

**EFEITOS DO PARASITOIDISMO POR *Ormia* cfr. *crepoi* TAVARES, 1965  
(DIPTERA: TACHINIDAE) NO MORFOESPAÇO DE *Conocephalus saltator*  
(SAUSSURE, 1859) (ORTHOPTERA: TETTIGONIIDAE)**

**VANESSA MOREIRA DE OLIVEIRA**

Foz do Iguaçu  
2024

**EFEITOS DO PARASITOIDISMO POR *Ormia* cfr. *crepoi* TAVARES, 1965 (DIPTERA:  
TACHINIDAE) NO MORFOESPAÇO DE *Conocephalus saltator* (SAUSSURE,  
1859) (ORTHOPTERA: TETTIGONIIDAE)**

**VANESSA MOREIRA DE OLIVEIRA**

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado ao Instituto Latino-Americano de Ciências da Vida e da Natureza 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  
2024

VANESSA MOREIRA DE OLIVEIRA

**EFEITOS DO PARASITOIDISMO POR *Ormia* cfr. *crepoi* TAVARES, 1965  
(DIPTERA: TACHINIDAE) NO MORFOESPAÇO DE *Conocephalus saltator*  
(SAUSSURE, 1859) (ORTHOPTERA: TETTIGONIIDAE)**

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado ao Instituto Latino-Americano de Ciências da Vida e da Natureza 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<sup>a</sup>. Elaine Della Giustina Soares

---

Prof. Dr<sup>a</sup>. Maelin da Silva

Foz do Iguaçu, 28 de fevereiro de 2024

Dedico este trabalho às pessoas que  
me apoiaram e ajudaram, mas  
principalmente, à mim.

## AGRADECIMENTOS

Em primeiro lugar agradeço a minha mãe que esteve comigo em todos os momentos e me acompanhou durante esta jornada, mesmo dizendo que eu deveria ter feito cinema ao invés de biologia.

Em segundo lugar, agradeço ao Nuno. Meu professor, mestre, exemplo, e posso dizer amigo. Não teria feito este trabalho se não fosse por ele, assim como acredito que não teria terminado o curso se não o tivesse ao meu lado. Me lembro de perguntar (desesperadamente) a todos os meus colegas que estavam fazendo TCC sobre indicações de bons orientadores, fiz listas de prós e contras, joguei moedas para cima e observei cada um dos professores do curso como possibilidades. Me lembro de olhar ao redor e constatar como essa nova etapa da graduação era de certa forma tão fácil e fluida para tantas pessoas, me perguntando porque comigo as coisas eram tão difíceis e este tópico do TCC me deixava tão nervosa. Cheguei a conclusão que estava nervosa com o fato de todo o meu conhecimento obtido durante tantos anos ser finalmente posto a prova, e me perguntava se eu realmente sabia alguma coisa, ou estava apenas dando muita sorte passando nas disciplinas consecutivamente. Nuno foi a única pessoa com a qual me senti confortável para dizer “não sei” em meio a uma aula, ou até mesmo em uma das muitas reuniões do TCC. Ele não duvidou de mim e o agradeço por isso. Me lembro como se fosse ontem o quão nervosa fiquei no dia em que pedi para ser meu orientador. Pensei em todas as piores hipóteses na minha cabeça e escondi minhas mãos para não mostrar o quanto estava tremendo de medo. Esse mesmo medo me acompanhou durante os quatro semestres em que trabalhamos juntos. Esse medo estava comigo todas as vezes em que respirava fundo antes de bater na porta da sala dos professores e contava até 10, antes pedir alguma ajuda ou avisar sobre o andamento das coisas. Este medo estava comigo em todas as vezes que nos reunimos no laboratório, e esteve comigo em cada esperança que montei. Esteve comigo quando ele me ensinou a montar insetos, em especial as esperanças. Esteve comigo quando iniciamos as medições e em todos os momentos dentro daquela sala pequena, com uma dose extra de insegurança ao mexer naquela lupa que tira fotos e é muito cara. Este medo esteve comigo em todos os momentos, mas o prof Nuno também esteve. O agradeço imensamente pela paciência, sabedoria, calma, alegria, orientação e companhia. Agradeço pela paciência de me ensinar o que eu não sabia e relembrar o que esqueci, não me fazendo sentir um completo fracasso. Agradeço pela sabedoria em me orientar sempre pelo melhor caminho e sempre me dar os melhores conselhos nos momentos mais necessitados. Agradeço muito pela calma e serenidade dele, quando eu estava ansiosa e nervosa, cobrando resultados e datas de mim mesma, quando na

verdade ele sempre esperou pacientemente. Agradeço pela alegria e ânimo sempre muito bem vindos em meio a todas as frustrações e momentos difíceis. Agradeço pela orientação como mestre neste momento final do curso, e como amigo em todos os outros momentos. Em especial, agradeço pela companhia. Nuno me acompanhou durante esta jornada, me viu envelhecer alguns anos e aprender coisas novas, me viu em momentos felizes e tristes, me viu crescer como pessoa e como futura bióloga, me viu recomeçar e continuar e me viu realizar durante meses este trabalho. Agradeço imensamente por ter me acompanhado até aqui. Sem ele não teria conseguido.

Agradeço a todos os professores, em especial aqueles que moram no meu coração: Zanella, Elaine, Nuno, Cleto e Hermes (sim, o Hermes também mora no meu coração).

Agradeço a todos os companheiros de laboratório e amigos presentes na jornada. Agradeço aos amigos que foram embora e aqueles que ficaram.

Agradeço aos professores Hermes, Maelin, Elaine e Zanella, que fizeram meus olhos brilharem durante aulas incríveis, nunca pensei que aprenderia coisas tão legais quanto as que aprendi com vocês.

Agradeço ao tempo que passei nas Ecologias de Campo, e em especial ao professor Michel por me levar ao posto de saúde aquele dia. Os momentos mais especiais e memoráveis que tive durante a graduação foram durante os campos, e agradeço cada risada e bons momentos, que me fizeram pensar no quão feliz estava neste curso.

Agradeço aos motoristas do intercamp por me deixarem entrar quando me viam correndo pela rua por estar atrasada, e pararem em mais locais nos dias de chuva quando era muito tarde da noite.

Agradeço a todos os técnicos dos laboratórios que preparavam tudo com muito carinho.

Agradeço a todas as caronas que recebi do Zanella durante os dias terríveis de calor, assim como todas as conversas de apoio e incentivo sobre o futuro e preocupações com o TCC.

Agradeço em especial, a professora Elaine por ter sido tão paciente e corajosa durante a pandemia, liderando de frente como nossa orientadora do curso os tempos difíceis que passamos juntos. Minha admiração como aluna cresceu muito ao ver ela dando as aulas com o maior empenho que pude testemunhar, fazendo de tudo para que o conhecimento pudesse ser passado adiante. Admirei ela como pessoa além de tudo, por se manter firme para cada aluno. O mesmo medo que senti, ela também sentiu. Me espelhei na coragem dela para passar por aquele momento difícil, e posteriormente, todos os outros desafios que a graduação

oferece. Passamos pela pandemia vivos, e estive virtualmente na casa dela e do Nuno todos os dias durante alguns meses (com aquela loucura de tantas disciplinas), acompanhei as crianças crescerem, e vi o Nuno tirar a barba. Os considero minha família. Agradeço de coração pela Elaine ter feito tudo o que fez por nós naqueles tempos ruins, e por ter sido tão boa professora.

Agradeço a Universidade Unila que foi minha casa durante tanto tempo, e me proporcionou oportunidades e experiências que vou carregar comigo a vida toda.

E por último agradeço a mim mesma por ter chegado aqui. Não foi fácil, e durante esses anos fiz amigos novos e me despedi de outros, fiz loucuras com disciplinas em excesso e passei por momentos maravilhosos com pessoas queridas. Agradeço a Vanessa, de 7 anos atrás por ter escolhido Biologia e agradeço cada decisão que tomei na vida, me trazendo até aqui aos trancos e barrancos. Esse curso ganhou um cantinho no meu coração que levo com muito carinho, assim como esta profissão.

Espero honrar todos os meus professores que me ensinaram, e espero passar adiante todo o conhecimento que recebi.

*“Aquilo que causa a noite dentro  
de nós também pode  
deixar estrelas.”*

Victor Hugo

OLIVEIRA, V. M. **Efeitos do parasitoidismo por *Ormia* cfr. *crepoi* Tavares, 1965 (Diptera: Tachinidae) no morfoespaço de *Conocephalus saltator* (Saussure, 1859) (Orthoptera: Tettigoniidae).** 2024. 33p. Trabalho de Conclusão de Curso (Graduação em Ciências Biológicas- Ecologia e Biodiversidade). Universidade Federal da Integração Latino-Americana, Foz do Iguaçu, 2024.

