



**INSTITUTO LATINO-AMERICANO DE
CIÊNCIAS DA VIDA E DA NATUREZA
(ILACVN)**

**CIÊNCIAS BIOLÓGICAS – ECOLOGIA E
BIODIVERSIDADE**

**ALOMETRIA EM *Conocephalus (Anisoptera) saltator* (SAUSURRE 1859)
(TETTIGONIOIDEA: CONOCEPHALINAE) INFLUÊNCIA DO TAMANHO
CORPORAL E DA MORFOLOGIA DO APARELHO ESTRIDULATÓRIO NOS
SINAIS ACÚSTICOS**

HEMANUELI PREIS

Foz do Iguaçu
2018



**INSTITUTO LATINO-AMERICANO DE CIÊNCIAS DA VIDA E DA
NATUREZA (ILACVN)**

**CIÊNCIAS BIOLÓGICAS – ECOLOGIA E
BIODIVERSIDADE**

**ALOMETRIA EM *Conocephalus (Anisoptera) saltator* (SAUSURRE 1859)
(TETTIGONIOIDEA: CONOCEPHALINAE) INFLUÊNCIA DO TAMANHO
CORPORAL E DA MORFOLOGIA DO APARELHO ESTRIDULATÓRIO NOS
SINAIS ACÚSTICOS**

HEMANUELI PREIS

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado ao Instituto Latino-Americano de Ciências da Vida e da Natureza Federal da Universidade Federal de Integração Latino-Americana, como requisito parcial à obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas – Ecologia e Biodiversidade

Orientador: Prof. Dr. Luiz Roberto Ribeiro Faria Junior

Foz do Iguaçu
2018

HEMANUELI PREIS

**ALOMETRIA EM *Conocephalus (Anisoptera) saltator* (SAUSURRE 1859)
(TETTIGONIOIDEA: CONOCEPHALINAE) INFLUÊNCIA DO TAMANHO
CORPORAL E DA MORFOLOGIA DO APARELHO ESTRIDULATÓRIO NOS
SINAIS ACÚSTICOS**

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado ao Instituto Latino-Americano de Ciências da Vida e da Natureza Federal da Universidade Federal de Integração Latino-Americana, como requisito parcial à obtenção do título de Bacharel em Ciências Biológicas – Ecologia e Biodiversidade.

BANCA EXAMINADORA

Orientador: Prof. Dr. Luiz Roberto Ribeiro Faria Junior
UNILA

Prof. Dr. Alexandre Vogliotti
UNILA

Prof. Dr. Neucir Szinwelski
UNIOESTE

Foz do Iguaçu, 14 de Dezembro de 2018

Dedico este trabalho aos meus pais, Mateus e
Rosemari, que me apoiaram durante toda
essa jornada.

AGRADECIMENTOS

Em primeiro lugar, agradeço a Deus, por me proporcionar força e fé para superar todos os obstáculos na vida e na graduação e me permitir chegar até aqui.

Agradeço aos meus pais que me apoiaram durante essa jornada e me incentivaram a estudar, por todas as vezes que me cobraram notas na escola, e que hoje, toda minha dedicação e êxito na carreira acadêmica que conquistei e que irei conquistar, devo a vocês. Mais especificamente ao meu pai por ter me inspirado e apoiado a fazer faculdade, e ter trabalhado muito para permitir que eu pudesse estudar numa faculdade de qualidade em período integral. E a minha mãe, que acordou as 4 a.m todos os dias nos primeiros dois anos de faculdade quando morávamos em Matelândia para levar-me até o ponto pegar o ônibus. Por ter me levado café todas as noites viradas, abraçado-me e ficado do meu lado todas as noites em que chorei debruçada nos livros. Agradeço também a Gaby, minha irmã caçula, por sempre me mostrar o lado inocente e puro da vida e das pessoas. A sua simplicidade me faz ter esperança no mundo, e principalmente, por acreditar e me ver como inspiração, fazendo com que eu me sinta importante e tenha forças pra continuar e persistir nos meus objetivos. Vocês são meus bens mais preciosos que a vida pode me dar, meu maior amor.

Agradeço ao meu professor, orientador e, acima de tudo, meu amigo, Nuno, que me auxiliou não só nos assuntos acadêmicos, mas nos momentos difíceis da vida. Que sempre se dispôs a ouvir, e ter um diálogo aberto ao ponto me sentir à vontade para falar sobre qualquer coisa, desde assuntos da faculdade, besteiras do dia a dia, ideias malucas e até problemas da vida. Obrigada por servir de inspiração, não só como um profissional exemplar ou uma inteligência fora do comum, mas como um ser humano espetacularmente maravilhoso. Foi um privilégio ter conhecido você, um privilégio tê-lo como orientador na graduação, e será um privilégio tê-lo também durante o mestrado.

Agradeço a Professora Elaine, que também foi uma das principais cúmplices e inspiração que despertou a minha paixão por entomologia, que me auxiliou em muitas coisas durante a graduação, e que principalmente permitiu que os resultados encontrados aqui tivessem algum sentido, pois me ajudou a diferenciar excreta de esperança de uma pupa de mosca hahahaha

Agradeço ainda mais ao Marcos, que sempre foi meu “anjo da guarda acadêmico” que caiu do céu, que me inspirou com seu trabalho genial como biólogo, me ensinou tudo o que eu sei sobre qualquer coisa relacionado a insetos e a esperanças. Esse trabalho é seu acima de tudo, até mais do que meu, pois sem você nada disso seria possível.

Obrigada por ser essa pessoa fantástica, um amigo excepcional, por me apoiar, por me inspirar, por estar do meu lado nos momentos mais difíceis, por me ajudar em tudo a todo momento, sem você eu não seria NADA! Eu tenho muito orgulho de você, como biólogo, como amigo, como pessoa. É um privilégio tê-lo em minha vida, eu amo você, meu melhor amigo <3

Agradeço ao Neucir, por também ter me incentivado na carreira acadêmica, ter proporcionado os campos com a galera da UNIOESTE, ter me dado a oportunidade e me incentivado a participar do congresso de Zoologia, fazendo com que eu conhecesse pessoas incríveis e me apaixonasse ainda mais pela carreira acadêmica. Obrigada por ser essa pessoa maravilhosa que inspira e diverte a todos.

Agradeço a Mariana Gabriela, que morou comigo por um bom tempo, por todos os trabalhos juntas, as noites viradas, as conversas malucas, as risadas idiotas, por ter me apoiado em momentos difíceis da minha vida, ter me abraçado (mesmo não gostando muito de contato físico kkk), por ser essa pessoa fantástica que amo tanto. Você é umas das pessoas mais inteligentes e divertida que conheço e serve de inspiração na minha vida, adorei compartilhar todos esses anos com você, e espero que possamos compartilhar ainda mais. Obrigada por tudo.

Agradeço a turma de 2014, Samy, Barbara, Jean, Marina Auricchio, Neto, Tony, Giuli, Kristhy, Maria Carolina, Marina Cristina, Marina de la Barrera, que foi a melhor turma de todas (desculpem os outros anos kkk). Obrigada por todos os campos, disciplinas e trabalhos feitos juntos, todos vocês me ensinaram muito, e foi maravilhoso poder compartilhar todos esses anos ao lado de vocês, vou levar sempre um pedacinho de cada um comigo. Agradeço a Maria Emília e Davidson por terem feito companhia nos primeiros anos da faculdade e mesmo com a distância com o passar dos anos, continuam me apoiando em tudo o que faço, saibam amizade de vocês é essencial pra mim. Agradeço também a Carol, ao Tog, a Lara (as duas), Renata, Ricardo, Bea, Kata, Lucão, Sthé e a todas as pessoas fantásticas que conheci nesses últimos anos da graduação.

Agradeço também principalmente a Sara, Ciça, Josiane, Adrieli, Claudia e Júlia, que são pessoas maravilhosas e mais me fizeram companhia durante esses últimos anos, me divertiram e me proporcionaram inúmeras histórias pra contar. Obrigada por todo o apoio, pela amizade, pelas risadas, pelos deboches, pelas lágrimas compartilhadas, pelos Corotes (kkkkk), por todos os momentos, por acreditarem em mim, quero vocês pra sempre na minha vida, amo vocês <3

Agradeço ao Nikolas, que neste último ano que entrou na minha vida,

acreditou em mim, esteve do meu lado nos momentos mais perrengues que passei, me apoiou quando precisei, me fez feliz da maneira mais simples e pura que alguém pode fazer, e me mostrou a cada dia como é bom ter alguém que te faz bem só por estar ali, do seu lado. Obrigada por compartilhar sua vida comigo, e por ter me apresentando pessoas maravilhosas como Dona Maria Véia, Ana Laura, Layra, Rhunna, Betão, Peter, France, Ju, Maycon, Lari, Axel, Renata, Isa, Leo, Mellody, Myrella, Rodolfo, Scarlet, Brian, Andressa, Ronei e outras pessoas que eventualmente esqueci de mencionar. Amo você.

Agradeço ao meu computador, que embora tenha feito eu quase perder o TCC inúmeras vezes de diversas formas, aguentou o tranco até o final. Agradeço também a Alexandra Elbakyan por ter criado o SCI-Hub, e possibilitado o acesso a todos os artigos que eu precisava.

Agradeço a Universidade Federal da Integração Latina Americana, por ter proporcionado um ensino de qualidade, professores maravilhosos e um ambiente com pessoas tão incríveis de se conhecer.

Agradeço, resumidamente, a todos que acreditaram em mim.

“Não busque por enquanto respostas que não lhe podem ser dadas, porque não as poderia viver. Viva por enquanto as perguntas. Talvez depois, aos poucos, sem que o perceba, num dia longínquo, consiga viver as respostas.

... Desejo que encontre bastante paciência em si para suportar e bastante simplicidade para crer; que confie cada vez mais no que é difícil, entre outras coisas na sua solidão. No restante deixe a vida acontecer. Acredite-me: a vida tem razão em todos os casos. Toda dúvida pode se tornar uma qualidade se a educarmos...”

(Rainer Maria Rilke - Cartas a um jovem poeta)

PREIS, Hemanueli **Alometria em *Conocephalus (Anisoptera) saltator* (Sausurre 1859) (Tettigoniidea: Conocephalinae) Influência do tamanho corporal e da morfologia do aparelho estridulatório nos sinais acústicos**. 2018. 58. Trabalho de Conclusão de Curso (Graduação em Ciências Biológicas- Ecologia e Biodiversidade) – Universidade Federal da Integração Latino-Americana, Foz do Iguaçu, 2018.

RESUMO

À medida que os organismos crescem, devem lidar com os desafios mecânicos e físicos associados ao aumento do tamanho. O tamanho relativo das partes de um organismo frequentemente depende do tamanho absoluto do indivíduo, uma relação geralmente descrita por leis de potência ($Y = aX^b$), que quando transformada em logaritmo resulta em uma equação linear ($Y = aX^b$) em que Y é a variável morfológica e X é o tamanho corporal do indivíduo. O coeficiente b designa o quanto e como um aumento no tamanho de uma estrutura X interfere no tamanho da variável Y . O conceito de alometria se aplica para casos onde há uma relação de escala entre os diferentes componentes morfológicos dos organismos, podendo apresentar uma relação hipoalométrica $1 < b < 0$ (negativa ou positiva), hiperalométrica $b > 1$ (negativa ou positiva) ou então, caso a característica escale proporcionalmente ao tamanho corporal, uma relação isométrica $b = 1$ (negativa ou positiva). Como a hiperalometria positiva geralmente está correlacionado com características sexualmente selecionadas e a comunicação acústica e suas estruturas produtoras de som evoluem sob seleção sexual, foi utilizado uma espécie de esperança, *Conocephalus (Anisoptera) saltator* como organismo modelo para testar a influência do tamanho corporal e da morfologia do aparelho estridulatório (comprimento da fileira (mm) e número de dentes) nos sinais acústicos (frequência máxima (Hz), potência média (dB) e máximo valor instantâneo de potência (dB) da duração de pulso, intervalo mudo e harmônico). A relação entre o tamanho corporal e as características do aparelho estridulatório apresentaram uma relação isométrica, enquanto que os sinais acústicos apresentaram uma relação hipoalométrica positiva com o tamanho corporal, com exceção dos harmônicos que não apresentaram relação significativa com essa variável. A morfologia do aparelho estridulatório não apresentou relação com os sinais acústicos. Os efeitos do parasitismo e de variáveis comportamentais que modulam a produção de som são discutidos.

Palavras-chave: Hipoalometria. Isometria. Seleção sexual. Frequência sonora. Intensidade sonora.

PREIS, Hemanueli. **Alometria em *Conocephalus (Anisoptera) saltator* (Sausurre 1859) (Tettigoniidea: Conocephalinae) Influência do tamanho corporal e da morfologia do aparelho estridulatório nos sinais acústicos**. 2018. 58. Trabalho de Conclusão de Curso (Ciências Biológicas- Ecologia e Biodiversidade) – Universidade Federal da Integração Latino-Americana, Foz do Iguaçu, 2018.

ABSTRACT

As organisms grow, physical and mechanical challenges associated with the increase in size must be solved. The relative size of the parts of an organism often depends on the absolute size of the individual, a relation generally described by power laws ($Y = aX^b$), which when transformed into logarithm results in a linear equation, $\log(Y = aX^b)$, where Y is a morphological variable and X is the body size. The coefficient b designates how much and how the increase in a structure X explains the size of the variable Y . The concept of allometry applies in cases where different traits of organisms scale with body size, as hypoallometric relations, $1 < b < 0$, hyperallometric relations, $b > 1$, or if the trait is proportionally scaled with size, $b = 1$, an isometric relation. As positive hyperallometric relations are expected to occur in sexually selected traits, and acoustic communication and sound producing structures evolve under sexual selection, a katydid, *Conocephalus (Anisoptera) saltator*, was chosen as a model to study the effects of body size in the morphology of the stridulatory apparatus (length of the stridulatory file and number of teeth) and in the acoustic signals (maximum frequency, average and maximum power sound of pulse duration, silent interval and harmonics). Isometric relations were found between body size and the morphological structures of stridulatory file, while acoustic signals scaled with body size as positive hypoallometries, with the exception of harmonics, where a relation with body size was not found. The morphology of stridulatory apparatus was not related with acoustic signals. The importance of parasitism and the modulation of sound production were discussed.

