

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ-UFPR

JULIA CAROLINE FLISSAK

DIMORFISMO SEXUAL DE TAMANHO EM *Sarconesia chlorogaster*  
(WIEDEMANN) (DIPTERA: CALLIPHORIDAE): VARIAÇÃO GEOGRÁFICA E O  
PAPEL DO DESENVOLVIMENTO LARVAL

CURITIBA

2022

JULIA CAROLINE FLISSAK

DIMORFISMO SEXUAL DE TAMANHO EM *Sarconesia chlorogaster*  
(WIEDEMANN) (DIPTERA: CALLIPHORIDAE): VARIAÇÃO GEOGRÁFICA  
E O PAPEL DO DESENVOLVIMENTO LARVAL

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação do Setor de Ciências Biológicas, Área de concentração em Entomologia, Departamento de Zoologia da Universidade Federal do Paraná, como requisito parcial à obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas (Entomologia).

Orientador: Drº Mauricio Osvaldo Moura

CURITIBA

2022

DADOS INTERNACIONAIS DE CATALOGAÇÃO NA PUBLICAÇÃO (CIP)  
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ  
SISTEMA DE BIBLIOTECAS – BIBLIOTECA DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

Flissak, Julia Caroline.

Dimorfismo sexual de tamanho em *Sarconesia chlorogaster* (Wiedemann) (Diptera: Calliphoridae): variação geográfica e o papel do desenvolvimento larval / Julia Caroline Flissak. – Curitiba, 2022.

1 recurso on-line : PDF.

Orientador: Mauricio Osvaldo Moura.

Tese (Doutorado) – Universidade Federal do Paraná, Setor de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Entomologia).

1. Mosca. 2. Mosca-varejeira. 3. Morfologia (Biologia). 4. Ontogenia. 5. Fenótipo. I. Título. II. Moura, Mauricio Osvaldo. III. Universidade Federal do Paraná. Setor de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Entomologia).

Bibliotecária: Rosilei Vilas Boas CRB-9/939



MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO  
SETOR DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ  
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
(ENTOMOLOGIA) - 40001016005P5

## TERMO DE APROVAÇÃO

Os membros da Banca Examinadora designada pelo Colegiado do Programa de Pós-Graduação CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (ENTOMOLOGIA) da Universidade Federal do Paraná foram convocados para realizar a arguição da tese de Doutorado de **JULIA CAROLINE FLISSAK** intitulada: **Dimorfismo sexual de tamanho em *Sarconesia chlorogaster* (Wiedemann) (Diptera: Calliphoridae): Variação geográfica e o papel do desenvolvimento larval**, sob orientação do Prof. Dr. MAURICIO OSVALDO MOURA, que após terem inquirido a aluna e realizada a avaliação do trabalho, são de parecer pela sua APROVAÇÃO no rito de defesa.

A outorga do título de doutora está sujeita à homologação pelo colegiado, ao atendimento de todas as indicações e correções solicitadas pela banca e ao pleno atendimento das demandas regimentais do Programa de Pós-Graduação.

CURITIBA, 03 de Março de 2022.

Assinatura Eletrônica  
04/03/2022 07:55:24.0  
MAURICIO OSVALDO MOURA  
Presidente da Banca Examinadora

Assinatura Eletrônica  
04/03/2022 10:52:51.0  
MARIO ANTONIO NAVARRO DA SILVA  
Avaliador Interno (UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ)

Assinatura Eletrônica  
04/03/2022 18:36:52.0  
MELISE CRISTINE LECHETA  
Avaliador Externo (55001149)

Assinatura Eletrônica  
04/03/2022 17:48:21.0  
RODRIGO FERREIRA KRÜGER  
Avaliador Externo (UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ)

---

Departamento de Zoologia - Centro Politécnico - CURITIBA - Paraná - Brasil  
CEP 81531-980 - Tel: (41) 3361-1763 - E-mail: [pgentio@ufpr.br](mailto:pgentio@ufpr.br)  
Documento assinado eletronicamente de acordo com o disposto na legislação federal Decreto 8539 de 08 de outubro de 2015.  
Gerado e autenticado pelo SIGA-UFPR, com a seguinte identificação única: 157953  
**Para autenticar este documento/assinatura, acesse <https://www.pppg.ufpr.br/siga/visitante/autenticacaoassinaturas.jsp>  
e insira o código 157953**

## AGRADECIMENTOS

Primeiramente agradeço a Deus, ao Mestre e a Rainha por me trazerem até aqui e me apresentar ao mundo espiritual com tanta ciência e maestria.

Á minha filha Angela Neubauer por ser meu fruto mais rico e precioso dessa colheita, minha inspiração e dona dos meus sonhos.

Á Universidade Federal do Paraná por sempre acolher seus acadêmicos como filhos, e mostrando que sempre cabe mais um para partilhar conhecimento.

Á Capes, Agência de Fomento, patrocinadora desta Tese e de muitos estudos grandiosos dentro da ciência.

Ao Programa de Pós- graduação em Entomologia por todo apoio tecnológico, transformando nossas obras em verdadeira ciência.

Ao Laboratório de Dinâmicas Ecológicas por toda acolhida e morada em que compartilhei muitos dos meus sonhos e com certeza, minha segunda casa. Se eu pertencer a alguma Casa, sou Mouralab.

Ao meu orientador, que é um, dos grandes homens da minha vida, meu amigo professor, Doutor, músico, entomólogo (SIM), ecólogo, estatístico, pai, psicólogo e maior incentivador das minhas viagens, apoiando e fazendo tudo acontecer de uma forma espontânea e mais fácil.

A minha família, mãe, Marineia Terezinha Bonieck Marques, por me gerar e gerar todos meus princípios, a minhas irmãs, Barbara Camila Flissak e Fabiola Santore por serem meu porto seguro em todo os momentos e me guiarem para o caminho certo sempre.

Ao meu maestro da vida, Felipe Marcel Candido Fonseca, por aguentar as piores barras e ficar comigo até o final, e iniciar um novo começo, gerando nosso pequeno Josias e me dando o melhor presente do mundo, só posso dizer que amor é pouco, perto do que sinto por você.

A todos meus amigos que me fortaleceram nessa fase, contribuindo de alguma forma. Aos meus alunos que me deram experiência na carreira do ensino superior e me fortaleceram nesses últimos anos.

## EPÍGRAFE

O saber de todo mundo  
É um saber universal  
Aqui tem muita ciência  
Que é preciso se estudar

Estudo fino, estudo fino  
Que é preciso conhecer  
Para ser bom professor  
Apresentar o seu saber

## APRESENTAÇÃO

Conforme formato requerido pelo Programa de Pós-Graduação em Entomologia da Universidade Federal do Paraná, esta tese está dividida em: Introdução, Objetivos e Capítulos (sob a forma de artigos científicos que serão submetidos logo após a análise, correções e sugestões da banca avaliadora). Este trabalho foi desenvolvido no Laboratório de Dinâmicas Ecológicas da Universidade Federal do Paraná. A estudante recebeu bolsa de estudos concedida pelo Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) -40001016005P5.

## RESUMO

Machos e fêmeas de diferentes espécies diferem no tamanho corporal ou possuem características distintas entre os sexos. O dimorfismo sexual de tamanho é definido como a diferença no tamanho corporal entre machos e fêmeas. Essa diferença pode estar relacionada com a história de vida da espécie e/ou associado a variáveis ambientais, que influenciam diretamente no desenvolvimento dos animais ectotérmicos. Dentro deste contexto o tamanho do corpo é explicado pela seleção natural, quando as fêmeas são maiores do que os machos e seleção sexual, no caso dos machos maiores do que as fêmeas. No entanto, a maioria dos estudos leva em consideração apenas indivíduos adultos. Porém, em organismos com metamorfose, o tamanho do corpo é definido nos estágios larvais. *Sarconesia chlogaster*, modelo escolhido para testar as hipóteses desta tese, é endêmica da região Sul, sendo de importância médica-legal comprovada e a temperatura influencia tanto no desenvolvimento quanto na sua distribuição geográfica. Neste contexto, as seguintes questões foram investigadas: 1) Qual o papel relativo da adaptação termal em populações da espécie como determinante do dimorfismo sexual no tamanho e 2) Em que momento ao longo do desenvolvimento machos e fêmeas iniciam trajetórias de crescimento diferentes na espécie testada? Para isso, foram utilizadas quatro populações de *S. chlorogaster* estabelecidas em laboratório, de quatro regiões do Sul do Brasil, Chapecó- SC, Curitiba-PR, União da Vitória-PR e Santa Maria-RS. Para responder ambas as questões foi usado uma abordagem de “common garden” em que as populações são criadas sob as mesmas condições e depois transferidas para os regimes de temperatura experimentais. O resultado do primeiro capítulo comprova que *S. chlorogaster* os machos são maiores no tamanho corporal do que as fêmeas nas quatro populações do estudo. Os resultados referentes ao desenvolvimento mostram que há diferença significativa do efeito do sexo, respondendo a segunda pergunta do trabalho, comprovando a hipótese levantada no estudo de que o dimorfismo ocorre durante o desenvolvimento. Assim, os machos são maiores porque levam mais tempo para se desenvolver, tanto no estágio larval quanto no pupal, embora com graus diferentes.

Palavras- chaves: SSD, mosca necrófaga, ontogenia, plasticidade fenotípica, efeito do ambiente.

## ABSTRACT

Males and females of different species differ in body size or have distinct characteristics between sexes. Sexual size dimorphism is defined as the difference in body size between males and females. This size difference may be related to life-history traits and/or a response to environmental variables, which have a direct influence on the development of ectotherms. Within this framework, sexual size dimorphism is explained by natural selection, when females are larger than males, and sexual selection, in the case of males larger than females. However, most studies only analyze adult size, without considering that in organisms with metamorphosis, body size is shaped in the larval stages. Therefore, to determine the factors that define when the trajectories of males and females diverge, it is necessary to consider the effects of external factors during development. In this context, the following questions were investigated: 1) What is the relative role of thermal adaptation in *Sarconesia chlorogaster* populations as a proximal cause of sexual size dimorphism and 2) At which point in development do males and females have different growth trajectories? For this, four populations of *S. chlorogaster* were established in the laboratory, from four regions of southern Brazil, Chapecó-SC, Curitiba-PR, União da Vitória-PR, and Santa Maria-RS. To answer both questions a common garden approach was used, in which populations are reared under the same conditions and then transferred to experimental temperature regimes. In *S. chlorogaster* males are larger than females in all populations. Also, during the development there is a significant difference in the effect of sex, confirming that sexual size dimorphism occurs during development. Thus, males are larger than females because life take longer to develop, both in the larval and pupal stages, although to diferente degrees.

Keywords: SSD, scavenger fly, ontogeny, phenotypic plasticity, environmental effect.

## SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL.....	10
OBJETIVOS.....	13
REFERÊNCIAS.....	14
CAPÍTULO I: Adaptação termal em populações de <i>Sarconesia chlorogaster</i> como determinante do dimorfismo sexual.....	17
Introdução.....	18
Material e Métodos .....	20
Estabelecimento da colônia .....	20
Desenho Experimental .....	21
Análises .....	22
Resultados e Discussão .....	23
Dimorfismo sexual em <i>Sarconesia chlorogaster</i> em função do regime de temperatura.....	23
Grau Dimorfismo Sexual (SDI) entre as populações.....	27
Resposta da Razão Sexual.....	30
Resposta do tamanho dos ovos de Machos e Fêmeas.....	31
Conclusão.....	32
Referências .....	33
Material Suplementar.....	37
CAPÍTULO II: Em que momento ao longo do desenvolvimento machos e fêmeas iniciam trajetórias de crescimento diferentes?.....	42
Introdução .....	43
Material e Métodos.....	45
Estabelecimento da Colônia .....	45
Desenho Experimental .....	45

Análises .....	46
Resultados.....	47
Desenvolvimento larval.....	47
Desenvolvimento pupal .....	50
Desenvolvimento total .....	53
Peso da pupa.....	56
Discussão.....	59
Conclusão.....	61
Referências.....	62





## INTRODUÇÃO GERAL

De acordo com a teoria de história de vida, os organismos tendem a alocar os recursos às funções vitais primárias relacionadas ao crescimento, reprodução e manutenção de maneira a otimizar o valor adaptativo (Stearns, 1992; Charnov, 1993; Roff, 2002). Essa otimização no valor adaptativo é feita através de trade-offs entre características de história de vida, porque a quantidade de energia disponível durante o desenvolvimento é, no geral, limitada (Stearns, 1989). Por exemplo, um aumento na razão sexual operacional de machos de *Drosophila melanogaster* Meigen (1830) leva a um aumento no número de displays de corte e da taxa de acasalamento que, por sua vez, tem como consequência a redução na longevidade dos machos (Costa et al., 2010), embora o valor adaptativo seja relacionado, na maioria dos estudos, apenas com a taxa reprodutiva (Partridge et al., 1981; Costa et al., 2010). Assim, usando essa linha de raciocínio temos explicações, e predições, sobre a variação no crescimento, desenvolvimento, tamanho do corpo, idade de primeira maturação e sobrevivência (Stearns, 1992, 2000; Roff, 2002).

O tamanho do corpo é uma das características quantitativas mais importantes para um indivíduo porque tem relação direta com as características de história de vida (por exemplo, reprodução e sobrevivência) (Shingleton, 2011; Tammaru et al., 2010; Blanckenhorn, 2009; Fairbairn, 2007). Uma das características mais usuais no tamanho dos organismos é de que fêmeas e machos possuem tamanhos corporais diferentes (Fairbairn et al., 2007; Tammaru et al., 2010). O dimorfismo sexual no tamanho (SSD - em inglês, sexual size dimorphism), definido como a diferença no tamanho corporal entre machos e fêmeas, ocorre na maioria dos grupos de animais, incluindo insetos (Hedrick & Temeles, 1989; Andersson, 1994; Fairbairn, 1997; Blanckenhorn et al., 2007; Fairbairn et al., 2007). Essa diferença no tamanho do corpo entre machos e fêmeas pode ser resultado de divergências na história de vida ou de variáveis ecológicas (Shine, 1989; Fairbairn et al., 2007). Por exemplo, o SSD é frequentemente associado a diferenças entre os sexos na idade de maturidade (Blanckenhorn et al., 2007), isso porque os mecanismos que produzem diferenças de tamanho entre os sexos produzem também diferenças na duração e na taxa de desenvolvimento. Assim, os machos que possuem um tamanho de corpo maior, são aqueles que se desenvolveram por um período de tempo maior do que as fêmeas, ou seja, indivíduos que emergem antes, tendem a ficar menores (Rhen, 2007). Nesse caso, o tamanho do corpo seria proporcional ao tempo de desenvolvimento (Roff, 1992).

De acordo com o modelo de equilíbrio diferencial, o SSD em uma determinada espécie é produzido por forças de seleção opostas sendo equilibradas de maneira diferente em cada sexo, implicando em ótimos de tamanho diferentes. Os fatores que afetam a evolução do SSD, especificamente no que se refere ao comportamento, são, então, um epifenômeno desses ótimos de tamanho diferentes que são associados aos componentes do valor adaptativo (sucesso de acasalamento, fecundidade, viabilidade, crescimento, sobrevivência, entre outros). Nesse contexto, o papel da seleção sexual ou de fecundidade (seleção natural) como mecanismos que geram essas diferenças no tamanho do corpo são as mais utilizadas (Tammaru et al., 2010). As evidências associadas a essas hipóteses derivam de experimentos com dieta nutricional e temperatura diferenciadas. Então, a evolução do SSD depende de processos que geram variação tanto dentro quanto entre os sexos, além dos efeitos dependentes do tamanho dentro de cada sexo (Chou et al., 2015).

Embora várias hipóteses possam explicar a variação no dimorfismo, aquelas associadas com a seleção natural e sexual são as mais comuns (Blanckenhorn et al., 1995). Por exemplo, um maior tamanho das fêmeas (dimorfismo enviesado para as fêmeas) estaria associado com uma vantagem na fecundidade, produzida por seleção natural ou por uma resposta correlacionada (Reeve & Fairbairn, 1999). Já nos machos um tamanho maior estaria sob efeito da seleção sexual, associado com o sucesso na obtenção de cópulas (Fairbairn et al., 2007). Porém, outras hipóteses apontam que fatores bióticos e abióticos podem ter efeitos diferentes sobre o tamanho corporal de machos e fêmeas e produzir diferenças no tamanho do corpo entre os sexos (Shine, 1989; Fairbairn, 2007). Ou ainda os sexos podem diferir no grau de plasticidade fenotípica que exibem em resposta a variáveis ecológicas, gerando também dimorfismo sexual no tamanho (Fairbairn, 2006). No entanto, é possível que as respostas plásticas sejam diferentes entre os sexos e ainda relacionadas a pressões de seleção diferentes.

A grande maioria das teorias sobre evolução do SSD tem sido baseada em organismos adultos (e.g. Shine, 1989; Fairbairn, 2007; Chou et al., 2015; Hallsson & Bjorklun, 2012). Essa perspectiva ignora o fato de que as forças seletivas operando no estágio juvenil são muitas vezes diferentes daquelas que atuam sobre indivíduos adultos, podendo restringir ou mesmo alterar os padrões de expressão do SSD (Tammaru et al., 2010). Existem três possibilidades principais, não excludentes, que geram diferenças sexuais no tamanho do corpo durante a ontogenia. Os indivíduos do sexo maior podem: (1) ser maiores de tamanho por restrições genéticas, ou seja, desde o ovo o indivíduo

possui tendência a ter um tamanho corporal maior (2) crescer mais rápido, ou seja, conseguir recursos alimentares em maior quantidade e qualidade mais rapidamente, resultando em um desenvolvimento mais rápido ou (3) crescer por mais tempo, quando o desenvolvimento juvenil é mais longo, normalmente influenciado pela temperatura, resultando em um maior tamanho (Blanckenhorn et al., 2007).

O tamanho do corpo é uma característica plástica em função de diferentes condições do ambiente. Dois dos mais importantes fatores ambientais que produzem a plasticidade no tamanho do corpo em animais ectotérmicos são a qualidade da dieta e a temperatura (Nylin & Gotthard, 1998; Angilletta & Dunham; 2003 Kutz et al., 2019). Por exemplo, o desenvolvimento do imaturo, sobrevivência e emergência de moscas (Diptera) são frequentemente afetados negativamente por baixas concentrações de aminoácidos ou proteínas nos alimentos que são ingeridos na fase larval (Nestel et al., 2004; Sentinella et al., 2013). Isso porque recursos alimentares ingeridos com baixo teor calórico implicam em estratégias de alocação diferentes das que ocorrem com recursos com teor calórico normal (Sinodia et al., 2015). As implicações são mais diretas a obtenção do peso mínimo viável para cumprimento dos processos metabólicos na pupariação e posteriormente nos estágios adultos. Uma dieta desqualificada tem obrigatoriamente implicações no tamanho, no tempo de desenvolvimento e na fecundidade a posteriori (Blanckenhorn, 1998). Dessa forma, o trade-off entre crescimento e manutenção (sobrevivência) é afetado pelo recurso de baixa qualidade ou mesmo em baixa quantidade. Já a temperatura exerce um papel crucial na vida dos animais ectotérmicos, podendo afetar diretamente no seu desenvolvimento, sobrevivência e reprodução, porque afeta todos os processos (reações) bioquímicos (Nylin & Gotthard, 1998; Angilletta & Dunham, 2003).

A temperatura é o principal fator que determina a distribuição geográfica de *S. chlorogaster* (Lecheta et al. 2017), sistema utilizado neste estudo, porém, como está sob regimes de temperatura variados na América do Sul, é possível que o grau e a direção do SSD possam variar por conta desses regimes diferentes de seleção. *Sarconesia chlorogaster*, é encontrada exclusivamente na América do Sul, entre as latitudes 4° e 40°. É a única espécie de Toxotarsinae (Calliphoridae) que ocorre no Brasil, com distribuição limitada aos estados da Região Sul (Mello, 1972; Lopes & Albuquerque, 1982; Queiroz et al., 1985; Carvalho & Ribeiro, 2000). A maioria dos estudos sobre SSD concentra-se em fatores evolutivos que causam efeitos no tamanho corporal e no valor adaptativo de adultos, desconsiderando os efeitos de fatores ontogenéticos (Watkins, 1996; Badyaev, 2002; Stillwell et al., 2010). Como tanto os estudos de evolução quanto de respostas

fisiológicas dos indivíduos são importantes para explicar a evolução e manutenção das características de história de vida, o principal objetivo dessa tese foi determinar qual o papel de ambientes diferentes na evolução (adaptação) e manutenção do tamanho corporal e do dimorfismo sexual de *S. chlorogaster*.

## OBJETIVOS

### Objetivo geral

Determinar se existe dimorfismo sexual no tamanho em *Sarconesia chlorogaster* e o efeito da plasticidade fenotípica nesse processo.

### Objetivos específicos

- 1 Determinar o papel relativo da adaptação termal em populações de *S. chlorogaster* como determinante do dimorfismo sexual no tamanho. Neste objetivo será avaliado se ocorre plasticidade fenotípica que varie a magnitude desse efeito entre as populações.
- 2 Determinar em que momento ao longo do desenvolvimento machos e fêmeas iniciam trajetórias de crescimento diferentes. Nesse objetivo será determinado em qual estágio os crescimentos começam a se diferenciar.