## RESUMO

O conceito de parasitismo é variável entre diferentes autores, dependendo do foco dado ao dano causado, à relação ecológica, ou ao desempenho do parasita, além das diversas interpretações possíveis do fenômeno. A distinção entre endoparasitismo e ectoparasitismo é destacada, assim como a definição de parasitóides, organismos cujos estágios larvais se alimentam de um único hospedeiro. O termo parasitoidismo implica na morte do hospedeiro, com adultos parasitóides colocando larvas que se desenvolvem dentro do hospedeiro. Recentemente foi evidenciado a relação de parasitoidismo entre *Conocephalus saltator* e *Ormia* cfr. *crepoi*, neste sentido o presente trabalho pretende aprofundar este estudo focando nas diferenças morfológicas entre machos parasitados e não parasitados. O objetivo geral deste trabalho foi avaliar a ocorrência de estruturação morfológica na seleção de machos do hospedeiro pelo parasitoide. Para tanto, avaliamos comparativamente as seguintes predições: (i) o morfoespaço de indivíduos parasitados é distinguível do morfoespaço dos não parasitados, i.e. indivíduos parasitados e não parasitados apresentam morfologias diferentes; (ii) o morfoespaço dos indivíduos parasitados é menor (mais restrito) do que o dos não parasitados, i.e. os parasitados apresentam uma morfologia menos variável; (iii) o morfoespaço dos indivíduos parasitados é mais densamente ocupado do que o dos não parasitados, i.e. os parasitados apresentam uma morfologia mais redundante. Com base nos resultados obtidos, conclui-se que não há evidência para uma distinção morfológica significativa entre machos parasitados e não parasitados. Mecanismos comportamentais que poderiam explicar, principalmente efeito de diluição e *selfish herding* são discutidos.

**Palavras-chave:** Efeito de diluição, hospedeiro, parasitismo, parasitoide, *Selfish herding*.

OLIVEIRA, V. M. **Effects of the parasitoidism by *Ormia cfr. crespoi* TAVARES, 1965 (Diptera: Tachinidae) on the morphospace of *Conocephalus saltator* (Saussure, 1859) (Orthoptera: Tettigoniidae).** 2024. 33p. Undergraduate thesis (Graduation in Biological Sciences - Ecology and Biodiversity). Federal University of Latin American Integration, Foz do Iguaçu, 2024.

## ABSTRACT

The concept of parasitism varies among different authors, depending on the focus given to the damage caused, the ecological relationship, or the performance of the parasite, in addition to the different possible interpretations of the phenomenon. The distinction between endoparasitism and ectoparasitism is highlighted, as is the definition of parasitoids, organisms whose larval stages feed on a single host. The term parasitoidism implies death of the host, with parasitoid adults laying larvae that develop within the host. Recently, the parasitoid relationship between *Conocephalus saltator* and *Ormia cfr. crespoi*, in this sense the present work intends to deepen this study focusing on the morphological differences between parasitized and non-parasitized males. The general objective of this work was to evaluate the occurrence of morphological structuring in the selection of host males by the parasitoid. To this end, we comparatively evaluated the following predictions: (i) the morphospace of parasitized individuals is distinguishable from the morphospace of non-parasitized individuals, i.e. parasitized and non-parasitized individuals have different morphologies; (ii) the morphospace of parasitized individuals is smaller (more restricted) than that of non-parasitized individuals, i.e. parasitized individuals have a less variable morphology; (iii) the morphospace of parasitized individuals is more densely occupied than that of non-parasitized individuals, i.e. parasitized individuals have a more redundant morphology. Based on the results obtained, it is concluded that there is no evidence for a significant morphological distinction between parasitized and non-parasitized males. Behavioral mechanisms that could explain it, mainly the dilution effect and *selfish herding*, are discussed.

**Key words:** Dilution effect, host, parasitism, parasitoid, *Selfish herding*.

## LISTA DE FIGURAS

<b>Figura 1</b> – Conjunto de imagens das estruturas medidas em <i>C. saltator</i> (Orthoptera, Tettigoniidae).....	20
<b>Figura 2</b> – Gráficos de violino mostrando a dispersão de cada uma das variáveis analisadas (valores normalizados) em machos parasitados (P; azul) e não parasitados (NP; verde). Largura do fêmur (LFe); comprimento do fêmur (CFe); largura da frente (LFr); comprimento da frente (CFr); comprimento do pronoto (CPr); altura do pronoto (APr); comprimento da tibia (CTi).....	22
<b>Figura 3</b> – Análise de componentes principais mostrando a dispersão de machos de <i>Conocephalus saltator</i> parasitados (pontos e polígono azuis) e não parasitados (pontos e polígono verdes) no morfoespaço.....	23

## LISTA DE TABELAS

<b>Tabela 1</b> – Matriz de confusão da análise discriminante das análises morfométricas de machos de <i>Conocephalus saltator</i> parasitados e não parasitados.....	23
---	----

## SUMÁRIO

<b>1 INTRODUÇÃO.....</b>	<b>13</b>
1.1O SISTEMA PARASITA-HOSPEDEIRO.....	15
<b>2 OBJETIVOS.....</b>	<b>17</b>
2.1 OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	17
<b>3 MATERIAIS E MÉTODOS.....</b>	<b>18</b>
3.1 MONTAGEM DO MATERIAL.....	18
3.2 OBTENÇÃO DE DADOS MORFOMÉTRICOS.....	19
3.3 ANÁLISE DE DADOS.....	21
<b>4. RESULTADOS.....</b>	<b>22</b>
<b>5. DISCUSSÃO.....</b>	<b>24</b>
<b>6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....</b>	<b>28</b>

## 1. INTRODUÇÃO

Em 1979 o cinema possibilitou o primeiro contato de muitas pessoas com o termo “*parasita*” ao estrear nas telas o filme “Alien - O 8º passageiro”, desde então, uma pequena parcela do conhecimento científico foi difundida com grande alcance na população mundial, impactando no aumento de interesse por estudos sobre o parasitismo, suas causas e consequências (Godfray 1994).

O conceito de parasitismo, pode variar bastante entre alguns autores (Zelmer 1998), a depender do enfoque dado ao dano, à própria relação ecológica, ou ao desempenho do parasita, sem contar as diferentes interpretações que são possíveis do fenômeno (Barnard 1990; Poulin 2007; Goater *et al.* 2014).

Um parasita pode viver dentro ou fora de seu hospedeiro, e levá-lo ou não à morte, passando por todo o seu ciclo de vida ou apenas uma parte dele (Barnard 1990; Rózsa & Garay 2023), e este papel pode ser desempenhado por plantas, animais e insetos (Bush 2001). Para Morand (2015), a definição consiste em uma relação simbiote, onde o parasita é dependente do seu hospedeiro, seja para sobrevivência, reprodução, ou ambos. Vale destacar que o termo simbiose é muito utilizado para definir uma relação onde há benefícios mútuos, no entanto, também é usado para descrever relações íntimas entre parasita-hospedeiro mesmo que não haja vantagens para todos os lados da relação (Hirose & Panizzi 2009; Rio *et al.* 2003).

No contexto evolutivo, cada espécie de parasita apresenta adaptações (morfológicas, fisiológicas, comportamentais, etc.) relacionadas às suas respectivas espécies hospedeira, visando a superar as defesas do organismo, enquanto, em contraste, o hospedeiro também desenvolveu respostas de defesa adaptativas à medida com que essas interações ocorriam (Combes 2001; Kochin *et al.* 2010). Os parasitas, diferem dos outros predadores, pois interagem com um ou muito poucos hospedeiros ao longo da vida, sendo o hábito dividido em duas grandes vertentes: o endoparasitismo e o ectoparasitismo (Begon *et al.* 2007). O endoparasitismo ocorre quando o parasita habita no interior do organismo enquanto desempenha suas funções parasíticas, enquanto o ectoparasitismo é caracterizado por ocorrer externamente ao corpo do hospedeiro interagindo e obtendo recursos (Bush 2001).

Outra distinção ecológica/ conceitual passa pela definição dos parasitóides, organismos cujos estágios larvais se alimentam de um único hospedeiro, eventualmente matando este último como resultado direto ou indireto do seu desenvolvimento (Eggleton & Gaston 1993; Johnson 2001; Wajnberg 2008). Uma nova dicotomia existe nos parasitóides, já que são divididos em cenobiontes e idiobiontes (Askew & Shaw 1986; Brodeur & Boivin 2004): no caso dos cenobiontes, o hospedeiro continua se desenvolvendo (crescendo e se alimentando) após o início do desenvolvimento dos parasitóides, enquanto, no caso dos

idiobiontes, o desenvolvimento do hospedeiro cessa logo após o início do parasitoidismo (Mayhew & Blackburn 1999; Brodeur & Boivin 2004; Quike 2015). Ressalta-se também que a maior parte dos cenobiontes são endoparasitas, enquanto uma maior divisão entre endo e ectoparasitas ocorre nos idiobiontes (Quike 2015).

O hábito parasitário é exercido em grande parte por insetos (Gaston 1991; LaSalle & Gauld 1991; Eggleton & Belshaw 1992), devido a diversas características evolutivas que fizeram deste grande grupo bem sucedido.

A grande importância ecológica e econômica dos insetos faz do grupo um importante tema de estudo, da mesma forma que sua atuação como parasitas/parasitóides e hospedeiros. Os himenópteros e dípteros lideram o ranking de insetos parasitas (Godfray 1994; Eggleton & Belshaw 1992), constituindo parte importante das teias tróficas e exercendo papel importante na regulação da riqueza e composição de comunidades (Gaston 1991; Giacomini & Petreire 2010). Muito se tem discutido sobre os aspectos das interações parasita-hospedeiros, bem como os impactos das interações sobre a sobrevivência dos envolvidos, principalmente em termos de aumento das taxas de mortalidade, mas também no que se relaciona às adaptações e estratégias adquiridas evolutivamente pelos hospedeiros e que são centrais para a sua persistência (Ferreira 1973; Machado & Castro 2019).