Key words: Hyperallometry. Isometry. Sexual selection. Sound frequency. Sound power.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1 - Ilustração esquemática adaptada de Anichini (2016) dos diferentes tipos de alometrias bivariadas.....	17
Figura 2 – Gráficos do oscilograma e espectrograma da análise do som.....	28
Figura 3 – Fêmur posterior do macho de <i>C. saltator</i>	29
Figura 4 – Fileira estridulatória da asa esquerda de <i>C. saltator</i>	29
Figura 5 – Ajustes das análises de SMA do comprimento do fêmur em relação: A) ao número de dentes, B) ao comprimento da fileira estridulatória (mm) e C) à potência média da DP.....	32
Figura 6 – Ajustes das análises de SMA do comprimento do fêmur em relação: A) à frequência máxima (Hz); B) ao valor instantâneo de potência (dB) da DP e C) à potência média (dB) do IM.....	32
Figura 7 – Ajustes das análises de SMA da relação entre o comprimento do fêmur e: A) máximo valor instantâneo de potência (dB) do IM, B) frequência máxima (Hz) do IM, e C) D) e E) variáveis acústicas e os harmônicos.....	33
Figura 8 – Ajustes das análises de SMA da relação do comprimento da fileira estridulatória com o A) número de dentes estridulatórios, e B), C) e D) variáveis acústicas e o harmônico.	37
Figura 9 – Ajustes das análises de SMA da relação entre o comprimento da fileira estridulatória e as variáveis acústicas. A) potência média (dB) da DP; B) máximo valor instantâneo de potência (dB) da DP; C) frequência máxima (Hz) da DP; D) Potência média (dB); E) frequência máxima (Hz) do IM e F) máximo valor instantâneo de potência (dB) do IM.....	38

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 – Medidas morfológicas e variáveis acústicas obtidas de cada macho de <i>C. saltator</i>	34
Tabela 2 – Resultados das análises estatísticas da SMA, Shapiro-Wilk e teste da isometria para as relações entre o comprimento do fêmur e morfologia do órgão estridulatório e variáveis acústicas. E as relações entre o comprimento da fileira estridulatória e as variáveis acústicas.....	35

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

DP	Duração de pulso
IM	Intervalo mudo
HA	Harmônico
HF	Harmônico de alta frequência
SMA	Ajuste do eixo principal padronizado (<i>Simple Moving Average</i>)
FFT	Transformação rápida de Fourier (<i>Fast Fourier Transform</i>)
DFT	Transformação lenta de Fourier (<i>Discrete Fourier Transform</i>)

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	15
1.1 VARIAÇÃO NO TAMANHO CORPORAL E RELAÇÃO ALOMÉTRIA	15
1.2 RELAÇÕES ALOMÉTRICAS E SELEÇÃO SEXUAL	17
1.3 SINALIZAÇÃO BIOLÓGICA	18
1.4 SINAL ACÚSTICO SOB SELEÇÃO SEXUAL	19
1.5 SINAL ACÚSTICO EM ORTHOPTERA	20
2 OBJETIVOS	24
2.1 OBJETIVOS ESPECÍFICOS:	24
3 MATERIAIS E MÉTODOS	26
3.1 COLETA E CRIAÇÃO DOS INDIVÍDUOS EM LABORATÓRIO	26
3.2. SOM	26
3.2.1 Gravação	26
3.2.2 Análise do som	27
3.3 PROCESSAMENTO E MONTAGEM DOS MACHOS	27
3.3.1 Medições Morfológicas	28
3.4 ANÁLISES ESTATÍSTICAS	30
4. RESULTADOS	31
5. DISCUSSÃO	39
6. CONSIDERAÇÕES FINAIS	47
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	48
ANEXOS	57
1 - TERMINOLOGIA DAS CARACTERÍSTICAS SONORAS	58

1 INTRODUÇÃO

1.1 VARIAÇÃO NO TAMANHO CORPORAL E RELAÇÃO ALOMÉTRICA

A variação da morfologia dos organismos é uma das principais fontes de diversidade biológica, e explicar essa variação é um desafio perene para a biologia (Gould 1966) à medida que os organismos crescem, devem lidar com os desafios mecânicos e físicos associados ao aumento do tamanho. Para os organismos que exibem crescimento isométrico, uma duplicação de uma dimensão linear resultará em um aumento quádruplo na área superficial e um aumento de massa em oito vezes (Hill 1950, McMahon 1984, Schmidt Nielsen, 1984). Este crescimento isométrico resultaria em mudanças dramáticas no desempenho e na função em relação à ontogenia. Teoricamente, os organismos podem contornar as restrições físicas do aumento da massa corporal, alterando as taxas de crescimento para as partes do corpo (alometria), ou passando por mudanças ontogenéticas no comportamento, história de vida ou ecologia, que contestam os efeitos negativos do aumento de tamanho (Dial et al. 2008).

O tamanho relativo das partes de um organismo frequentemente depende do tamanho absoluto do indivíduo, uma relação geralmente descrita por leis de potência. Se um indivíduo fosse simplesmente ampliado, todas as partes aumentariam de tamanho na mesma quantidade e isso seria um exemplo de uma isometria, onde o tamanho relativo das partes componentes é independente do tamanho absoluto do organismo (Stevens 2009).

O conceito de alometria se aplica para casos onde há uma relação de escala entre os diferentes componentes morfológicos dos organismos (Warton et al. 2006, Klingenberg, 2016; Mirth et al. 2016, Stillwell et al. 2016). O termo alometria refere-se a três fenômenos alternativos (Cock 1966, Cheverud 1982, Klingenberg 1996, Schlichting & Pigliucci 1998): alometria ontogenética, estática e evolutiva. A alometria ontogenética é a trajetória de crescimento de um órgão em relação ao tamanho do corpo durante o crescimento de um único indivíduo. A alometria estática é a relação de escala entre um órgão e o tamanho total do corpo, ou entre dois órgãos, após o crescimento ter cessado ou então em um único estágio de desenvolvimento em organismos diferentes. E, por fim, a alometria evolutiva (ou filogenética) é a relação de tamanho entre os órgãos nas diversas espécies (Stern et al. 1999).

Embora cada tipo de alometria possa ser estudado separadamente, a alometria ontogenética, estática e evolutiva podem, e devem, ser consideradas como resultados diferentes de um único processo biológico, a saber, o crescimento das estruturas (Pélabon et al. 2013). Neste trabalho, mais particularmente, trataremos de um problema que poderia ser classificado sob a alometria estática.

Huxley (1932), há quase cem anos, mostrou que quando o crescimento de duas estruturas x e y é regulado por um parâmetro de crescimento comum, a mudança relativa no tamanho de tais características poderia ser explicada por uma lei de potência, reconhecendo também que essas relações poderiam ser observadas em indivíduos de diferentes tamanhos, medidos no mesmo estágio de desenvolvimento (alometria estática).

É consenso a premissa de que muitos traços morfológicos estejam fortemente correlacionados com o tamanho (e.g. Cock 1966), com relações de escala que frequentemente seguem uma lei de potência ($Y = aX^b$), onde Y é uma variável morfológica (às vezes fisiológica, comportamental, ecológica ou da história de vida do organismo), a é uma constante de proporcionalidade específica para esse táxon e característica, X é o tamanho ou massa total do indivíduo, e o expoente b é a função de potência (o expoente alométrico) que especifica o efeito de massa ou tamanho na variável dependente (e.g. Huxley 1924, 1932, Huxley & Teissier 1936).

Uma transformação logarítmica da equação alométrica dá a equação linear $\log Y = \log a + b \log X$, que produz uma linha reta quando se plota a relação log-log, onde b é a inclinação da reta e a é o intercepto de Y em $X = \log(0)$. O coeficiente b designa, portanto, a magnitude do efeito da variável X , muitas vezes o tamanho de corpo, na variável Y , ou seja, o quanto e como um aumento no tamanho de uma estrutura X interfere no tamanho da variável Y . Poderíamos resumir os efeitos em três cenários distintos: (i) se $b > 1$, então Y e X estão positivamente relacionados (alometria positiva), de forma que um aumento em X leva a um aumento em Y maior do que o esperado em uma relação de proporcionalidade; (ii) se $b < 1$, então Y e X apresentam uma relação alométrica negativa, de forma que um aumento em X leve a um aumento em Y menor do que o esperado em uma relação de proporcionalidade; e (iii) se $b = 1$, então Y e X são isométricos, e o efeito de X em Y é proporcional. Pequenas diferenças em b refletem grandes diferenças na relação de X para Y (Whitman 2008).

Aqui a alometria será trabalhada de uma forma diferente (Figura 1) onde a escala de traços desproporcional com o tamanho do corpo é classificada como hiperalometria (inclinação > 1 para hiperalometria positiva e < -1 para hiperalometria negativa) ou hipoalometria (inclinação entre 0 e 1 para hipoalometria positiva e entre 0 e -1 para hipoalometria negativa) (Bonduriansky & Day 2003, Mirth et al. 2016, Stillwell et al. 2016). Logo, a alometria negativa (inclinação < 1) equivale a uma hipoalometria positiva em nossa definição e alometria positiva (inclinação > 1) equivale a uma hiperalometria positiva.

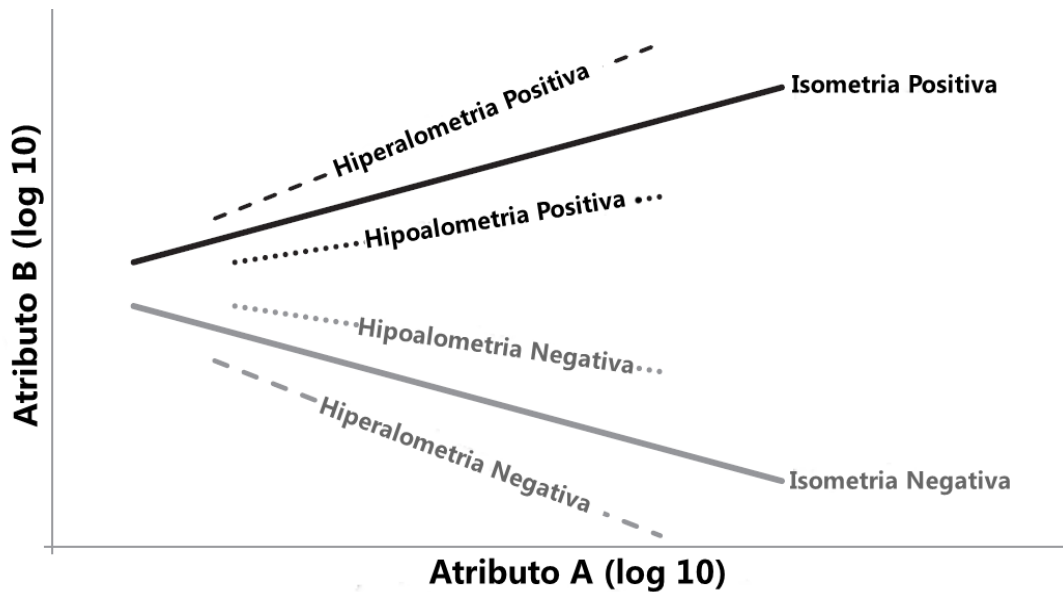


Figura 1 - Ilustração esquemática adaptada de Anichini (2016) dos diferentes tipos de alometrias bivariadas. O atributo B é plotado em relação ao atributo A, e ambos são transformados pelo logaritmo na base 10. As linhas contínuas representam uma relação isométrica, onde uma inclinação igual a 1 representa um aumento (isometria positiva em preto) ou uma diminuição (isometria negativa em cinza) proporcional entre os atributos. A linha tracejada preta com inclinação maior que 1 representa uma hiperálometria positiva, e a linha tracejada cinza uma relação hiperálométrica negativa, com uma inclinação maior que -1. A linha pontilhada preta representa uma relação hipoálométrica positiva com inclinação menor que 1, e a linha pontilhada cinza uma relação hipoálométrica negativa com inclinação menor que -1.

1.2 RELAÇÕES ALOMÉTRICAS E SELEÇÃO SEXUAL

A alometria positiva é um atributo típico de algumas características sexualmente selecionadas dentro de espécies pertencentes a certos grupos (Petrie 1992). Com base nisso, vários autores hipotetizaram que a seleção sexual (ou, pelo menos, a seleção sexual direcional) quase invariavelmente leva à evolução da alometria positiva, e que a alometria positiva é um atributo característico de todas as características sexualmente selecionadas (Alatalo et al. 1988, Green 1992, Petrie 1992, Kodric-Brown et al. 2006).

Espera-se que a seleção sexual geralmente favoreça a evolução dos traços alométricos positivos, uma vez que o tamanho maior da característica confere um benefício direto durante a competição sexual e a escolha dos machos pelas fêmeas, resultando em maior seleção direcional no tamanho do traço do que no tamanho corporal (Bonduriansky & Day, 2003; Bonduriansky 2007, Eberhard et al. 2009). Segundo Pitchers et al. (2014) a morfologia desses traços pode limitar os comportamentos disponíveis para um animal. Mas é sabido também, que o comportamento pode influenciar a evolução da morfologia (Wcislo 1989, West-Eberhard 2003), já que a seleção em um comportamento levará à seleção indireta em

características morfológicas utilizadas em sua performance (Pitchers et al. 2014).

1.3 SINALIZAÇÃO BIOLÓGICA

Quando essa expressão morfológica/comportamental é um sinal “honesto” (ou “confiável”), há uma relação acurada entre o tamanho do organismo/ estrutura e a qualidade do traço sexual secundário sob seleção (Getty 1998). A hipótese da alometria positiva incorpora a expectativa de um sinal “super honesto” na expressão do sinal, já que o atributo que aumenta exponencialmente com o tamanho do corpo seria favorecido no momento em que haveria uma amplificação das diferenças aparentes entre os indivíduos na massa corporal, facilitando assim a avaliação mútua da capacidade competitiva dos parceiros (Wallace, 1987).

Esses sinais biológicos parecem apresentar um paradoxo evolutivo para os sistemas de comunicação animal. Se, por um lado, os sinais devem ser indicadores confiáveis das intenções ou qualidade do sinalizador já que, caso contrário, os receptores ignorariam esses sinais e, ao longo do tempo evolutivo, sinais desonestos desapareceriam, por outro lado, os sinalizadores devem se beneficiar em muitos contextos, mascarando suas verdadeiras intenções ou exagerando sua aptidão, levando à seleção de sinais enganosos (Searcy & Nowicki 2005). Segundo Dawkins & Krebs (1978), as trocas comunicativas deveriam ser consideradas como tentativas de um sinalizador de manipular o comportamento do receptor para seu próprio benefício individual. Sob este cenário, o engano seria abundante em sinais animais, e os receptores estariam sob forte seleção para discernir as verdadeiras intenções do sinalizador. Mas se os sinais fossem verdadeiramente desonestos e essencialmente pouco informativos, então a seleção deve favorecer os receptores que os ignoram inteiramente, conduzindo ao fim desse sistema de sinalização. Acredita-se então que a maioria dos sinais biológicos transfira informações confiáveis, ou seja, a presença ou intensidade do sinal se correlaciona com algum outro traço (Searcy & Nowicki 2005)

Uma explicação predominante para a sinalização honesta é baseada no princípio da desonestidade (Zahavi 1975, Grafen 1990, Zahavi & Zahavi 1997). Essa hipótese baseia-se em dois pressupostos: i) que a produção de alguns sinais acarreta um custo que aumenta com o aumento da intensidade do sinal e ii) que esse custo é mais dispendioso para os sinalizadores de baixa qualidade do que para os sinalizadores de alta qualidade. Sob essas condições, apenas indivíduos de alta qualidade seriam capazes de sustentar os custos da sinalização de alta intensidade, e indivíduos de baixa qualidade emitiriam sinais em intensidade menor ou nenhum sinal. Ou seja, sinais dispendiosos podem levar a um equilíbrio evolutivo no

qual a intensidade do sinal é uma medida precisa da qualidade do sinalizador, funcionando como um mecanismo para reforçar a honestidade (Zahavi & Zahavi 1997, Grafen 1990). Sendo assim, os custos do sinal asseguram a honestidade, fornecendo a cada sinalizador seu próprio nível de sinalização ótimo, determinado pelas funções individuais de custo e benefício da sinalização (Getty 1998, Lachmann et al. 2001, Számadó 2011).

Outra influência interessante que altera o comportamento dos sinalizadores é a de quem seriam os receptores potenciais. A audiência de um sinalizador inclui os destinatários pretendidos, mas também todos os outros indivíduos que podem potencialmente receber e usar esse sinal (Lindstrom & Kotiaho 2002). Portanto, muitos sinais são altamente conspícuos, aumentando a probabilidade do sinal ser detectado pelo receptor pretendido, mas também acaba aumentando o risco de que outros receptores recebam esse sinal. O nível de detectabilidade de um sinal pode ser considerado um *trade-off* entre garantir que o alvo da sinalização receba a mensagem e, ao mesmo tempo, reduzir a chance de que essa informação chegue em “mãos erradas”, como, por exemplo, predadores ou parasitas que interceptam esses sinais para localizar suas presas. Nos casos em que essa interceptação é onerosa para o sinalizador, os sinalizadores podem apresentar adaptações que minimizam a chance de detecção de sinal por “espiões”, ou impedir completamente sua atuação (Lindstrom & Kotiaho 2002)

1.4 SINAL ACÚSTICO SOB SELEÇÃO SEXUAL

Nas espécies que utilizam a comunicação acústica para a reprodução, os sinais acústicos e as estruturas produtoras de som evoluem sob seleção sexual (Maynard Smith & Harper 2003, Searcy & Nowicki 2005). Sons são sinais acústicos complexos produzidos principalmente durante a época de acasalamento. Tais sinais são encontrados em muitos *taxa*, mas são mais típicos em aves, anuros e insetos (Anichini 2016).

Para esclarecer melhor, sinais acústicos são sons que medeiam a comunicação. Um som é constituído por ondas de pressão longitudinais que viajam através de um meio, como ar, água ou algum outro meio físico, quando emitido, tem como função provocar uma resposta comportamental em um receptor, intra ou interespecificamente. (Köhler et al. 2017). De acordo com Bradbury & Vehrencamp (2011), um som natural consiste de uma frequência básica (frequência fundamental) e várias frequências adicionais. Essas frequências adicionais são múltiplos inteiros da frequência fundamental e são chamadas de harmônicos. Em última análise, fazendo uma analogia com ondas provenientes de um cordão como estrutura vibrante, os harmônicos resultam de oscilações extras que se originam em diferentes regiões

dessa estrutura, uma vez que a onda principal se recupera dos extremos fixos da mesma. O harmônico fundamental (também chamado de primeiro harmônico) emanará de oscilações entre os dois extremos com picos de amplitude no meio do cordão, o segundo harmônico será causado por oscilações entre os extremos e um nó localizado na metade do comprimento do cabo, e assim por diante até alcançar os extremos imóveis do cordão. Como resultado, a frequência dos harmônicos resultantes será um múltiplo da principal oscilação ou frequência fundamental (Bradbury & Vehrencamp 2011).

