). Para *C. capitata*, foi utilizada a descrição dos comportamentos de corte de machos da mesma espécie baseada nas descrições comportamentais de Prokopy e Hendrichs (1979) e Anjos-Duarte (2009), e no etograma de Custódio (2023), além do etograma para fêmeas de *C. capitata* de Liimatainen *et al.*, (1997) (Tabela 3). E também as descrições comportamentais de Morgante *et al.*, (1980) e Robacker e Hart (1985) foram usadas para as três espécies.

A sequência das unidades comportamentais foi obtida no software EthoSeq (Japyassú *et al.*, 2006), em que foram calculadas sequências probabilísticas de

comportamentos que se baseiam em Árvores Geradoras Mínimas (TGSs). O programa produz uma matriz de primeira ordem, e gera representações gráficas hierárquicas usando as árvores direcionadas (DiTree) com base na Teoria dos Grafos (Japyassú *et al.*, 2006; Roriz *et al.*, 2018). Foi utilizada a árvore que tinha a unidade “*Mating* – MT” como raiz, pois ela indica o sucesso de acasalamento. Posteriormente, os resultados obtidos foram apresentados em forma de mapas conceituais, através do programa CmapTools (Versão 6.04).

### 3.4. Análise estatística

A frequência absoluta das unidades comportamentais foi analisada através de um Modelo Linear Generalizado (GLM). A significância do modelo foi verificada através de um Type III Wald Chi-Square. O ajuste do modelo foi verificado através do pacote *hnp* (Moral *et al.*, 2017). Neste modelo, a unidade comportamental foi definida como variável explanatória, enquanto que, a frequência absoluta foi considerada como variável resposta. As comparações entre as unidades comportamentais foram realizadas através de um Teste de Tukey ( $\alpha = 0,05$ ). As análises estatísticas foram feitas no *software* R (Versão 4.2.1), usando os pacotes *emmeans* (Lenth *et al.*, 2019), *lsmeans* (Lenth *et al.*, 2019), *Plyr* (Wickham, 2011), *Rmisc* (Hope, 2013), *multcomp* (Hothorn *et al.*, 2008), *bbmle* (Bolker, 2017) e *multcompView* (Graves *et al.*, 2023).

## 4. RESULTADOS

### 4.1. Etograma

As unidades comportamentais observadas foram classificadas em diferentes categorias de acordo com os estudos de Roriz *et al.*, (2018). A descrição de todas as unidades comportamentais que as fêmeas realizaram durante a corte do macho neste estudo podem ser vistas nas tabelas 1, 2 e 3. As unidades foram divididas nas categorias a seguir: deslocamento de corpo (esta primeira categoria incluindo movimentos de limpeza do corpo); movimentação com abdômen; movimento ou posição das asas; comportamento agonístico; interação entre macho e fêmea e cópula. Em nosso estudo foram observadas e

descritas um total de 23 unidades comportamentais para fêmeas da espécie *A. fraterculus*, 23 unidades para *A. obliqua* e 18 unidades para *C. capitata*. Nas rotinas comportamentais que indicam o sucesso do cortejo "*Mating*" (MT) está a unidade comportamental "*Aceptance mating*" (AC-MT). Também, foram descritas unidades comportamentais que até o momento na literatura não há observação ou descrição clara de sua ocorrência em fêmeas das espécies estudadas, são elas: o *Marking* (MA), *Oviscape spin* (SO), *Spin wings* (SP-Wing), *Forced contact* (COF), *Oviscape in stationary* (OST), *Elevation oviscape* (EO) e o próprio *Aceptance mating* (AC-MT). Dos comportamentos observados, *Oviscape spin* (SO) foi observado apenas em *Anastrepha fraterculus*, *Elevation oviscape* (EO) apenas em *A. obliqua*, *Approach* (AP), *Head rocking* (HR) e *Fanning* (FA) apenas em *Ceratititis capitata*.

**Tabela 1:** Etograma das unidades comportamentais realizadas pelas fêmeas de *A. fraterculus* durante a corte do macho (\* indicam comportamentos adicionados durante as análises).

Categorias	Descrição dos comportamentos
Deslocamento do corpo	<b>ST</b> ( <i>stationary</i> ) - fêmea permanece parada, sem movimentar o corpo. As asas permanecem na posição <i>transversal</i> (QTR) a 45°, porém também podem estar na posição <i>transversal</i> (TR) ou <i>relaxadas</i> ( <i>Relax-AR</i> ) em relação ao seu corpo; parte proximal da asa voltada para baixo e a distal para cima (Gomez-Cendra <i>et al.</i> , 2011; Roriz <i>et al.</i> , 2018 modificados)
	<b>AB</b> ( <i>Abdomen movement</i> ): movimento do abdômen das fêmeas para cima e para baixo. As asas geralmente estão em posição <i>quase transversal</i> (QTR) a 45°, porém também podem estar na posição <i>transversal</i> (TR) ou <i>relaxadas</i> ( <i>Relax-AR</i> ). (Roriz <i>et al.</i> , 2018 modificado)
	<b>MO</b> ( <i>mobile</i> ) - fêmea caminhando enquanto está ou não sendo cortejada pelo macho. Normalmente, as asas ficam numa posição <i>quase transversal</i> (QTR) a 45° (Gomez-Cendra <i>et al.</i> , 2011 modificado)
	<b>FL</b> ( <i>flying</i> ) - fêmea realiza movimento de voo (Roriz <i>et al.</i> , 2018 modificado)
	* <b>FG</b> ( <i>falling</i> ) a fêmea cai durante voo, andando, durante a tentativa de cópula ou não (Cardoso, 2021 modificado)
	<b>OC</b> ( <i>oscillation</i> ) - fêmea anda lateralmente, fazendo arcos com o movimento do corpo de um lado para o outro. A cada movimento lateral da fêmea, ela faz o movimento da asa em <i>hamation</i> (HA) ou <i>enantion</i> (EN) (Gomez-Cendra <i>et al.</i> , 2011; Roriz <i>et al.</i> , 2018 modificado)
	* <b>MA</b> ( <i>marking</i> ) – fêmea toca em uma

	superfície qualquer com o ovipositor
Movimento ou posição das asas	<b>EN</b> ( <i>enantion</i> ) – a fêmea faz um movimento lento e simultâneo das asas para frente e para trás (o ângulo entre asas e corpo varia entre 0 e 90° (Robacker e Hart, 1985 modificado)
	<b>TR</b> ( <i>transversal</i> ) – fêmea permanece parada e asas ficam a 180° em relação ao centro do corpo (Gomez-Cendra <i>et al.</i> , 2011 modificado)
	<b>HA</b> ( <i>hamation</i> ) - movimento alternado e lento das asas, com o ângulo entre cada uma das asas e o corpo variando entre 0° e 90°, normalmente realizado enquanto as fêmeas estão paradas (Robacker e Hart, 1985 modificado)
	<b>AH 1</b> ( <i>arrowhead-1</i> ) - fêmea coloca as asas para trás, mantendo-as rígidas e perto de seu corpo. Ela pode movimentar ou não a sua probóscide para cima e para baixo. O corpo permanece em <i>stationary</i> (ST). Ocorre quando a fêmea se surpreende com algum movimento de outra fêmea ou do macho (Gomez-Cendra <i>et al.</i> , 2011; Roriz <i>et al.</i> , 2018 modificados)
	<b>AH 2</b> ( <i>arrowhead-2</i> ) - fêmea move suas asas rapidamente e alternativamente, esfregando-as contra seu abdômen; o ângulo máximo entre a asa e corpo é de 45° (Gomez-Cendra <i>et al.</i> , 2011; Roriz <i>et al.</i> , 2018 modificados)
Comportamento agonístico	<b>FI</b> ( <i>fight</i> ) - interação agressiva entre fêmeas ou entre macho e fêmea (Gomez-Cendra <i>et al.</i> , 2011 modificado)
	* <b>COF</b> ( <i>forced contact</i> ) - fêmea toca no macho, de forma forçada de interação, mas a interação não é aceita pelo macho
Limpeza	<b>GR</b> ( <i>grooming</i> ) - fêmea realizando o comportamento de limpeza do corpo com auxílio das patas, tocando as patas nas asas, tórax, cabeça, probóscide, antenas, ovipositor e abdômen (Roriz <i>et al.</i> , 2018 modificado)
	* <b>RU</b> ( <i>rubbing legs</i> ) - fêmea permanece parada em posição <i>stationary</i> (ST) e esfrega pares de patas umas nas outras, normalmente o primeiro e o último pares de patas (Cardoso, 2021 modificado)
Interação entre macho e fêmea	<b>AL</b> ( <i>alignment</i> ) - macho e fêmea se posicionam um em frente ao outro e geralmente próximos, em um ângulo de 180° olhando diretamente um para o outro (Roriz, 2018 modificado).