## REFERÊNCIAS

- Andersson, M. 1994. *Sexual Selection*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Angilletta, M.J.; Dunham, A.E. 2003. The temperature-size rule in ectotherms: simple evolutionary explanations may not be general. *Am. Nat.* 162: 332–342.
- Badyaev, A.V. 2002. Growing apart: an ontogenetic perspective on the evolution of sexual size dimorphism. *Trends Ecol Evol* 17:369–378.
- Blanckenhorn, W. U. 2009. Causes and consequences of phenotypic plasticity in body size: The case of the yellow dung fly *Scathophaga stercoraria* (Diptera: Scathophagidae). In: Whitman, D W; Ananthakrishnan, T N. *Phenotypic Plasticity of Insects: Mechanism and Consequences*. Enfield, NH, USA: Science Publishers, 369-422.
- Blanckenhorn, W. U.; Meier, R.; Teder, T. 2007. Rensch's rule in insects: patterns among and within species. In: Fairbairn, D. J.; Blanckenhorn, W. U. *Sex, Size, and Gender Roles: Evolutionary Studies of Sexual Size Dimorphism*. New York: Oxford University Press, cap. 6, p.60-70.
- Blanckenhorn, W.U. 1998. Adaptive phenotypic plasticity in growth rate and diapause in the yellow dung fly. *Evolution* 52: 1394–1407.
- Blanckenhorn, W. U.; Preziosi, R. F.; Fairbairn, D. J. 1995. Time and energy constraints and the evolution of sexual size dimorphism – to eat or to mate? *Evolutionary Ecology* 9: 369-381.
- Carvalho, C.J.B.; Ribeiro, P.B. 2000. Chave de identificação das espécies de Calliphoridae (Diptera) do sul do Brasil. *Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária* 9:169–73.
- Charnov, E.L. 1993. *Life History Invariants*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Chou, C.-C.; Iwasa, Y.; Nakazawa, T. 2015. Incorporating an ontogenetic perspective into evolutionary theory of sexual size dimorphism. *International Journal of Organic Evolution* 70-2:369-384.
- Costa, M.; Mateus, R. P.; Moura, M. O.; Machado, L. P. B. 2010. Adult sex ratio effects on male survivorship of *Drosophila melanogaster* Meigen (Diptera, Drosophilidae). *Revista Brasileira de Entomologia* 54 (3):446-449.
- Darwin, C. 1871. *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Downer, R.G.H.; Matthews, J.R. 1976. Patterns of lipid distribution and utilization in insects. *Am Zool* 16:733–745.
- Fairbairn, D.J.; Blanckenhorn, W.U.; Székely, T. 2007. *Sex, size, and gender roles. Evolutionary studies of sexual size dimorphism*. Oxford University Press, Oxford.

- Fairbairn, D. J.; Roff, D. A. 2006 The quantitative genetics of sexual dimorphism: assessing the importance of sexlinkage. *Heredity* 97:319–328.
- Fairbairn, D. J. 1997. Allometry for sexual size dimorphism: pattern and process in the coevolution of body size in males and females. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28: 659-687.
- Gordon, H.T. 1972. Interpretations of insect quantitative nutrition. In: Rodriguez JG, editor. *Insect and mite nutrition*. Amsterdam: North-Holland Publishing Company. p 73–105.
- Hallsson, L.R; Bjorklund, M. 2012. Selection in a fluctuating environment and the evolution of sexual dimorphism in the seed beetle *Callosobruchus maculatus*. *Journal of Evolutionary Biology* 25: 1564-1575.
- Hendrick, A. V.; Temeles, E. J. 1989. The evolution of sexual dimorphism in animals: hypotheses and tests. *Tree* 4: 136-138.
- Lecheta, M.C.; Côrrea, R.C.; Moura, M.O. 2017. Climate Shapes the Geographic Distribution of the Blowfly *Sarconesia chlorogaster* (Diptera: Calliphoridae): An Environmental Niche Modeling Approach. *Environmental Entomology* 46 (5): 1–9.
- Lopes, H.S.; Albuquerque, D.O. 1982. Notes on Neotropical Calliphoridae (Diptera). *Revista Brasileira Biologia* 42 (1): 63-69.
- Kutz, T.C.; Sgro, C.M.; Kutz, C.K. 2019. Interacting with change: Diet mediates how larvae respond to their thermal environment. *Functional Ecology* 33 (10): 1940-1951.
- Mello, R.P. 1972. Contribuição ao estudo do gênero *Sarconesia* Bigot, 1857 (Diptera: Calliphoridae). *Revista Brasileira Biologia* 32 (4): 533-537.
- Nestel, D., Nemny-Lavy, E.; Chang, C-L. 2004. Lipid and protein loads in pupating larvae and emerging adults as affected by the composition of mediterranean fruit fly (*Ceratitiscapitata*) meridic larval diets. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology* 56: 97–109.
- Nylin, S.; Gotthard, K. 1998. Plasticity in life-history traits. *Annu. Rev. Entomol.* 43: 63–83.
- Partridge, L.; Farquhar, M. 1981. Sexual activity reduces lifespan of male fruitflies. *Nature* 294: 580–582.
- Queiroz, S.M.P.; Almeida, J.R.; Carvalho, C.J.B.; Dudas, L. 1985. Bionomia de *Sarconesia chlorogaster* (Wiedemann, 1830) em Curitiba, Paraná, Brasil. *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil* 14 (1): 105-110.
- Reeve, J. P.; Fairbairn, D.J. 1999. Change in sexual size dimorphism as a correlated response to selection on fecundity. *Heredity* 83:697- 706.

Rhen, T. 2007. Sex differences: genetic, physiological and ecological mechanisms. In: Fairbairn, D. J.; Blackenhorn, W. U. *Sex, Size, and Gender Roles: Evolutionary Studies of Sexual Size Dimorphism*. New York: Oxford University Press, cap. 16, p.167-175.

Roff, D.A. 2002. *Life History Evolution*. Sinauer Associates Inc. Sunderland, MA.

Sentinella, A. T.; Crean, A. J.; Bonduriansky, R. 2013. Dietary protein mediates a trade-off between larval survival and the development of male secondary sexual traits. *Func. Ecol.* 27: 1134–1144.

Sisodia, S.; Verma, P.; Singh, B. 2015. Effect of diet quality and associated metabolic changes in adult stress response and life-history traits in *Drosophila ananassae*. *Current Science* 109 (9): 1687-1696.

Shingleton, A.W. 2011. The regulation and evolution of growth and body size. In: *Mechanisms of Life History Evolution*. Flatt, T.; Heyland, A. p. 43- 55.

Shine, R. 1989. Ecological Causes for the Evolution of Sexual Dimorphism: A Review of the Evidence. *The Quarterly Review of Biology* 64 (4): 419–461.

Stearns, S. C. 2000. Life history evolution: successes, limitations, and prospects. *Naturwissenschaften* 87:476–486.

Stearns, S.C. 1992. *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press, Oxford.

Stearns, S.C. 1989. Trade-offs in life-history evolution. *Functional ecology* 3: 259-268.

Stillwell, R. C.; Blanckenhorn, W.U.; Teder, T., Davidowitz, G.; Fox, C.W. 2010. Sex differences in phenotypic plasticity affect variation in sexual size dimorphism in insects: from physiology to evolution. *Annu. Rev. Entomol.* 55: 227–245.

Tammarau, T.; Esperk, T.; Ivanov, V.; Teder, T. 2010. Proximate sources of sexual size dimorphism in insects: locating constraints on larval growth schedules. *Evol. Ecolo.* 24:161-175.

Watkins, G.C. 1996. Proximate causes of sexual size dimorphism in the iguanian lizard *Microlophus occipitalis*. *Ecology* 77:1473–1482.

## **CAPÍTULO I**

Adaptação termal em populações de *Sarconesia chlorogaster* (Diptera) como determinante do dimorfismo sexual

## INTRODUÇÃO

Diferenças entre os sexos no tamanho e em outras características morfológicas são generalizadas dentro do Reino animal (Fairbairn, 2007; Tammaru et al., 2010). Charles Darwin chamou a atenção para essas diferenças, e ofereceu várias explicações para a sua evolução. A hipótese de seleção sexual propõe que o dimorfismo sexual evoluiu em resposta às diferenças nas oportunidades de cópula e dos papéis relativos das fêmeas e dos machos que conferem uma vantagem em sistemas de reprodução com competição por cópulas ou mesmo escolha de parceiro (Price, 1984). Apesar da popularidade desta hipótese, Darwin e outros pesquisadores perceberam que a seleção sexual poderia não ser a única explicação para o dimorfismo sexual, e sugeriram que em alguns casos o dimorfismo sexual pode evoluir a partir de causas ecológicas, como a competição por recursos entre os sexos, ou diferenças nos papéis reprodutivos entre machos e fêmeas (hipótese do "nicho dimórfico" Slatkin, 1984).

O tamanho do corpo tende a estar relacionado com o sucesso reprodutivo em machos e fêmeas, através da fecundidade em fêmeas e do sucesso no acasalamento em machos. Assim, estabelece-se uma relação direta entre o tamanho do corpo com o valor adaptativo máximo. Em tais casos, a seleção favorece o dimorfismo sexual de tamanho (SSD - em inglês, sexual size dimorphism) , e espera-se que machos e fêmeas evoluam em direção ao seu tamanho corporal ideal (Fairbairn et al., 2007). As diferenças entre os sexos ocorrem em grande escala entre as espécies (Bonduriansky, 2003). Em Diptera, especialmente, as espécies diferem em vários aspectos relacionados ao dimorfismo sexual, não apenas no tamanho, mas em outras características morfológicas e comportamentais associadas a seleção sexual, como espaçamentos entre os olhos, modificações nas pernas anteriores, diferenças de coloração e presença de cortejos nupciais (Bonduriansky, 2006; McAlpine, 1981).

As diferenças do tamanho corporal, embora associadas com descritores morfológicos nos adultos, podem ser decorrentes de diferenças durante o desenvolvimento (ontogenia). Assim, mecanismos que variam durante o desenvolvimento podem gerar as diferenças morfológicas observadas nos adultos, especialmente em insetos (Nijhout et al., 2014; Stillwell et al., 2014). No entanto, diferentes mecanismos podem produzir um mesmo tamanho de corpo. Por exemplo, o sexo de maior tamanho pode ser geneticamente maior, o que implicaria em ter um ovo

maior (Blanckenhorn et al., 2007). Mas, também, é possível que o sexo maior tenha um tempo de desenvolvimento maior ou uma capacidade de assimilação de nutrientes mais efetiva, levando à uma taxa de crescimento maior (Tammaru et al., 2010; Nijhout et al., 2014; Stillwell et al., 2014).

Em animais ectotérmicos a temperatura influencia diretamente nas taxas de crescimento (Nylin & Gotthard, 1998; Angilletta & Dunham, 2003) e, portanto, no tamanho corporal, assumindo uma correlação genética alta entre essas duas características. Por exemplo, tanto o peso quanto o tamanho em *Sarconesia chlorogaster* (Wied.) tem relação direta com a temperatura, embora a relação dependa de uma combinação de estágio de desenvolvimento e temperatura para explicar a variação de tamanho dentro de cada estágio de desenvolvimento (Lecheta & Moura, 2019). Da mesma forma, o desenvolvimento intrapuparial varia com a temperatura em *S. chlorogaster* (Flissak & Moura, 2017).

As variações de características morfológicas em função de condições ambientais diferentes são normalmente tratadas como plasticidade fenotípica, que é a capacidade de um mesmo genótipo expressar fenótipos diferentes dependendo das condições ambientais (Pigliucci, 2001). Embora expressas no fenótipo, essas alterações ocorrem durante o desenvolvimento (Gilbert & Epel, 2009). Assim, é possível que machos e fêmeas respondam de forma diferente às condições ambientais que influenciam o tamanho do organismo adulto, causando variação no SSD entre os ambientes como postula a hipótese da plasticidade diferencial (Fairbairn, 2006).