Um exemplo interessante sobre as interações parasita-hospedeiro, é o grilo *Teleogryllus oceanicus* (Le Guillou, 1841), que passou por uma intensa pressão seletiva da mosca *Ormia ochracea* (Bigot, 1889). A mosca parasitóide é guiada pelo som estridulatório emitido pelos machos de *T. oceanicus* ao atrair as fêmeas para a cópula. Atualmente, os machos não cantam ou emitem sons para atrair as fêmeas, e a corte é feita de modo silencioso, incluindo a drástica redução do tamanho de suas asas (Pascoal *et al.* 2014; Bailey & Marlene Zuk 2008).

Como dito acima, o termo parasitoidismo implica que um parasita leve seu único hospedeiro à morte, consumindo seus tecidos corporais; tal hábito ocorre predominantemente nos insetos da ordem Diptera e Hymenoptera (Schowalter 2011; Begon *et al.* 2007). Os adultos parasitóides, colocam suas larvas dentro, fora ou próximo do corpo do hospedeiro, e essas larvas se desenvolvem dentro do indivíduo, levando-o até à morte ao emergir, esse fato, faz com que o comportamento, e a estimativa de vida do hospedeiro seja alterado.

Atualmente, os parasitóides representam um número significativo, aproximadamente 10% de todas as espécies de insetos descritas (Godfray 1994; Begon *et al.* 2007). Ressalta-se ainda que muitos parasitóides dependem de alimentar-se de outros parasitóides, constituindo em sistemas multitróficos conhecidos como hiperparasitoidismo (Gauld *et al.* 1988, Gord *et al.* 1999).

## 1.1 O SISTEMA PARASITA-HOSPEDEIRO

Após observações em laboratório vinculadas a um estudo prévio (Preis, 2018), foi identificado que parasitóides de *C. saltator* (Orthoptera, Tettigoniidae) pertencentes à espécie de mosca parasita *Ormia* cfr. *crepoi* Tavares, 1965 (Diptera, Tachinidae). Tachinidae é uma família que abriga mais de 9.000 mil espécies descritas de moscas e que tem hábito parasita/parasitoide (Crosskey 1980; O'Hara & Wood 2003; Paur & Gray 2011; Stireman *et al.* 2006). Na tribo Ormiini, as fêmeas (moscas parasitas) são atraídas pelo som que os hospedeiros machos (esperanças no presente caso) emitem ao atrair fêmeas para o acasalamento. As fêmeas então depositam suas larvas próximo ou em cima dos hospedeiros, larvas que, após entrarem no hospedeiro, continuam seu desenvolvimento, até emergência para formação da pupa (Arnaud 1978; Cade 1975; Crosskey 1980; Grey *et al.* 2006).

Willian H. Cade relatou pela primeira vez, em 1975, como as fêmeas de *O. ochracea* parasitam seus hospedeiros, sendo estas as informações mais aproximadas de como possivelmente é o hábito parasitário de *O. crepoi*, por serem ambas as espécies do mesmo gênero, tendo em vista que ainda não foram feitos estudos detalhados de *O. crepoi* em específico do hábito parasitário. Cade detalhou que as moscas fêmeas de *O. ochracea* são atraídas pelo som que os machos de grilos - hospedeiro estudado na ocasião - emitem para atrair fêmeas para a cópula. Ele observou que as moscas depositavam suas larvas de primeiro ínstar (Robert *et al.* 1994) o mais próximo possível do hospedeiro que cantava, ao seu redor e mesmo em cima do grilo. As larvas que eram depositadas em contato com o hospedeiro, imediatamente se alojavam internamente, e aquelas que estavam ao redor, agitavam freneticamente suas extremidades anteriores, onde, ao mínimo e breve contato com qualquer outra superfície, de forma eficiente, conseguiam assim parasitar outros grilos que passavam pelo local. Desta forma, a técnica utilizada pelo parasita se tornava extremamente eficaz, já que ao se guiar pelo som, as moscas conseguiam não somente parasitar o grilo em foco, mas também outros indivíduos que estivesse por perto, sendo macho ou fêmea, com muita eficiência.

O gênero *Ormia*, possui um aparelho auditivo potente localizado no protórax, ventralmente, sendo muito maior nas fêmeas do que nos machos; esse órgão timpânico apresenta ondulações em formato de leque que permitem às fêmeas identificarem de forma eficiente o sinal acústico dos hospedeiros (Tavares 1965; Robert *et al.* 1994). Interessante considerar tal sistema em um contexto de forte *trade-off*: a mesma aptidão que se espera dos parasitóides em termos de localização dos machos, no momento em que eles se guiam pelo som, é esperada também para as fêmeas dos hospedeiros que, a princípio, também os encontram e selecionam pelo canto (Michelsen & Nocke 1974; Robert *et al.* 1994; Tavares 1965; Yack & Fullard 1990). Outro aspecto importante, é que os hospedeiros (esperanças) têm

o costume de acasalamento em sistema de arena, onde vários machos se juntam para atrair fêmeas. No entanto, não são todos os machos que emitem sons, sem contar que o tempo de duração dos sons também varia de macho para macho. Aqueles que não emitem som, mas permanecem próximos daqueles que estridulam, são chamados de “machos satélites” (Ferraz 2011).

No mesmo estudo, Cade (1975) observou que o índice de machos parasitados era muito maior entre aqueles que cantavam, enquanto os machos satélites tinham um percentual de parasitismo muito baixo. Tal evidência sugere que estridular, bem como estridular por períodos maiores de tempo, aumentavam as probabilidades de parasitismo (Pascoal *et al.* 2014). Isso reforça a hipótese de que parasitas orientados acusticamente exercem pressões seletivas sobre o comportamento reprodutivo, e neste caso, especialmente sobre os machos (Cade 1975).

No hospedeiro, a larva se desenvolve durante uma semana aproximadamente; nos primeiros três dias, a larva de primeiro ínstar aumenta de tamanho, ainda alojada entre os músculos torácicos do hospedeiro, sendo que após esse período ela se move até o abdômen do indivíduo parasitado, fixando-se na parede corporal e abrindo perfurações para respiração (Thomson *et al.* 2012; Vinson 1990). A larva então se alimenta dos tecidos corporais dispostos no abdômen, incluindo músculos e gordura corporal, sem, no entanto, danificar os órgãos que compõem o aparelho digestivo ou o sistema nervoso central. Devido a este dano interno, o comportamento do hospedeiro se modifica, diminuindo suas interações à medida que suas capacidades corporais que requerem um uso maior de energia se tornam comprometidas, embora haja um aumento substancial de comportamentos agonísticos, especialmente entre machos parasitados (Adamo *et al.* 1995; Tavares 1965; Thomson *et al.* 2012). Completado o desenvolvimento, a larva sai do indivíduo causando sua morte, e continua seu ciclo do lado externo, passando para a fase de pupa, onde após cerca de 10 dias emerge uma mosca adulta de vida livre (Robert *et al.* 1994). Novamente, em cerca de 10 dias, as moscas atingem a maturidade sexual e buscam se acasalar, evento que ocorre sem o envolvimento de orientação sonora. Dez dias após a inseminação, as moscas fêmeas voam, geralmente no início da noite, à procura de sinalização sonora vindo de seus hospedeiros (Miles 1995; Robert *et al.* 1994; Tavares 1965). Estudos posteriores, em conjunto com o de Cade (1975), mostraram que *O. cresspoi* não havia se especializado em apenas uma espécie de grilo, mas que seu hábito parasitóide abrangia ortópteros noturnos em geral, i.e. grilos, gafanhotos e esperanças de diferentes espécies (Gray *et al.* 2007; Sabrosky 1953; Tavares 1965; Thomson *et al.* 2012; Walker 1964, 1986).

*Conocephalus (Anisoptera) saltator* (Saussure, 1859) é uma espécie de esperança da família Tettigoniidae classificada na sub-família Conocephalinae (Chamorro-Rengifo 2018; Cigliano *et al.* 2024). Por pertencerem à ordem Orthoptera, apresentam semelhanças morfológicas com grilos e gafanhotos, caracterizados de forma geral

por pernas posteriores longas para saltar, e sons estridulatórios geralmente produzidos pelos machos (Rentz 1978; Chamorro-Rengifo 2018). A espécie apresenta o hábito de estridular de forma contínua praticamente durante todo o dia e noite; ocorre ainda uma variação morfológica relevante na espécie, uma vez que se encontram tanto indivíduos de asas longas (macrópteros) e de asas curtas (braquípteros) em uma mesma população (Brodsky 1994; Magalhães 2019).

A ideia central do estudo surgiu de observações em laboratório de indivíduos vivos de *C. saltator* parasitados por larvas de *O. cfr. crespoid* (Preis 2018). Em um primeiro momento, a tentativa de entender possíveis padrões morfológicos na escolha dos hospedeiros pelos parasitas tiveram como foco o som produzido pelos machos (Preis *et al.* in prep.). Surgiu, entretanto, o questionamento se a escolha dos indivíduos parasitados pelas moscas não poderia passar também por questões de morfologia *sensu stricto*, de forma que houvesse padrões para a ocorrência de parasitismo nos machos de *C. saltator* da população estudada.