	<p><b>CO</b> (<i>contact</i>) - fêmea toca o macho com as pernas anteriores ou antenas antes do <i>attempt</i> (AT) do macho (Morgante <i>et al.</i>, 1980; Roriz <i>et al.</i>, 2018 modificados)</p>
	<p>* <b>OST</b> (<i>oviscape in stationary</i>) - ovipositor continua no lugar ou fêmea não deixa o macho levantar o ovipositor, mesmo após aceitar o macho a monte</p>
	<p>* <b>OS</b> (<i>oviscape spin</i>) - movimento da fêmea próximo ao macho. Ela anda em círculos ou em volta de si mesma <i>spin</i> (SP), com o ovipositor para baixo mostrando-se para o macho. Podendo realizá-lo em conjunto com <i>enation</i> (EN) ou <i>oscilation</i> (OC) (Cardoso, 2021 modificado)</p>
	<p>* <b>SP-Wing</b> (<i>spin wings</i>) - movimento da fêmea próximo ao macho. Ela anda em círculos ou em volta de si mesma. Podendo realizá-lo em conjunto com <i>arrowhead 2</i> (AH2) e ou com <i>hamation</i> (HA) ou <i>enation</i> (EN), sempre tentando mostrar ovipositor ao macho em posição normal (de repouso)</p>
	<p>* <b>AC-MT</b> (<i>acceptance mating</i>) - aceitação da tentativa de cópula ou cópula pela fêmea, fica parada enquanto <i>attempt</i> (AT) do macho</p>
Cópula	<p><b>MT</b> (<i>mating</i>) - macho e fêmea estão acasalando (Roriz <i>et al.</i>, 2018 modificado)</p>

**Tabela 2:** Etograma das unidades comportamentais realizadas pelas fêmeas de *A. obliqua* durante a corte do macho (\* indicam comportamentos adicionados durante as análises).

Categorias	Descrição dos comportamentos
Deslocamento do corpo	<p><b>ST</b> (<i>stationary</i>) - fêmea permanece parada, sem movimentar o corpo. As asas permanecem na posição <i>transversal</i> (QTR) a 45°, porém também podem estar na posição <i>transversal</i> (TR) ou <i>relaxadas</i> (<i>Relax-AR</i>) em relação ao seu corpo; parte proximal da asa voltada para baixo e a distal para cima (Gomez-Cendra <i>et al.</i>, 2011; Roriz <i>et al.</i>, 2018 modificados)</p>
	<p><b>AB</b> (<i>Abdomen movement</i>): movimento do abdômen das fêmeas para cima e para baixo. As asas geralmente estão em posição <i>quase transversal</i> (QTR) a 45°, porém também podem estar na posição <i>transversal</i> (TR) ou <i>relaxadas</i> (<i>Relax-AR</i>). (Roriz <i>et al.</i>, 2018 modificado)</p>
	<p><b>MO</b> (<i>mobile</i>) - fêmea caminhando enquanto está ou não sendo cortejada pelo macho. Normalmente, as asas ficam numa posição <i>quase transversal</i> (QTR) a 45° (Gomez-Cendra <i>et al.</i>, 2011 modificado)</p>

	<p><b>FL</b> (<i>flying</i>) - fêmea realiza movimento de voo (Roriz <i>et al.</i>, 2018 modificado)</p> <p>* <b>FG</b> (<i>falling</i>) a fêmea cai durante voo, andando, durante a tentativa de cópula ou não (Cardoso, 2021 modificado)</p> <p><b>OC</b> (<i>oscillation</i>) - fêmea anda lateralmente, fazendo arcos com o movimento do corpo de um lado para o outro. A cada movimento lateral da fêmea, ela faz o movimento da asa em <i>hamation</i> (HA) ou <i>enantion</i> (EN) (Gomez-Cendra <i>et al.</i>, 2011; Roriz <i>et al.</i>, 2018 modificado)</p> <p>* <b>MA</b> (<i>marking</i>) - fêmea toca em uma superfície qualquer com o ovipositor. Para fazer isso, ela abaixa o ovipositor que estava em posição normal em relação ao corpo, fazendo com que ele toque em uma superfície</p>
Movimento ou posição das asas	<p><b>EN</b> (<i>enantion</i>) – a fêmea faz um movimento lento e simultâneo das asas para frente e para trás (o ângulo entre asas e corpo varia entre 0 e 90°(Robacker e Hart, 1985 modificado)</p> <p><b>TR</b> (<i>transversal</i>)– fêmea permanece parada e asas ficam a 180° em relação ao centro do corpo (Gomez-Cendra <i>et al.</i>, 2011 modificado)</p> <p><b>HA</b> (<i>hamation</i>) - movimento alternado e lento das asas, com o ângulo entre cada uma das asas e o corpo variando entre 0° e 90°, normalmente realizado enquanto as fêmeas estão paradas (Robacker e Hart, 1985 modificado)</p> <p><b>AH 1</b> (<i>arrowhead-1</i>) - fêmea coloca as asas para trás, mantendo-as rígidas e perto de seu corpo. Ela pode movimentar ou não a sua probóscide para cima e para baixo. O corpo permanece em <i>stationary</i> (ST). Ocorre quando a fêmea se surpreende com algum movimento de outra fêmea ou do macho (Gomez-Cendra <i>et al.</i>, 2011; Roriz <i>et al.</i>, 2018 modificados)</p> <p><b>AH 2</b> (<i>arrowhead-2</i>) - fêmea move suas asas rapidamente e alternativamente, esfregando-as contra seu abdômen; o ângulo máximo entre a asa e corpo é de 45° (Gomez-Cendra <i>et al.</i>, 2011; Roriz <i>et al.</i>, 2018 modificados)</p>
Comportamento agonístico	<p><b>FI</b> (<i>fight</i>) - interação agressiva entre fêmeas ou entre macho e fêmea (Gomez-Cendra <i>et al.</i>, 2011 modificado)</p>
Limpeza	<p><b>GR</b> (<i>grooming</i>) - fêmea realizando o comportamento de limpeza do corpo com auxílio das patas, tocando as pernas nas asas, tórax, cabeça, probóscide, antenas, ovipositor e abdômen (Roriz <i>et al.</i>, 2018 modificado)</p> <p>* <b>RU</b> (<i>rubbing legs</i>) - fêmea permanece parada em posição <i>Stationary</i> (ST) e esfrega pares de</p>

	pernas umas nas outras, normalmente o primeiro e o último pares de pernas (Cardoso, 2021 modificado)
Interação entre macho e fêmea	<b>AL</b> ( <i>alignment</i> ) - macho e fêmea se posicionam um em frente ao outro e geralmente próximos, em um ângulo de 180° olhando diretamente um para o outro (Roriz, 2018 modificado).
	<b>CO</b> ( <i>contact</i> ) - fêmea toca o macho com as pernas anteriores ou antenas antes do <i>attempt</i> (AT) do macho (Morgante <i>et al.</i> , 1980; Roriz <i>et al.</i> , 2018 modificados)
	* <b>COF</b> ( <i>forced contact</i> ) - macho ou fêmea toca ou pula no outro, numa tentativa de cópula forçada, mas não é aceita por um deles
	* <b>OST</b> ( <i>oviscape in stationary</i> ) - ovipositor continua no lugar ou fêmea não deixa o macho levantar o ovipositor, mesmo após aceitar que o macho a monte
	* <b>EO</b> ( <i>elevation oviscape</i> ) – fêmea eleva o ovipositor durante a tentativa de cópula, sem a ajuda do macho. Normalmente o macho eleva o ovipositor com as patas
	* <b>SP-Wing</b> ( <i>spin wings</i> ) - movimento da fêmea próximo ao macho. Ela anda em círculos ou em volta de si mesma. Podendo realizá-lo em conjunto com <i>arrowhead 2</i> (AH2) e ou com <i>hamation</i> (HA) ou <i>enation</i> (EN), sempre tentando mostrar ovipositor ao macho em posição normal (de repouso)
	* <b>AC-MT</b> ( <i>acceptance mating</i> ) – aceitação da tentativa de cópula ou cópula pela fêmea, fica parada enquanto <i>attempt</i> (AT) do macho
Cópula	<b>MT</b> ( <i>mating</i> ) – macho e fêmea estão acasalando (Roriz <i>et al.</i> , 2018)

**Tabela 3:** Etograma das unidades comportamentais realizadas pelas fêmeas de *C. capitata* durante a corte do macho (\* indicam comportamentos adicionados durante as análises).