Os sinais acústicos podem ser considerados, a princípio, como sinais honestos (Grafen 1990), e sua estrutura acústica pode mudar dependendo do *fitness* do macho e das características físicas dos órgãos geradores de som (Bennet-Clark 1998). A escolha de machos maiores pelas fêmeas é adaptativa: a seleção da massa corporal por escolha feminina parece ser severa e unidirecional, uma vez que os machos maiores produzem sons mais atraentes para as fêmeas (Lehmann & Lehmann 2008). O tamanho e a massa do corpo são talvez as características mais fundamentais dos organismos porque influenciam quase todos os aspectos da biologia. O tamanho e a massa são importantes porque se correlacionam fortemente com a aptidão física, influenciando direta ou indiretamente quase todos os fenômenos biológicos. Como tal, tamanho e massa são determinantes da aptidão física e, assim, objetos sob intensa seleção natural (Whitman 2008).

1.5 SINAL ACÚSTICO EM ORTHOPTERA

Dentro de Orthoptera, a qualidade do som (volume, frequência, taxa de pulsos, tempo gasto, etc.) é frequentemente relacionada ao tamanho do corpo (Champagnon & Cueva del Castillo 2008, Judge et al. 2008, Ponce-Wainer & Cueva del Castillo, 2008, Römer et al. 2008). Tais sons frequentemente atraem mais parceiros, e machos que estridulam mais alto (maior amplitude, volume de som) vencem as interações com machos coespecíficos que estridulam mais baixo (Greenfield 1997, Couldridge & Van Staaden 2006).

Em muitos insetos, incluindo muitos Orthoptera, o sucesso do acasalamento está diretamente relacionado ao tamanho ou força dos machos (Brown, 2008, Hochkirch & Gröning, 2008, McCartney & Heller 2008, Remis 2008, Sugano et al. 2008), ou das fêmeas (Cueva del Castillo & Núñez-Farfán 2002, Rosetti et al. 2007, Brown 2008). Os machos maiores geralmente mantêm territórios maiores, copulam com mais fêmeas, e/ ou são melhores lutadores (Leisnham & Jamieson, 2004, Shackleton et al., 2005, Brown et al. 2006, Briffa 2008), dão maiores presentes nupciais (Fedorka & Mousseau 2002), produzem espermatóforos

maiores com mais esperma (Wedell 1997, Schaus & Sakaluk 2001) ou o produzem a uma taxa mais rápida (Simmons 1988).

O som em Orthoptera ocorre largamente pela estridulação, onde duas partes do corpo são friccionadas uma contra a outra (Dumortier 1963, Ewing 1989). Na subordem Ensifera (por exemplo, Grylloidea: grilos e Tettigonioidea: esperanças), os machos estridulam esfregando as asas: tipicamente uma asa, a esquerda, possui a veia Cu₂ modificada com uma série de dentes cuticulares (a fileira estridulatória ou *pars stridens*), enquanto que a asa contralateral tem um raspador ou plectro. Durante o fechamento das asas, o raspador em uma asa atinge os dentes no outro, produzindo o som (Ewing 1989). O som produzido é propagado e amplificado por estruturas membranosas das asas e, em Tettigonioidea, o espelho é a célula responsável por tal característica (Montealegre-Z & Mason 2005).

O tamanho do corpo, os parâmetros de chamada e os processos fisiológicos estão ligados em particular à morfologia de alguns elementos do aparelho gerador de som, afetando fortemente o canto (Morris & Pipher 1972, Walker & Carlisle 1975, Ritchie et. al. 1995, Orci et al. 2005). Além disso, a disposição dos dentes do órgão estridulatório pode afetar componentes de som, como, por exemplo, a amplitude (Montealegre-Z & Mason 2005). A frequência fundamental é uma das características mais importantes dos sinais emitidos, e é definida principalmente pela velocidade do movimento da asa e pelo espaçamento dos dentes ao longo da fileira estridulatória (Podos & Patek 2015). Os machos com órgãos geradores de som de grande dimensão conseguem produzir som de baixa frequência, enquanto os machos que apresentam órgãos menores geralmente emitirão sons com frequências mais altas (Bennet-Clark 1998, Podos & Patek 2015).

Cada dente da *pars stridens* raspado produz um ciclo sonoro, que é seguido por um período de “silêncio”, dito intervalo mudo. Os ciclos sonoros presentes em uma fechada de asa, formam os pulsos, e a sequência rítmica de abertura e fechamento das asas produz uma frase (Walker & Carlisle 1975).

É importante ressaltar que em esperanças, os ciclos sonoros emitem pulsos em proporções diferentes, tanto no período de pulso como no intervalo mudo, sendo denominado a fase principal (pulso maior) emitida no fechamento das asas, e fase preparatória (pulso menor) emitida na abertura das asas (Suga 1966). Ao decorrer deste trabalho, assumimos a nomenclatura mais comum, ou seja, o intervalo mudo aqui tratado, corresponde à fase preparatória.

Normalmente, a frequência está correlacionada negativamente com o tamanho do corpo (Simmons & Zuk 1992, Simmons 1995, Simmons & Ritchie 1996, Bennet-

Clark 1998). De acordo com Montealegre-Z (2009), o tamanho da asa, o espelho propagador de som, a fileira estridulatória e os dentes estridulatórios se dimensionam positivamente com tamanho corporal masculino, como também existe uma correlação negativa entre a densidade de dentes e o comprimento da fileira. Sendo assim, os órgãos geradores de som de machos maiores são capazes de produzir som de baixa frequência, enquanto os machos que apresentam órgãos menores emitem sons com frequências mais altas (Bennet-Clark 1998, Podos & Patek 2015). Logo, as fêmeas discriminam o som de baixa frequência, estando associado ao tamanho do corpo masculino maior (Latimer & Sippel 1987, Gwynne & Bailey 1988). Muitos trabalhos assumem uma isometria entre o tamanho do órgão estridulatório e o sinal acústico e, por isso, acabam medindo os caracteres morfológicos do órgão estridulatório e relacionando com o tamanho corporal, sem medir o som emitido pelo mesmo. Logo, pouco se sabe sobre como as frequências sonoras emitidas efetivamente se relacionam com o tamanho do corpo.

A esperança *Conocephalus saltator* (Sausurre 1859), é um tetigoniídeo pertencente à subfamília Conocephalinae. Esta espécie possui uma característica muito interessante por apresentar indivíduos braquípteros e macrópteros ocorrendo dentro da mesma população. Possuem coloração verde claro, com uma faixa marrom que se estende do topo da cabeça ao pronoto, a metade posterior do abdome é alaranjado/marrom amarelado, com cerco marrom claro e superfície superior do abdômen acastanhado (Chamorro-Rengifo 2018). Segundo a descrição biológica de Chamorro-Rengifo (2018), *C. saltator* possui o hábito de estridular continuamente dia e noite.

Um trabalho que teve grilos (Ensifera, Grylloidea) como modelo de estudo detectou o aumento do tamanho do órgão estridulatório com aumento do tamanho corporal do macho, mas não conseguiu detectar uma associação com frequências do som emitido (Miyashita et al. 2016). Em outro trabalho, onde o modelo de estudo foi uma espécie de esperança, foi encontrada uma fraca correlação entre as variáveis do som e a morfologia dos machos (Latimer & Sippel 1987). Deste modo, pode haver uma relação altamente variável entre a frequência de som e uma combinação de variáveis morfológicas. E no caso do trabalho de Latimer & Sippel (1987) as características morfológicas do emissor não apresentaram um indicador confiável das características do sinal acústico emitido, sugerindo que o som pode anunciar o *status* do macho ao invés de outros atributos únicos, como tamanho ou peso.

Devido a esse déficit de informação sobre a relação do tamanho corporal e do órgão estridulatório nos sinais acústicos emitidos pelos ortópteros, e, principalmente, da importância destes sinais na ecologia e evolução do grupo, acredita-se ser de grande relevância

o estudo sobre essas relações, buscando elucidar como essas variáveis podem se relacionar numa perspectiva diferente das apresentadas anteriormente em outros trabalhos aqui citados.

2 OBJETIVOS

Sendo assim, o objetivo geral deste trabalho foi avaliar a existência da alometria e qual seria o tipo de relação alométrica encontrada entre o tamanho corporal dos machos de uma população de *C. saltator*, o órgão estridulatório e as propriedades do sinal acústico.

2.1 OBJETIVOS ESPECÍFICOS:

- i. Avaliar a relação entre o tamanho corporal e o comprimento da fileira estridulatória;
- ii. Avaliar a relação entre o tamanho corporal e o número de dentes da fileira estridulatória;
- iii. Avaliar a relação entre o comprimento do órgão estridulatório e o número de dentes da fileira estridulatória;
- iv. Avaliar a relação entre o tamanho corporal e a potência média (dB) da duração de pulso, do intervalo mudo e do Harmônico;
- v. Avaliar a relação entre o tamanho corporal e a frequência máxima (Hz) da duração de pulso, do intervalo mudo e do Harmônico;
- vi. Avaliar a relação entre o tamanho corporal e o máximo valor instantâneo da potência (dB) da duração de pulso, do intervalo mudo e do Harmônico;
- vii. Avaliar a relação entre o comprimento do órgão estridulatório e a potência média (dB) da duração de pulso, do intervalo mudo e do Harmônico;
- viii. Avaliar a relação entre o comprimento do órgão estridulatório e frequência máxima (Hz) da duração de pulso, do intervalo mudo e do Harmônico;
- ix. Avaliar a relação entre o comprimento do órgão estridulatório e o máximo valor instantâneo da potência (db) da duração de pulso, do intervalo mudo e do Harmônico.

Sob o pressuposto de que as estruturas produtoras de som estão sob seleção sexual, e conciliando com os benefícios do maior tamanho (massa corporal) em relação ao *fitness* do macho (Lehmann & Lehmann, 2009) e preferências das fêmeas (Lehmann & Lehmann, 2008), espera-se que:

- i. O tamanho corporal e o comprimento da fileira estridulatória apresentem uma relação alométrica positiva (hiperalométrica positiva)
- ii. O tamanho corporal e o número de dentes da fileira estridulatória apresentem uma relação alométrica negativa (hiperalométrica negativa)
- iii. O comprimento da fileira estridulatória e o número de dentes da fileira apresentem uma alométrica negativa (hiperalométrica negativa)
- iv. O tamanho corporal e a frequência máxima (Hz) da duração de pulso, intervalo mudo, e harmônico apresentem uma relação alométrica negativa (hiperalométria negativa);
- v. O tamanho corporal e o máximo valor instantâneo da potência (dB) da duração de pulso, intervalo mudo, e harmônico apresentem uma relação alométrica positiva (hiperalométria positiva).
- vi. O tamanho corporal e a potência média da duração de pulso (dB) da duração de pulso, intervalo mudo, e harmônico apresentem uma relação alométrica positiva (hiperalométria positiva).

3 MATERIAIS E MÉTODOS

3.1 COLETA E CRIAÇÃO DOS INDIVÍDUOS EM LABORATÓRIO

Foram coletados 73 machos adultos de *Conocephalus (Anisoptera) saltator* por meio de coleta ativa no período crepuscular, entre fevereiro e abril de 2018, no Parque Nacional do Iguaçu (Foz do Iguaçu, PR). Os locais específicos de coleta foram: início da Trilha das Cataratas (-25.684824, -54.439676), próximo ao Hotel Cataratas, e o início da Trilha do Poço Preto (-25.629951, -54.462221), às proximidades do alojamento de pesquisa. Ambos os locais de coletas eram em clareiras. A coleta ativa se deu tanto por processo de varredura, utilizando redes entomológicas, quanto por busca ativa, onde os indivíduos após avistados eram coletados com auxílio de redes. A licença de coleta foi emitida pelo Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade ICMBio (SISBio, nº 61175-1). A espécie coletada não está sob ameaça de extinção e nem é protegida por lei.

Os espécimes foram levados para o laboratório e individualizados em recipientes plásticos de 500 ml (10 cm x 15 cm), em sala climatizada a 22°C, umidade 60%, com água, - e alimento, ração de peixe escamada, oferecidos *ad libitum*.

3.2. SOM

3.2.1 Gravação

Foi registrado a estridulação de 56 machos, entre 8 e 21 de maio de 2018, em sala climatizada com as mesmas características descritas anteriormente. Os sons produzidos foram amostrados com o gravador Tascam® DR-22WL, em Microsoft Wave Sound Format® com frequência de amostragem de 96 kHz a 16 bits, em uma resposta de frequência de 20 Hz a 44 kHz +1 dB/-3 dB. O microfone do próprio gravador foi disposto entre 5 e 10 cm de distância do indivíduo, sendo que para cada indivíduo foi registrado pelo menos 60 segundos de estridulação.

Depois de gravado, o recipiente de cada espécime era etiquetado com um código de identificação, e separado dos demais, pois dependendo da qualidade do som, eram submetidos a uma nova gravação. Os indivíduos da primeira coleta mantidos no laboratório morreram naturalmente e foram então congelados *posteriori*, enquanto que os das últimas coletas foram mortos por congelamento para que o processamento das asas e montagem dos indivíduos fosse realizado de uma única vez.

3.2.2 Análise do som

Dos 56 machos gravados, 31 indivíduos apresentaram uma boa qualidade de gravação. O som foi no software Raven Pro 64 1.5.0 (Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, New York, USA), utilizando o método Raven 1.3 de cálculo de poder espectral (DFT de 1024 amostras, Hamming: 512, window size 256).

Neste trabalho, foi considerado como pulso o período em que o plectro percorre a fileira estridulatória, raspando seus dentes (correspondente ao movimento de fechamento de asas), uma subfrase como uma sequência agrupada de pulsos, e uma frase como uma sequência de subfrases (Figura 2). Para cada som produzido pelo indivíduo, foram excluídas 25% das subfrases iniciais e terminais da gravação (frase), e analisadas as três primeiras e três últimas subfrases a partir desse ponto de corte, a fim de minimizar a interferência de ruídos causados pelo tempo de posicionamento do microfone para a gravação do espécime no início do canto e no final, quando é retirado o gravador, e garantindo também a aleatoriedade na seleção das subfrases para a análise.

A partir disso, foram analisadas a Duração de Pulso (DP) onde está a maior energia espectral, o Intervalo Mudo (IM), que é o tempo entre um pulso e outro subsequente, e os harmônicos (HA), que são as frequências de ressonância que provêm da frequência fundamental (Figura 2).

Foi feita a análise da potência média (dB), frequência máxima (Hz) e do máximo valor instantâneo de potência (dB) para DP, IM e HA das seis subfrases analisadas em cada indivíduo e, em seguida, obtida a média dos valores de cada parâmetro nas subfrases de cada espécime.

3.3 PROCESSAMENTO E MONTAGEM DOS MACHOS

As asas de cada indivíduo foram retiradas sob microscópio estereoscópico, montadas entre duas lâminas de vidro, fixadas com auxílio de fita adesiva nas extremidades, e identificadas conforme o código referente ao espécime.

Depois do processamento das asas, os indivíduos foram alfinetados e montados para depósito do material testemunho na coleção entomológica da UNILA.