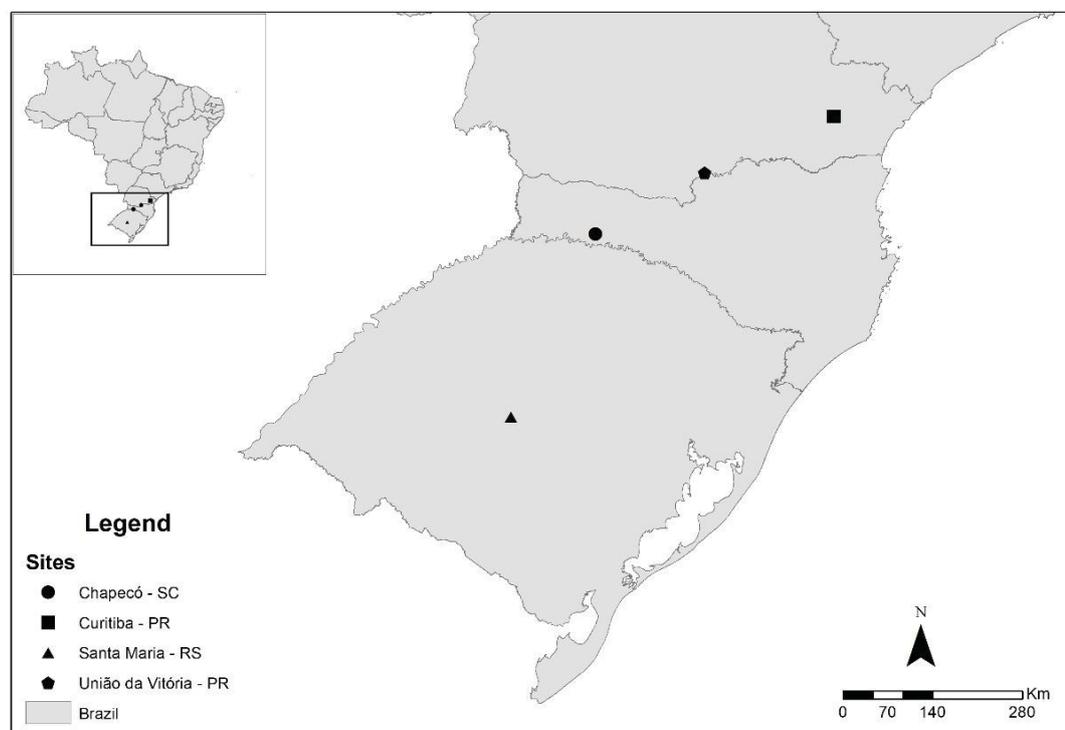
*Sarconesia chlorogaster* (Calliphoridae, Toxotarsinae) é uma espécie endêmica da América do Sul. No Brasil tem distribuição conhecida apenas na região Sul: Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul (Carvalho & Ribeiro, 2000), tendo a temperatura como fator limitante na sua distribuição geográfica (Lecheta et al., 2017). Além de ser um fator limitante na distribuição, as populações dessa espécie também diferem no tempo de desenvolvimento em diferentes temperaturas, afetando diretamente o desenvolvimento da espécie (Lecheta et al., 2015). Considerando que o tempo de desenvolvimento varia em função da temperatura e entre populações, é possível que o grau de dimorfismo varie em função da posição geográfica da população. Assim, o objetivo central deste capítulo foi determinar se existe dimorfismo sexual e se varia entre as populações de *S. chlorogaster* em três regimes de temperatura (15, 20 e 25°C).

## MATERIAL E MÉTODOS

### Estabelecimento da Colônia

Foram utilizadas quatro populações de *S. chlorogaster* estabelecidas em laboratório, de quatro regiões do Sul do Brasil: Chapecó-SC, Curitiba-PR, União da Vitória-PR e Santa Maria-RS (Figura 1). Esses indivíduos de *S. chlorogaster* foram originalmente coletados em cada uma dessas localidades usando armadilhas com diferentes substratos (principalmente sardinha e carne suína). Os indivíduos de cada localidade são considerados aqui como sendo de populações diferentes. No laboratório, os adultos foram alimentados ad libitum com açúcar, leite em pó e água, além do substrato (carne moída) para oviposição. Todas as colônias foram mantidas a 25°C ( $\pm 1$ ), UR de 70% ( $\pm 10$ ) e fotoperíodo (12:12 horas) em uma sala de criação localizada na Universidade Federal do Paraná, Campus Centro Politécnico na cidade de Curitiba-PR. Para aumentar a variabilidade genética nas colônias estabelecidas em laboratório, novos indivíduos adultos foram introduzidos.

**Figura 1.** Mapa da distribuição geográfica das populações de *Sarconesia chlorogaster* utilizadas no estudo.



## Desenho Experimental

Os ovos de *S. chlorogaster* usados nos experimentos foram retirados das colônias de criação massal de cada população. Os estágios imaturos (larvais) foram alimentados com uma dieta artificial modificada de Estrada et al. (2009), a base de rúmen bovino, leite em pó integral, levedo de cerveja, caseína, nipagin e ágar.

Para determinar se existe dimorfismo sexual no tamanho entre machos e fêmeas, no grau de dimorfismo entre as populações, e se a resposta é efeito da plasticidade fenotípica ou adaptação entre as populações foi usada uma abordagem de “common Garden” (ver manutenção das colônias) em um desenho fatorial com quatro populações criadas em três temperaturas (15, 20 e 25° C), replicadas três vezes. Assim, cada experimento manipulou duas variáveis: a origem da população e a temperatura de criação. Cada réplica corresponde a uma câmara de criação (BOD), sorteada no início do experimento (Moura et al., 2021). Portanto foram utilizadas três b.o.d por temperatura.

Cada BOD manteve as condições de temperatura fixas (15, 20 e 25°C), com umidade de 60% ( $\pm 10\%$ ) e fotoperíodo de 12:12h. O controle da temperatura e da umidade relativa foi feito com um termohigrômetro com sensor no interior de cada BOD. Os ovos obtidos das criações massais foram utilizados para formar três potes por população, cada um com 50 ovos depositados em 50 gramas de dieta artificial. Cada um destes potes foi colocado dentro de um pote maior que continha vermiculita como substrato para pupariação, e em seguida foram alocados em uma BOD. Após a emergência, os adultos foram mortos no freezer com choque térmico frio, montados em alfinetes entomológicos, sexados, e fotografados para a tomada da medida de tamanho do tórax, usado como proxy para tamanho do corpo.

Para determinar se a diferença de tamanho entre machos e fêmeas de *S. chlorogaster* tem uma base genética, foram retirados da criação massal 50 ovos de cada população. Esses ovos foram fotografados para a tomada da medida do comprimento e largura, e isolados individualmente em copos plásticos de 50 ml, contendo aproximadamente 20 g de dieta artificial. Cada um destes potes foi alocado em uma BOD dentro de um pote maior que continha vermiculita como substrato para pupariação. Como o objetivo do teste era observar a diferença entre os tamanhos dos ovos e entre as populações, o experimento foi realizado apenas em 25°C, replicado três vezes. Após a emergência, os adultos foram mortos com choque térmico frio, montados em alfinetes entomológicos e identificado o sexo de cada indivíduo.

## Análises

Para determinar o tamanho de machos e fêmeas de *S. chlorogaster* foi utilizado o comprimento do tórax dos adultos, considerado como a medida linear entre o início do protórax e o final do escutelo na parte superior do tórax (Material Suplementar, S1). Essa medida foi obtida no programa ImageJ (Rasband, 2018) a partir das imagens dos adultos, mensuradas em pixel e transformadas em milímetros.

Além do tamanho de machos e fêmeas também foi estimado o grau de dimorfismo sexual utilizando o índice de Dimorfismo sexual do tamanho de Lovich & Gibbons (1992) (SDI- “*Sexual dimorphism index*”), calculado da seguinte maneira:

$$SDI = (L/S) - 1$$

Onde L é o tamanho do sexo maior e S é o tamanho médio do sexo menor (Lovich & Gibbons, 1992).

O grau de erro no processo de medição foi estimado a partir do tamanho do tórax medido em 10 indivíduos de cada população, repetidos três vezes cada um. Para a análise dos erros de medidas foi feito uma anova com três fatores (Réplica, Sexo e população de origem). Os resultados dessa análise indicaram que as diferenças entre as sessões de medição variam aleatoriamente entre as réplicas ( $F_{2,75}=0.02$ ,  $P=0.98$ ), sexo medido ( $F_{1,75}=0.11$ ,  $P=0,35$ ) e nas interações entre réplica: sexo ( $F_{2,75}=0.02$ ,  $P=0.97$ ) e réplica: população ( $F_{4,75}=0.01$ ,  $P=0.99$ ) (Material Suplementar, S2 e S3).

Para determinar o efeito da população, da temperatura e do sexo do indivíduo no tamanho de *S. chlorogaster* foi usada uma análise de variância de três fatores (Zar, 2010) que continha tanto os efeitos fixos quanto as interações possíveis entre as variáveis. A mesma lógica foi usada na análise do grau de dimorfismo, onde o efeito da temperatura e das populações de origem no grau de dimorfismo foi testado com uma análise de variância de dois fatores, com os efeitos fixos e suas interações (Zar, 2010).

A razão sexual foi calculada conforme a fórmula: número de fêmeas / (número de machos + número de fêmeas). O ajuste dos dados à previsão teórica de 1:1, números muito semelhantes de machos e fêmeas, foi feito usando um teste do qui quadrado (Zar, 2010), com a probabilidade estimada por aleatorização.

O tamanho dos ovos, considerado uma medida linear do comprimento e a largura, foram medidos no programa ImageJ (Rasband, 2018) a partir das imagens mensuradas em pixel e transformadas em milímetros. As médias foram submetidas a ANOVA.

## RESULTADOS E DISCUSSÃO

### Dimorfismo Sexual em *Sarconesia chlorogaster* em função do regime de temperatura

Foram medidos 1439 indivíduos (Material Suplementar, S4). Na maioria dos casos em que ocorrem diferenças de tamanho entre machos e fêmeas nos animais ectotérmicos a fêmea é maior que o macho, um fato usualmente explicado pela pressão de seleção natural associada com fecundidade (Fairbain, 2007). Em *S. chlorogaster* este padrão se mostra diferente, com os machos maiores no tamanho corporal do que as fêmeas (Tabela 1, Figura 2, Material Suplementar S5) nas quatro populações do estudo (interação entre população e tamanho) (Tabela 1). Machos aumentam seu sucesso reprodutivo com o aumento do número de cópulas ao passo que fêmeas aumentam seu sucesso reprodutivo escolhendo um macho de maior qualidade (Bateman, 1948). Nesse caso, machos maiores tenderiam a ter mais oportunidades de copular, gerando uma associação entre tamanho corporal e seleção sexual (Stoehr & Kokko, 2006).

**Tabela 1.** Efeito das variáveis população, temperatura e sexo dos indivíduos no tamanho corporal de *Sarconesia chlorogaster*.