Categorias	Descrição dos comportamentos
Deslocamento do corpo	<b>ST</b> ( <i>stationary</i> ) - fêmea permanece parada, sem movimentar o corpo. As asas permanecem na posição <i>transversal</i> (QTR) a 45°, porém também podem estar na posição <i>transversal</i> (TR) ou <i>relaxadas</i> ( <i>Relax-AR</i> ) em relação ao seu corpo; parte proximal da asa voltada para baixo e a distal para cima (Gomez-Cendra <i>et al.</i> , 2011; Roriz <i>et al.</i> , 2018 modificados)

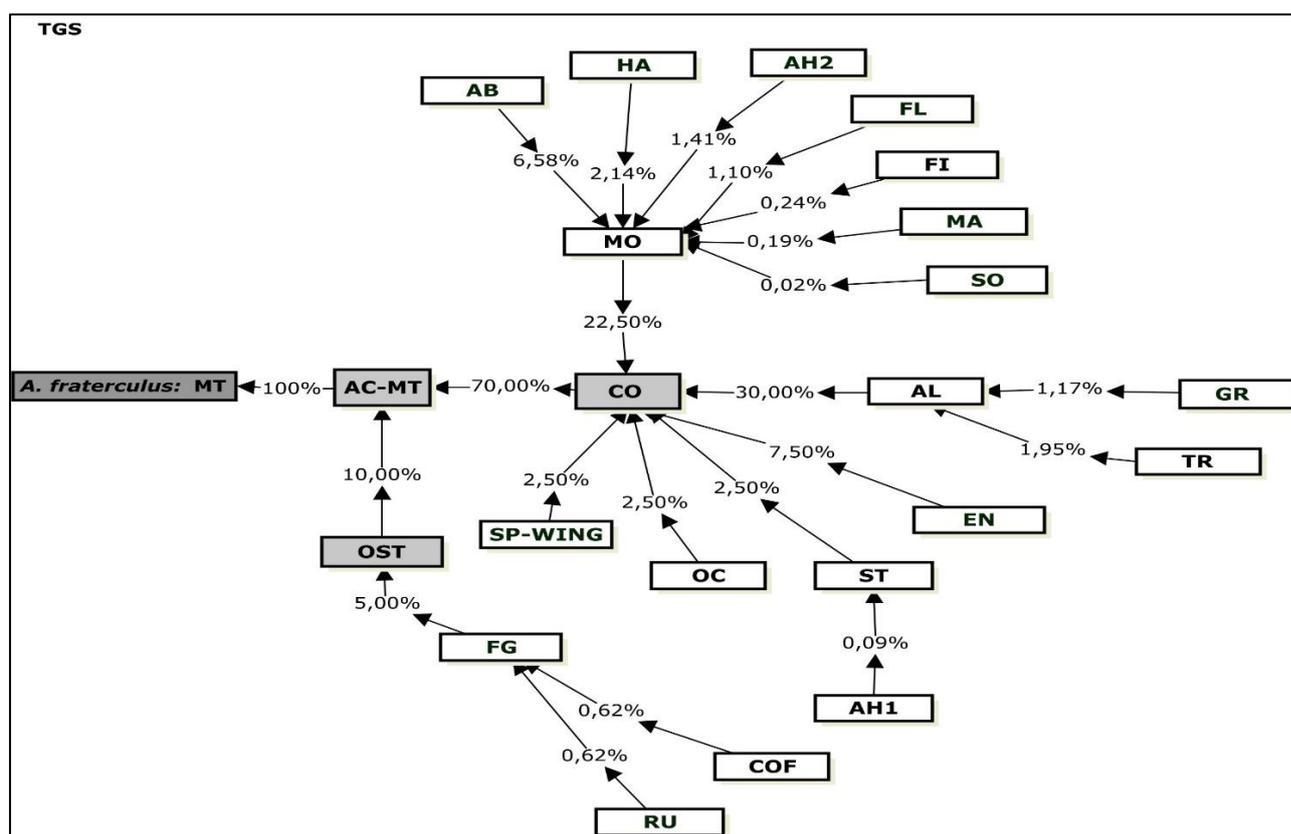
	<p><b>MO</b> (<i>mobile</i>) - fêmea caminhando enquanto está ou não sendo cortejada pelo macho. Normalmente, as asas ficam numa posição <i>quase transversal</i> (QTR) a 45° (Gomez-Cendra <i>et al.</i>, 2011 modificado)</p>
	<p><b>FL</b> (<i>flying</i>) - fêmea realiza movimento de voo (Roriz <i>et al.</i>, 2018 modificado)</p>
	<p>* <b>FG</b> (<i>falling</i>) a fêmea cai durante voo, andando, durante a tentativa de cópula ou não (Cardoso, 2021 modificado)</p>
	<p><b>OC</b> (<i>oscillation</i>) - fêmea anda lateralmente, fazendo arcos com o movimento do corpo de um lado para o outro. A cada movimento lateral da fêmea, ela faz o movimento da asa em <i>hamation</i> (HA) ou <i>enantion</i> (EN) (Gomez-Cendra <i>et al.</i>, 2011; Roriz <i>et al.</i>, 2018 modificado)</p>
	<p><b>AP</b> (<i>approach</i>) – fêmea anda com a intenção de se aproximar do macho (Liimatainen <i>et al.</i>, 1997)</p>
Movimento ou posição das asas	<p><b>EN</b> (<i>enantion</i>) – a fêmea faz um movimento lento e simultâneo das asas para frente e para trás (o ângulo entre asas e corpo varia entre 0 e 90° (Robacker e Hart, 1985 modificado)</p>
	<p><b>TR</b> (<i>transversal</i>) – fêmea permanece parada e asas ficam a 180° em relação ao centro do corpo (Gomez-Cendra <i>et al.</i>, 2011 modificado)</p>
	<p><b>HA</b> (<i>hamation</i>) - movimento alternado e lento das asas, com o ângulo entre cada uma das asas e o corpo variando entre 0° e 90°, normalmente realizado enquanto as fêmeas estão paradas (Robacker e Hart, 1985 modificado)</p>
	<p><b>FA</b> (<i>fanning</i>) – fêmea realiza movimento rápido e rítmico das asas (Prokopy e Hendrichs, 1979; Liimatainen <i>et al.</i>, 1997 modificados)</p>
Comportamento agonístico	<p><b>FI</b> (<i>fight</i>) – interação agressiva entre fêmeas ou entre macho e fêmea (Gomez-Cendra <i>et al.</i>, 2011 modificado)</p>
Limpeza	<p><b>GR</b> (<i>grooming</i>) - fêmea realizando o comportamento de limpeza do corpo com auxílio das patas, tocando as pernas nas asas, tórax, cabeça, probóscide, antenas, ovipositor e abdômen (Roriz <i>et al.</i>, 2018 modificado)</p>
	<p>* <b>RU</b> (<i>rubbing legs</i>) - fêmea permanece parada em posição <i>Stationary</i> (ST) e esfrega pares de pernas umas nas outras, normalmente o primeiro e o último pares de pernas (Cardoso,</p>

	2021 modificado)
Interação entre macho e fêmea	<b>AL</b> ( <i>alignment</i> ) - macho e fêmea se posicionam um em frente ao outro e geralmente próximos, em um ângulo de 180° olhando diretamente um para o outro (Roriz, 2018 modificado).
	<b>CO</b> ( <i>contact</i> ) – fêmea toca o macho com as pernas anteriores ou antenas antes do <i>attempt</i> (AT) do macho (Morgante <i>et al.</i> , 1980; Roriz <i>et al.</i> , 2018 modificados)
	* <b>COF</b> ( <i>forced contact</i> ) – macho ou fêmea toca ou pula no outro, numa tentativa de cópula forçada, mas não é aceita por um deles
	* <b>OST</b> ( <i>oviscape in stationary</i> ) - ovipositor continua no lugar ou fêmea não deixa o macho levantar o ovipositor, mesmo após aceitar que o macho a monte
	* <b>AC-MT</b> ( <i>acceptance mating</i> ) - aceitação da tentativa de cópula ou cópula pela fêmea, fica parada enquanto <i>attempt</i> (AT) do macho
	<b>HR</b> ( <i>head rocking</i> ) – ocorre quando a fêmea está perto do macho ou de outra fêmea, muitas vezes antes de brigar com outra fêmea (quando ocorre com uma fêmea, às vezes, ocorre enquanto ela ou o macho executa o <i>fanning</i> (FA) (Briceño e Eberhard, 1998 modificado)
Cópula	<b>MT</b> ( <i>mating</i> ) - macho e fêmea estão acasalando (Roriz <i>et al.</i> , 2018 modificado)