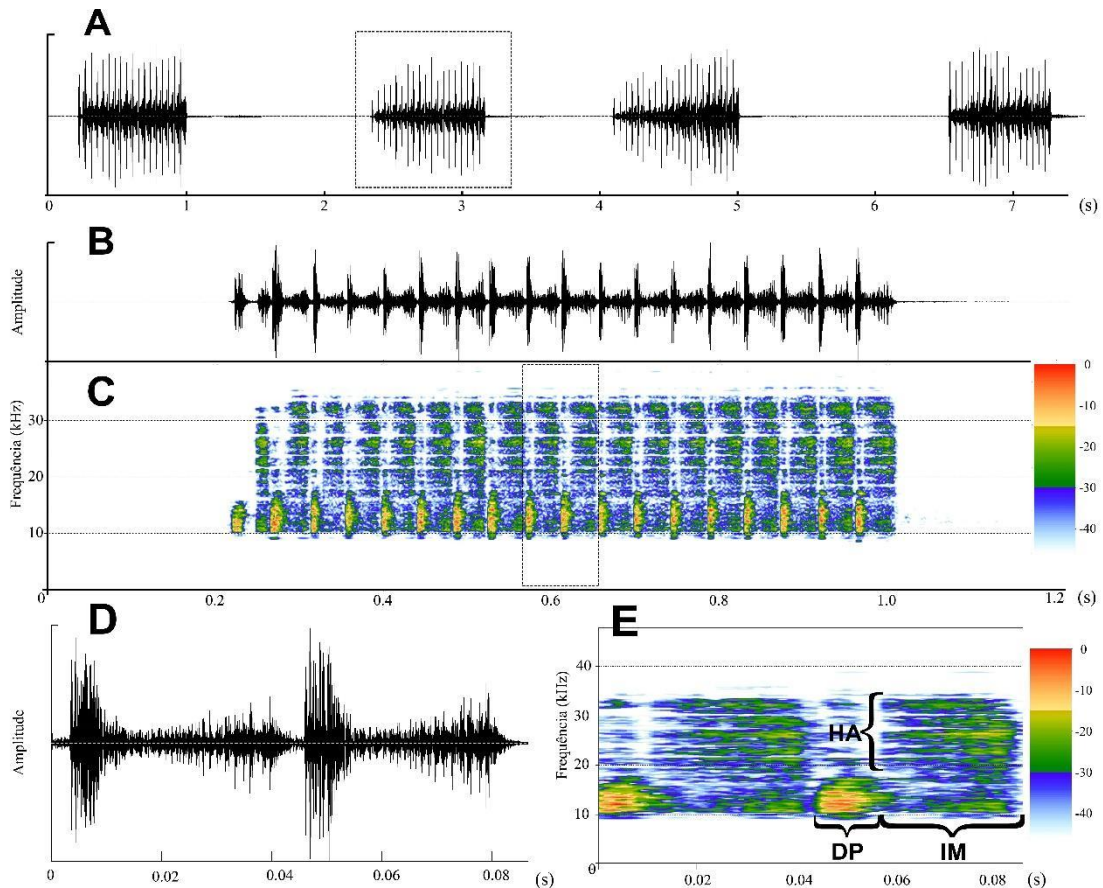


Figura 2- Gráficos do oscilograma e espectrograma da análise do som. A) Parte de uma frase do som emitido de *C. saltator*, B) corresponde ao oscilograma de uma subfrase e C) um espectrograma da subfrase, D) dois pulsos de uma subfrase em um oscilograma e E) um espectrograma dos dois pulso, evidenciando a duração de pulso (DP), o intervalo mudo (IM) e o harmônico (HA) de um período de pulso, onde DP corresponde ao fechamento das asas, IM a abertura das asas e o HA ao som ressonante proveniente da frequência fundamental gerada no fechamento das asas. Oscilogramas e espectrograma gerados no software RStudio 3.3.1, com auxílio dos pacotes 'seewave' e 'tuneR'. Oscilograma gerado com comandos padrão. Spectrograma na configuração padrão, exceto tamanho de janela = 512, zero-preenchimento = 16, sobreposição = 89%, níveis de cores = seq(-46,0,0.5)).

3.3.1 Medições Morfológicas

As medições morfológicas foram obtidas com o auxílio do de estereomicroscópio Zeiss Discovery.V12 com lente Zeiss PlanApo S 1.0x FWD 60mm, acoplado a câmera Zeiss AxioCam 105, utilizando o Software AxioVision SE64 para fotografar e medir as estruturas morfológicas, com zoom de 8x para o fêmur posterior e 60x para a fileira estridulatória e contagem dos dentes estridulatórios.

Assumindo que o comprimento do fêmur posterior pode ser utilizado com segurança como um indicador do tamanho corporal (e.g. Anichini 2016), mediu-se o fêmur posterior esquerdo de cada indivíduo, considerando a distância desde a sua base até o espinho apical interno (Figura 3). Foram realizadas três rodadas independentes de medições, e utilizado a mediana desses valores para cada espécime.



Figura 3 - Fêmur posterior do macho de *C. saltator*. A linha tracejada indica como é obtido a medida de tamanho, desde a base do fêmur até o espinho apical interno.

A *pars stridens* é ligeiramente curva e contém uma fileira densamente compactada de dentes estridulatórios. Esses dentes são quitinosos e seu tamanho é gradualmente reduzido em direção às extremidades. Foi realizada a contagem dos dentes a partir do início da esclerotização lateral da fileira estridulatória, que corresponde ao início da veia CuA2, até o quinto final da esclerotização lateral, que corresponde à curvatura anal de CuP quando se aproxima de 2A (Figura 4). Os dentes anteriores e posteriores ao intervalo foram desconsiderados, os anteriores por serem pouco esclerotizados e os posteriores por serem pequenos, dificilmente perceptíveis. O comprimento da fileira estridulatória foi medido com base nessa região média da fileira estridulatória onde os dentes foram contados.

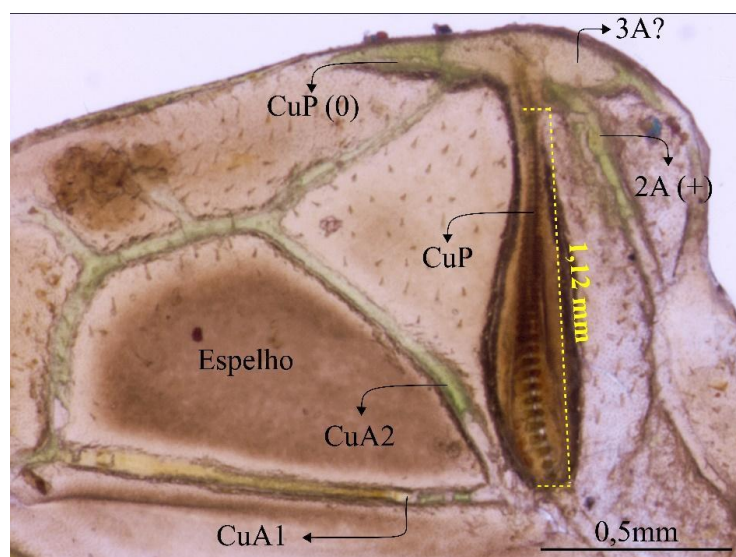


Figura 4 - Fileira estridulatória da asa esquerda de *C. saltator*. A linha pontilhada em amarelo corresponde a região média da fileira estridulatória onde foi obtido o comprimento da fileira e contabilizado os dentes estridulatórios.

3.4 ANÁLISES ESTATÍSTICAS

As análises estatísticas foram realizadas no software R 3.3.1. (R Core Team 2016) utilizando o pacote *Smatr* 3.4.3. (Warton et al. 2015) por fornecer ferramentas para estimativa e inferência de relações alométricas, amplamente utilizadas em ecologia e evolução. Neste caso, utilizamos a função SMA (estimativa de eixo principal padronizado) para estimativa da alometria entre as variáveis, pelo fato do eixo ser calculado com base nos dados padronizados e depois redimensionado para os eixos originais. Isso é importante, já que o método SMA é utilizado para estimativa de relações entre variáveis que não são medidas em escalas comparáveis (Warton et al. 2006), como é o caso deste trabalho, onde serão feitas as relações entre variáveis em milímetros (mm), frequência (Hz) e potência (dB).

O procedimento analítico pode ser dividido em três passos principais: (i) estimativa da inclinação da reta da relação alométrica (com o logaritmo das variáveis), através do método SMA; (ii) análise de resíduos (teste de Shapiro-Wilk), tendo em vista que a normalidade dos resíduos é crítica para avaliar a qualidade da estimativa da inclinação da reta (Warton et al. 2006); teste da inclinação da reta ajustada pelo SMA, onde o valor estimado de β é comparado com um valor de $\beta = 1$; tal procedimento possibilita avaliar se uma determinada relação alométrica difere de uma relação isométrica (onde $\beta = 1$).

No caso de relações alométricas entre variáveis onde há um efeito significativo do tamanho de corpo em cada uma delas, foram realizadas, em primeiro lugar, regressões lineares simples entre o comprimento do fêmur (log) e cada uma das variáveis (também logaritmizadas). Tal procedimento teve como objetivo o acesso aos resíduos de cada uma das variáveis, como forma de se controlar o efeito do tamanho do corpo e ter a possibilidade de se testar uma relação alométrica “pura” entre as variáveis (Montealegre-Z 2005). Assim, realizaram-se análises de SMA, conforme apresentado acima, para os resíduos das variáveis em questão.

4. RESULTADOS

O comprimento do fêmur posterior variou entre 11,53 e 13,56 mm (N=31), o comprimento da fileira estridulatória entre 0,99 e 1,23 mm (N=31), e o número total de dentes estridulatórios entre 34 e 43 (N=31) (Tabela 1). Quando considerado o dimensionamento entre as características analisadas (Tabela 2), das 11 relações analisadas, sete delas apresentaram uma relação estatisticamente significativa ($p < 0,05$) entre as variáveis, sendo elas, a relação entre o tamanho corporal (mm) e: o número de dentes, o comprimento da *pars stridens* (mm), a potência média (dB) da DP, a frequência máxima (Hz) da DP, o máximo valor instantâneo de potência (dB) da DP, a potência média (dB) do IM e o máximo valor de potência (dB) do IM.

Enquanto que, a relação entre o comprimento do fêmur e: a frequência máxima (Hz) do IM (Fig. 7-B), a potência média (dB) do HA (Fig. 7-C), a frequência máxima (Hz) do HA (Fig. 7-E) e o máximo valor instantâneo de potência (dB) do HA (Fig. 7-D), não apresentaram uma relação estatisticamente significativa entre as variáveis. Todos os resíduos das variáveis analisadas apresentaram uma distribuição normal dos dados.

Das características que apresentaram uma relação significativa entre as variáveis, quando os dados foram submetidos ao teste de isometria, a relação entre o comprimento do fêmur e o número de dentes estridulatórios apresentaram uma inclinação de 1,33, mas com $p > 0,05$, indicando uma relação isométrica entre as variáveis ($b = 1$) (Fig. 5-A). O mesmo ocorreu para o ajuste do eixo entre o comprimento do fêmur e o comprimento da fileira estridulatória (Fig. 5-B), com uma inclinação de 1,17, mas com $p = 0,29$, apresentando também uma relação isométrica entre as variáveis. Isso indica que, conforme o tamanho corporal aumenta, o comprimento da fileira estridulatória e o número de dentes aumentam proporcionalmente.

A potência média (dB) (Fig. 5-C), a frequência máxima (Hz) (Fig. 6-A) e o máximo valor instantâneo de potência (dB) (Fig. 6-B) da duração de pulso (DP), apresentaram uma relação hipoalométrica positiva, estatisticamente significativa, com o comprimento do fêmur, apresentando uma inclinação do ajuste do eixo entre as variáveis menor que um ($b < 1$) (Tabela 2).

Isso se aplica também à potência média (dB) (Fig. 6-C) e o máximo valor instantâneo de potência (dB) (Fig. 7-A) do Intervalo Mudo, apresentando um aumento desproporcionalmente menor em relação ao aumento do comprimento do fêmur.

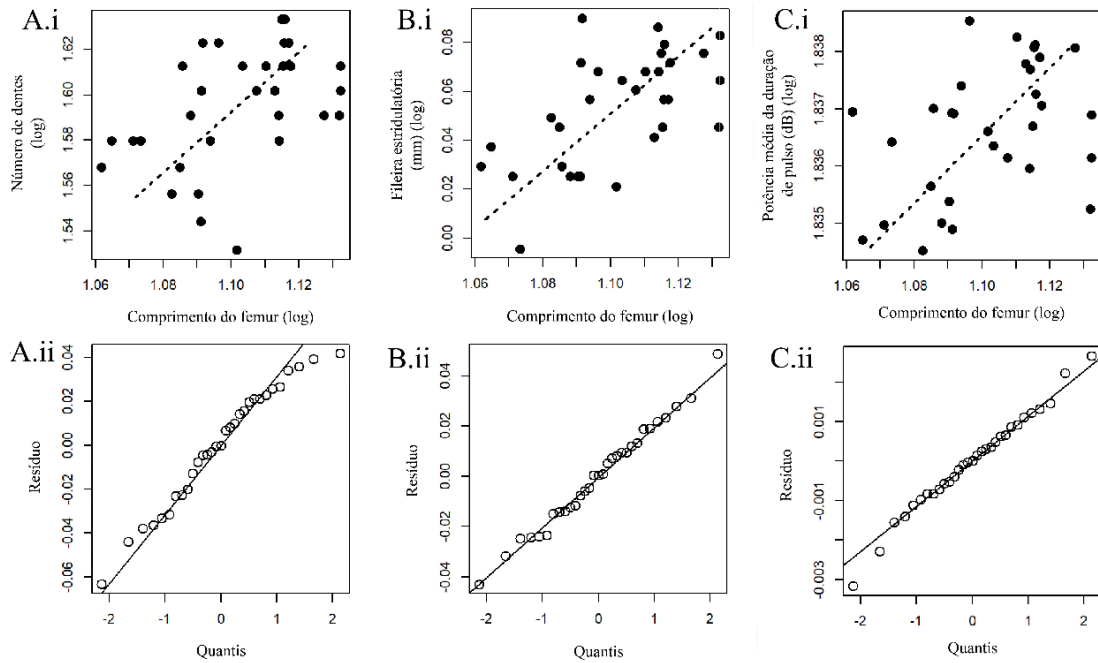


Figura 5- Ajustes das análises de SMA do comprimento do fêmur em relação: A) ao número de dentes, B) ao comprimento da fileira estridulatória (mm) e C) à potência média da DP

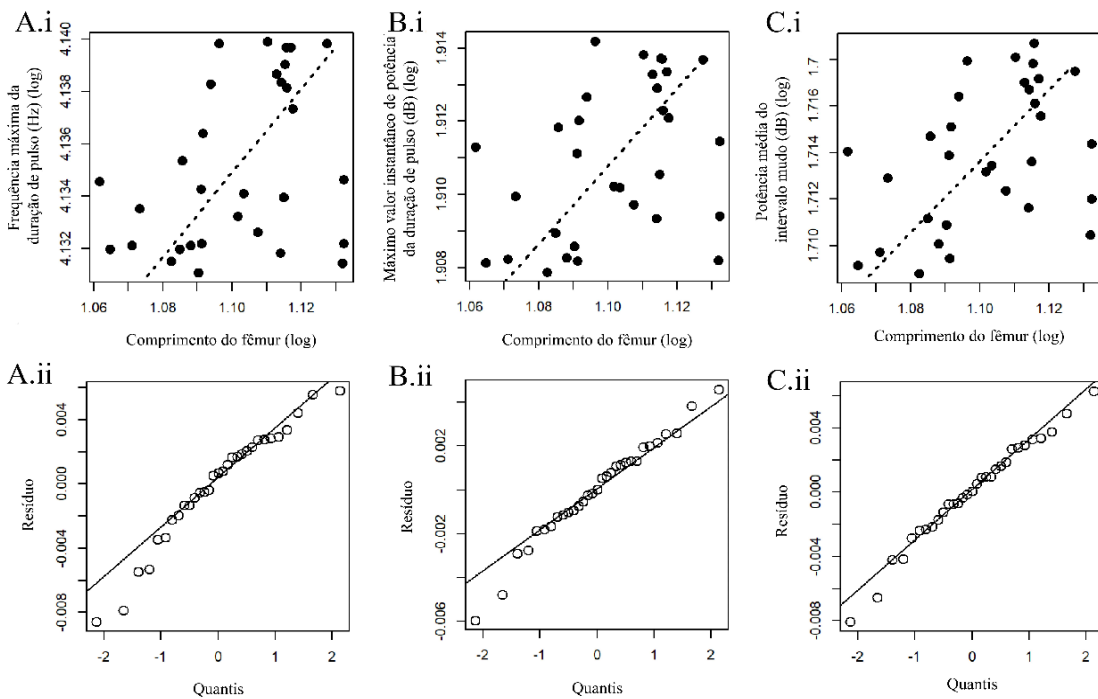


Figura 6 – Ajustes das análises de SMA do comprimento do fêmur em relação: A) à frequência máxima (Hz); B) ao máximo valor instantâneo de potência (dB) da DP e C) à potência média (dB) do IM.