Variáveis Predictoras	DF	SQ	QM	F	P
Temperatura	2	0.6754	0.3377	37.0426	< 0.001
População	3	0.3661	0.1220	13.3845	< 0.001
Sexo	1	2.1816	2.1816	239.2963	< 0.001
Temperatura: População	6	0.6692	0.1115	12.2344	< 0.001
Temperatura: Sexo	2	0.0103	0.0052	0.5674	< 0.001
População: Sexo	3	0.0219	0.0073	0.8023	< 0.001
Temperatura: População: Sexo	6	0.0521	0.0087	0.9527	< 0.001
Resíduos	48	0.4376	0.0091		

Os machos e fêmeas de cada população demonstraram um padrão semelhante no tamanho corporal em temperaturas distintas, mostrando que cada população tem sua peculiaridade no tamanho corporal e diferenças no dimorfismo sexual (Figura 2). Neste estudo observamos dois padrões de dimorfismo sexual de tamanho entre as populações. O primeiro padrão é observado nas populações de Curitiba, Chapecó e Santa Maria, onde tanto os machos quanto as fêmeas possuem tamanho corporal maior na menor temperatura estudada (15°C) e tamanho corporal menor em temperaturas superiores (20 e 25°C). Este padrão demonstra que os indivíduos que demoram mais tempo para se desenvolver crescem mais, independente do sexo, e os efeitos da temperatura influenciam no desempenho do organismo, tais como crescimento e taxas metabólicas (Schulte et al., 2011). O segundo padrão observado nos resultados deste estudo se refere a população de União da Vitória, que apresentou um padrão diferente das demais populações, no qual o tamanho corporal de machos e fêmeas na temperatura de 20°C foi maior do que nas demais temperaturas (15 e 25°C).

No geral, as normas de reação do tamanho (Figura 2) indicam que o tamanho de corpo de *S. chlorogaster* das populações de Curitiba e Chapecó diminui entre as temperaturas de 15 e 20°C, não variando mais do que o esperado ao acaso em 25°C (Tabela 2). A população de Santa Maria tem tamanho do corpo semelhante entre 15 e 20°C, mas a mudança de regime térmico de 20 para 25°C causa uma redução de tamanho significativa (Tabela 2). Já a população de União da Vitória aumenta de tamanho entre 15 e 20°C e, embora diminua entre 15 e 25°C, esse efeito não é significativo (Tabela 2).

**Tabela 2.** Comparações a posteriori entre as diferenças de tamanho dos indivíduos das populações de Curitiba (CTBA), Chapecó (CH), Santa Maria (SM) e União da Vitória (UVA) entre os regimes de temperatura utilizados considerando os efeitos de interação entre os três fatores.

Contrastes	H0	Estimativa	Erro padrão	t	P ajustado
15°C CH – 20°C CH	0	0.135	0.055	2.449	0.395
20°C CH – 25°C CH	0	0.084	0.055	1.526	0.926
15°C CTBA – 20°C CTBA	0	0.403	0.055	7.312	<0.001
20°C CTBA – 25°C CTBA	0	-0.009	0.055	-0.162	1.000

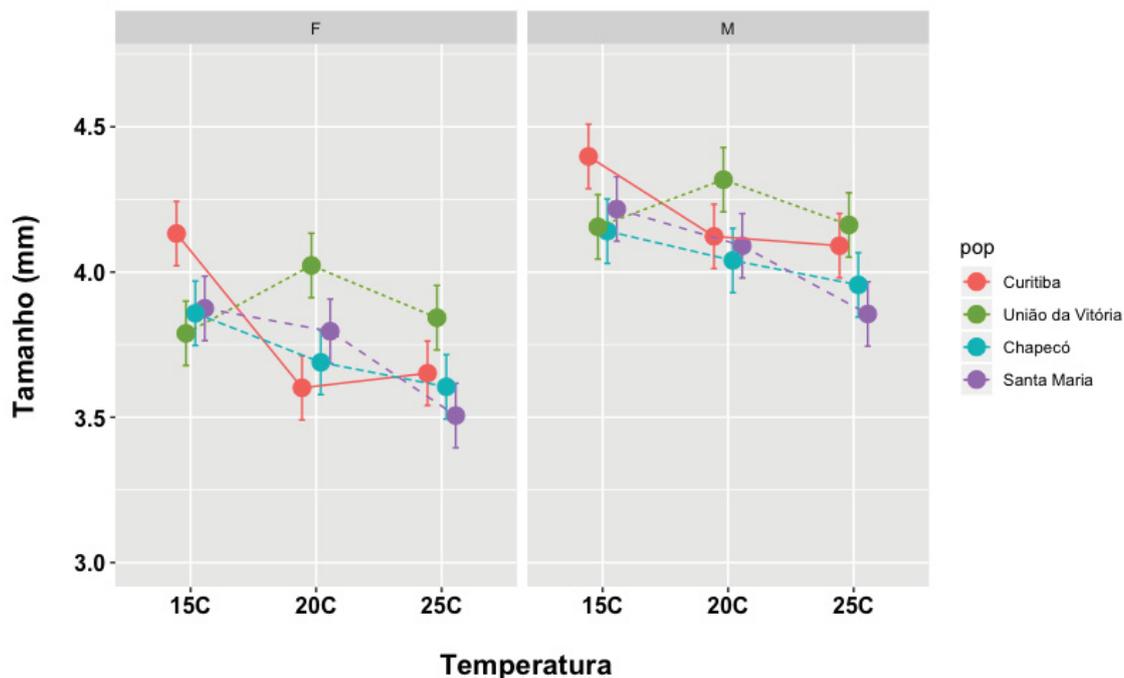
Contrastes	H0	Estimativa	Erro padrão	t	P ajustado
15°C SM – 20°C SM	0	0.103	0.055	1.863	0.774
20°C SM – 25°C SM	0	0.262	0.055	4.761	0.001
15°C UVA – 20°C UVA	0	-0.198	0.055	-3.593	0.033
20°C UVA – 25°C UVA	0	0.168	0.055	3.046	0.126

Portanto, podemos sugerir que há plasticidade fenotípica no tamanho do corpo em resposta à temperatura nas populações de Curitiba, Santa Maria e Chapecó, já que possuem normas de reação com padrão qualitativo semelhante. Na população de União da Vitória esses resultados podem indicar que existe adaptação, já que o tamanho do corpo é maior na temperatura de 20°C, que é a média anual de temperatura da região (Tabela 3). No entanto, não existe uma medida de fitness associada ao tamanho para que seja possível indicar que a seleção natural ou sexual mantém esse fenótipo.

**Tabela 3.** Média da temperatura anual das quatro localidades das populações de origem (Curitiba, União da Vitória, Chapecó e Santa Maria).

Localidade	Média temperatura anual
Curitiba- PR	17.1°C
União da Vitória- PR	20°C
Chapecó- SC	18.9°C
Rio Grande do Sul-SC	19.3°C

**Figura 2.** Tamanho corporal em milímetros (mm) de machos (M) e fêmeas (F) das populações de *Sarconesia chlorogaster* em três regimes de temperatura (15, 20 e 25°C).



A temperatura é um fator limitante para o tempo de desenvolvimento, peso e tamanho, e distribuição geográfica da espécie (Carvalho & Ribeiro, 2000; Lecheta et al.; 2017; Lecheta & Moura, 2019). Nesse estudo aprimoramos o conhecimento em relação à *S. chlorogaster*, acrescentando o resultado de que o efeito da temperatura no tamanho do corpo varia no grau de plasticidade entre as populações, embora a magnitude da diferença seja semelhante. Lecheta et al. (2015), analisando as taxas de sobrevivência e efeito da temperatura no desenvolvimento dos indivíduos da população de Curitiba da mesma espécie, constatou que a taxa de mortalidade aumenta em temperaturas elevadas ( $>30^{\circ}\text{C}$ ). Nos resultados observados na população de Curitiba deste estudo, os maiores tamanhos corporais tanto de macho como das fêmeas foram observados em  $15^{\circ}\text{C}$ , o que é explicado pela temperatura média anual da cidade ser  $17.1^{\circ}\text{C}$  (Tabela 3). A população de União da Vitória demonstrou um padrão diferente da população de Curitiba, sendo os organismos maiores na temperatura de  $20^{\circ}\text{C}$ , e indivíduos menores nas demais temperaturas deste estudo (Tabela 3).

Chapecó possui a temperatura média anual de  $18.9^{\circ}\text{C}$  e Santa Maria  $19.3^{\circ}\text{C}$  (Tabela 3), e neste estudo demonstraram padrões semelhantes a população de Curitiba, com indivíduos maiores em  $15^{\circ}\text{C}$ , tendo decréscimos de tamanho em temperaturas mais elevadas.

### Grau de Dimorfismo Sexual entre as populações

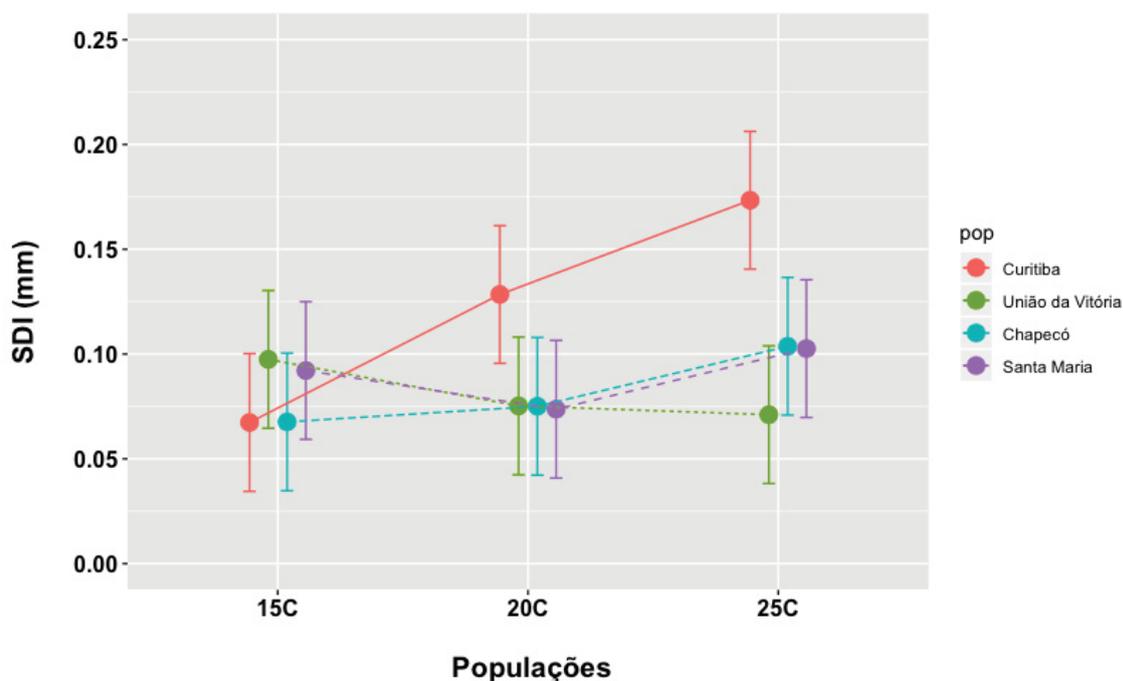
O índice de dimorfismo sexual (DSI) indica o quanto machos e fêmeas são diferentes nos tamanhos, e se essa diferença é significativa (Lovich & Gibbons, 1992). Embora os machos de *S. chlorogaster* sejam maiores do que as fêmeas (Tabela 1), a magnitude é em média de 9% (média = 0.093, IQR = 0.042 - 0.134) e varia em função da população de origem e da temperatura de criação (Tabela 4).