#### 4.2. Sequência comportamental

As sequências comportamentais das espécies estudadas demonstraram determinados padrões comportamentais das fêmeas exibidos durante o cortejo e que ajudaram contribuir para o sucesso do acasalamento. Para *A. fraterculus* a unidade comportamental *Acceptance mating* (AC-MT) também foi precedente ao *Mating* (MT) com o macho, em sua sequência comportamental. As unidades que mais precederam o *Acceptance mating* foram apenas duas: o *Contact* (CO 70,00%) e o *Oviscape in stationary* (OST 10,00%). As unidades comportamentais que mais contribuíram para a cópula foram: O *Contact* (CO), seguido de *Aligment* (AL 30,00%), *Mobile* (MO 22,50%) e *Oviscape in stationary* (OST). O *Contact* (CO) é precedido em altas taxas, por *Aligment* (AL) e o *Mobile* (MO). *Abdomen movement*, *Hamation*, *Arrowhead 2*, *Flying*, *Fight*, *Marking* e *Spin oviscape*

precederam o *mobile*, respectivamente, nas seguintes proporções: *Abdomen movement* (AB 6,58%), *Hamation* (HA 2,14%), *Arrowhead 2* (AH2 1,41%), *Flying* (FL 1,10%), *Fight* (FI 0,24%), *Marking* (MA 0,19%) e ao *Spin oviscapae* (SO 0,02%). O *Enation* (EN) ocorreu em uma porcentagem considerável de 7,50% quando precedeu o *Contact* e o *Falling* (FG) em 5,00% quando precedeu o *Oviscapae in stationary*. Os comportamentos que se seguem contribuíram pouco para a cópula: *Stationary* (ST 2,50%), *Ocilation* (OC 2,50%) e *Spin wing* (SP-WING 2,50, *Transversal* (TR 1,95%), *Grooming* (GR 1,17%), *Forced contact* (COF 0,62%), *Rubbing legs* (RU 0,62%), e *Arrowhead 1* (AH1 0,09%) (Figura 1c).



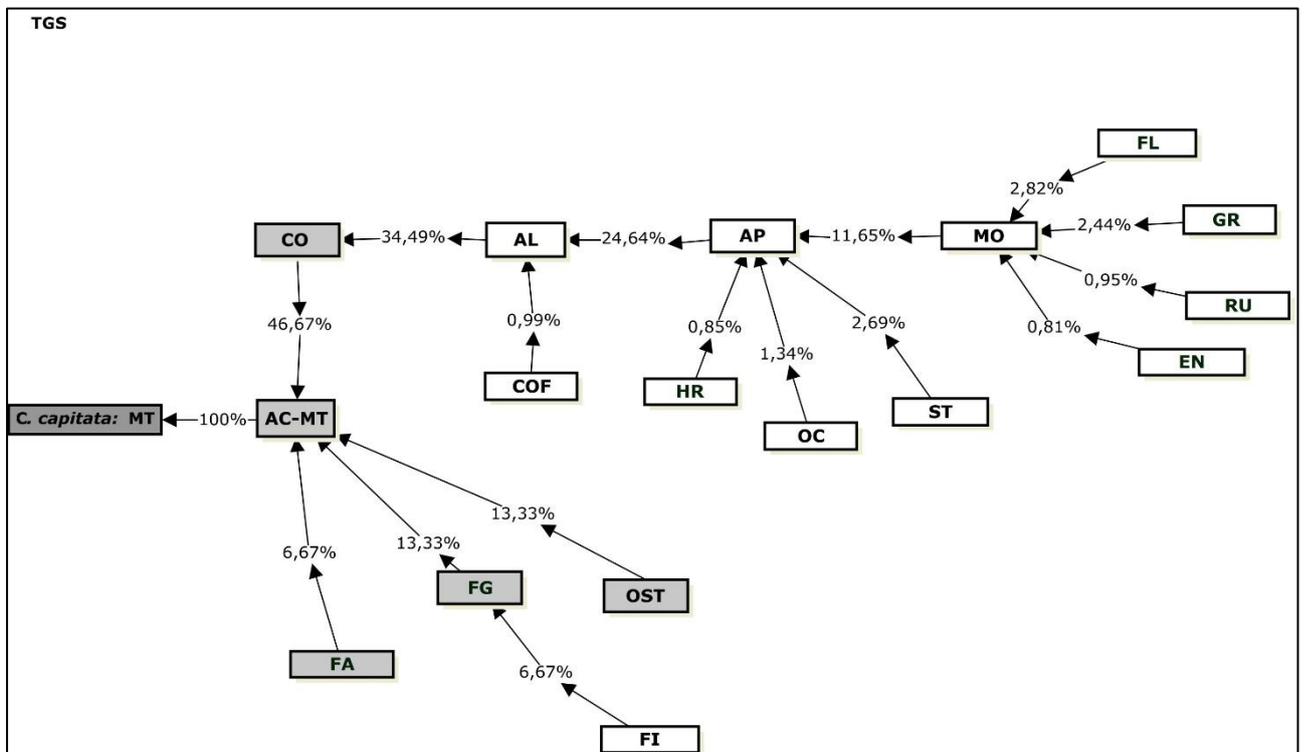
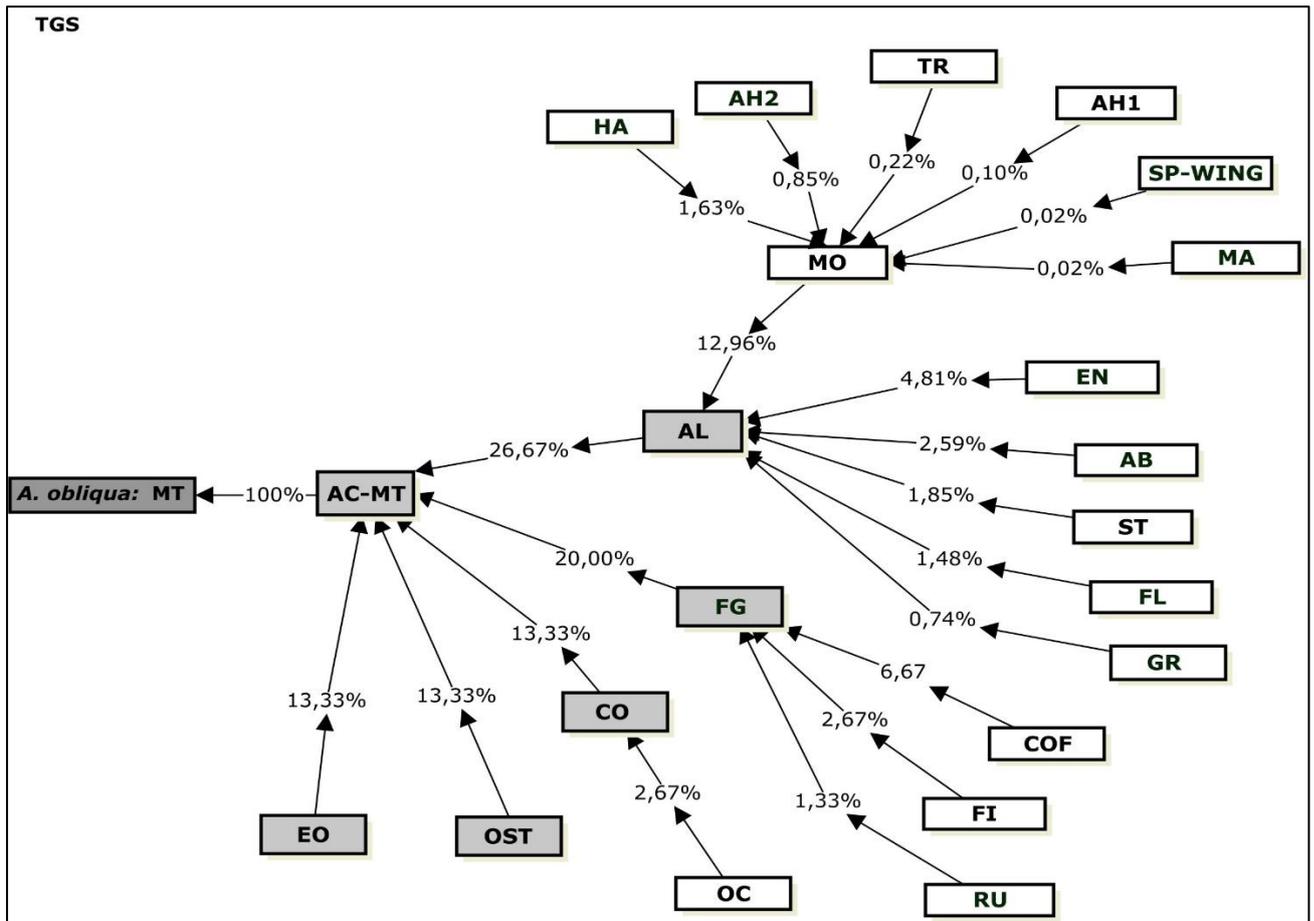