Considerando a inexistência de informações e trabalhos voltados especificamente para a relação entre padrões morfométricos dos hospedeiros e ocorrência do parasitismo, entendemos que o presente estudo se mostra relevante ao apresentar informações capazes de contribuir para o avanço do entendimento de aspectos ecológicos e evolutivos da interação.

## 2. OBJETIVOS

O objetivo geral deste trabalho foi avaliar a ocorrência de estruturação morfológica na seleção de machos macrópteros de *C. saltator* por *Ormia cfr. crespoid*. Para tanto, avaliamos comparativamente as seguintes predições:

- (i) O morfoespaço de indivíduos parasitados é distinguível do morfoespaço dos não parasitados.
- (ii) O morfoespaço dos indivíduos parasitados é menor (mais restrito) do que o dos não parasitados.
- (iii) O morfoespaço dos indivíduos parasitados é mais densamente ocupado do que o dos não parasitados.

### 2.1 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- I. Separar em dois grupos, com base em observações, os indivíduos parasitados e os não parasitados.
- II. Medir o comprimento de frente dos indivíduos parasitados e não parasitados.

- III. Medir a largura da frente dos indivíduos parasitados e não parasitados.
- IV. Medir o comprimento do pronoto dos indivíduos parasitados e não parasitados.
- V. Medir a altura do pronoto dos indivíduos parasitados e não parasitados.
- VI. Medir o comprimento do fêmur dos indivíduos parasitados e não parasitados.
- VII. Medir a largura do fêmur dos indivíduos parasitados e não parasitados.
- VIII. Medir o comprimento de tíbia dos indivíduos parasitados e não parasitados.

### 3. MATERIAIS E MÉTODOS

#### 3.1 MONTAGEM DO MATERIAL

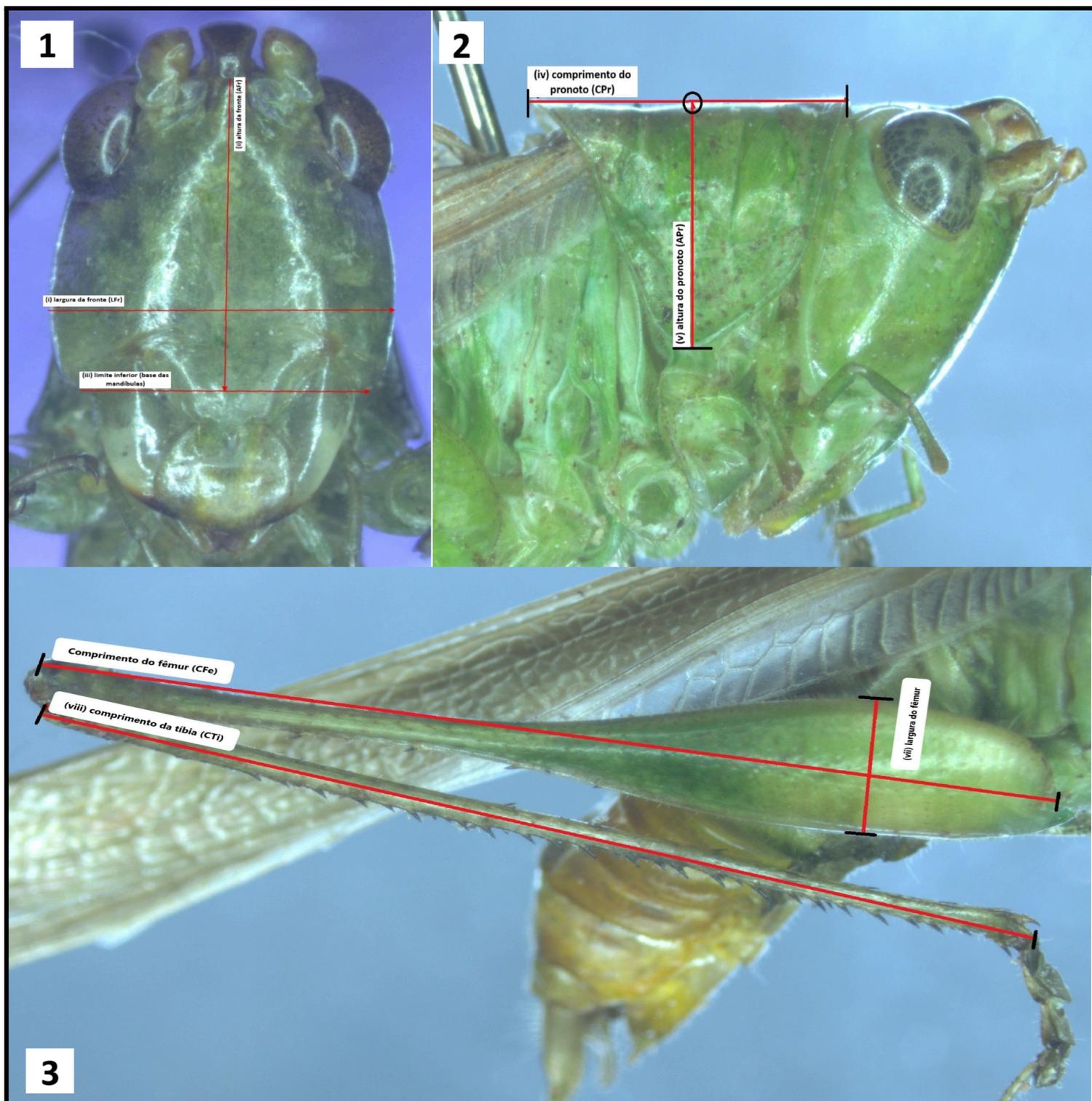
Os exemplares de *C. saltator* estudados no presente trabalho foram previamente coletados no Parque Nacional do Iguaçu e se encontravam depositados em via úmida no laboratório de biodiversidade da UNILA, todos etiquetados e numerados para identificação. Detalhes do procedimento de coleta dos exemplares podem ser encontrados em Preis (2018). Ao total, foram montados 904 exemplares de *C. saltator*, sendo 113 parasitados (identificados como P) e 791 não parasitados (identificados como NP). A identificação dos indivíduos P e NP foi feita previamente em via de outro estudo (Preis 2018), cujo os indivíduos foram mantidos vivos em laboratório, separadamente em potes individuais, possibilitando a observação e presenças de pupas no interior dos potes (indicativo de que aquele indivíduo havia sido parasitado), assim como a observação em lupa do mesmo indivíduo, identificando sinais do parasitismo no corpo da esperança, como o local de saída da larva e os buracos para respiração deixados na região do abdômen. Essas observações contribuíram para identificar seguramente os indivíduos P e NP. Os indivíduos foram montados em alfinete entomológico, e etiquetados, posteriormente levados para secagem em estufa (~ 42°C, por aproximadamente três dias) e então acondicionados em gavetas entomológicas e etiquetados individualmente. Todos os indivíduos estão depositados na Coleção Entomológica Danúncia Urban (CEDU - UNILA). A seleção de indivíduos para mensuração foi feita por conveniência entre todos P e NP, considerando um n amostral razoável em termos da realização de todas as mensurações e a possibilidade de visualização das estruturas selecionadas para serem medidas. Dessa forma, foram selecionados 79 indivíduos P e 198 indivíduos NP.

### 3.2 OBTENÇÃO DE DADOS MORFOMÉTRICOS

Os dados morfométricos foram obtidos em estereomicroscópio Zeiss Discovery.V12 com lente Zeiss PlanApo S 1.0x FWD 60mm, acoplado a uma câmera Zeiss Axiocam 105, com imagens importadas, visualizadas e mensuradas no *software* AxioVision SE64. Quando das mensurações, todas as estruturas eram visualizadas com aumento de 8.0 x e campo de 29.0 mm, sendo todas as medidas tomadas em milímetros (mm).

Visando à padronização da coleta de dados morfométricos, utilizou-se a luz refletida nas estruturas para tentar garantir que a estrutura estivesse na posição o mais reto possível em relação à lente do equipamento. Quando pertinente, considerando a estrutura em questão, as medidas foram sempre que possível tomadas no lado direito do exemplar; no caso das estruturas das pernas (fêmur e tíbia), entretanto, tendo em vista que a perda e quebra das pernas era recorrente, as medidas foram tomadas na perna esquerda quando a direita estava ausente. Também como forma de avaliar a acurácia das medidas, selecionamos 20 indivíduos nos quais as medidas foram repetidas por três vezes. Realizadas as três medidas, observamos que elas eram altamente convergentes ( $r^2 > 0,95$  em regressões lineares simples); desta forma, consideramos que uma única medida de cada estrutura seria suficiente para a construção do banco de dados.