As normas de reação da variação do SDI em função da temperatura (Figura 3) indicam que na população de Curitiba a mudança do regime de 15°C para 20°C causa um aumento significativo no grau de dimorfismo. Já um aumento da temperatura entre 20 e 25°C não causa alteração diferente do esperado por acaso. Nas outras três populações (Chapecó, Santa Maria e União da Vitória) a temperatura tem o mesmo efeito no tamanho do corpo de machos e fêmeas, deixando o grau de dimorfismo sem diferença (Tabela 5).

**Tabela 4.** Efeito das variáveis população e temperatura no índice de dimorfismo sexual de *Sarconesia chlorogaster*.

Variáveis Preditoras	DF	SQ	QM	F	P
População	3	0.0908	0.0303	4.48	< 0.001
Temperatura	2	0.0549	0.0274	4.06	< 0.001
População: Temperatura	6	0.2024	0.0337	5.00	< 0.001
Resíduos	24	4.0171	0.0068		

**Figura 3.** Efeito da temperatura e da população de origem no grau de dimorfismo sexual (mm, média  $\pm$  IC) em *Sarconesia chlorogaster*.



**Tabela 5.** Comparações a posteriori entre as diferenças no grau de dimorfismo sexual nas populações de Curitiba (CTBA), Chapecó (CH), Santa Maria (SM) e União da Vitória (UVA) entre os regimes de temperatura utilizados, considerando a interação entre população e regime de temperatura.

Contrastes	H0	Estimativa	Erro padrão	t	P ajustado
15C CH - 20C CH	0	0.135	0.055	2.449	0.395
20C CH - 25C CH	0	0.084	0.055	1.526	0.926
15C CTBA - 20C CTBA	0	0.403	0.055	7.312	>0.001
20C CTBA - 25C CTBA	0	-0.009	0.055	-0.162	1.000
15C SM - 20C SM	0	0.103	0.055	1.863	0.774
20C SM - 25C SM	0	0.262	0.055	4.761	0.001
15C UVA - 20C UVA	0	-0.198	0.055	-3.593	0.033
20C UVA - 25C UVA	0	0.168	0.055	3.046	0.126

Hu et al. (2010) examinando o efeito de duas temperaturas (20 e 30°C) no SSD em seis populações de *Chrysomya megacephala* Fabricius (1794) constatou que o grau de dimorfismo sexual (SDI) em todas as populações foi menor na temperatura mais alta e maior na menor temperatura. Essa variação na magnitude do SSD pode ser explicada pela canalização no tamanho de machos e fêmeas de uma população, influenciando diretamente na diferença de tamanho entre os sexos. Nossos resultados indicam que o efeito da temperatura no tamanho do corpo de machos e fêmeas difere na população de Curitiba, o que gera um aumento do grau de dimorfismo entre 15 e 20°C. Esse efeito não é visto nos regimes de temperatura entre 20 e 25°C, que pode ser explicado pelo uso de toda variabilidade genética entre 15 e 20°C, deixando a mudança no outro regime com pouca variabilidade, aproximando o tamanho de machos e fêmeas. Já nas demais populações o efeito da temperatura é de magnitude semelhante em machos e fêmeas, gerando uma norma de reação estatisticamente sem variações. Puniamoorthy et al. (2012) examinando de forma abrangente a reversão intercontinental em SSD em *Sepsis punctum* Fabricius (1794), utilizando populações da Europa e América do Norte, constatou que o grau de dimorfismo é muito mais forte nas populações europeias do que nas norte-americanas, que provavelmente é resultado de uma especiação incipiente na região de invasão. Por mais que as populações do nosso estudo sejam todas do mesmo continente, as regiões que elas estão inseridas possuem climas distintos, com variação de temperatura e sazonalidade. Por isso, com base nos resultados apresentados, podemos observar que as populações diferem tanto no grau de dimorfismo como no tamanho corporal de machos e fêmeas em temperaturas diferentes, tendo assim uma forte plasticidade fenotípica em todas as populações.

Os diferentes papéis reprodutivos de machos e fêmeas de uma espécie agem como fortes agentes de seleção sexual que podem levar ao dimorfismo. SSD enviesado para as fêmeas, na qual as fêmeas são maiores que os machos, tende a predominar em invertebrados ectotérmicos e algumas espécies de vertebrados, enquanto SSD enviesado para os machos é comum em muitas aves e mamíferos (Fairbain, 2007). Várias regras e teorias foram propostas para explicar a variação em SSD, tanto dentro como entre as espécies. Algumas teorias se concentram em como a proporção de tamanho relativo dos sexos de espécies individuais muda de espécies pequenas para grandes dentro de clados específicos (De Lisle & Rowe, 2013). Outras teorias focam em como a disponibilidade

de indivíduos para acasalamento e a mortalidade dos sexos impactam a força da competição de parceiros e SSD (Connors et al., 2011). Ser capaz de testar essas várias hipóteses e, em última análise, explicar os padrões macroevolucionários em SSD é importante para resolver quais modelos têm poder preditivo e quais são os motivadores finais. Como a espécie do estudo possui importância forense comprovada e é endêmica da região Sul do Brasil, é de extrema importância testar hipóteses relacionadas a sua história de vida para ajudar tanto na conservação da espécie, como auxiliar em próximos estudos.

Vollrath & Parker (1992) desenvolveram um modelo para explicar vários aspectos do SSD testados em aranhas. Eles argumentaram que a mortalidade adulta pode afetar o tamanho ideal (idade) na maturação. A alta mortalidade de machos adultos leva a uma razão sexual operacional (OSR) tendenciosa para as fêmeas e, portanto, ao relaxamento da competição macho-macho por parceiras. Por outro lado, uma baixa mortalidade masculina resulta em competição intensificada por fêmeas e um maior tamanho do sexo masculino. Moura & Bonatto (1996), analisando a sobrevivência de *S. chlorogaster*, observaram que o efeito da mortalidade é diferente entre os sexos: para os machos os maiores valores foram encontrados entre os dias 10 e 20 e para as fêmeas entre 15 e 25 dias, evidenciando que machos e fêmeas além de terem trajetórias de vida e tamanho corporal diferentes, possuem também um padrão de sobrevivência diferenciada.

### **Resposta da Razão sexual**

A teoria de alocação do sexo dos imaturos prevê um aumento da aptidão de indivíduos que investem em produzir filhotes de ambos os sexos na mesma proporção, uma vez que filhotes machos e fêmeas possuem o mesmo valor reprodutivo na população e a seleção dependente da frequência que tende a equilibrar o número de machos e fêmeas na população (Fisher, 1930). Porém em alguns casos esse equilíbrio pode mudar, sendo os fatores abióticos os principais motivos desta mudança. Analisando a espécie em geral, incluindo todas as populações, a razão sexual é de 1:1 como na maioria dos ectotérmicos. Porém, analisando separadamente de cada população (Tabela 6) podemos observar que a razão sexual difere entre as populações e temperaturas distintas. As populações de Curitiba e Chapecó a 25°C tem razões diferentes do 1:1, possuindo mais machos do que fêmeas.

**Tabela 6.** Razão sexual (Macho: Fêmea) em diferentes populações de *Sarconesia chlorogaster* em três regimes de temperatura (15, 20 e 25°C). O asterisco indica probabilidades iguais ou inferiores a 0.05.

	CURITIBA	CHAPECÓ	SANTA MARIA	UNIÃO DA VITÓRIA
25°C	<b>1:0.6*</b>	<b>1:0.6*</b>	<b>0.7:1</b>	<b>0.8:1</b>
20°C	<b>1:1</b>	<b>0.7:1</b>	<b>0.8:1</b>	<b>1:1</b>
15°C	<b>0.9:1</b>	<b>1:1</b>	<b>0.8:1</b>	<b>1:0.9</b>

Tanto o parentesco quanto a escala da competição podem afetar a distribuição do sexo e os investimentos diferenciais na prole masculina e feminina. Na verdade, em populações subdivididas, a teoria de alocação do sexo prevê um viés em relação ao sexo para o qual a competição local entre parentes é menos intensa (Charnov, 1982; Wilson et al., 1992), alterando a alocação com maior ganho de fitness.

A evolução sob diferentes estruturas populacionais pode impactar simultaneamente a alocação de sexo e conflito sexual de forma não independente (Chapman, 2009; Schärer & Janicke, 2009). Uma possibilidade é que o conflito sexual pode impactar a alocação de sexo se uma redução na fecundidade feminina impede a produção de proporções sexuais ideais de descendência.

A alocação de sexo também pode impactar o conflito sexual por meio de mudanças nos níveis de competição macho-macho. À medida que a proporção entre os sexos se torna mais tendenciosa para os machos, o mesmo ocorre com a intensidade de competição. Na verdade, evoluir com parentes pode reduzir os danos masculinos e pode estar associado a proporções sexuais de descendentes mais femininas (Lukasiewicz et al., 2017), embora o último não tenha sido significativamente diferente do tratamento de evolução não parente.

### **Resposta do tamanho dos ovos de Machos e Fêmeas**

Como neste experimento tivemos que isolar os ovos para analisar se o dimorfismo sexual tinha uma base genética, tivemos uma alta mortalidade em todas as populações

(Material Suplementar, S6), que acreditamos ser pela manipulação dos ovos no momento da separação e isolamento na dieta artificial. Como consequência, o tamanho amostral de adultos que emergiram dos ovos foi pequeno, inviabilizando qualquer análise, porque os parâmetros seriam derivados de amostras muito pequenas. Sloner & Gruner (2007) afirmam que o calor metabólico gerado pela agregação e movimentação das larvas, após a eclosão dos ovos nos insetos ovíparos, é de extrema importância para a sobrevivência dos imaturos. Oliveira-Costa (2008) em estudos forenses sugere que o tamanho massal dos ovos interfere na temperatura que as larvas conseguem atingir após a eclosão dos mesmos. Apresentamos os resultados do volume dos ovos no material suplementar (S7) como uma forma de indicar resultados parciais.

## CONCLUSÃO

O objetivo deste capítulo foi determinar efeitos de regimes de temperatura diferentes nas diferenças de tamanhos entre machos e fêmeas nas populações de *S. chlorogaster* estudadas. Os resultados indicam que os machos são maiores que as fêmeas em todas as populações, bem como nas diferentes temperaturas aplicadas no estudo. Baseado nos resultados apresentados neste capítulo, podemos concluir que a população de Curitiba tem resposta plástica entre 15 e 20°C nas fêmeas, e entre 20 e 25°C nos machos não há plasticidade. Na população de União da Vitória há plasticidade com um pico em 20°C, o que poderia indicar adaptação. Na população de Santa Maria há plasticidade entre 20 e 25°C, e a população de Chapecó é linearmente plástica.