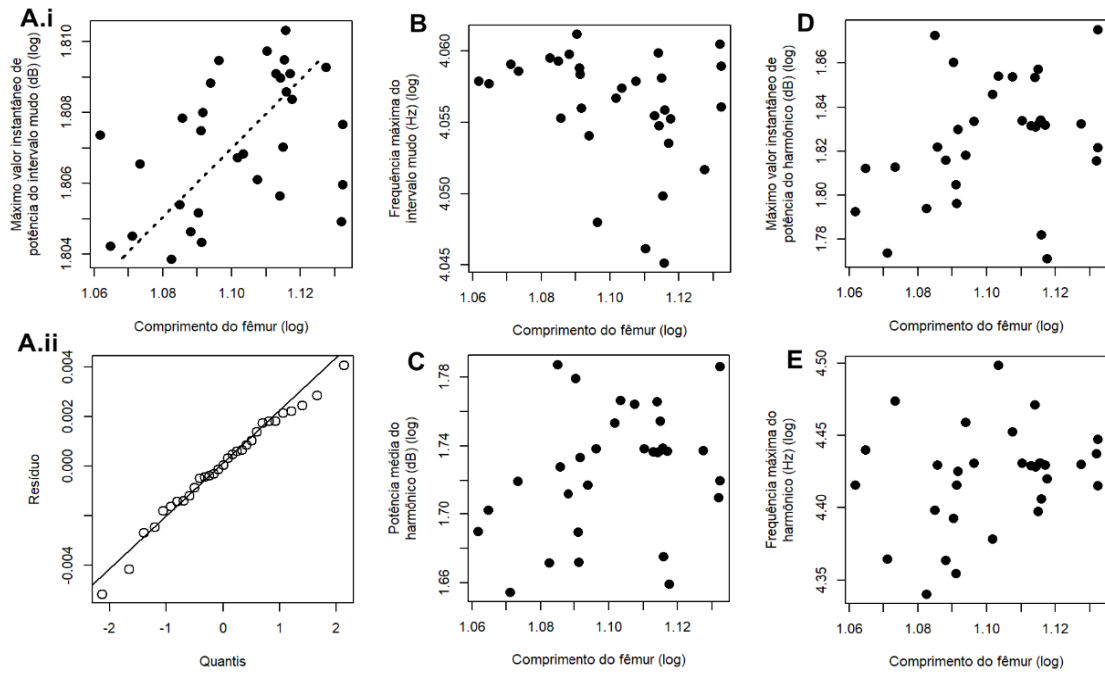


Figura 7- Ajustes das análises de SMA da relação entre o comprimento do fêmur e: A) máximo valor instantâneo de potência (dB) do IM, B) frequência máxima (Hz) do IM, e C) D) e E) variáveis acústicas e os harmônicos.

Tabela 1 - Medidas morfológicas e variáveis acústicas obtidas de cada macho de *C. saltator*

Indivíduo	Fêmur (mm)	Fileira estridulatória (mm)	N° de dentes	DURAÇÃO DE PULSO			INTERVALO MUDO			HARMÔNICO		
				Potência média (dB)	Frequência máxima (Hz)	Máx. valor instantâneo de potência (dB)	Potência média (dB)	Frequência máxima (Hz)	Máx. valor instantâneo de potência (dB)	Potência média (dB)	Frequência máxima (Hz)	Máx. valor instantâneo de potência (dB)
1	13,05	1,14	42	68,88	13793,98	81,98	52,33	11095,59	64,61	54,81	26979,78	68,27
2	11,78	1,06	38	68,39	13555,56	80,95	51,25	11457,72	63,76	45,14	23164,16	59,40
3	12,89	1,17	41	68,91	13800,93	82,00	52,25	11121,32	64,53	54,75	26985,29	68,21
4	12,41	1,14	38	68,77	13750,00	81,78	52,05	11325,37	64,39	52,14	28783,65	65,81
5	12,48	1,17	42	68,95	13798,61	82,07	52,23	11169,12	64,49	54,73	26966,91	68,16
7	13,06	1,2	43	68,75	13745,37	81,72	52,01	11373,16	64,35	47,38	25488,67	60,57
9	12,34	1,18	40	68,38	13557,87	80,94	51,22	11439,34	63,73	47,00	26054,52	62,57
12	11,61	1,09	38	68,35	13550,93	80,93	51,19	11420,96	63,71	50,37	27547,89	64,91
14	13,04	1,11	41	68,88	13773,15	81,98	52,22	11216,91	64,49	54,68	26966,91	68,08
15	13,41	1,19	39	68,88	13798,61	81,98	52,18	11264,71	64,46	54,61	26930,15	67,99
16	13,09	1,14	42	68,85	13793,98	81,91	52,14	11312,50	64,43	54,55	26891,54	67,91
17	12,97	1,1	40	68,83	13761,57	81,90	52,12	11362,13	64,43	54,51	26873,16	67,86
20	13,11	1,18	41	68,72	13719,91	81,68	51,95	11356,62	64,33	45,65	26321,05	59,07
21	12,35	1,23	42	68,69	13689,81	81,66	51,89	11376,84	64,27	54,10	26612,36	67,59
22	12,18	1,07	41	68,71	13657,41	81,63	51,85	11358,46	64,25	53,45	26894,15	66,35
24	13,56	1,21	40	68,69	13634,26	81,56	51,80	11378,68	64,22	52,47	28004,09	66,31
25	11,53	1,07	37	68,70	13631,94	81,53	51,77	11426,47	64,18	48,97	26048,08	62,04
26	12,33	1,06	35	68,70	13622,69	81,49	51,75	11450,37	64,19	48,95	22630,93	63,83
27	13,03	1,19	43	68,66	13613,43	81,39	51,71	11431,99	64,13	56,80	24980,4	71,99
28	13,55	1,11	39	68,43	13534,72	80,95	51,34	11494,49	63,82	51,31	27379,77	65,41
29	12,25	1,06	39	68,39	13555,56	80,96	51,30	11476,10	63,77	51,53	23112,72	65,46
30	12,09	1,12	36	68,32	13537,04	80,89	51,14	11468,75	63,66	46,98	21894,58	62,23
B	12,69	1,16	41	68,60	13618,06	81,32	51,70	11413,60	64,10	58,38	31508,65	71,48

C	12,64	1,05	34	68,65	13590,28	81,32	51,66	11395,22	64,08	56,66	23916,67	70,11
D	11,84	0,99	38	68,62	13599,54	81,27	51,63	11444,85	64,05	52,40	29773,58	64,98
E	12,81	1,15	40	68,57	13571,76	81,23	51,57	11426,47	63,99	58,12	28357,89	71,41
F	13,56	1,16	41	68,57	13557,87	81,17	51,52	11454,04	63,97	61,10	26010,6	75,03
G	13	1,22	39	68,54	13546,30	81,16	51,48	11477,94	63,92	58,30	29604,42	71,38
H	12,16	1,11	37	68,49	13550,93	81,09	51,42	11463,24	63,89	61,28	25017,15	74,59
I	12,31	1,06	36	68,45	13523,15	81,02	51,39	11512,87	63,85	60,14	24704,04	72,49
I.P.Q	13,01	1,17	38	68,82	13752,31	81,83	52,09	11343,75	64,41	54,47	26805,15	67,79

Tabela 2- Resultados das análises estatísticas da SMA, Shapiro-Wilk e teste da isometria para as relações entre o comprimento do fêmur e morfologia do órgão estridulatório e variáveis acústicas, e as relações entre o comprimento da fileira estridulatória e as variáveis acústicas.

	SMA					Shapiro-Wilk		Teste da isometria			
	<i>inclinação</i>	<i>limite inferior</i>	<i>limite superior</i>	<i>R</i>	<i>p</i>	<i>W</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>b</i>
Comprimento do fêmur											
Número de dentes	1.3325	0.9569	1.8554	0.2120	0.0091	0.9660	0.4165	3.1176	0.3115	0.0879	1.3325
Comprimento da fileira estridulatória	1.1725	0.8691	1.5817	0.3598	0.0003	0.9906	0.9932	1.1573	0.1959	0.2908	1.1725
Potência média (dB) da DP	0.0590	0.0421	0.0827	0.1810	0.0170	0.9893	0.9861	2519.9	-0.9942	0	0.0590
Frequência máxima (Hz) da DP	0.1606	0.1135	0.2271	0.1330	0.0436	0.9521	0.1789	307.58	-0.9559	0	0.1606
Máx. valor inst.de potência (dB) da DP	0.1061	0.0753	0.1496	0.1505	0.0309	0.9778	0.7502	740.51	-0.9809	0	0.1061
Potência média(dB) do IM	0.1536	0.1098	0.2149	0.1899	0.0142	0.9808	0.8359	361.27	-0.9621	0	0.1536
Frequência máxima (Hz) do IM	-0.2085	-0.2975	-0.1461	0.0867	0.1078	0.9743	0.6462	–	–	–	–
Máx. valor inst.de potência(dB) do IM	0.0970	0.0692	0.1358	0.1822	0.0166	0.9816	0.8566	924.56	-0.9846	0	0.097
Potência média(dB) do HA	1.8418	1.2948	2.6199	0.1028	0.078	0.9754	0.6769	–	–	–	–
Frequência máxima(Hz) do HA	1.7927	1.2522	2.5665	0.0685	0.1548	0.9272	0.0369	–	–	–	–
Máx. valor inst.de potência(dB) do HA	1.3672	0.9618	1.9434	0.1065	0.0731	0.9605	0.302	–	–	–	–
Comprimento da fileira estridulatória											
Número de dentes	1.2609	0.9006	1.7533	0.2186	0.007	0.9710	0.5472	2.0307	0.2558	0.1648	1.2609
Potência média (dB) da DP	0.0569	0.0393	0.0825	0.0032	0.7607	0.9747	0.658	–	–	–	–
Frequência máxima (Hz) da DP	0.1594	0.1105	0.2299	0.0288	0.3606	0.967	0.458	–	–	–	–

Máx. valor inst. de potência (dB) da DP	0.1042	0.0721	0.1506	0.0182	0.4688	0.9656	0.4073	-	-	-	-
Potência média (dB) do IM	0.1474	0.1018	0.2134	0.0071	0.6501	0.9797	0.8058	-	-	-	-
Frequência máxima (Hz) do IM	-0.2222	-0.3209	-0.1539	0.0217	0.4282	0.9840	0.9123	-	-	-	-
Máx. valor inst.de potência (dB) do IM	0.0935	0.0645	0.1353	0.0068	0.6588	0.9797	0.8058	-	-	-	-
Potência média (dB) do HA	-1.963377	-2.8416	-1.3565	0.0084	0.6237	0.9763	0.707	-	-	-	-
Frequência máxima (Hz) do HA	1.9110	1.3263	2.7534	0.0334	0.3247	0.9816	0.8567	-	-	-	-
Máx. valor inst.de potência (dB) do HA	-1.4574	-2.1113	-1.0060	0.0031	0.7633	0.9768	0.7198	-	-	-	-

Ou seja, o aumento da potência média (dB), da frequência máxima (Hz) e o máximo valor instantâneo de potência (dB) da duração de pulso é desproporcionalmente menor que o esperado para aumento corporal numa escala isométrica.

De acordo com a Tabela 2, ao analisar as relações “puras” entre o comprimento da fileira estridulatória e as outras variáveis com o controle da influência do tamanho corporal, apenas a relação do comprimento da fileira estridulatória e o número de dentes foi significativa ($p < 0.05$). Demonstrando uma relação isométrica entre as variáveis ($b = 1$), onde o número de dentes estridulatórios aumenta proporcionalmente com o aumento do comprimento da *pars stridens* (Fig. 8-A).

Nenhuma das outras características do som analisadas apresentaram uma relação significativa com o tamanho da fileira estridulatória ($p > 0.05$) (tabela 2), não havendo nenhuma inferência de relações entre essas variáveis, como mostra a Figura 8 B, C e D, e a Figura 9.

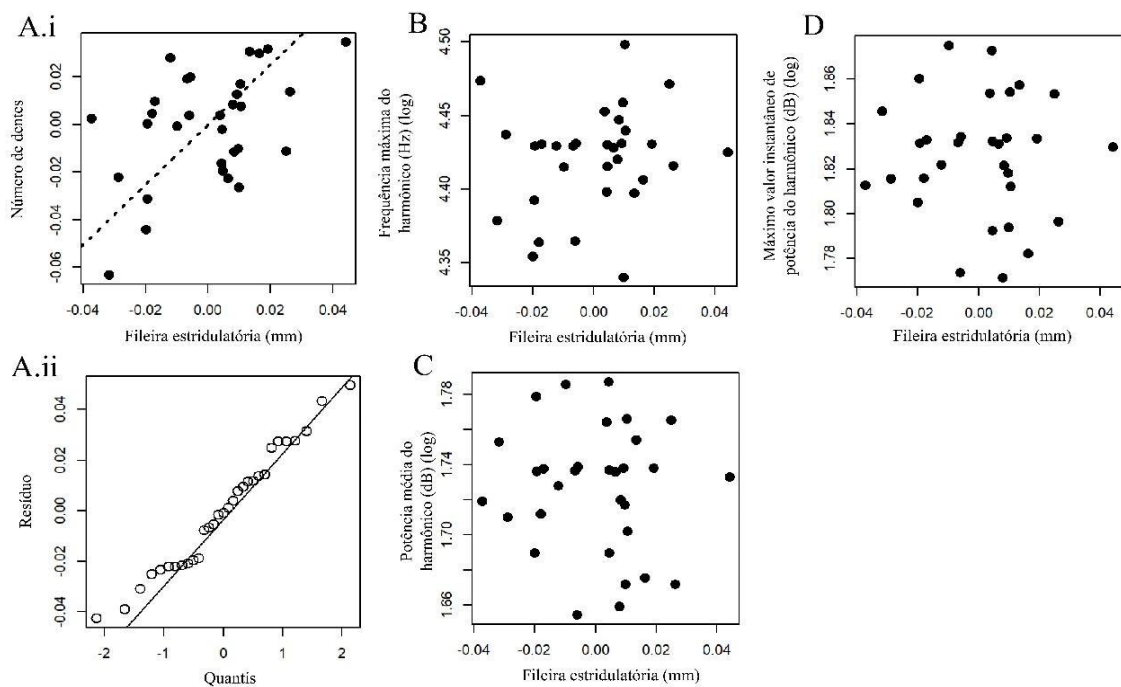


Figura 8- Ajustes das análises de SMA da relação do comprimento da fileira estridulatória com o A) número de dentes estridulatórios, e B), C) e D) variáveis acústicas e o harmônico

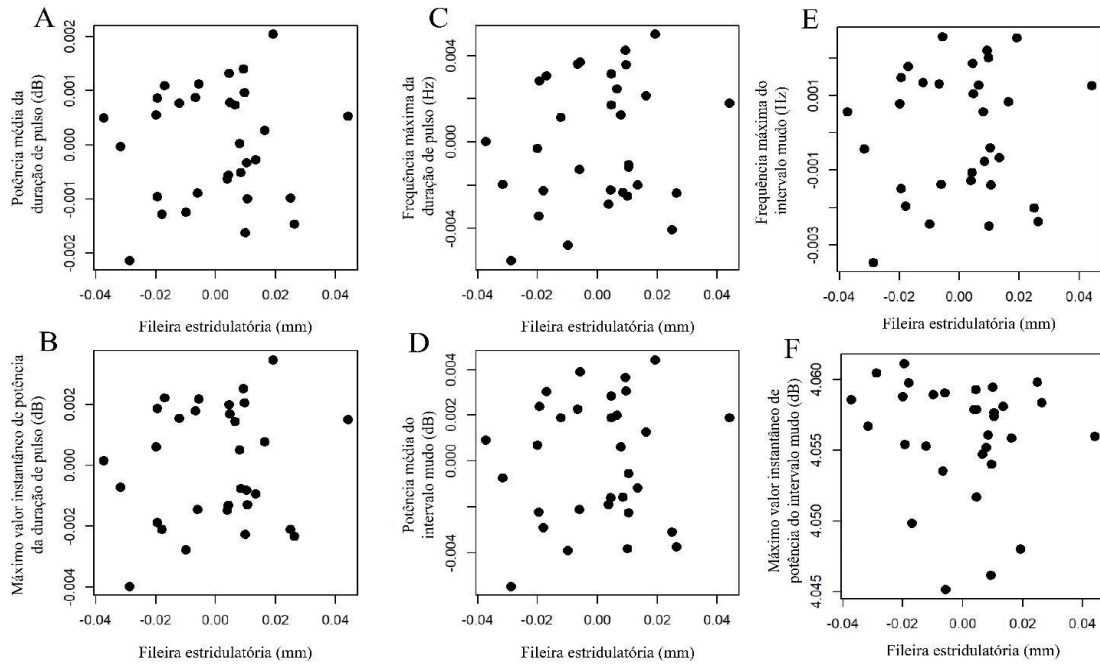


Figura 9- Ajustes das análises de SMA da relação entre o comprimento da fileira estridulatória e as variáveis acústicas. A) potência média (dB) da DP; B) máximo valor instantâneo de potência (dB) da DP; C) frequência máxima (Hz) da DP; D) Potência média (dB); E) frequência máxima (Hz) do IM e F) máximo valor instantâneo de potência (dB) do IM

5. DISCUSSÃO

Das variáveis que apresentaram uma relação significativa com o tamanho do corpo, o número de dentes e o comprimento da fileira estridulatória apresentaram uma relação isométrica com o comprimento do fêmur. O mesmo padrão também foi encontrado na relação entre o comprimento da fileira estridulatória e número de dentes. Ou seja, foram encontradas relações de aumento proporcional em todas as relações entre variáveis estruturais. Por outro lado, nunca encontramos uma relação isométrica entre as variáveis relacionadas ao som diretamente, onde esperaríamos um contexto seletivo mais direto, e o tamanho de corpo. Todas as variáveis que foram explicadas pelo tamanho corporal, (i) a potência média, (ii) o máximo valor instantâneo de potência e (iii) a frequência máxima da duração de pulso, além (iv) da potência média e (v) o máximo valor instantâneo de potência do intervalo mudo apresentaram uma relação hipoalométrica positiva com o tamanho, de forma que o aumento no tamanho de corpo levava a valores mais baixos do que o esperado para tais variáveis do sinal acústico.