Figura 1. a) Árvore probabilística comportamental (TGS) de *Ceratitis capitata* b) Árvore probabilística comportamental (TGS) de *Anastrepha obliqua*. c) Árvore probabilística comportamental (TGS) de *Anastrepha*

*fraterculus*. As árvores foram geradas com as rotinas comportamentais de cada espécie. As setas indicam as rotinas comportamentais e a taxa em que ocorrência em uma unidade comportamental antecede outra. As unidades mais distantes do *Mating*, possuem menor taxa de ocorrência, o que indica que ocorreram menos durante o repertório comportamental. As informações em cinza claro destacam as unidades que mais contribuíram para o *Mating*.

A sequência comportamental de *A. obliqua* também apresentou o *Acceptance mating* (AC-MT) como precedente ao *Mating* (MT). As unidades que mais precederam o *Acceptance mating* foram cinco: o *Aligment* (AL 26,67%), *Falling* (FG 20,00%), *Contact* (CO 13,33%), *Oviscape in stationary* (OST) e *Elevation oviscape* (EO) ocorreram 13,33% das vezes. As unidades comportamentais que mais contribuíram para cópula foram: *Aligment* (AL), *Falling* (FG), *Contact* (CO), *Oviscape in stationary* (OST), *Elevation oviscape* (EO) e *Mobile* (MO 12,96%). O *Mobile* (MO) precedeu o *Aligment* e *Forced contact* (COF 6,67%). Os comportamentos a seguir contribuíram menos para a cópula: *Enation* (EN 4,81%), (*Fight* (FI 2,67%), *Ocilation* (OC 2,67%), *Abdomen movement* (AB 2,59%), *Stationary* (ST 1,85%), *Hamation* (HA 1,63%), *Flying* (FL 1,48%), *Rubbing legs* (RU 1,33%), *Arrowhead 2* (AH2 0,85%), *Grooming* (GR 0,74%), *Transversal* (TR 0,22%), *Arrowhead 1* (AH1 0,10%), *Spin wing* (SP-WING 0,02%) e *Marking* (MA 0,02%) (Figura 1b).

Para *C. capitata* apresentaram a unidade comportamental *Acceptance mating* (AC-MT) como precedente ao *Mating* (MT) com o macho. As unidades que mais precederam o *Acceptance mating* foram quatro: *Contact* (CO 46,67%), *Oviscape in stationary* (OST) e *Falling* (FG) em 13,33% das vezes e o *Fanning* (FA 6,67%). As unidades comportamentais das fêmeas de *C. capitata* que mais contribuíram para ocorrência de cópula foram: *Contact* (CO), *Aligment* (AL 34,49%), *Approach* (AP 24,64%), além dessas, as unidades *Oviscape in stationary* (OST) e *Falling* (FG). As unidades que mais precederam o *Contact* foram *Aligment* (AL 34,49%), *Approach* (AP 24,64%) e o *Mobile* (MO 11,65%). Os comportamentos a seguir menos contribuíram para a cópula: *Fight* (FI 6,67%), *Flying* (FL 2,82%), *Stationay* (ST 2,69%), *Grooming* (GR 2,44%), *Ocilation* (OC 1,34%), *Forced contact* (COF 0,99%), *Rubbing legs* (RU 0,95%), *Head rockin* (HR 0,85%) e *Enation* (EN 0,81%) (Figura 1a).

*A. fraterculus* não apresentou ocorrência das unidades comportamentais *Fanning* (FA) e *Head rocking* (HR) e *Elevation oviscape* (EO). *A. obliqua* não apresentou ocorrência das unidades comportamentais *Approach* (AP), *Fanning* (FA), *Head rocking* (HR), *Marking* (MA) e *Oviscape spin* (SO). *C. capitata* não apresentou ocorrência das unidades

comportamentais *Marking* (MA), *Elevation oviscape* (EO), *Arrowhead 1 e 2* (AH1 e AH2), *Abdomen movement* (AB), *Hamation* (HA), *Transversal* (TR), *Spin wing* (SP-WING) e *Spin oviscape* (SO). A unidade *Spin oviscape* ocorreu apenas em *A. fraterculus*. E *Elevation oviscape* (EO) ocorreu apenas em *A. obliqua*. *Approach* (AP), *Fanning* (FA) e *Head rocking* (HR) ocorreram apenas em *C. capitata*.

O GLM mostrou diferença significativa entre as frequências absolutas dos comportamentos executados por fêmeas de *A. fraterculus* ( $F = 19,74$ ,  $df = 22$ ,  $p < 0,0001$ ), *A. obliqua* ( $F = 22,73$ ,  $df = 22$ ,  $p < 0,0001$ ), e *C. capitata* ( $F = 14,92$ ,  $df = 16$ ,  $p < 0,0001$ ) em resposta à corte dos machos.

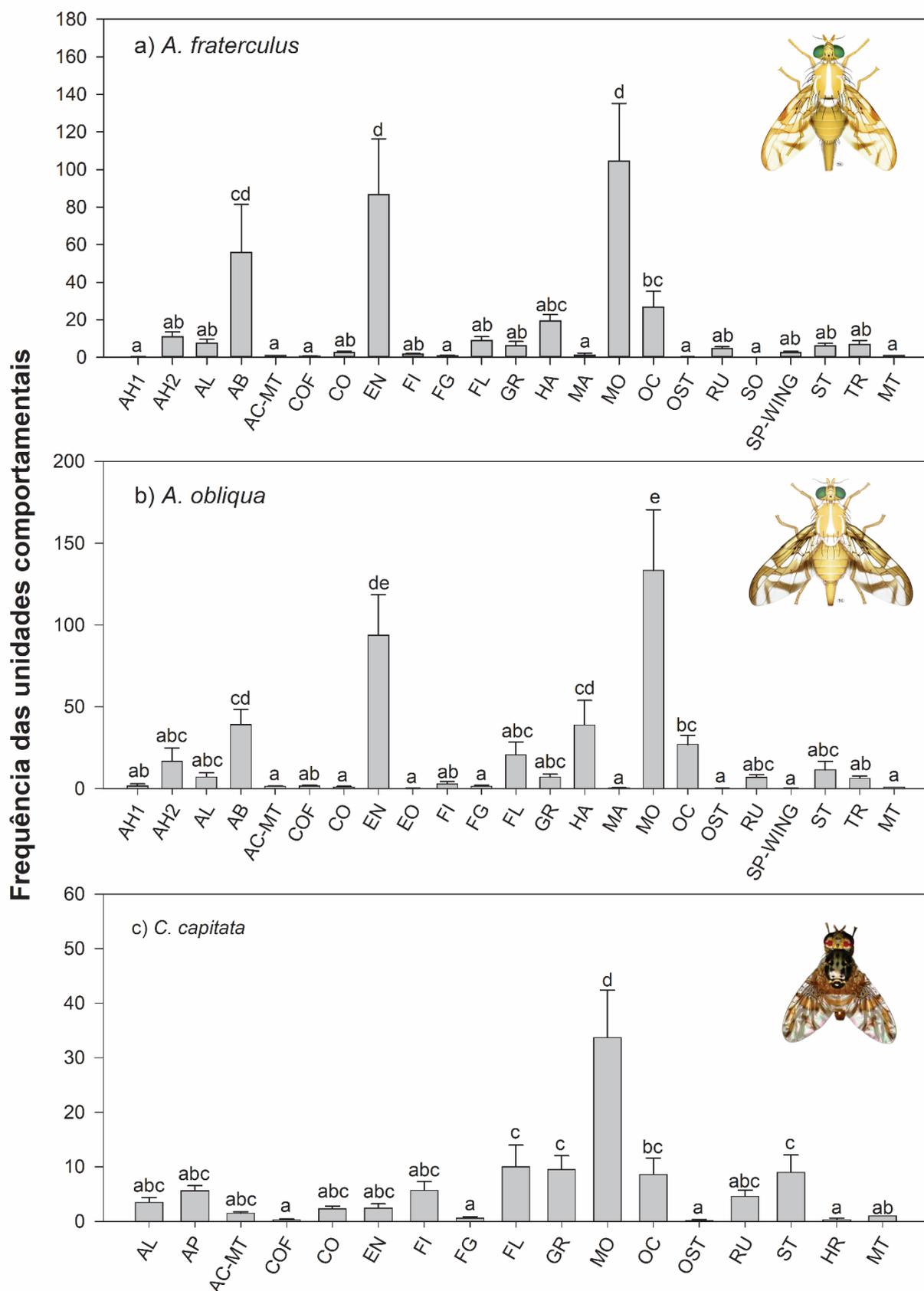


Figura 2. a) Gráfico de barras mostrando a frequência absoluta das unidades comportamentais de fêmeas de três espécies de moscas-das-frutas em resposta a corte dos machos. a) *A. fraterculus*; b) *A. obliqua*; c) *C. capitata*. As letras diferentes, dentro de cada espécie, correspondem à diferença estatística.