As estruturas selecionadas para mensuração (fronte, pronoto, fêmur e tíbia posteriores) foram selecionadas considerando quanto a premissa de que têm relação com o tamanho total dos indivíduos, da mesma forma que assumimos estarem diretamente ligada à aptidão dos indivíduos, considerando o contexto estudado (atividade muscular, pronoto; capacidade de alimentação, fronte; capacidade de locomoção, fêmur e tíbia) e facilidade de obtenção de medidas padronizadas. A padronização das estruturas para mensuração ocorreu da seguinte forma (Figura 1): **(1)** (i) largura da fronte (LFr): em vista frontal, considerando a parte projetada mais externamente em relação à gena ; (ii) altura da fronte (AFr): em vista frontal, considerando como limite superior a projeção do vértice localizada no ápice da fronte e como limite inferior (iii) uma linha definida na base das mandíbulas; **(2)** (iv) comprimento do pronoto (CPr): em vista lateral; (v) altura do pronoto (APr): em vista lateral, considerando como a maior altura possível considerando a parte mais projetada da estrutura como limite superior; **(3)** (vi) comprimento do fêmur (CFe): em vista lateral, considerando o maior comprimento possível a partir dos “land marks” representados na figura; (vii) largura do fêmur (LFe): em vista lateral, considerando a maior largura possível; (viii) comprimento da tíbia (CTi): em vista lateral, considerando também o maior comprimento possível.



**Figura 1.** Conjunto de imagens das estruturas medidas em *C. saltator* (Orthoptera, Tettigoniidae).

**Legenda:** 1) Fronte em vista frontal, com as demarcações de altura da frente (AFr) e largura da frente (LFr). 2) Pronoto em vista lateral com as demarcações de altura do pronoto (APr) e comprimento do pronoto (CPr). 3) Fêmur e tíbia em vista lateral, com as demarcações de largura do fêmur (LFe), comprimento do fêmur (CFe) e comprimento da tíbia (CTi).

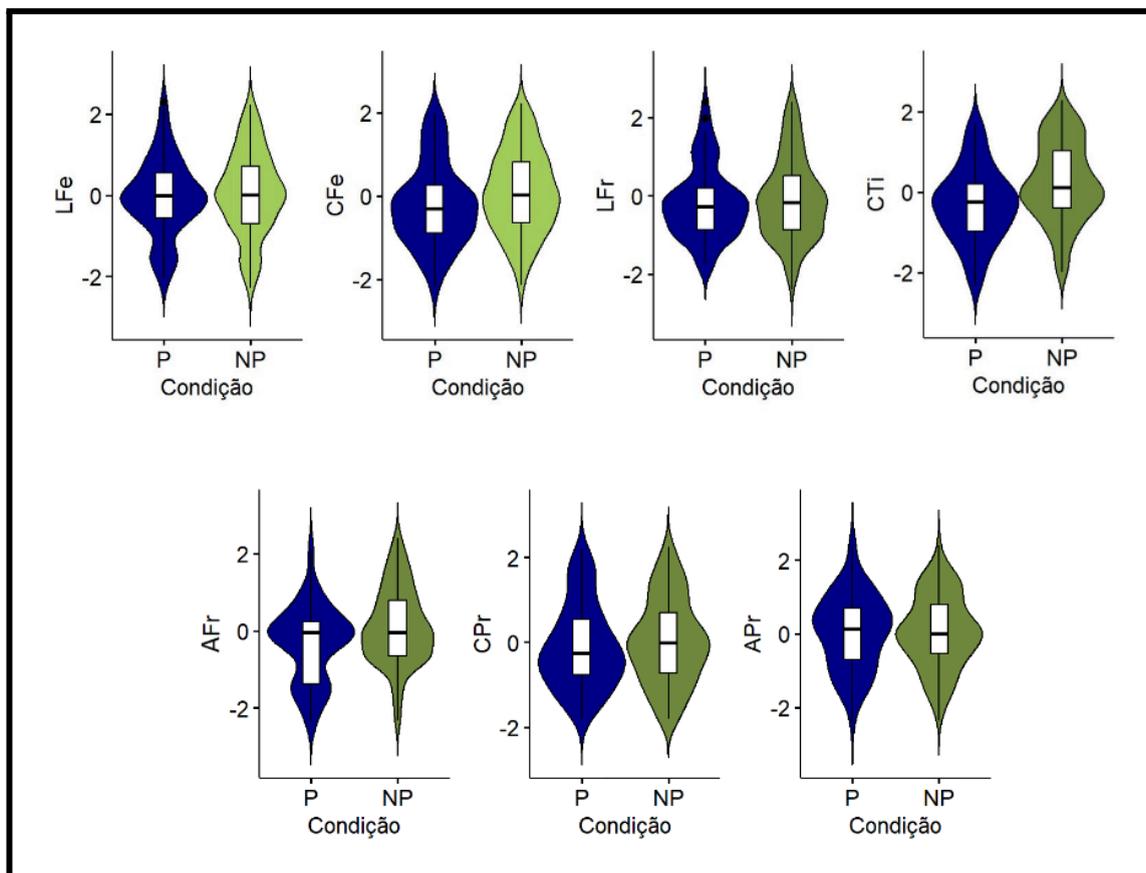
### 3.3 ANÁLISE DE DADOS

As medidas das distintas variáveis foram consideradas de forma conjunta em um contexto de covariação, construindo-se morfoespaços; estes morfoespaços são capazes de descrever e relacionar a configuração fenotípica dos organismos (Mitteroecker & Huttegger 2015). Visando à construção do banco de dados para as análises de componentes principais (PCA), elemento central da construção do morfoespaço, avaliamos a existência de medidas extremas (outliers) em gráficos de box-plot (considerando a distância interquartílica). Em havendo a detecção de um outlier em uma dada variável morfológica, tal medida era substituída pela média daquela atributo, de forma a que evitasse a perda de amostras (i.e. a retirada de todas as medidas de um indivíduo do banco de dados). Posteriormente, procedeu-se à transformação Z das variáveis, com o objetivo de trazê-las a uma mesma unidade de variação (variáveis de média igual a zero e desvio padrão igual a 1). A normalidade dos dados foi avaliada em gráficos Q-Q, com inspeção visual de desvios severos que pudessem prejudicar os cálculos de variância inerentes à PCA. Após todos esses procedimentos, o morfoespaço foi construído através de uma PCA considerando a matriz de covariância dos valores dos traços morfológicos (Pigot *et al.* 2016).

Para avaliar se os morfoespaços de machos parasitados e não parasitados são distinguíveis em termos dos locais que ocupam no espaço multivariado, utilizamos uma análise discriminante linear (LDA). Considerando o percentual de acerto na classificação na análise discriminante (i.e. a matriz de confusão), assumimos que um valor de classificação correto acima de 80% seria suficiente para dizer que os morfoespaços são distintos. Para comparar o tamanho (área) dos morfoespaços de machos parasitados e não parasitados, utilizamos a medida de mínimo polígono convexo (*convex hull*), com 1.000 replicações no modelo nulo para cálculo da significância da diferença entre as áreas nos dois casos, conforme Maubecin *et al.* (2016). Por fim, a densidade de ocupação dos morfoespaços foi quantificada através do método de distância euclidiana do vizinho mais próximo (Ricklefs & Travis 1980), sendo os valores de cada grupo (P e NP) posteriormente comparados por teste de comparação de medianas (teste de Mann-Whitney), considerando a decisão de não transformação de dados em situação de não normalidade. O procedimento analítico foi realizado em ambiente R 4.0.0 (R Core Team 2020), utilizando-se os pacotes *geometry* (Roussel *et al.* 2022), *spatstat* (Baddeley & Turner 2006) e *vegan* (Oksanen *et al.* 2017), além de código para análise de modelos nulos da área dos morfoespaços (disponibilizados pelo Dr. Santiago Benitez-Vieyra em <[https://santiagombv.github.io/convex\\_hull/](https://santiagombv.github.io/convex_hull/)> (último acesso em março de 2023). Os gráficos foram construídos com auxílio do pacote *ggpubr* (Kassambara, 2020).

## 4. RESULTADOS

Duzentos e setenta e sete indivíduos (277) foram estudados, totalizando 1939 medidas tomadas. Uma apreciação geral dos dados normalizados aparece na Figura 2.



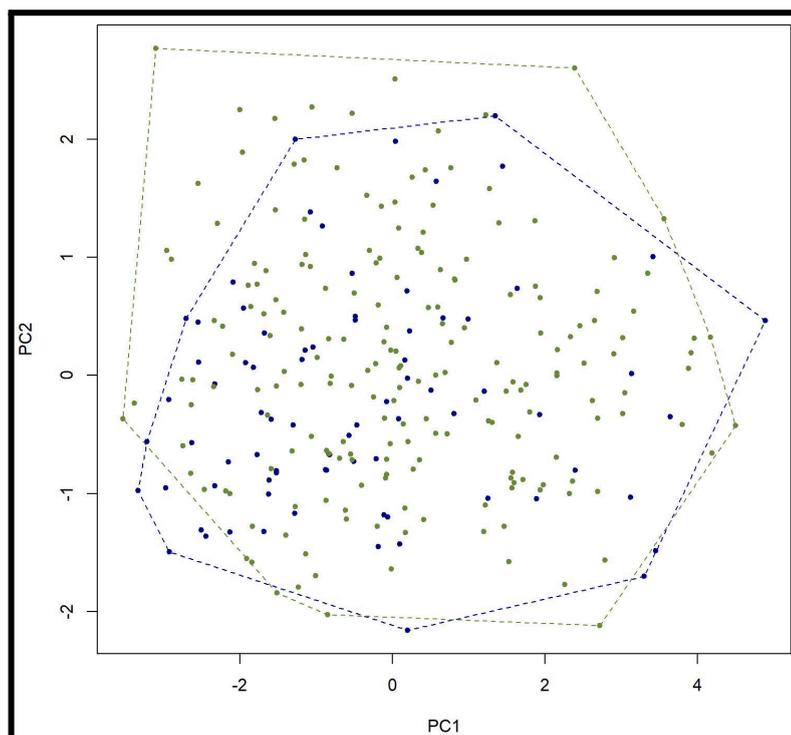
**Figura 2.** Gráficos de violino mostrando a dispersão de cada uma das variáveis analisadas (valores normalizados) em machos parasitados (P; azul) e não parasitados (NP; verde). Largura do fêmur (LFe); comprimento do fêmur (CFe); largura da frente (LFr); comprimento da frente (CFr); comprimento do pronoto (CPr); altura do pronoto (APr); comprimento da tíbia (CTi).