Em relação à análise relativa a temperaturas nas populações de *S. chlorogaster*, nas populações de Curitiba, Chapecó e Santa Maria tanto os machos quanto as fêmeas possuem tamanho corporal maior em temperaturas menores. Na população de União da Vitória os machos e fêmeas possuem tamanho corporal maiores em 20°C e menores nas outras temperaturas.

Podemos concluir que o SDI aumenta na população de Curitiba linearmente porque as fêmeas diminuem muito mais em tamanho dos que os machos entre 15 e 20°C. A população de Chapecó tem a maior variação na temperatura por conta das fêmeas. Os resultados sugerem que existe uma adaptação no tamanho corporal de machos e fêmeas que varia de acordo com a temperatura em que a população se encontra, precisando de estudos, tais como seleção sexual, para comprovar o porque dos machos serem maiores que as fêmeas em *S. chlorogaster*.

## REFERÊNCIAS

- Angilletta, M.J.; Dunham, A.E. 2003. The temperature-size rule in ectotherms: simple evolutionary explanations may not be general. *Am. Nat.* 162: 332–342.
- Blanckenhorn, W. U.; Meier, R.; Teder, T. 2007. Rensch's rule in insects: patterns among and within species. In: Fairbairn, D. J.; Blackenhorn, W. U. *Sex, Size, and Gender Roles: Evolutionary Studies of Sexual Size Dimorphism*. New York: Oxford University Press, cap. 6, p.60-70.
- Bateman, A.J. 1948. Pioneer in the measurement of sexual selection. *Heredity* 2: 349–368.
- Bonato, S.R. Ciclo de vida de *Sarconesia chlorogaster* (Wiendmann) (Diptera, Calliphoridae, Taxotarsinae), criada sob condições de laboratório em dieta artificial. *Revista Brasileira de Zoologia* 13 (3): 707-726.
- Bonduriansky, R. 2003. Layered sexual selection: a comparative analysis of sexual behaviour within an assemblage of piophilid flies. *Can. J. Zool.* 81: 479–491.
- Bonduriansky, R. 2006. Convergent evolution of sexual shape dimorphism in Diptera. *Journal Morphology* 267: 602-611.
- Carvalho CJB, Ribeiro P B. 2000. Chave de identificação das espécies de Calliphoridae (Diptera) do sul do Brasil. *Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária* 9: 169-173.
- Chapman, T. 2009. Sexual conflict and sex allocation. *Biol Lett* 5: 660-2.
- Charnov, E. L. 1982. *The Theory of Sex Allocation*. Princeton University Press, Princeton.
- Clima-date. 2021. <https://pt.climate-data.org/>. Acesso em 29 de agosto de 2021.
- Darwin, C. D. 1930. Natural Selection. *Eugen. Rev.* 22: 127-130.
- Connors, B.M.; Lagasse, C.; Dill, L.M. 2011. What's love got to do with it? Ontogenetic changes in drivers of dispersal in a marine ectoparasite. *Behav. Ecol.* 22, 588– 593.
- De Lisle, S.P.; Rowe, L. 2013. Correlated Evolution of Allometry and Sexual Dimorphism across Higher Taxa. *The American Naturalist* 182 (5): 630-639.
- Estrada, D.A.; Grella, M.D.; Thyssen, P.J.; Linhares, A.X. 2009. Taxa de Desenvolvimento de *Chrysomya abiceps* (Wiedemann) (Diptera: Calliphoridae) em Dieta Artificial Acrescida de Tecido Animal para Uso Forense. *Neotropical Entomology* 38: 203-207.

- Fairbairn, D. J.; Roff, D. A. 2006. The quantitative genetics of sexual dimorphism: assessing the importance of sexlinkage. *Heredity* 97:319–328.
- Fairbairn, D.J.; Blanckenhorn, W.U.; Szekely, T. 2007. Sex, size, and gender roles. *Evolutionary studies of sexual size dimorphism*. Oxford University Press, Oxford.
- Fisher, R.A. 1930. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford University Press, Oxford.
- Flissak, J.C.; Moura, M.O. 2017. Intrapuparial Development of *Sarconesia chlorogaster* (Diptera: Calliphoridae) for Postmortem Interval Estimation (PMI). *Journal Medical Entomology* 55(2).
- Gilbert, S. F.; Epel, D. 2009. *Ecological Developmental Biology*. Sinauer Associates Inc.
- Hu, Y.; Yuan, X.; Lei, C. 2010. Sexual size dimorphism decreases with temperature in a blowfly, *Chrysomya megacephala* (Fabricius) (Diptera: Calliphoridae). *Ecological Entomology* 36: 111-115.
- Lecheta, M.C.; Moura, M.O. 2019. Estimating the Age of Forensically Useful Blowfly, *Sarconesia chlorogaster* (Diptera: Calliphoridae), Using Larval Length and Weight. *Journal of Medical Entomology* 56 (4).
- Lecheta, M.C.; Côrrea, R.C.; Moura, M.O. 2017. Climate Shapes the Geographic Distribution of the Blowfly *Sarconesia chlorogaster* (Diptera: Calliphoridae): An Environmental Niche Modeling Approach. *Environmental Entomology*: 1–9.
- Lecheta, M. C.; Thyssen, P.J.; Moura, M.O. 2015. The effect of temperature on development of *Sarconesia chlorogaster*, a blowfly of forensic importance. *Forensic Science Medicine and Pathology* 11: 538-543.
- Lovich J. E.; Gibbons J. W. 1992. A review of techniques for quantifying sexual size dimorphism. *Growth Dev Aging* 56: 269-281.
- Lukasiewicz, A.; Szubert-Kruszynska, A.; Radwan, J.W. 2017. Kin selection promotes female productivity and cooperation between the sexes. *Sci Adv* 3 (160): 22-62.
- McAlpine, J.F. (Editor). 1981. *Manual of Nearctic Diptera*. Vol. 1 (Monogr. No. 27). Agriculture Canada Research Branch, Ottawa, Ont.
- Moura, M.O.; Lecheta, M.C; Von Zuben, C.J. 2021. Parâmetros biológicos de moscas necrófagas e seu potencial de uso na estimativa do intervalo pós-morte. In: Vairo, K.P.; Moura, M.O. *Entomologia Forense Na Prática: Do Laboratório À Utilização Do Vestígio*. Curitiba: Millennium Editora, cap. 8.
- Moura, M.O.; Bonatto, S.R. 1996. Análise de sobrevivência e estimativa de entropia para *Sarconesia chlorogaster* (Wiedemann) (Diptera, Calliphoridae). *Revista Brasileira de Zoologia* 16: 221-226.

- Nijhout, H.F.; Riddiford, L.M.; Mirth, C.; Shingleton, A.W.; Suzuki, Y.; Callier, V. 2014. The developmental control of size in insect. Wiley Interdisciplinary Reviews. Developmental Biology 3: 113–134.
- Nylin, S.; Gotthard, K. 1998. Plasticity in life-history traits. Annu. Rev. Entomol. 43: 63–83.
- Oliveira-Costa, J. 2008. Entomologia forense: quando os insetos são vestígios. Campinas: Millenium. 2ed.
- Pigliucci, M. 2001. Phenotypic plasticity: beyond nature and nurture. Baltimore: Editora JHU Press.
- Puniamoorthy, N.; Blanckenhorn, W.U.; Schäfer, M.A. 2012. Differential investment in pre- vs. post-copulatory sexual selection reinforces a cross-continental reversal of sexual size dimorphism in *Sepsis punctum* (Diptera: Sepsidae). Journal of Evolutionary Biology 25: 2253- 2263.
- Price, T. D. 1984. The evolution of sexual dimorphism in Darwin's Finches. Am. Nat. 123: 500–518.
- Rasband, W.S.; ImageJ, U. S. 2018. National Institutes of Health, Bethesda, Maryland, USA, <https://imagej.nih.gov/ij/>, 1997-2018.
- Schärer L, Janicke T. 2009. Sex allocation and sexual conflict in simultaneously hermaphroditic animals. Biol Lett 5: 705-708.
- Schulte, P. M.; Healy, T. M. 2011. Thermal Performance Curves, Phenotypic Plasticity, and the Time Scales of Temperature Exposure. Integrative and Comparative Biology 51(5):691-702.
- Slatkin, M. 1984. Ecological Causes of Sexual Dimorphism. Evolution 38(3): 622–630.
- Slone, D. H.; Gruner, S. V. 2007. Thermoregulation in larval aggregations of carrionfeeding blow flies (Diptera: Calliphoridae). Journal of Medical Entomology 44 (3): 516-23, 2007.
- Stillwell, R.C.; Daws, A.; Davidowitz, G. 2014 The ontogeny of sexual size dimorphism of a moth: when do males and females grow apart? Plos one 9(9):106-548. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0106548> PMID: 25184664.
- Stoehr, A. M.; Kokko, H. 2006. Sexual dimorphism in immunocompetence: what does life-history theory predict? Behavioral Ecology 17: 751-756.
- Tammarau, T.; Esperk, T.; Ivanov, V.; Teder, T. 2010. Proximate sources of sexual size dimorphism in insects: locating constraints on larval growth schedules. Evol. Ecol. 24:161-175.
- Vollrath, F.; Parker, G.A. 1992. Sexual Dimorphism and Distorted Sex-Ratios in Spiders. DOI:10.1038/360156a0.

Zar, J.H. 2010. *Biostatistical Analysis*. 5th Edition, Prentice-Hall/Pearson, Upper Saddle River, xiii, 944 p.

Wilson, D.S.; Pollock, G.B.; Dugatkin, L.A. 1992. Can altruism evolve in purely viscous populations? *Evolutionary Ecology* 6: 331-341.

## MATERIAL SUPLEMENTAR

A ordem dos elementos segue a ordem de citação no texto (CAPÍTULO I).

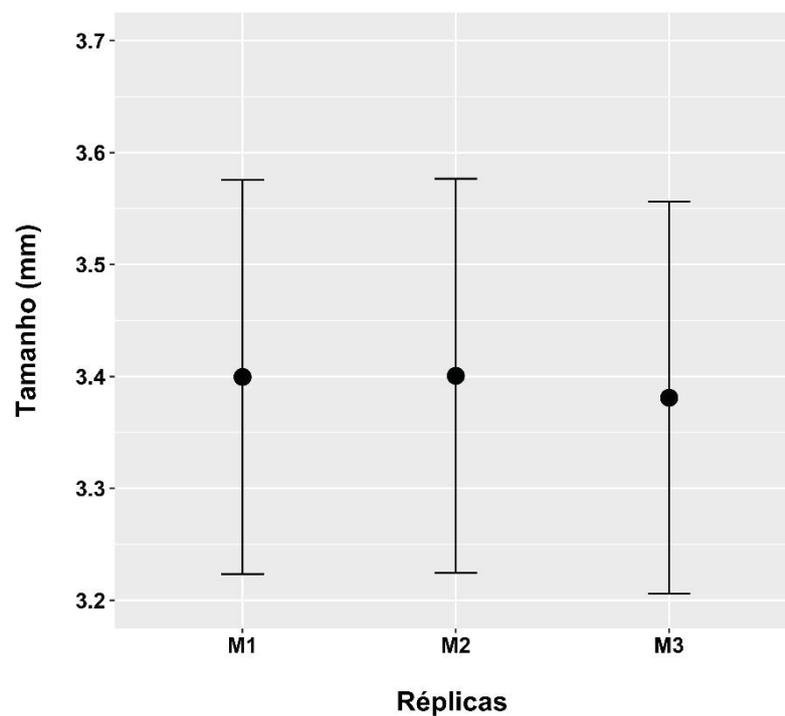
S1 – Figura do tórax de um exemplar de *Sarconesia chlorogaster* com a medida linear entre o início do protórax e o final do escutelo na parte superior do tórax, no programa ImageJ.