Na sequência comportamental de *A. fraterculus* destacaram-se como as mais frequentes as unidades *Mobile* (MO = 1046), seguido de *Enation* (EN = 866), *Abdomen movement* (AB = 560), *Oscillation* (OC = 267), *Hamation* (HA = 195), *Arrowhead 2* (AH2 = 110) e *Flying* (FL = 89). Em *A. obliqua* as unidades mais frequentes foram: *Movement* (MO = 1334), seguido de *Enation* (EN = 936), *Abdomen movement* (AB = 391), *Hamation* (HA = 389), *Oscillation* (OC = 270), *Flying* (FL = 207), *Arrowhead 2* (AH2 = 167) e *Stationary* (ST = 115). *C. capitata*, destacaram-se como mais frequentes o *Mobile* (MO = 337), seguido de *Flying* (FL = 100), *Grooming* (GR = 95), *Stationary* (ST = 90), *Oscillation* (OC = 86), *Fight* (FI = 57) e *Approch* (AP = 56).

## 5. DISCUSSÃO

De forma geral, os resultados mostraram que as fêmeas de *A. fraterculus*, *A. obliqua* e *C. capitata* executam rotinas comportamentais em resposta à corte dos machos, sendo que alguns comportamentos foram encontrados com maior frequência durante o ritual da cópula. O estudo das sequências comportamentais das fêmeas mostrou que há diversas possibilidades de rotinas comportamentais durante o ritual de corte. Observamos que, assim como em alguns trabalhos sobre a corte de machos de moscas-das-frutas (Briceño e Eberhard 2002; Gomez Cendra *et al.*, 2012; Dukas e Scott 2015), nas fêmeas existem também unidades comportamentais que contribuem para o sucesso do acasalamento. Em nosso estudo, foi possível observar de forma indireta, que as fêmeas de *A. fraterculus*, *A. obliqua*, e *C. capitata* respondem diferentemente à corte dos machos. Em *A. fraterculus* os comportamentos que mais vezes foram associados a corte foram o *Contact* (CO), *Aligment* (AL), *Mobile* (MO) e *Oviscape in stationary*, em *A. obliqua* o *Aligment* (AL), *Contact* (CO), *Falling* (FG), *Mobile* (MO), *Oviscape in stationary* (OST) e *Elevation oviscape* (EO). Por fim, em *C. capitata* *Contact* (CO), *Aligment* (AL), *Approach* (AP), além dessas, as unidades *Oviscape in stationary* (OST) e *Falling* (FG).

Podemos destacar também que as unidades *Contact* (CO) e *Oviscape in stationary* (OST) estão presentes nas três espécies e que contribuem em taxas semelhantes para o sucesso de cópula, ambos os comportamentos fazem parte das interações entre das fêmeas com os machos.

Liimataien *et al.* (1997) observaram que as fêmeas de *C. capitata* realizam o *Approaching* (AP), descrito como o caminhar da fêmea próximo ao macho. Esta descrição

se assemelha ao comportamento descrito em nosso trabalho como *Mobile* para *A. fraterculus* e *A. obliqua*, mas difere por MO apresentar o caminhar da fêmea, independentemente da sua posição em relação ao macho.

Além do *Approaching*, o *Dropping* também já foi descrito em fêmeas de *C. capitata* (Liimatainen *et al.*, 1997). Este comportamento é relatado como a queda da fêmea no momento em que o macho realiza o cortejo. Em nosso trabalho nós observamos o *Falling* (Cardoso, 2019), que difere por FA ocorrer também quando a fêmea não está sendo cortejada.

O comportamento *Oviscape spin* observado em nosso estudo, é descrito como o movimento da fêmea próximo ao macho. Ela anda em círculos ou em volta de si mesma *spin* (SP) (Gomez-Cendra *et al.*, 2011), com o ovipositor para baixo mostrando-se para o macho. Podendo realizá-lo em conjunto com *enation* (EN) ou *oscillation* (OC). Em *A. striata*, foi observado um comportamento similar, que se difere de SO por que quando a fêmea está próxima do macho, começa a andar o circundando de forma lenta (Aluja *et al.*, 1993), e não há outros comportamentos sendo executados em conjunto. Além desses comportamentos, na literatura atual não há uma descrição detalhada dos comportamentos de fêmeas de *A. fraterculus*, *A. obliqua* e *C. capitata*.

Estas diferenças também foram encontradas em relação às frequências das unidades comportamentais, o que era esperado já que são espécies distintas. Porém, observamos também que nas unidades comportamentais com maior taxa de frequência, o MO e OC em *A. obliqua* e *C. capitata* ocorrem em taxas similares. Já o AB e EN ocorrem em taxas similares em *A. fraterculus* e *A. obliqua*.

As evidências relatadas acima demonstram que os comportamentos são mais semelhantes à medida que os insetos são mais próximos filogeneticamente. Em nosso estudo evidenciamos comportamentos em *C. capitata* que não estavam presentes nas duas espécies de *Anastrepha*. Este fator parece ser determinante no processo evolutivo, já que o não reconhecimento do parceiro pode ser responsável por gerar barreiras pré-zigóticas e determinar o destino evolutivo de linhagens biológicas (Roriz *et al.*, 2018). Levando em consideração que *Ceratitidis* e *Anastrepha* divergiram há muito tempo na evolução de Tephritidae (Korneyev *et al.*, 1999), estas diferenças comportamentais tendem a ser mais contundentes em relação as diferenças presentes entre as espécies de *Anastrepha*.

As árvores probabilísticas mostraram a presença de comportamentos diretamente associados ao sucesso de cópula sugerindo que as fêmeas desempenham um papel ativo ao executar uma série de comportamentos, que, provavelmente, servem de sinais aos

machos de que ela estaria propensa a cópula (Holland e Rice, 1998; Medeiros-Santana e Zucoloto, 2016; Whitter *et al.*, 1992; Whittier *et al.*, 1994).

Isso evidencia que a comunicação durante a corte de moscas-das-frutas é uma via dupla, em que o macho executa uma série de sinais químicos e comportamentais e a fêmea demonstra estar disponível ou não para a cópula. Por exemplo, o CO pode indicar que a fêmea está sinalizando ao macho que ela está preparada para a cópula. Em contrapartida, o OST, pode indicar que a fêmea não esteja pronta para iniciar a cópula, mesmo depois de aceitar que o macho a monte. Nesse caso, ela não deixa que ele movimente seu ovipositor para efetivar o acoplamento da terminália dele, fazendo com que não ocorra a cópula. A fêmea pode, também, manter o ovipositor estático e esperar que o macho o movimente para que ocorra a cópula.

Portanto, uma série de variáveis podem influenciar a resposta das fêmeas à corte dos machos. Neste sentido, a fêmea provavelmente seleciona machos que possuem características físicas, químicas e comportamentais que indiquem um maior fitness (Hendrichs *et al.*, 2002). Segundo Bachmann *et al.*, (2019), a escolha da fêmea pode envolver a seleção de caracteres no macho que indiquem maior longevidade e fecundidade, como o tamanho.

O conhecimento sobre o comportamento sexual de fêmeas de moscas-das-frutas é importante para compreender quais fatores podem ser melhorados para favorecer o sucesso de cópula em técnicas de controle destas pragas, como a Técnica do Inseto Estéril. Nesta técnica, os machos estéreis produzidos em laboratório devem ser capazes de vencer a competição com os machos selvagens e copular com as fêmeas no campo. Neste contexto, é importante que os machos sejam bons competidores e que eles possuam características que sejam atraentes para as fêmeas (Walder, 2000; Dick, Hencrichs, Robinson, 2005).