A análise discriminante (LDA) mostrou que o morfoespaço dos indivíduos parasitados não é distinguível do morfoespaço dos indivíduos não parasitados. Conforme matriz de confusão apresentada abaixo (Tabela 1), apenas 65,34% dos indivíduos (i.e. aproximadamente 2/3) foram corretamente classificados na análise, valor abaixo dos 80% definidos *a priori* como crítico para interpretação da análise. No caso específico dos 79 indivíduos parasitados, 52 foram corretamente classificados no grupo, enquanto 27 foram incorretamente classificados como não parasitados. Dos 198 indivíduos não parasitados, a análise classificou corretamente 129 indivíduos, enquanto os outros 69 foram classificados como parasitados. Tais resultados mostram, então, que não há uma morfologia distinta entre indivíduos parasitados ou não.

**Tabela 1.** Matriz de confusão da análise discriminante das análises morfométricas de machos de *Conocephalus saltator* parasitados e não parasitados (as classificações corretas aparecem em negrito).

Condição	Parasitado	Não parasitado	Total
Parasitado	<b>52</b>	27	79
Não parasitado	69	<b>129</b>	198
Total	121	156	277

Os dois primeiros eixos da PCA utilizada para construção do morfoespaço dos indivíduos dos dois grupos reteve 60,54% da variação dos dados (PCA1: 46,23%; PCA 2: 14,31%). A análise dos loadings da análise mostra que as variáveis que mais contribuíram com o PC1 foram o comprimento do fêmur (0,463), comprimento da frente (0,452) e comprimento do pronoto (0,393). A partir da PCA, calculou-se o tamanho dos morfoespaços de indivíduos parasitados e não parasitados, valores que também se mostraram próximos (indivíduos parasitados: 13,79; indivíduos não parasitados: 14,13). A análise de modelos nulos evidenciou não haver uma diferença significativa entre o tamanho de tais morfoespaços ( $P = 0,549$ ). Ou seja, além de não ocuparem locais distintos no espaço multivariado (i.e. serem bastante sobrepostos), os morfoespaços também têm um mesmo tamanho. Não há, assim, suporte para a predição de que o morfoespaço dos indivíduos parasitados seja menor (mais restrito) do que o dos não parasitados. Conclui-se, então, que as morfologias são igualmente variáveis (Figura 3).



**Figura 3.** Análise de componentes principais mostrando a dispersão de machos de *Conocephalus saltator* parasitados (pontos e polígono azuis) e não parasitados (pontos e polígono verdes) no morfoespaço.

Por fim, a ocupação dos morfoespaços, i.e. a densidade dos morfoespaços, mostrou-se diferente quando se comparam os volumes dos dois grupos ( $U = 5838$ ;  $p = 0,0008$ ). Conforme esperado, o morfoespaço dos indivíduos parasitados é mais densamente ocupado, ou seja, os indivíduos parasitados apresentam uma morfologia mais redundante. Assim, interessante observar que ainda que os morfoespaços sejam de mesmo tamanho, os indivíduos parasitados ocupavam mais densamente partes mais específicas do morfoespaço correspondente.

## 5. DISCUSSÃO

Com base nos resultados apresentados, conclui-se que não há evidência para uma distinção morfológica significativa entre machos parasitados e não parasitados. Além da própria análise visual dos morfoespaços, que mostram uma sobreposição bastante considerável entre eles, o percentual de classificação de cada um deles na análise discriminante sugere que, do ponto de vista morfológico, não havia diferenças discerníveis entre os dois grupos capazes de permitir uma classificação segura como “parasitado” ou “não parasitado”. Da mesma forma, não é possível dizer que as moscas buscam indivíduos de uma morfologia mais específica, o que levaria à ocorrência de um morfoespaço de tamanho mais restrito entre os parasitados. Por outro lado, não podemos desconsiderar que há uma maior concentração no morfoespaço, i.e. maior densidade de ocupação, no caso dos machos parasitados.

O presente trabalho corrobora informação que, considerada em conjunto com os resultados obtidos para um estudo de comparação dos espaços acústicos dos machos parasitados e não parasitados (Preis *et al.* in prep.), reforça a possibilidade de que o contexto de seleção de hospedeiros seja muito menos determinado do que o imaginado em um primeiro momento e sugerido na literatura.

Faz-se importante considerar um aspecto particular da biologia do parasitóide e um do hospedeiro para considerar os resultados encontrados. No caso das moscas, sabe-se que as espécies da tribo Ormiini têm o hábito de deposição de larvas planídeas móveis, e não de ovos, o que pode ser feito diretamente sobre o hospedeiro (larviposição direta) ou no seu entorno (larviposição indireta) (Cade 1975; Léonide 1963; Walker 1993). Assim, em ocorrendo a larviposição indireta, o mais provável no sistema estudado, qualquer estratégia deveria ocorrer em duas etapas: (i) uma primeira, que envolve o contexto acústico, em que a mosca adulta se orienta por sinais sonoros emitidos por hospedeiros machos adultos; (ii) uma segunda, que possivelmente envolve um contexto químico/ morfológico em que a larva busca

pelos hospedeiros próximos. Importante ressaltar que a maior parte dos estudos tem como foco a primeira etapa, sendo praticamente inexistentes informações específicas envolvidas na segunda (Dindo & Nakamura, 2018). A morfologia tem relação direta tanto com a primeira etapa, via detecção pelo parasitoide de informações sobre aspectos morfológicos e da aptidão dos machos pelo canto (Bennet-Clark 1998, Judge *et al.* 2008; Lehmann & Lehmann 2008), quanto da segunda, em que a morfologia poderia ser importante, por exemplo, no contexto da fuga dos hospedeiros quando da detecção das larvas (Whitman 2008).

Já no caso dos hospedeiros, como *C. saltator* é uma espécie cosmopolita, de comportamento gregário, e que apresenta grandes densidades populacionais (Fianco *et al.* 2022), a ausência de hospedeiro não parece ser um limitante para o comportamento do parasitoide (Preis *et al.* in prep.), em qualquer das duas etapas. Sem contar que os cantos de espécies da subfamília Conocephalinae como um todo se caracterizam por serem repetitivos e com pouca diferenciação intererespecífica (Deily & Schul 2006), o que pode levar a ocorrência de processos de agregação a outros níveis (Preis *et al.* in prep.).

Desta forma, comportamentos que levem à agregação dos hospedeiros tornam-se elemento central para entendimento dos resultados aqui encontrados. O primeiro comportamento digno de nota em Orthoptera é aquele relacionado à ocorrência de “machos satélites” (e.g. Cade 1979, Ferraz 2011), referindo-se a machos que adotam uma estratégia alternativa de acasalamento já que, em vez de cantar, esses machos buscam interceptar as fêmeas atraídas pelo canto de outros machos. O comportamento já foi descrito para *Conocephalus saltator* (Roger & Beckers 2022) e é considerada uma estratégia capaz de reduzir a taxa de parasitismo nos machos que não cantam (Bertram *et al.* 2004). Em um trabalho de modelagem matemática, Walker & Cade (2003) verificaram que, na presença de moscas parasitóides, o sucesso de acasalamento de machos satélite era tão alto – ou até maior – do que o dos machos que cantavam, sugerindo que o parasitoidismo é elemento central na coexistência dos dois comportamentos. Não sabemos como tal efeito se daria no presente contexto, considerando que as larvas não teriam, a princípio, um mecanismo tão fino de seleção dos hospedeiros quanto os adultos. É inegável, portanto, que a estratégia de “macho satélite” é capaz de promover a agregação de vários possíveis hospedeiros.

É possível considerar também, conforme apresentado por Preis *et al.* (in prep.), que os machos cantantes busquem ativamente se agregar com outros machos, fêmeas e mesmo ninfas, buscando sítios com alta densidade, ocasionando um possível efeito de diluição (e.g. Lehtonen & Jaatinen 2016), contexto em que a diminuição do risco de predação se daria na ordem de  $1/N$ , sendo  $N$  o tamanho do grupo (Beauchamp 2003; Turner & Pitcher 1986). Uma evidência que torna tal interpretação razoável é a ocorrência de parasitoidismo em ninfas e fêmeas (ver Preis *et al.*, in prep.), semaforantes que não produzem sons. E mais que um efeito simples de diluição, é possível imaginar que os machos cantantes teriam vantagem,

principalmente em relação às ninfas, em termos da capacidade de fuga pós detecção de eventuais parasitóides. Se consideramos que os machos adultos são mais móveis que as ninfas, com relação ao desenvolvimento de asas e o tamanho das pernas (e consequente efeito nos saltos), o comportamento poderia ser entendido, então, no contexto do padrão chamado *selfish herding* (Hamilton 1971). Mais além do que o simples tamanho de grupo, importa, neste último caso, as taxas diferenciais de predação dentro do grupo (Lehtonen & Jaatinen 2016), possivelmente menores entre os adultos (Preis *et al.* in prep). Chama a atenção que a variável com maior potencial discriminante na análise de comparação dos morfoespaços foi o comprimento da tíbia, o que joga luz sobre a importância da estrutura e seu possível papel em facilitar a fuga dos indivíduos quando a mosca é detectada.