As relações hipoalométricas positivas em (iii) não era esperada, tendo em vista que havia uma expectativa de que indivíduos que apresentam um tamanho corporal maior, emitissem duração de pulso com frequências máximas (Hz) cada vez mais baixas. No entanto, esse padrão não foi encontrado aqui, ou seja, o aumento no tamanho corporal se relaciona com sons mais agudos/altos, ainda que desproporcionalmente mais baixo que o esperado em uma relação isométrica, enquanto que indivíduos menores emitem sons mais graves/baixos. As relações encontradas para (i), (ii), (iv) e (v) também foram inesperadas, tendo em vista que, ainda que indivíduos maiores emitem sons com maior intensidade que indivíduos menores, essa intensidade é desproporcionalmente mais baixa que o esperado em uma escala isométrica com o tamanho corporal.

Parece contraintuitivo que possa haver uma relação isométrica entre o tamanho de corpo e as estruturas produtoras de sinais acústicos enquanto há uma relação hipoalométrica positiva entre alguns parâmetros mensurados da duração de pulso e no intervalo mudo. Parece razoável então sugerir que algum outro mecanismo, que não apenas a conformação das estruturas produtoras de som, esteja envolvida na emissão desses sinais acústicos.

Seria possível explicar a isometria entre o tamanho do corpo e as estruturas produtoras de som mensuradas, além da própria relação isométrica entre o comprimento da fileira estridulatória e do número de dentes, de duas formas. Primeiramente que um padrão isométrico pode ser o resultado de seleção estabilizadora na razão entre o comprimento da estrutura e tamanho de corpo, considerando que à medida que o tamanho de corpo aumenta,

umenta também a capacidade da produção de estruturas igualmente grandes. Haveria então um mesmo ótimo, proporcional ao tamanho de corpo, igual para todos os tamanhos, resultando em uma escala isométrica (Bondurinsky & Day 2003). Além disso, a isometria também poderia ser encontrada nos casos onde as estruturas dependentes do tamanho de corpo não estejam diretamente sob seleção sexual. O tamanho propriamente dito das estruturas envolvidas na estridulação seria bem menos importante se houvesse um outro mecanismo (e.g. a velocidade de abertura das asas) capaz de modular a produção dos sinais sonoros e se a seleção sexual atuasse sobre o sinal produzido e não sobre a estrutura morfológica geradora deste sinal.

De forma geral, as esperanças possuem fileiras estridulatórias muito rígidas e maciças quando comparadas àquelas de grilos. É essa natureza rígida da fileira estridulatória e a anatomia complexa do plectro que fazem com que a produção de som seja governada pelo mecanismo de atrito entre estas estruturas, conforme o plectro se move ao longo da fileira no fechamento das asas, permitindo que os movimentos das estruturas ocorram em diferentes velocidades (Montealegre-Z 2005). Desta forma não só o número de dentes influencia a frequência emitida na estridulação, mas a distância entre eles, e também a taxa de contato dos dentes acaba tendo um efeito importante na frequência dominante do som irradiado (Montealegre-Z 2005). Sendo assim, a taxa de contato entre o plectro e os dentes da fileira estridulatória pode ser controlada pela velocidade do fechamento das asas, gerando frequências relativamente mais baixas ainda que as estruturas de estridulação apresentem uma relação isométrica com o tamanho dos indivíduos.

Segundo Montealegre-Z (2005), o sinal acústico emitido pode variar entre os indivíduos, mas é consistente em cada um deles particularmente, correspondendo à velocidade de atrito entre as estruturas durante o movimento das asas. O fato de esperanças apresentarem essa fileira estridulatória mais rígida pode explicar também a falta de relação significativa entre o comprimento da fileira estridulatória e as variáveis acústicas, onde o sinal acústico emitido é regulado mais substancialmente pela velocidade com que as asas se fecham, do que pela morfologia do órgão estridulatório em si.

A seleção sexual pela escolha das fêmeas pode moldar a evolução das características dos machos dentro das populações, uma vez que os machos mais atraentes experimentam um aumento na aptidão através de um elevado sucesso de acasalamento (Grace & Shaw 2012). Mas parece razoável assumir que, da mesma forma que no embasamento teórico do presente trabalho, já se espera de antemão uma relação alométrica positiva (hiperalometria positiva) entre o tamanho e características sob seleção sexual.

Segundo Bouduriansky (2007), a evolução da forma sob seleção sexual tem

sido de particular interesse por conta dos traços sexuais espetacularmente exagerados, e até mesmo “bizarros”, observados em algumas espécies, como os chifres do alce irlandês, *Megaloceros giganteos* (Gould 1973, 1974) as quelas de machos de espécies de caranguejos violinistas (Rosenberg 2002), ou as mandíbulas exageradas de espécies de *stag beetles* (Coleoptera, Lucanidae) (Kawano 1997). Logo, parece razoável sugerir que a preponderância de relatos de traços sexuais alométricos positivos (hiperalométricos positivos) na literatura possa ser o resultado de um viés de amostragem que reflete um fascínio por esses traços anormalmente exagerados (Bouduriansky 2007).

Extrapolando a partir desses exemplos clássicos, vários autores hipotetizaram que a seleção sexual (ou, pelo menos, a seleção sexual direcional) leva quase que invariavelmente à evolução da alometria positiva, e que a alometria positiva é um atributo característico de praticamente todos traços sexualmente selecionados, (como os trabalhos de Green 1992, 2000; Petrie 1992, Kodric-Brown et al. 2006). No entanto, parece existir uma ampla gama de diversidade de padrões alométricos, exibidos em diferentes táxons, e a alometria positiva pode ser a exceção, e não a regra, nas características sexuais, que a seleção sexual direcional não necessariamente leva à evolução da alometria positiva e, inversamente, que a alometria positiva não é necessariamente uma consequência da seleção sexual (Bouduriansky 2007).

A seleção sexual pré-copulatória em machos ocorre em dois contextos básicos: interações físicas masculinas diretas e escolha pelas fêmeas (Darwin 1871, Thornhill & Alcock, 1983, Andersson, 1994). O primeiro contexto geralmente envolve conflitos físicos de rivais, produzido por estruturas especializadas, ou então envolvem sinalizações como tentativas de intimidar os oponentes e induzi-los a abandonar a disputa (Emlen 2014). Já no segundo contexto, o da escolha pelas fêmeas, os machos competem indiretamente por meio de sinais que funcionam para induzir as fêmeas a aceitar a cópula. Com base nisso, Eberhard et. al. (2018) sugerem que os tamanhos dos traços sexuais devem ter diferentes alometrias quando usados nesses diferentes contextos (como estruturas de embate, sinais de ameaça, sinais de corte e dispositivos coercitivos) porque existem diferenças nos prováveis retornos para indivíduos maiores e menores. Assim, a alometria positiva seria favorecida em dispositivos de sinalização agressivos, porque machos maiores tendem a competir diretamente sobre recursos mais valiosos, a interagir mais frequentemente com adversários do mesmo tamanho e o dimensionamento da fisiologia do receptor tenderá para favorecer dispositivos de sinalização proporcionalmente maiores em indivíduos maiores (Eberhard 2018).

Em contraposição à previsibilidade das mensagens transmitidas pelos sinais

de agressividade, as mensagens que são comunicadas nas interações de corte são muito mais variadas (Bradbury & Vehrencamp 2000) e não se espera necessariamente que essa qualidade esteja relacionada positivamente com a escala do tamanho do traço de sinalização no tamanho do corpo (West-Eberhard, 2014). Em suma, a seleção de alometria positiva em sinais de corte, embora não excluída, é muito menos provável, e os efeitos de tamanho são provavelmente muito menos consistentes em dispositivos de sinalização de corte masculino-feminino do que em dispositivos de sinalização de ameaça e agressividade (Eberhard 2018).

Com base nisso, por se tratar aqui da sinalização acústica de machos de *C. saltator*, embora este sinal possa estimular outros machos a emitirem som de agressividade e demarcação de território (Alexander 1962a,b), as estruturas produtoras do som, e consequentemente o som produzido por machos, evoluem sob seleção sexual (Maynard Smith & Harper 2003, Searcy & Nowicki 2005) tendo como pano de fundo a atração de fêmeas coespecíficas para a cópula. Logo, como a característica aqui medida não é utilizada como estrutura diretamente envolvida em combate físico, talvez essa imprevisibilidade da mensagem emitida pelo sinal de corte possa explicar o porquê não foi observado uma relação alométrica positiva entre as variáveis medidas e o tamanho corporal, tendo em vista que este tipo de relação entre estruturas seria menos provável (Eberhard 2018).

Uma outra questão importante é que uma diversidade nas alometrias de traços sexuais secundários é esperada uma vez que a alometria ótima deve refletir as compensações de alocação de recursos e os padrões de seleção sexual e de viabilidade tanto no tamanho de estruturas morfológicas particulares quanto no tamanho do corpo (Bonduriansky 2006).

Com base nisso, Bonduriansky & Day (2003) propuseram um modelo de *trade-off* de alocação de recurso que prevê o padrão ótimo de alometria sob diferentes regimes seletivos. Eles sugerem que a alometria positiva evoluirá quando os ganhos de aptidão marginal de um aumento no tamanho relativo da estrutura forem maiores para indivíduos grandes do que para os pequenos. Logo, o padrão alométrico ótimo depende da natureza precisa da seleção, podendo produzir padrões de isometria, alometria positiva ou negativa (Bonduriansky & Day 2003).

Como os atributos sexualmente selecionados tendem a reduzir a sobrevivência ou a eficiência do forrageio (Zahavi 1975, Petrie 1992), a seleção líquida dessas características será um produto da seleção sexual (ou seja, efeitos na taxa de acasalamento) e seleção de viabilidade (isto é, efeitos na sobrevivência) (Bonduriansky & Day 2003). Sendo assim, a alometria negativa pode ser o produto da seleção sexual direcional no tamanho do atributo, com a viabilidade aumentando com o tamanho do corpo, mas diminuindo com o

tamanho do atributo como, por exemplo, uma característica com funções sexuais e custos diretos de viabilidade.

Neste caso, a seleção natural e sexual podem se opor mutuamente se o sinal sexual aumentar a probabilidade do emissor ser detectado por um parasita ou predador, como é o caso de muitos caracteres sexuais em animais (Buck 1982, Sakaluk 1990, Magnhagen 1991), sendo este um custo direto de viabilidade do tamanho do atributo. Com isso, muitos atributos sexuais secundários são considerados sob um compromisso entre se tornar atrativo para fêmeas e evitar a detecção por parasitas e predadores.

Um caso particular de tais pressões seletivas conflitantes ocorre em insetos emissores de som que são hospedeiros de moscas parasitoides que localizam os hospedeiros por sinais acústicos (Diptera, Tachinidae, Ormiini). As fêmeas do parasitoide localizam grilos machos ou outros ortópteros, depositam larvas no hospedeiro e ao redor dele, as larvas penetram na cavidade do corpo do indivíduo (um caso de endoparasitismo) e desenvolvem-se no interior por 7-10 dias, quando então emergem, matando o hospedeiro, e formam a pupa (Cade 1975, Walker e Wineriter 1991, Zuk et al. 1995).

E embora o parasitismo não tenha sido uma variável controlada neste trabalho, o fato de que os indivíduos tenham sido mantidos vivos no laboratório permitiu algumas observações que se mostram importantes para o entendimento dos resultados encontrados. Percebeu-se a ocorrência de pupas de moscas em seis potes onde as esperanças foram criadas. Em um dos casos, uma mosca chegou a emergir, sendo posteriormente identificada como sendo uma espécie do gênero *Ormia* Robineau-Desvoidy. Mas como muitos indivíduos foram sacrificados, outros foram trocados dos seus potes durante a criação, e não se tinha sido percebido a princípio a presença dessas pupas, não foi possível obter informações consistentes e individualizadas de quantos espécimes efetivamente estavam parasitados, mas acredita-se que esses bichos provavelmente possuam uma alta taxa de parasitismo, ainda mais por ser uma espécie extremamente abundante na região.

A predação por moscas parasitas é considerada uma importante pressão de seleção natural no comportamento reprodutivo de machos de espécies de Orthoptera (Cade 1975). Há evidências de que tanto as fêmeas de grilos quanto moscas parasitoides (*Ormia ochracea* (Bigot)) preferem as mesmas características de sinais sonoros emitidos pelos machos, e.g. maiores taxas de *chirp*, durações mais longas de *chirp* e maiores amplitudes de *chirp* (Wagner 1996). Então sinais que aumentam a atratividade dos machos para as fêmeas também parecem aumentar o risco de um macho atrair parasitoides. Logo, a seleção sexual e natural parecem ter efeitos opostos na evolução do comportamento do canto masculino, resultando em

uma seleção de taxas mais baixas e durações mais curtas de *chirp* do que seria esperada em um contexto de seleção sexual estrita.

A razão pela qual as fêmeas preferem os machos que emitem sinais acústicos com maiores taxas de *chirp* e também *chirps* com maiores durações permanece indeterminada. No entanto, possíveis explicações incluem custos reduzidos de procura de machos, devido à facilidade de localização, qualidade genética masculina (Grafen 1990, Heywood 1989; Pomiankowski 1988, Zahavi 1975) e quantidade ou qualidade de espermatóforos (Zuk 1987).

No caso dos machos de *C. saltator* apresentarem uma relação hipoalométrica positiva das variáveis relacionadas à potência do som tanto da duração de pulso como do intervalo mudo, em relação ao tamanho do corpo, talvez possa sugerir um descompasso entre as características preferidas da fêmea e a observada na análise, onde esperava-se que fêmeas selecionassem machos com maior intensidade no canto. Mas a potência do canto pode ter respondido a um modelo de evolução com a redução secundária dessa característica devido as fortes pressões seletivas opostas produzida pelo parasitismo, acopladas a uma resposta correlacionada mais lenta na preferência feminina (Simmons et. al. 2001), ou seja, a pressão exercida pelo parasita reflete mais rapidamente na sobrevivência e conseqüentemente no sucesso reprodutivo do macho do que a seleção sexual em si, resultando em um canto com uma potência mais baixa do que sugeriria a preferência da fêmea.

Walker (1993) testou a atração de *Ormia ochracea* em diferentes sinais de testes de *Gryllus rubens* (Scuder), e constatou que sinais acústicos com maior potência (dB) atraía mais moscas do que sons com potência mais baixa. Essa preferência de *Ormia* por maiores intensidades de som, poderia ser uma fator explicativo para o padrão encontrado na relação entre o tamanho de corpo e a potência média (dB) e o máximo valor instantâneo de potência (dB) tanto na DP como no IM no nosso estudo, onde o parasita exerce uma pressão contrária a seleção sexual, fazendo com que machos de tamanhos corporais maiores emitam sons em intensidades proporcionalmente menores para evitar sua detecção por parasitas.