A partir dos resultados encontrados, sugerimos que as fêmeas exibem comportamentos que influenciam no sucesso do acasalamento, emitindo sinais comportamentais de que estão ou não aceitavam a cópula.

## 6. CONCLUSÕES GERAIS

Neste trabalho, buscamos descrever e avaliar o comportamento da fêmea durante a corte do macho das fêmeas de *A. fraterculus*, *A. obliqua* e *C. capitata* a corte dos machos. Os resultados obtidos apontam que as fêmeas dessas espécies de moscas-das-frutas possuem comportamentos relacionados ao sucesso de cópula assim como os machos de suas respectivas espécies e que esses comportamentos devem ser igualmente importantes para que esse sucesso ocorra, e elas também possuem comportamentos não diretamente ligados ao acasalamento e observamos que a frequência em que os alguns comportamentos ocorrem se diferem dentro destas espécies.

As fêmeas apresentam alguns comportamentos semelhantes ao que foram descritos aos machos dessas espécies, como por exemplo, o *Contact* (CO) (Morgante *et al.*, 1980; Roriz *et al.*, 2018 e *Mobile* (MO) (Gomez-Cendra *et al.*, 2011), evidenciando que as fêmeas também possuem um padrão comportamental complexo, embora menos complexos que o dos machos.

Trabalhos como este são importantes para aprimorar técnicas de controle, como a Técnica do Inseto Estéril que demanda conhecer bem a ecologia comportamental dos insetos para que a técnica possa ter maior chances de sucesso (Dick, Hencrichs, Robinson, 2005).

Também pode ser válido que no futuro se faça o mesmo experimento com machos e fêmeas selvagens para averiguar se eles seguem a mesma sequência e frequência de comportamentos que foram observadas nas fêmeas de laboratório. Existe o exemplo de Lima (2019) que observou diferenças no repertório comportamental de populações selvagens e de laboratório da espécie *A. obliqua*.

## 7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALUJA, M. et al. Basic Patterns of Behavior in Wild *Anastrepha striata* (Diptera: Tephritidae) Flies under Field-Cage Conditions. *Annals of the Entomological Society of America*, v. 86, n. 6, p. 776–793, 1 nov. 1993.
- ANDERSSON, M.; SIMMONS, L. W. Sexual selection and mate choice. *Trends in Ecology & Evolution*, v. 21, n. 6, p. 296–302, jun. 2006.
- DUARTE, C. S. A. Comportamento sexual de fêmeas de *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae): influência da idade e do tamanho na seleção de parceiros sexuais. Repositório Institucional da UFBA, 2009.
- ARITA, L. H.; KANESHIRO, K. Y. Sexual Selection and Lek Behavior in the Mediterranean Fruit Fly, *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae). *Pacific Science*, v. 43, n. 2, 1989.
- BACHMANN, G. E. et al. Mate choice confers direct benefits to females of *Anastrepha fraterculus* (Diptera: Tephritidae). *PLOS ONE*, v. 14, n. 6, p. e0214698, 14 jun. 2019.
- BOLKER, B. et al. Pacote R: bbmle. <<https://cran.r-project.org/web/packages/bbmle/index.html>>. Versão: 1.0.25, 2017.
- BOSA, C. F. et al. Sexual behavior and male volatile compounds in wild and mass-reared strains of the Mexican fruit fly *Anastrepha ludens* (Diptera: Tephritidae) held under different colony management regimes. ***Insect Science***, v. 23, n. 1, p. 105–116, fev. 2016.
- BRICEÑO, R. D.; EBERHARD, W. G. Medfly courtship duration: a sexually selected reaction norm changed by crowding. *Ethology Ecology & Evolution*, v. 10, n. 4, p. 369–382, out. 1998.
- BRICEÑO, D. et al. Courtship behavior of different wild strains of *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae). *Florida Entomologist*, v. 90, n. 1, p. 15–18, mar. 2007.
- BURK, T. Behavioral Ecology of Mating in the Caribbean Fruit Fly, *Anastrepha suspensa* (Loew) (Diptera: Tephritidae). ***The Florida Entomologist***, v. 66, n. 3, p. 330, set. 1983.
- CARDOSO, A. A. S. Universidade Federal da Bahia – UFBA, Programa de pós-graduação em ecologia: teoria, aplicação e valores mestrado em ecologia: **Interações sociais podem alterar o comportamento sexual de *Anastrepha fraterculus* (diptera: tephritidae)?** [s.l.: s.n., s.d.]. Disponível em: <[https://repositorio.ufba.br/bitstream/ri/34236/1/Dissertacao\\_Amanda\\_Cardoso.pdf](https://repositorio.ufba.br/bitstream/ri/34236/1/Dissertacao_Amanda_Cardoso.pdf)>. Acesso em: 20 jun. 2023.
- CARVALHO, R. S.; NASCIMENTO, Antonio Souza Do. Manejo Integrado de Pragas. In: ZUCCHI, Roberto Antônio; MALAVASI, Aldo. **Moscas-das-frutas de importância econômica no Brasil: conhecimento básico e aplicado**. Ribeirão Preto: Holos Editora LTDA-ME, 2000. Cap. 22. p. 169-173.
- DARWIN, C. A Origem do Homem e a Seleção Sexual. 1871. Tradução de Atílio Cancian; Eduardo Nunes Fonseca. Editora Hemus, 1982.

DAWKINS, M. S. Explicando o comportamento animal. Brasil, Manole LTDA, 1989. Cap. 10.

DUKAS, R.; SCOTT, A. Fruit fly courtship: The female perspective. **Current Zoology**, v. 61, n. 6, p. 1008–1014, 1 dez. 2015.

DYCK, V. A.; HENDRICHS, J.; ROBINSON, A. S. (EDS.). **Sterile insect technique: principles and practice in area-wide integrated pest management**. Dordrecht, Netherlands: Springer, 2005.

GOMEZ-CENDRA P, CALCAGNO G, BELLUSCIO L, VILARDI SJC. Male courtship behavior of the South American fruit fly, *Anastrepha fraterculus*, from an Argentinean laboratory Strain. **J Insect Science**. 11: 1-18, 2011.

GRAVES S, PIEPHO H, DORAI-RAJ, S. et al. Pacote R: \_multcompView: Visualizations of Paired Comparisons\_. <<https://CRAN.R-project.org/package=multcompView>>. Versão 0.1-9, 2023.

HENDRICHS, J.; FRANZ, G.; RENDON, P. Increased effectiveness and applicability of the sterile insect technique through male-only releases for control of Mediterranean fruit flies during fruiting seasons. **Journal of Applied Entomology**, v. 119, n. 1–5, p. 371–377, 12 jan. 1995.

HENDRICHS, J. et al. Medfly areawide Sterile Insect Technique programmes for prevention, suppression or eradication: the importance of mating behavior studies. **Florida Entomologist**, v. 85, n. 1, p. 1–13, mar. 2002.

HOLLAND, B.; RICE, W. R. Perspective: chase-away sexual selection: antagonistic seduction versus resistance. **Evolution**, v. 52, n. 1, p. 1–7, fev. 1998.

HOPE, R. M. Pacote R: Rmisc. <<https://CRAN.R-project.org/package=Rmisc>>. Version 1.5.1, 2013.

HOTHORN T, BRETZ F, WESTFALL P. Pacote R: multcomp. Simultaneous Inference in General Parametric Models. <<https://cran.r-project.org/web/packages/multcomp/index.html>>. *Biometrical Journal*, 50(3), 346–363, 2008.

JAPYASÚ, H. F. et al. EthoSeq: A tool for phylogenetic analysis and data mining in behavioral sequences. *Behavior Research Methods*, v. 38, n. 4, p. 549–556, nov. 2006.

KORNEYEV, V. A. Phylogenetic relationships among the families of the superfamily Tephritoidea. In: ALUJA, M., & NORRBOM, A. L. **Fruit flies (Tephritidae): Phylogeny and evolution of behavior**. Flórida: CRC Press LLC. 1999. Cap. 16(944), p. 3-22.

LEMONS, L. D. N. et al. Species of *Anastrepha* (Diptera: Tephritidae), Their Host Plants, and Parasitoids in Small Fruit Production Areas in the State of Amapá, Brazil. **Florida Entomologist**, v. 100, n. 2, p. 403–410, jun. 2017.