Por fim, parece haver relação entre a intensidade de som produzido pelos hospedeiros em um dado local e a distância com que as fêmeas depositam a larva planídea, sendo que as larvas são colocadas a maiores distâncias quando a intensidade de som aumenta (Masson 2022). Se for o caso, e assumindo que uma agregação de machos que cantam, mais especificamente, deve levar a maior ocupação do espaço acústico/ maior intensidade local de som, seria possível imaginar que, neste cenário, as larvas planídeas se deslocassem por maiores distâncias para encontrar os hospedeiros, o que aumentaria o risco de ruído na seleção dos alvos primários e, conseqüentemente, aumentaria a sobreposição nos morfoespaços.

É claro que o entendimento da relação entre morfologia e som se vê bastante prejudicado até que tenhamos informações mais concretas sobre as relações alométricas entre, principalmente, o tamanho de corpo e as variáveis do som. Em um estudo preliminar sobre o assunto, Preis (2018) observou haver uma relação isométrica entre o tamanho dos indivíduos e suas estruturas de produção de som. Tal isometria poderia ser indiretamente reforçada quando se compara os padrões encontrados na comparação dos espaços acústicos (Preis *et al.* in prep.) e morfológicos (o presente trabalho), padrões esses bastante semelhantes. De qualquer forma, Preis (2018) encontrou uma relação hipoalométrica positiva entre tamanho de corpo e variáveis do som, marcadamente aquelas associadas à frequência e potência do som, o que ainda permanece em aberto, considerando o status preliminar do trabalho em questão.

De qualquer forma, os resultados deixam a possibilidade de interpretação de que ainda que exista um canto (e, inclusive, uma morfologia informada por este canto) preferido, este canto poderia funcionar apenas como um primeiro alvo de detecção pelo parasitoide. Afinal, quando se consideram as duas etapas, a primeira seleção pela mosca adulta poderia se ver “perdida” no momento em que a larva não teria qualquer garantia de encontrar o organismo alvo na agregação. E se é o que ocorre de fato, veríamos que os padrões morfológicos ficariam ainda mais fracos. Como comentado por Preis (in prep.), “a ausência de um ovipositor rígido, capaz de permitir a oviposição diretamente no interior do hospedeiro

escolhido, poderia estar associada à seleção de estratégias em locais com vários possíveis hospedeiros, aliviando as estratégias de busca pelas larvas por hospedeiros específicos”.

São refletidos a complexa relação entre as características morfológicas, o comportamento parasitário e as taxas de parasitismo na população de esperanças. Embora a "não preferência" possa garantir que nenhum indivíduo esteja completamente seguro contra o parasitismo, ela também aumenta a probabilidade de parasitismo em toda a população. Isso levanta questões importantes sobre a evolução dessas estratégias e a dinâmica entre parasitas e hospedeiros. Como os dados não suportam a preferência das larvas por indivíduos com características particulares, os machos maiores e/ou com cantos específicos conseguiriam reduzir a probabilidade de serem parasitados por um parasita específico. No entanto, esse benefício vem com um custo: um possível aumento das taxas gerais de parasitismo na população (ainda a ser testada). Poderia ser criado, então, um *trade-off* entre a redução da taxa individual contra o parasitismo e a probabilidade de parasitismo em toda a população.

No caso da mosca, por outro lado, observações em laboratório (Preis *et al.*, in prep.) verificaram que nenhuma pupa se desenvolveu completamente quando relacionada ao parasitismo de ninfas ou fêmeas; todas as pupas viáveis estavam relacionadas à infecção de machos. Se o contexto de diluição poderia aumentar as chances de que as larvas encontrem *qualquer* indivíduo, diminuindo o tempo de busca e o risco de não encontrar qualquer hospedeiro (ver Kolluru & Zuk 2001), pode, por outro lado, levar à infecção de hospedeiros nos quais o desenvolvimento não pode ser completado, reduzindo a aptidão das moscas.

Por fim, importante comentar que a evolução adaptativa no contexto de corridas armamentistas (*arms race*), além do tempo geralmente reduzido entre gerações de hospedeiros e parasitóides, poderia levar a ajustes rápidos na relação (Rogers & Beckers 2023).

## 6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Adamo, S. A., Robert, D. & Hoy, R. R. (1995). Effects of a tachinid parasitoid, *Ormia ochracea*, on the behaviour and reproduction of its male and female field cricket hosts (*Gryllus* spp.). *Journal of Insect Physiology* 41: 269-277.
- Askew, R. R. (1971). *Parasitic insects*. Heinemann Educational.
- Askew, R. R. & Shaw, M. R. (1986). *Parasitoid communities: their size, structure and development*. In: Waage, J and Greathead, D (eds), *Insect Parasitoids*, 13th Symposium of Royal Entomological Society of London. Academic Press.
- Baddeley, A. & Turner, R. (2005). spatstat: An R Package for Analyzing Spatial Point Patterns. *Journal of Statistical Software* 12: 1-42.
- Bailey, N. W. & Zuk, M. (2008). Changes in immune effort of male field crickets infested with mobile parasitoid larvae. *Journal of Insect Physiology* 54: 96-104.
- Barnard, C. F. (1990). *Parasitism and host behaviour*. CRC Press.
- Beauchamp, G. (2003). Group-size effects on vigilance: a search for mechanisms. *Behavioural Processes* 63: 111-121.
- Beckers, O. M., & Wagner Jr, W. E. (2013). Parasitoid infestation changes female mating preferences. *Animal Behaviour* 85: 791-796.
- Bennet-Clarke, H. C. (1998). Size and scale effects as constraints in insect sound communication. *Philos* 353: 407-419.
- Bertram, S. M., Xochitl Orozco, S. & Bellani, R. (2004). Temporal shifts in conspicuousness: Mate attraction displays of the Texas field cricket, *Gryllus texensis*. *Ethology* 110: 963-975.
- Budd, G. E. (2021). Morphospace. *Current Biology* 31: R1181-R1185.
- Bush, A. O. (2001). *Parasitism: the diversity and ecology of animal parasites*. Cambridge University Press.
- Brodsky, A. K. (1994). *The evolution of insect flight*. Oxford University Press.
- Cade, W. (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* (M. S. Blum & N. A. Blum, eds). Academic Press. p. 343-378.
- Cade, W. H. (1981). Field cricket spacing, and the phonotaxis of crickets and parasitoid flies to clumped and isolated cricket songs. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 55(4), 365-375.
- Chamorro-Rengifo, J., Silva, B. C., Olivier, 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(3), 347-372.

- Combes, C. (2001). *Parasitism: the ecology and evolution of intimate interactions*. University of Chicago Press.
- Crosskey, R. W., Cogan, B. H., Freeman, P., Pont, A. C., Smith, K. G. V., & Oldroyd, H. (1980). *Catalogue of the Diptera of the Afrotropical Region*. British Museum (Natural History), Cromwell Road, London SW7 5BD.
- Deily, J.A. & J. Schul. 2006. Spectral selectivity during phonotaxis: a comparative study in *Neoconocephalus* (Orthoptera: Tettigoniidae). *Journal of Experimental Biology* 209: 1757-1764.
- Dindo, M.L. & S. Nakamura. 2018. Oviposition strategies of tachinid parasitoids: two Exorista species as case studies. *International Journal of Insect Science* 10: 1-6.
- Eggleton, P., & Belshaw, R. (1992). Insect parasitoids: an evolutionary overview. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. *Series B: Biological Sciences*, 337(1279), 1-20.
- Ferraz, M. R. (2011). *Manual de comportamento animal*. Editora Rubio.
- Ferreira, L. F. (1973). O fenômeno parasitismo. *Revista da Sociedade Brasileira de Medicina Tropical*, 7, 261-277.
- Fianco, M. (2023). Katydid (Orthoptera: Tettigoniidae) from Guartelá State Park, State of Paraná, Southern Brazil: diversity, bioacoustics and description of five new species. *Journal of Natural History*, 57(17-20), 1080-1137.
- Fianco, M., Szinwelski, N., & Faria, L. R. (2022). Katydid (Orthoptera: Tettigoniidae) from the Iguazu National Park, Brazil. *Zootaxa*, 5136(1), 1-72.
- Feener Jr, D. H., & Brown, B. V. (1997). Diptera as parasitoids. *Annual Review of Entomology* 42: 73-97.
- Gaston, K. J. (1991). The magnitude of global insect species richness. *Conservation biology*, 5(3), 283-296.
- Giacomini, H. C., & Petrere, M. (2010). A estrutura de teias tróficas. *Boletim da Sociedade Brasileira de Limnologia*, 38(1), 1-33.
- Goater, T. M., Goater, C. P., & Esch, G. W. (2014). *Parasitism: the diversity and ecology of animal parasites*. Cambridge University Press.
- Godfray, H. C. J. (1994). *Parasitoids: behavioral and evolutionary ecology* (Vol. 67). Princeton University Press.
- Gray, D. A., Banuelos, C., Walker, S. E., Cade, W. H., & Zuk, M. (2007). Behavioural specialization among populations of the acoustically orienting parasitoid fly *Ormia ochracea* utilizing different cricket species as hosts. *Animal Behaviour*, 73(1), 99-104.
- Hamilton, W.D. (1971). Geometry for the selfish herd. *Journal of Theoretical Biology*, 31: 295-311.
- Hassell, M. (2000). The spatial and temporal dynamics of host-parasitoid interactions. *OUP*

Oxford.