Isso também se aplicaria no caso em que, a priori, a preferência da fêmea por sons mais agudos refletisse o maior tamanho corporal dos machos, no entanto, o padrão encontrado neste trabalho, mostrou que os machos estão emitindo sons mais agudos, onde a potência máxima (dB) da duração de pulso e do intervalo mudo apresentam uma relação hipoalométrica positiva com o tamanho do corpo. Ou seja, é possível que a pressão exercida pelo parasitismo esteja “empurrando” esta reta de forma que os indivíduos estejam cantando em uma frequência mais alta que o esperado pela preferência feminina.

Mas uma pergunta importante aparece: sons mais baixos e mais agudos não

prejudicariam a localização/ identificação do macho pela fêmea? Uma forte pressão de parasitismo poderia favorecer a evolução de estratégias de não-chamamento, táticas de acasalamento por machos satélite e também a redução da duração do canto noturno em machos (Cade 1975, 1979, Cade e Wyatt 1984). O mesmo se aplica a populações sob forte pressão de predação por morcegos, onde a redução nos ciclos de canto dos machos é compensada pela produção de tremulações corporais complexas, específicas das espécies, que geram vibrações que são inaudíveis para os morcegos, mas atingem as fêmeas coespecíficas através do substrato (Belwood & Morris 1987).

Em um estudo recente, Zuk et. al. (2006) relataram um caso extremo do quase desaparecimento da comunicação acústica em algumas populações de *Teleogryllus oceanicus* (Le Guillou) sujeitas a uma intensa pressão seletiva por moscas parasitoides. Nestas populações, foi observada a substituição ao longo do tempo de machos “convencionais” por machos com morfologia de asas que impedem os machos de emitirem som. Embora não se tenha conhecimento do novo modo de cortejo dos machos, a população persiste, sugerindo que a detecção e aceitação de machos pelas fêmeas podem passar por outros tipos de estratégias que não envolvem sinais acústicos.

É possível também que, talvez, o tamanho corporal possa não ser um fator determinante na escolha das fêmeas, já que aqui, assumimos *a priori* que indivíduos maiores seriam favorecidos na seleção sexual, no entanto isso não foi testado. Alguns trabalhos como o de Zuk (1988) demonstraram que as fêmeas são preferencialmente atraídas por machos mais velhos que apresentavam uma taxa de parasitismo (por gregarinas, protozoários intestinais) significativamente menor que machos mais novos. E, além disso, a seleção sexual não revelou nenhuma seleção indireta no tamanho corporal e confirmou um forte efeito da idade dos machos na preferência das fêmeas. Segundo Dingle (1983), atributos que possam estar envolvidos em uma resposta à seleção por idade incluem longevidade e desenvolvimento mais rápido e sugerindo também a habilidade de machos menos parasitados em produzir mais espermátóforos, embora o mecanismo de identificação do macho mais velho pela fêmea seja desconhecido. Wagner (1996) também constatou que nem a taxa ou a duração do *chirp* está correlacionado com o tamanho masculino, ou seja, a preferência feminina baseada nesses caracteres não resultou em acasalamentos com machos maiores. Pode ser então que a informação emitida pelos machos de maior aptidão não seja refletida no tamanho corporal em si ou, então, que essa mensagem não seja transmitida pelos parâmetros considerados na análise.

Como por exemplo, em membros da subfamília de grilos Eneopterinae (Orthoptera, Grylloidea), algumas espécies utilizam os harmônicos de alta frequência (HF) para

a comunicação, apresentando uma adaptação acústica distinta, podendo representar novas possibilidades de diversificação, pois podem não ser percebidos por outras espécies, incluindo potenciais predadores ou parasitas (Robillard et. al. 2015) .Latimer e Lewis (1986) sugeriram que esses componentes de HF podem ser detectados e usados por fêmeas para fonotaxia a curta distância.

Um outro resultado importante observado neste trabalho, foi que todas as variáveis acústicas relacionadas ao harmônico não apresentaram uma relação significativa com o tamanho corporal. Pelo fato de *C. saltator* emitir sons de bandas largas, e com espectro de harmônicos bem evidentes, como mostrado anteriormente na figura 2, embora nenhum dos parâmetros analisados do som sobre os HA tenham apresentando uma relação com o tamanho do corpo, e como visto anteriormente, que o tamanho do corpo pode não ser um fator determinante na preferência da fêmea, seria possível testar em estudos futuros, uma provável comunicação utilizando as faixas de frequência dos harmônicos, como forma de “burlar” a percepção pelos parasitas.

6. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Embora a morfologia do aparelho estridulatório apresente uma escala proporcional com o tamanho corporal, machos maiores emitem sons desproporcionalmente mais agudos, além de também emitirem sinais acústicos em uma intensidade desproporcionalmente mais baixa que o esperado para o tamanho corporal. Além disso, os sinais acústicos não apresentaram uma relação significativa com a morfologia do aparelho estridulatório. Todas essas relações, em conjunto, podem refletir uma modulação da frequência acústica mais ligada à velocidade com que as asas se fecham proporcionando o atrito entre o plectro e a fileira estridulatória, do que a morfologia do órgão estridulatório em si, onde o sinal acústico possa estar sendo selecionado por outro mecanismo que não a morfologia do aparelho emissor.

Um outro fator importante foi a presença do parasita que localiza o hospedeiro pelo sinal acústico (gênero *Ormia*; Diptera, Tachinidae) observado nos machos de *C. saltator*. Os parasitas podem estar exercendo uma pressão conflitante com a seleção sexual sobre o sinal acústico, fazendo com que os machos cantem em uma intensidade proporcionalmente mais baixa que o esperado para tamanhos corporais maiores, além de eventualmente deslocar o ajuste da frequência do sinal acústico de maneira que os machos emitam sons mais agudos, já que a preferência da fêmea e do parasita podem ser convergentes, resultando em um sinal acústico com uma potência mais baixa e uma frequência mais alta que o esperado pela preferência da fêmea.

Uma das possibilidades para contornar a detecção do sinal pelo parasita pode ser a utilização de outros meios de comunicação não detectáveis por parasitas/predadores, como por exemplo a comunicação utilizando harmônicos de alta frequência (HF), podendo representar novas possibilidades de diversificação da comunicação acústica nos animais. Esses resultados abriram as portas para inúmeras possibilidades de estudos, como testar se a preferência feminina reflete o tamanho corporal, se o parasita afeta o sinal acústico dos machos, quais as preferências sonoras das fêmeas e do parasita, se existem diferentes sinais acústicos emitidos pelos machos, e se existem diferentes pressões exercidas pelo parasita sobre esses sinais, que tipo de mensagem os sinais acústicos podem emitir, quais as estratégias para contornar a detecção por parasitas, se existe diferença nas taxas de parasitismo em diferentes populações, e, se sim, se existe diferença nos sinais acústicos emitidos pelas diferentes populações e muitas outras perguntas que podem ser feitas a partir desse estudo.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alatalo, R.V.; Höglund, J.; Lundberg, A. 1988. Patterns of variation in the size of the tail ornament in birds. **Biological Journal Linn. Soc.** 34: 363-374.
- Alexander, R.D. 1962a. Evolutionary Change in Cricket Acoustical Communication. **Evolution** 16 (4): 443–67.
- Alexander, R.D. 1962b. Aggressiveness, Territoriality, and Sexual Behavior in Field Crickets (Orthoptera: Gryllidae). **Brill** 17: 130–223.
- Andersson, M. 1994. Sexual Selection. Princeton (New Jersey): **Princeton University Press**.
- Anichini, M.; Kuchenreuther, S.; Lehmann G.U.C. 2016. Allometry of male sound-producing structures indicates sexual selection on wing size and stridulatory teeth density in a bushcricket. **Journal of Zoology** 301: 271-279.
- Belwood, J. J. & G. K. Morris. 1987. Bat predation and its influence on calling behavior in Neotropical katydids. **Science** 238: 64-67
- Bennet-Clark, H.C. 1998. Size and scale effects as constraints in insect sound communication. **Philos** 353: 407-419.
- Bennet-Clark, H.C. 2003. Wing resonances in the Australian field cricket *Teleogryllus oceanicus*. **J. Exp. Biol** 206: 1479-1496.
- Bonduriansky, R. & Day, T. 2003. The evolution of static allometry in sexually selected traits. **Evolution** 57: 2450-2458.
- Bonduriansky, R. 2007. Sexual selection and allometry: a critical reappraisal of the evidence and ideas. **Evolution** 61: 838-849.
- Bradbury, J. W. & Vehrencamp, S. L. 2000. Economic models of animal communication. **Animal Behaviour** 59:259-268
- Bradbury, J.W. & Vehrencamp, S.L. 2011. Principles of animal communication. Vol. 2. **Sinauer Associates**, Sunderland, 697.
- Briffa, M. 2008. Decisions during fights in the house cricket, *Acheta domesticus*: mutual or self assessment of energy, weapons and size. **Animal Behaviour** 75:1053–1062.
- Brown, J.H. & West, G.B. 2000. Scaling in biology. Oxford: **Oxford University Press**. 19: 735 –738
- Brown, W.D.; Smith A. T.; B. Moskalik B.; Gabriel J. 2006. Aggressive contests in house crickets: size, motivation and the information content of aggressive songs. **Animal Behaviour** 72:225–233.
- BURK, T. 1982. Evolutionary significance of predation on sexually signaling males. Florida

Entomology 65: 90-104.

Cade, W.H. 1975. Acoustically orienting parasitoids: fly phonotaxis to cricket song. **Science** 190:1312-1313.

Cade, W.H. 1979. The evolution of alternative male reproductive strategies in field crickets. In: Sexual selection and reproductive competition in insects. New York: **Academic Press** 343-379.

Cade, W.H. & Wyatt, D.R. 1984. Factors affecting calling behaviour in field crickets, *TeUogryUus* and *GryUus* (age, weight, density, and parasites). **Behaviour** 88: 61-75

Chamorro-Rengifo, J.; Silva, B. C.; Oliver, R. D. S.; Braun, H.; Araujo, D. 2018. Meadow katydids (Orthoptera: Tettigoniidae: Conocephalini) from the Central-West Region of Brazil: Morphological, bioacoustic and cytogenetic study. **Zootaxa**, 4388 : 347–372.

Champagnon, J. & Cueva del Castillo R. 2008. Female mate choice, calling song and genetic variance in the cricket, *Gryllodes sigillatus*. **Ethology** 114:223–230

Cheverud, J. M. 1982. Relationships among ontogenetic, static and evolutionary allometry. *Amer. J. Phys.* **Anthropology**. 59: 139-149.

Cock, A. G. 1966. Genetical aspects of metrical growth and form in animals. **The Quarterly Review of Biology** 41: 131-190

Couldridge, V. C. K. & Van Staaden M. J. 2006. Female preferences for male calling songs in the bladder grasshopper *Bullacris membracioides*. **Behaviour** 143:1439–1456.

Cueva del Castillo, R. & Núñez-Farfán J.. 2002. Female mating success and risk of pre-reproductive death in a protandrous grasshopper. **Oikos** 96:217–224

Darwin, C. 1871. *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*. London (United Kingdom): John Murray.

Dawkins, R.; J. R. Krebs. 1978. Animal signals: information or manipulation?, 380-402. In J. R. Krebs and N. B. Davies [EDS.], **Behavioural ecology**. Blackwell, Oxford, UK.

Dial, K. P.; Greene, E.; Irschick, D. J. 2008. Allometry of behavior. **Trends in Ecology & Evolution** 23:394-401.

Dumortier, B. 1963. Morphology of sound emission apparatus in Arthropoda. **Acoustic Behaviour of Animals** 277–345.

Eberhard, W. G.; Rodríguez, R. L.; Huber, B. A.; Speck, B.; Miller, H.; Buzatto, B. A.; Machado, G. 2018. Sexual Selection and Static Allometry: The Importance of Function. **The Quarterly Review of Biology**, 93:207-250.

Eberhard, W.; Rodriguez, R.L.; Polihronakis, M. 2009. Pitfalls in understanding the functional significance of genital allometry. **Journal Evolution Biology** 22: 435–445.

- Emlen, D. J. 2014. *Animal Weapons: The Evolution of Battle*. New York: **Henry Holt and Company** 53-85.
- Ewing, A.W. 1989. *Arthropod Bioacoustics: Neurobiology and Behavior*. **Cornell University Press** 73-120.
- Fedorka, K. M. & Mousseau, T. A. 2002. Nuptial gifts and the evolution of male body size. **Evolution** 56:590–596.
- Getty, T. 1998. Reliable signaling need not be a disadvantage. **Anim Behav.** 56: 253-255.
- Gould, S. J. 1966. Allometry and size in ontogeny and phylogeny. **Biological Review** 41:587–640.
- Gould, S. J. 1974. The origin and function of 'bizarre' structures: antler size and skull size in the "Irish elk", *Megaloceros giganteus*. **Evolution** 28:191-220.
- Gould, S.J. 1973. Positive allometry of antlers in the "Irish elk", *Megaloceros giganteus*. **Nature** 244:375-376.
- Gould, S.J. 1966. Allometry and size in ontogeny and phylogeny. **Biological Review.** 41: 587-640.
- Grace, J. L., & Shaw, K. L. 2012. Incipient sexual isolation in *Laupala cerasina*: Females discriminate population-level divergence in acoustic characters. **Current Zoology**, 58(3): 416-425.
- Grafen, A. 1990. Biological signals as handicaps. **Journal of Theoretical Biology** 144: 517–546.
- Green, A. J. 1992. Positive allometry is likely with mate choice, competitive display and other functions. **Animal Behaviour** 43:170-172.
- Green, A. J. 2000. The scaling and selection of sexually dimorphic characters: an example using the marbled teal. **Journal of Avian Biology** 31:345-350.
- Greenfield, M. D. 1997. Acoustic communication in Orthoptera. **The Bionomics of Grasshoppers, Katydid and their Kin** 197-230.
- Gwynne, D.T.; Bailey, W.J. 1988. Mating system, mate choice and ultrasonic calling in a zaprochiline katydid (Orthoptera: Tettigoniidae). **Behaviour** 105: 202–223.
- Hedwig, B. (Ed.). 2014. *Insect hearing and acoustic communication*. **Springer**. 45-81.
- Heywood, J.S. 1989. Sexual selection by the handicap mechanism. **Evolution** 43:1387-1397.
- Hill, A. V. 1950. The dimensions of animals and their muscular dynamics. **Science Progress** 38:209-230.
- Huxley, J. S. 1924. Constant differential growth-ratios and their significance. **Nature**

114:895–896.

Huxley, J. S. 1932. Problems of relative growth. **Johns Hopkins University Press** 31.

Huxley, J. S. & G. Teissier. 1936. Terminology of relative growth. **Nature** 137:780–781.

Judge, K. A.; Ting J. J.; Gwynne D. T. 2008. Condition dependence of male life span and calling effort in a field cricket. **Evolution** 62:868–878

Kawano, K. 1997. Cost of evolving exaggerated mandibles in stag beetles (Coleoptera: Lucanidae). **Annals of the Entomological Society of America** 90:453–461.

Klingenberg, C. P. & Nijhout, H. F. 1998. Competition among growing organs and developmental control of morphological asymmetry. **Proceedings of the Royal Society** 265:1135–1139.

Klingenberg, C.P. 2016. Size, shape, and form: concepts of allometry in geometric morphometrics. *Development Genes and Evolution* 226:113–137

Kodric-Brown, A., R. M. Sibly & Brown J. H. 2006. The allometry of ornaments and weapons. **Proceedings of the National Academy of Sciences**. 103:8733–8738.

Köhler, J.; Jansen, M.; Rodríguez, A.; Kok, P. J. R.; Toledo, L. F.; Emmrich, M.; Vences, M. 2017. The use of bioacoustics in anuran taxonomy: theory, terminology, methods and recommendations for best practice. **Zootaxa**, 4251: 5–13

Kvarnemo, C.; Ahnesjö I. 1996. The dynamics of operational sex ratios and competition for mates. **Tree** 11:404–408.

Lachmann, M.; S. Számadó; C. T. Bergstrom. 2001. Cost and conflict in animal signals and human language. *Proc. Proceedings of the National Academy of Sciences*. USA 98:13189–13194.