LENTH, R. V. et al. Pacote R: emmeans. R Core Team. *\_R: A Language and Environment for Statistical Computing\_*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <<https://www.R-project.org/>>. 2023.

LENTH, R. V. et al. Pacote R: lsmeans. R Core Team. *\_R: A Language and Environment for Statistical Computing\_*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <<https://www.R-project.org/>>. 2023.

LIIMATAINEN, J.; HOIKKALA, A.; SHELLY, T. Courtship Behavior in *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae) Comparison of Wild and Mass-Reared Males. *Annals of the Entomological Society of America*, v. 90, n. 6, p. 836–843, 1 nov. 1997.

LIMA, I. V. G. Universidade Federal da Bahia – UFBA, Programa de pós-graduação em ecologia: teoria, aplicação e valores mestrado em ecologia. **Comportamento sexual em *Anastrepha obliqua* (Diptera: Tephritidae): a criação em laboratório pode influenciar no comportamento de corte dos machos e na preferência das fêmeas?**. 2019, Salvador.

MALAVASI, Aldo e MORGANTE, João Stenghel e ZUCCHI, Roberto Antônio. Biologia de "moscas-das-frutas" (Diptera, Tephritidae): I. listas de hospedeiros e ocorrência. *Revista Brasileira de Biologia*, v. 40, n. 1, p. 9-16, 1980.

MEDEIROS-SANTANA, L.; ZUCOLOTO, F. S. Sexual receptivity of *Anastrepha obliqua* (Diptera: Tephritidae) wild females affected by nutrition and egg load. **Entomological Science**, v. 19, n. 3, p. 233–238, jul. 2016.

MORAL, A. R. et al. Pacote R: hnp. < <https://cran.r-project.org/web/packages/hnp/hnp.pdf>>. Versão: 1.2.6, 2017.

NAVA, D. E. et al. Ingredientes Alternativos ao Gérmen de Trigo e Ágar em Dieta Artificial Visando o Desenvolvimento Larval de *Anastrepha fraterculus* (Diptera: Tephritidae). *Boletim de pesquisa e desenvolvimento-326*. p. 16, 2019.

NORRBOM, A., ***Anastrepha fraterculus* (South American fruit fly)**. 2008a. CABI. Disponível em: <https://doi.org/10.1079/cabicompendium.564>. Acesso em: 1 jul. 2023.

NORRBOM, A., ***Anastrepha obliqua* (West Indian fruit fly)**. 2008b. CABI. Disponível em: <https://doi.org/10.1079/cabicompendium.5659>. Acesso em: 1 jul. 2023.

NORRY, F. M. et al. Sexual Selection on Male Morphology Independent of Male-Male Competition in the Mediterranean Fruit Fly (Diptera: Tephritidae). *Annals of the Entomological Society of America*, v. 92, n. 4, p. 571–577, 1 jul. 1999.

PEREIRA, R. et al. Effect of acclimation to outdoor conditions on the sexual performance of mass-produced medflies (Diptera: Tephritidae). **Florida Entomologist**, v. 90, n. 1, p. 171–174, mar. 2007.

PROKOPY, R. J.; HENDRICHS, J. Mating Behavior of *Ceratitis capitata* on a Field-Caged Host Tree. *Annals of the Entomological Society of America*, v. 72, n. 5, p. 642–648, 15 set. 1979.

ROBACKER D.C; HART, W. Courtship and territoriality of laboratory-reared Mexican Fruit flies, *Anastrepha ludens* (Diptera:Tephritidae) in cages containing host and nonhost trees. **Ann Entomol Soc Am.** 78: 488-494, 1985.

RORIZ, A. K. P.; JAPYASSÚ, H. F.; JOACHIM-BRACO, I. S. Incipient speciation in the *Anastrepha fraterculus* cryptic species complex: reproductive compatibility between *A.* sp.1 aff. *fraterculus* and *A.* sp.3 aff. *fraterculus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. p. 1-12, 2017.

RORIZ, A. K. P. et al. Pheromone emission patterns and courtship sequences across distinct populations within *Anastrepha fraterculus* (Diptera-Tephritidae) cryptic species complex. **Bulletin of Entomological Research**, v. 109, n. 3, p. 408–417, nov. 2018.

RULL, J. et al. Evolution of pre-zygotic and post-zygotic barriers to gene flow among three cryptic species within the *A nastrepha fraterculus* complex. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, v. 148, n. 3, p. 213–222, set. 2013.

SEAWRIGHT, J. A. et al. Genetic Method for the Preferential Elimination of Females of *Anopheles albimanus*. **Science**, v. 200, n. 4347, p. 1303–1304, 16 jun. 1978.

SEGURA, D. et al. Lekking behavior of *Anastrepha fraterculus* (diptera: tephritidae). **Florida Entomologist**, v. 90, n. 1, p. 154–162, mar. 2007.

SILVA NETO, A. M.; DIAS, V. S.; JOACHIM-BRAVO, I. S. Comportamento Reprodutivo de *Ceratitis capitata* Wiedemann (Diptera: Tephritidae): Efeito do Tamanho dos Machos Sobre o Seu Sucesso de Cópula. *EntomoBrasilis*, [S. l.], v. 5, n. 3, p. 190–197, 2012. DOI: 10.12741/ebrasilis.v5i3.182.

SOUSA, M. B. C. DE.; SILVA, H. P. DA. Reprodução. In: YAMAMOTO, M. E.; VOLPATO, G. L. Comportamento animal. 2ª edição, 2011.

STONE, A. **The Fruitflies of the Genus Anastrepha**. [s.l.] U.S. Department of Agriculture, 1942. VERA, M. T. et al. Mating Incompatibility Among Populations of the South American Fruit Fly *Anastrepha fraterculus* (Diptera: Tephritidae). **Annals of the Entomological Society of America**, v. 99, n. 2, p. 387–397, 1 mar. 2006.

TANAKA, N., STEINER, L. F., OHINATA, K., & OKAMOTO, R. Low-cost larval rearing medium for mass production of oriental and Mediterranean fruit flies. *Journal of Economic Entomology*, 62(4), 967-968, 1 ago. 1969.

VERA, M. T. et al. Mating Incompatibility Among Populations of the South American Fruit Fly *Anastrepha fraterculus* (Diptera: Tephritidae). *Annals of the Entomological Society of America*, v. 99, n. 2, p. 387–397, 1 mar. 2006.

VERA, M. T. et al. Fruit compounds affect male sexual success in the South American fruit fly, *Anastrepha fraterculus* (Diptera: Tephritidae). **Journal of Applied Entomology**, v. 137, n. s1, p. 2–10, jun. 2013.

WALDER, Julio Marcos Melges. Técnica do Inseto Estéril - Controle Genético. In: ZUCCHI, Roberto Antônio; MALAVASI, Aldo. **Moscas-das-frutas de importância econômica no Brasil: conhecimento básico e aplicado**. Ribeirão Preto: Holos Editora LTDA-ME, 2000. Cap. 19. p. 151-158.

WEBB, J. C.; SIVINSKI, J.; LITZKOW, C. Acoustical Behavior and Sexual Success in the Caribbean Fruit Fly, *Anastrepha suspensa* (Loew) (Diptera: Tephritidae). **Environmental Entomology**, v. 13, n. 3, p. 650–656, 1 jun. 1984.

WELDON, C. **Ceratitidis capitata (Mediterranean fruit fly)**. 2020. CABI. Disponível em: <https://doi.org/10.1079/cabicompendium.12367>. Acesso em: 1 jul. 2023.

WICKHAM, H. Pacote R: plyr. The Split-Apply-Combine Strategy for Data Analysis. <https://doi.org/10.18637/jss.v040.i01>. **Journal of Statistical Software**, 40(1), 1–29, 2011.

WHITTIER, T. S.; KANESHIRO, K. Y.; PRESCOTT, L. D. Mating Behavior of Mediterranean Fruit Flies (Diptera: Tephritidae) in a Natural Environment. **Annals of the Entomological Society of America**, v. 85, n. 2, p. 214–218, 1 mar. 1992.

WHITTIER, T. S. et al. Male courtship success and female discrimination in the Mediterranean fruit fly (Diptera: Tephritidae). **Journal of Insect Behavior**, v. 7, n. 2, p. 159–170, mar. 1994.

WHITTIER, T. S.; KANESHIRO, K. Y. Intersexual selection in the mediterranean fruit fly: does female choice enhance fitness? **Evolution**, v. 49, n. 5, p. 990–996, out. 1995.