Hawkins, B. A. (1994). Pattern and process in host-parasitoid interactions. *Cambridge University Press*.

Hirose, E., & Panizzi, A. R. (2009). *Os simbiotes e a nutrição dos insetos*.

Hochberg, M. E., & Ives, A. R. (Eds.). (2000). Parasitoid population biology. *Princeton University Press*.

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

Kasambara, A. (2020). ggpubr:'ggplot2'gráficos prontos para publicação baseados em ggpubr:'ggplot2'. Pacote R versão 0.4. 0.

Kochin, B. F., Bull, J. J., & Antia, R. (2010). Parasite evolution and life history theory. *PLoS Biology*, 8 (10), e1000524.

Kolluru, G. R. & Zuk, M. 2001. Parasitism patterns and the size-fecundity relationship in the acoustically orienting dipteran parasitoid *Ormia ochracea*. *Canadian Journal of Zoology*, 79(6): 973-979.

LaSalle, J., & Gauld, I. D. (1991). Parasitic Hymenoptera and the biodiversity crisis. *Redia*, 74(3, Appendix), 315-334.

Léonide, J. C. 1963. Complément a l'étude de la biologie larvaire de *Symmictus costatus* Löew (Diptera, Nemestrinidae), parasite d'Acridiens, et considérations générales sur la biologie des Némestrinidés. *Entomophaga* 8: 7–33.

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

Lehtonen, J. & Jaatinen, K. 2016. Safety in numbers: the dilution effect and other drivers of group life in the face of danger. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 70: 449-458.

Machado, C. M. S., & Castro, B. B. (2019). *Relações hospedeiro-parasita*.

Magalhães, O. M. (2019). *Relações entre fatores ambientais e dimorfismos alar e sexual em Rhagovelia Robusta Gould, 1931 (Insecta: Hemiptera: Veliidae)*. 2019. 74 f. Dissertação (Mestrado em Biologia Animal) - Instituto de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro.

Masson, A. J. 2022. *The Influence of Host Localization, Predation, and Larviposition Accuracy on Fitness in the Parasitoid fly Ormia ochracea (Tachinid: Diptera)*. Tese de Doutorado. University of Toronto (Canada).

Maubecin, C.C., Cosacov, A., Sérsic, A.N., Fornoni, J., & Benitez-Vieyra, S. (2016). Drift effects on the multivariate floral phenotype of *Calceolaria polyrhiza* during a post-glacial expansion in Patagonia. *Journal of Evolutionary Biology*, 29(8), 1523–1534.

Michelsen, A., & Nocke, H. (1974). Biophysical aspects of sound communication in insects. In *Advances in insect physiology* (Vol. 10, pp. 247-296). *Academic Press*.

Miles, R. N., Robert, D., & Hoy, R. R. (1995). Mechanically coupled ears for directional hearing in the parasitoid fly *Ormia ochracea*. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 98(6), 3059-3070.

Mitteroecker, P., Huttegger, S.M. The Concept of Morphospaces in Evolutionary and Developmental Biology: Mathematics and Metaphors. *Biol Theory* 4, 54–67 (2009). <https://doi.org/10.1162/biot.2009.4.1.54>

O'Hara, J. E., & Wood, D. M. (2003). Catalogue of the Tachinidae (Diptera) of America north of Mexico. *Associated Publishers*.

Oksanen, J., Blanchet, F.G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., Wagner, H. (2017). *vegan: Community Ecology Package*. Disponível em: <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>

Pascoal, S, et al. (2014). Rapid convergent evolution in wild crickets. *Current Biology* 24: 1369-1374.

Paur, J., & Gray, D. A. (2011). Individual consistency, learning and memory in a parasitoid fly, *Ormia ochracea*. *Animal Behaviour*, 82(4), 825-830.

Pigot, A.L., Trisos, C.H., Tobias, J.A., (2016). Functional traits reveal the expansion and packing of ecological niche space underlying an elevational diversity gradient in passerine birds. *Proceedings of the Royal Society B* 283: 20152013.

Poulin, R ( 2007). Existem leis gerais na ecologia de parasitas? *Parasitologia* 134 , 763-776 .

Preis, H. (2018). *Alometria em Conocephalus (Anisoptera) saltator (Sausurre 1859) (Tettigonioidae: 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.

Rentz, D. C. (1978). Orthoptera. *Biogeography and Ecology of Southern Africa*. p. 733-746.

Ricklefs, RE., Travis, J. (1980). A morphological approach to the study of avian community organization. *The Auk*, 97: 321-338.

Rio, R. V., Lefevre, C., Heddi, A., & Aksoy, S. (2003). Comparative genomics of insect-symbiotic bacteria: influence of host environment on microbial genome composition. *Applied and Environmental Microbiology*. 69: 6825-6832.

Robert, D., Read, M. P., & Hoy, R. R. (1994). The tympanal hearing organ of the parasitoid fly *Ormia ochracea* (Diptera, Tachinidae, Ormiini). *Cell and tissue research*. 275: 63-78.

Rodrigues, L.A., Daunis-i-Estadella, J., Mateu-Figueras, G. and Thió-Henestrosa, S. (2010). Andar e Voar em Morfoespaços Compositivos. *Publicaciones del Seminario de Paleontología de Zaragoza (SEPAZ)*. 9: 245-248.

Rogers, K.J. & O.M. Beckers. 2021. Parasitism of *Neoconocephalus* katydids by the parasitoid fly, *Ormia lineifrons*. *Ethology* 128: 111-118.

Rózsa, L., & Garay, J. (2023). Definitions of parasitism, considering its potentially opposing effects at different levels of hierarchical organization. *Parasitology*. 150: 761-768.

Roussel, J-R., Barber, C.B., Habel, K., Grasman, R., Gramacy, R.B., Mozharovskyi, P. &

- Sterratt, D.C. (2022). *Geometry: mesh generation and surface tessellation*. <https://cran.r-project.org/web/packages/geometry/index.html>
- Sabrosky, C. W. (1953). Taxonomy and host relations of the tribe Ormiini in the Western Hemisphere (Diptera, Larvaevoridae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*. 55: 167-183.
- Stireman III, J. O., O'Hara, J. E., & Wood, D. M. (2006). Tachinidae: evolution, behavior, and ecology. *Annual Review of Entomology* 51: 525-555.
- Tavares, O. (1965). Contribuição ao conhecimento da tribu Ormiini. III: gênero *Euphasiopteryx* Townsend, 1915 (Diptera, Tachinidae). *Memórias do Instituto Oswaldo Cruz*. 63: 13-25.
- Thomas, F., Renaud, F., & Guégan, J. F. (Eds.). (2005). *Parasitism and ecosystems*. Oxford University Press.
- Thomson, I. R., Vincent, C. M., & Bertram, S. M. (2012). Success of the parasitoid fly *Ormia ochracea* (Diptera: Tachinidae) on natural and unnatural cricket hosts. *Florida Entomologist*. 95: 43-48.
- Turner, G. F & Pitcher, T. J. (1986). Attack abatement: a model for group protection by combined avoidance and dilution. *The American Naturalist* 128: 228-240.
- Vinson, S. B. (1990). How parasitoids deal with the immune system of their host: an overview. *Archives of insect biochemistry and physiology*. 13: 3-27.
- Walker, T. J. (1964). Experimental demonstration of a bat locating orthopteran prey by the prey's calling song. *The Florida Entomologist*. 47:163-165.
- Walker, T. J. (1986). Monitoring the flights of field crickets (*Gryllus* spp.) and a tachinid fly (*Euphasiopteryx ochracea*) in north Florida. *Florida Entomologist*. 678-685.
- Walker, TJ (1993). Phonotaxis in females of *Ormia ochracea* (Diptera: Tachinidae), parasitoid of the field cricket. *Journal of Insect Behavior* 6: 389-410.
- Walker, S.E. & Cade, W. H. (2003). A simulation model of the effects of frequency dependence, density dependence and parasitoid flies on the fitness of male field crickets. *Ecological Modelling* 169: 119-130.
- Whitman, D. W. (2008). The significance of body size in the Orthoptera: a review. *Journal of Orthoptera Research* 17: 117-134.
- Yack, J. E., & Fullard, J. H. (1990). The mechanoreceptive origin of insect tympanal organs: a comparative study of similar nerves in tympanate and atympanate moths. *Journal of Comparative Neurology*, 300: 523-534.
- Zelmer, D. A. (1998). An evolutionary definition of parasitism. *International Journal for Parasitology* 28: 531-533.