Latimer W, Lewis DB. 1986. Song harmonic content as a parameter determining acoustic orientation behaviour in the cricket *Teleogryllus oceanicus* (Le Guilou). *J Comp Physiol A* 158:583–591

Latimer, W. & Sippel, M. 1987. Acoustic cues for female choice and male competition in *Tettigonia cantans*. **Animal Behaviour** 35:887–900.

Lehmann, G.U.C. & Lehmann, A.W. 2009. Conditiondependent spermatophore size is correlated with male's age in a bushcricket (Orthoptera: Phaneropteridae). **Biological Journal of the Linnean Society** 96: 354–360.

Lehmann, G.U.C.; Lehmann, A.W. 2008. Bushcricket song as a clue for spermatophore size? **Behavioral Ecology and Sociobiology**. 62: 569–578.

Leisnham, P. T.; Jamieson I. G. 2004. Relationship between male head size and mating opportunity in the harem-defence, polygynous tree weta *Hemideina maori* (Orthoptera: Anostostomatidae). **New Zealand Journal of Ecology** 28:49–54

- Lewkiewicz, D. A. & Zuk, M. 2004. Latency to resume calling after disturbance in the field cricket, *Teleogryllus oceanicus*, corresponds to population-level differences in parasitism risk. **Behavioral Ecology and Sociobiology**. 55, 569–573.
- Lindström, L.; Kotiaho, Janne S. 2002. Signalling and reception. **Encyclopedia of Life Sciences**.
- Magnhagen, C. 1991. Predation risk as a cost of reproduction. **Trends Ecology Evolution** 6: 183-186.
- McCartney, J. & Heller, K.G.. 2008. A preliminary analysis of mate choice in a bush cricket (*Poecilimon laevissimus*: Tettigoniidae) suggests virginity is more important than body size. **Journal of Orthoptera Research** 17:227–230.
- McMahon, T. A. 1984. Muscles, Reflexes, and Locomotion. **Princeton University Press**. 250-230.
- Mirth, C.K.; Frankino, W.A.; Shingleton, A.W. 2016. Allometry and size control: what can studies of body size regulation teach us about the evolution of morphological scaling relationships? **Current Opinion in Insect Science**13:93–98.
- Miyashita, A.; Kizaki, H.; Sekimizu, K.; Kaito, C. 2016. No effect of body size on the frequency of calling and courtship song in the two-spotted cricket, *Gryllus bimaculatus*. **PLoS one**. 11: e0146999.
- Montealegre-Z, F. 2005. The mechanics of sound production in *Panacanthus pallicornis* (Orthoptera: Tettigoniidae: Conocephalinae): the stridulatory motor patterns. **Journal of Experimental Biology** 208: 1219-1237.
- Montealegre-Z, F. 2009. Scale effects and constraints for sound production in katydids (Orthoptera: Tettigoniidae): correlated evolution between morphology and signal parameters. **Evolution Biology** 22: 355–366.
- Montealegre-Z, F. & Mason, A.C. 2005. The mechanics of sound production in *Panacanthus pallicornis* (Orthoptera:Tettigoniidae: Conocephalinae): the stridulatory motor patterns. **The Journal of Experimental Biology** 208: 1219–1237.
- Moore, A.J. 1997. The evolution of social signal: Morphological, functional, and genetic integration of the sex pheromone in *Nauphoeta cinerea*. **Evolution** 51: 1920–1928.
- Moore, A.J.; Wolf, J.B.; Brodie, E.D. III. 1998. The influence of direct and indirect genetic effects on the evolution of behavior: social and sexual selection meet maternal effects. **Maternal Effects as Adaptations** 22–41.
- Morris, G.K.; Pipher, R.E. 1972. The relation of song structure to tegminal movement in *Metrioptera sphagnorum* (Orthoptera: Tettigoniidae). **Canadian Entomologist** 104: 977–985.
- Orci, K.M.; Nagy, B.; Szovenyi, G.; Racz, I.A.; Varga, Z. 2005. A comparative study on the song and morphology of *Isophya stysi* Cejchan, 1958 and *Isophya modestior* Brunner von

Wattenwyl, 1882 (Orthoptera, Tettigoniidae). **Zoologischer Anzeiger** 244: 31–42.

Pélabon, C.; Bolstad, G. H.; Egset, C. K.; Cheverud, J. M.; Pavlicev, M.; Rosenqvist, G. 2013. On the relationship between ontogenetic and static allometry. **The American Naturalist** 81: 195-212.

Petrie, M. 1988. Intraspecific variation in structures that display competitive ability: large animals invest relatively more. **Animal Behaviour**. 36:1174–1179.

Petrie, M. 1992. Are all secondary sexual display structures positively allometric and, if so, why? **Animal Behaviour**. 43:173-175.

Pitchers, W. R.; Klingenberg, C. P.; Tregenza, T.; Hunt, J.; Dworkin, I. 2014. The potential influence of morphology on the evolutionary divergence of an acoustic signal. **Journal of Evolutionary Biology** 27: 2163-2176.

Podos, J. & Patek, S.N. 2015. Acoustic signal evolution: biomechanics, size, and performance. **Animal signaling and function: an integrative approach**: 175–203.

Pomiankowski A, 1988. The evolution of female mate preferences for male genetic quality. **Evolution Biology** 5:136-184.

Ponce-Wainer, X. J & Cueva del Castillo R. 2008. Female mate choice and no detected predation risk in relation to the calling song of *Oecanthus niveus* (Gryllidae: Oecanthinae). **Annals of the Entomological Society of America** 101:260–265.

Puniamoorthy, N.; Ismail, M.R.B.; Tan, D.S.H.; Meier, R. 2009. From kissing to belly stridulation: comparative analysis reveals surprising diversity, rapid evolution, and much homoplasy in the mating behaviour of 27 species of sepsid flies (Diptera: Sepsidae). **Journal of Evolutionary Biology**. 22: 2146–2156.

Remis, M. I. 2008. Population differentiation in the grasshopper *Sinipta dalmani*: body size varies in relation to karyotype and climatic conditions. **Journal of Orthoptera Research** 17:213–218

Ritchie, M.G.; Couzin, I.D.; Snedden, W.A. 1995. What's in a song? Female bushcrickets discriminate against the song of older males. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences** 262: 21–27.

Robillard, T.; Ter Hofstede; H. M.; Orivel, J.; Vicente, N. M. 2015. Bioacoustics of the Neotropical Eneopterinae (Orthoptera, Grylloidea, Gryllidae). **Bioacoustics**, 24: 123-143.

Römer, H., A. Lang; Hartbauer, M. 2008. No correlation of body size and high-frequency hearing sensitivity in neotropical phaneropterine katydids. **Journal of Orthoptera Research** 17:343–346.

Rosenberg, M. S. 2002. Fiddler crab claw shape variation: a geometric morphometric analysis across the genus *Uca* (Crustacea: Brachyura: Ocypodidae). **Biological Journal of the**

Linnean Society 75:147-162.

Rosetti, N.; J. C. Vilardi; Remis M. I. 2007. Effects of B-Chromosomes and supernumerary segments on morphometric traits and adult fitness components in the grasshopper *Dichroplus elongatus* (Acrididae). **Journal of Evolutionary Biology** 20:249–259.

Rotenberry, J. T.; Zuk M.; Hayes C. 1996. Phonotactic parasitoids and cricket song structure: an evaluation of alternative hypotheses. **Ecology and Evolution** 10:233-243.

Sakaluk, S. K. 1990. Sexual selection and predation: balancing reproductive and survival needs. Insect defenses (DL Evans & JO Schmidt, eds). **State University of New York Press** 63-90

Schaus, J. M. & Sakaluk S. K. 2001. Ejaculate expenditures of male crickets in response to varying risk and intensity of sperm competition: not all species play games. **Behavioral Ecology** 12:740-745.

Schlichting, C. D. & Pigliucci, M. 1998. Phenotypic Evolution: A Reaction Norm Perspective. Sunderland, Mass: **Sinauer Associates**.

Schmidt-Nielsen, K. 1984. Scaling: Why is Animal Size so Important. Cambridge University **Press. Cambridge**.

Searcy, W. A.; S. Nowicki. 2005. The evolution of animal communication: reliability and deception in signaling systems. **Princeton: Princeton University Press** 134-190.

Shackleton, M. A.; Jennions M. D; Hunt J. 2005. Fighting success and attractiveness as predictors of male mating success in the black field cricket, *Teleogryllus commodus*: the effectiveness of no-choice tests. **Behavioral Ecology and Sociobiology** 58:1-8

Simmons, L.W. 1995. Correlates of male quality in the field cricket, *Gryllus campestris*: age, size, and symmetry determine pairing success in field populations. **Behavioral Ecology**. 6: 376–381.

Simmons, L.W. & Ritchie, M.G. 1996. Symmetry in the songs of crickets. **Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences** 263: 305–311.

Simmons, L.W.; Zuk, M. 1992. Variability in call structure and pairing success of male field crickets *Gryllus bimaculatus* and the effects of age, size and parasite load. **Animal Behaviour** 44: 1145-1115.

Simmons, L. W. 1988. Male size, mating potential and lifetime reproductive success in the field cricket, *Gryllus bimaculatus* (De Geer). **Animal Behaviour** 36:372–379.

Simmons, L. W.; Zuk, M.; Rotenberry, J. T. 2001. Geographic Variation in Female Preference Functions and Male Songs of the Field Cricket *Teleogryllus oceanicus*. **Evolution** 55: 1386-1394.

Smith, J.M.; Harper, D. 2003. Animal signals. **Oxford: Oxford University Press**.

- Stern, D.L; Emlen D.J. 1999.The developmental basis for allometry in insects. **Development** 126:1091-1101.
- Steven, C.F. 2009.Darwin and Huxley revisited: the origin of allometry. **Journal of Biology**. 8: 14.
- Stillwell, R.C.; Shingleton, A.W.; Dworkin, I.; Frankino, W.A. 2016. Tipping the scales: evolution of the allometrics lobe independent of average trait size. **Evolution** 70: 433-444.
- Suga, N. 1966. Ultrasonic production and its reception in some neotropical Tettigoniidae. **Journal of Insect Physiology** 12: 1039-1050.
- Sugano, Y. C.; Y. Sasaki; Akimoto S. 2008. Effects of body size and shape on mating frequency in the brachypterous grasshopper *Podisma sapporensis*. **Journal of Orthoptera Research** 17:243–248.
- Számádó, S. 2011. The cost of honesty and the fallacy of the handicap principle. **Anim. Behav.** 81:3–10.
- Thornhill, R., Alcock, J. 1983. The Evolution of Insect Mating Systems. Cambridge (Massachusetts): **Harvard University Press**.
- Wagner Jr, W. E. 1996. Convergent song preferences between female field crickets and acoustically orienting parasitoid flies. **Behavioral Ecology**, 7: 279-285.
- Walker, T. J. 1993. Phonotaxis in female *Ormia ochracea* (Diptera: Tachinidae), a parasitoid of field crickets. **Journal of Insect Behavior**, 6: 389–410.
- Walker, T. J., & Dew, D. 1972. Wing Movements of Calling Katydid: Fiddling Finesse. **Science**, 178:174-176.
- WALKER, T. J.1993. Phonotaxis in female *Ormia ochracea* (Diptera: Tachinidae), a parasitoid of field crickets. **Journal of Insect Behavior**. 6:389-410.
- Walker, T.J. & Carlyle, T.C. 1975. Stridulatory file teeth in crickets: taxonomic and acoustic implications (Orthoptera: Gryllidae). **International Journal of Insect Morphology and Embryology** 4: 151–158.
- Wallace, B. 1987. Ritualistic combat and allometry. **The American Naturalist** 129: 775–776.
- Warton, D. I.; Wright, I. J.; Falster, D. S.; Westoby, M. 2006. Bivariate line-fitting methods for allometry. **Biological Reviews**, 81: 259-291.
- Wcislo, W.T. 1989. Behavioral environments and evolutionary change. **Annu. Rev. Ecol. Syst.** 20: 137–169.
- Wedell, N. 1997. Ejaculate size in bushcrickets: The importance of being large. **Journal of Evolutionary Biology** 10:315–325
- West-Eberhard, M. J. 2014. Darwin’s forgotten idea: the social essence of sexual selection.

Neuroscience and Biobehavioral Reviews 46:501–508.

West-Eberhard, M.J. 2003. Developmental Plasticity and Evolution. **Oxford University Press** 471-573

Whitman D.W. 2008. The significance of body size in the Orthoptera: a review. **Journal of Orthoptera Research** 17:117-134.

Zahavi, A. 1975. Mate selection: a selection for a handicap. **Journal of Theoretical Biology** 53:205–214

Zahavi, A.; A. Zahavi. 1997. The handicap principle: a missing piece of Darwin's puzzle. **Oxford University Press**, New York 5- 27.

Zuk M, 1987. The effects of gregarine parasites, body size, and time of day on spermatophore production and sexual selection in field crickets. **Behavioral Ecology and Sociobiology** 21:65-72.

Zuk, M. 1988. Parasite load, body size, and age of wild-caught male field crickets (Orthoptera: Gryllidae): effects on sexual selection. **Evolution** 42:969-976.

Zuk, M.; Simmons W.; Rotenberry J. T. 1995. Acoustically orienting parasitoids in calling and silent males of the field cricket *Teleogryllus oceanicus*. **Ecological Entomology**. 20:380-383.

Zuk, M.; Simmons L. W.; Cupp L. 1993. Calling characteristics of parasitized and unparasitized populations of the field cricket *Teleogryllus oceanicus*. **Behavioral Ecology and Sociobiology** 33:339-343.

Zuk, M.; Rotenberry, J. T.; Simmons, L. W. 2001 Geographical variation in calling song of the field cricket *Teleogryllus oceanicus*: the importance of spatial scale. **Evolutionary Biology** 14:731–741.

Zuk, M.; Rotenberry, J. T.; Simmons, L. W. 1998. Calling Songs of Field Crickets (*Teleogryllus oceanicus*) With and Without Phonotactic Parasitoid Infection. **Evolution** 52: 166-171.

Zuk, M.; Rotenberry, J. T.; Tinghitella, R. M. 2006. Silent night: adaptive disappearance of a sexual signal in a parasitized population of field crickets. **Biology Letters**, 2: 521–524.

ANEXOS

1 - TERMINOLOGIA DAS CARACTERÍSTICAS SONORAS

Seguindo o trabalho de Köhler et al. (2017), com alterações conforme a necessidade:

Amplitude de som: Diferença entre a pressão de pico (corresponde ao pico da onda sonora) à pressão ambiente.

Amplitude de som: Diferença entre a pressão de pico (corresponde ao pico da onda sonora) à pressão ambiente. Proporcional à intensidade do som.

Bioacústica: Adjetivo referente a sons produzidos por animais.

Chirp: Pequenos grupos de pulsos produzidos em sequência (Alexander, 1962a).

Duração de Pulso: Tempo entre o início e o término de um mesmo pulso.

Espectrograma: Uma representação visual de um som, exibindo a frequência e a amplitude do som ao longo do tempo.

Frequência de som: Número de ciclos de oscilação de ondas sonoras por unidade de tempo; ciclos por segundo são medidos em Hertz (Hz) ou quilohertz.

Frequência dominante: Frequência emitida com a maior parte da energia acústica. (Martins, 2009).

Intervalo mudo: Tempo entre o término de um pulso e o início de outro, período em que as tégminas são abertas.

Janelas / Windows: Segmentos na análise de FFT com início ou parada acentuada resultariam em amplas bandas de frequência. Para evitar tais artefatos, diferentes funções de janelas reduzem gradualmente o início e o deslocamento de cada segmento.

Oscilograma: Uma representação visual de um som, exibindo as mudanças na amplitude ao longo do tempo.

Pulso: Conjunto de ciclos sonoros produzidos durante apenas um movimento de fechamento das tégminas.

Sinal acústico: Um som emitido com a função de provocar uma resposta comportamental de outro animal, interespecífica ou intraespecífica.

Tamanho da janela FFT (resolução FFT): Comprimento do segmento em número de amostras por segmento usado para análise de FFT. Segmentos mais longos permitem maior resolução de frequência, mas menor resolução de tempo e vice-versa.

Taxa de amostragem (R): Número de medições de amplitude tomadas por segundo ao digitalizar uma onda sonora.

Taxa de pulso: Número de pulsos por um determinado período de tempo (Martins, 2009)

Transformação rápida de Fourier (FFT): Decomposição de uma forma de onda complexa em ondas senoidais para análise. Um algoritmo usado para produzir espectrogramas e espectros de potência.