S2- Tabela da anova com três fatores (Réplica, Sexo e População de Origem) do grau de erro no processo de medição estimado do tamanho do tórax de fêmeas e machos de *Sarconesia chlorogaster*.

Preditores	DF	SQ	QM	F	P
REPLICA	2	0.0006	0.0003	0.0227	0.9776
SEXO	1	0.0116	0.0116	0.8811	0.3509
POPULAÇÃO	2	0.6467	0.3234	24.5874	0.0000
REPLICA:SEXO	2	0.0006	0.0003	0.0241	0.9762
REPLICA:POPULAÇÃO	4	0.0006	0.0002	0.0118	0.9997
RESÍDUOS	75	0.9864	0.0132		

S3 – Grau dos erros de medidas (média  $\pm$  IC) estimado do tamanho do tórax de fêmeas e machos de *Sarconesia chlorogaster*.



S4 - Distribuição do tamanho amostral em diferentes temperaturas. Fêmea (F), Macho (M).

	Temperatura 15°C		Temperatura 20°C		Temperatura 25°C	
	F	M	F	M	F	M
<b>População</b>						
Chapecó	32	33	63	45	52	74
Curitiba	59	55	55	53	52	75
Santa Maria	57	51	63	56	80	60
União da Vitória	65	72	71	71	78	67

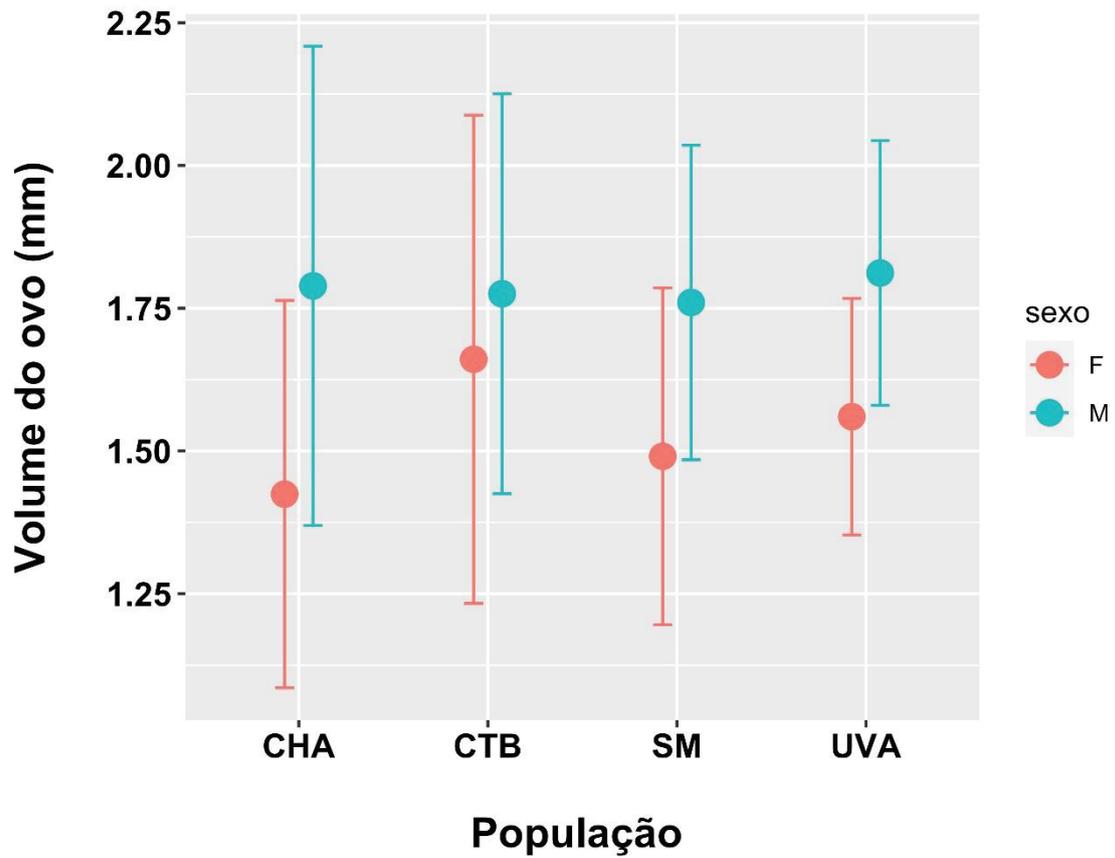
S5 – Dimorfismo sexual em cada população. Curitiba (CTBA), Chapecó (CH), Santa Maria (SM) e União da Vitória (UVA).



S6- Distribuição do tamanho amostral dos ovos medidos (O) no início do experimento e o total de adultos que sobreviveram (S) ao final do experimento.

	Réplica 1		Réplica 2		Réplica 3	
	O	S	O	S	O	S
<b>População</b>						
Chapécó	50	9	50	10	50	14
Curitiba	50	8	50	11	50	8
Santa Maria	50	11	50	7	50	7
União da Vitória	50	12	50	13	50	10

S7- Volume do ovo em milímetro de fêmeas (F) e machos (M) nas populações do estudo. Curitiba (CTB), Chapecó (CHA), Santa Maria (SM) e União da Vitória (UVA).



## CAPITULO II

Em que momento ao longo do desenvolvimento de *Sarconesia chlorogaster* machos e fêmeas iniciam trajetórias de crescimento diferentes?

## INTRODUÇÃO

Quando Darwin publicou a "Origem das Espécies" em 1859 ele mostrou que a descendência com modificação e seleção natural poderiam explicar muitos fatos da Biologia. No entanto, a visão de evolução centrada no gene provocou uma reação previsível: Qual é o papel dos fenótipos na evolução? (Stearns, 2000). Essa reação começou a ganhar impulso em décadas de 1960 e 1970. O resultado final é a compreensão de que os fenótipos são unidades de seleção importantes em função de variações ambientais, mas, que a arena das mudanças são os processos que ocorrem durante o desenvolvimento, tanto genéticos quanto epigenéticos (Waddington, 1942). Assim, essas duas escalas se preocupam com a forma como os fenótipos são projetados para o sucesso reprodutivo e sobrevivência, e quais as restrições colocadas na expressão da variação genética por mecanismos de desenvolvimento (Sinervo et al., 2000). Nesse contexto, a teoria de evolução de história de vida tem papel fundamental para explicar a evolução fenotípica de uma maneira geral (Stearns, 2000), principalmente pela ligação com a plasticidade fenotípica (Pigliucci, 2001). Assim, esse corpo teórico pode ser usado para compreender como as características (morfológicas principalmente) variam/covariam em função de diferentes ambientes e, qual o efeito no valor adaptativo que essas mudanças causam (Roff, 1992; Stearns, 1992).

A teoria da história de vida procura explicar como a seleção natural e outras forças evolutivas moldam os organismos para otimizar a sobrevivência e reprodução em face dos desafios ecológicos impostos pelo meio ambiente (Stearns, 1992; Roff, 1992; Stearns, 2000). Ou como David Reznick recentemente colocou: “A teoria da história de vida prediz como a seleção natural deve moldar a maneira como os organismos dividem seus recursos para se reproduzir” (Reznick, 2010). As principais características analisadas são os componentes do fitness, traços da história de vida como: tamanho ao nascer; padrão de crescimento; idade e tamanho de primeira maturação; número, tamanho e sexo da prole; esforço reprodutivo específico para idade, estágio ou tamanho; taxas de sobrevivência específicas para idade, estágio ou tamanho e vida útil. Os modelos matemáticos empregados tratam a evolução da história de vida como um problema de otimização (Stearns, 1992). Assim, a ideia é determinar quais as combinações ótimas de características de história de vida (sobrevivência, por exemplo) em função de determinados fatores ecológicos (por exemplo, predadores, nutrição), que afetam a

probabilidade de sobrevivência e reprodução de um organismo, e restrições e compensações intrínsecas ao organismo.

O dimorfismo sexual de tamanho (SSD - em inglês, sexual size dimorphism) varia amplamente entre as espécies, principalmente entre os organismos ectotérmicos. O modelo de equilíbrio diferencial do SSD explica o dimorfismo como o resultado evolutivo de diferenças consistentes na seleção natural e sexual entre os sexos (Puniamoorthy et al., 2012). Embora o SSD tenha sido tradicionalmente explicado pela seleção sexual e de fecundidade (seleção natural), avanços recentes na fisiologia e biologia do desenvolvimento enfatizam que o SSD pode ocorrer pelas diferenças sexuais nas trajetórias de crescimento ontogenético, tanto na taxa como na duração do crescimento (Chou et al., 2015).

O desenvolvimento do imaturo, a sobrevivência e a emergência de moscas adultas dentro da ordem Diptera são frequentemente afetados pela dieta e temperatura (Behmer, 2009; Lecheta et al., 2015), e está comprovado que mudanças de temperatura no ambiente podem criar respostas plásticas e características evolutivas diferentes entre os sexos (Hallsson & Bjorklund, 2012).

Estudo recentes de Lecheta et al. (2015) constataram que a temperatura afeta significativamente o tempo de desenvolvimento total de ovo a adulto de *Sarconesia chlorogaster* (Wied.). No entanto, temperaturas acima de 30°C impedem o desenvolvimento, que se torna muito rápido com pouco ganho de peso e tamanho (Lecheta & Moura, 2019). Porém, temperaturas menores do que 20°C não causam esse efeito, ou seja, em *S. chlorogaster* os limites superiores causam danos maiores as populações do que os limites inferiores (Lecheta et al., 2015). Independente dos limites térmicos, geralmente quanto maior a temperatura mais rápido o desenvolvimento acontece (Lecheta et al., 2015). A compreensão da biologia de uma espécie é um nicho de estudo diverso e amplo, com a aplicação de conhecimentos básicos, os quais são adquiridos por meio de observações em laboratório, com controle de condições de temperaturas uniformes, umidade relativa do ar e fotoperíodo. Tais aspectos permitem o acompanhamento de todos os estágios dos processos que envolvem os insetos, seja em qualquer período do ano.

A evolução das características da história de vida por seleção natural depende da variação genética na qual a seleção pode atuar para produzir adaptações em resposta ao

ambiente. Dentro da teoria da história de vida, os fatores que mais se destacam são o externo, que seria como o ambiente afeta a reprodução e sobrevivência, e o interno, que seria como os traços estão conectados um ao outro e as restrições sobre como os traços podem variar. Considerando que é durante o desenvolvimento ontogenético dos insetos que as pressões de seleção que influenciam o tamanho ocorrem, nesse capítulo será determinado em qual instar os crescimentos começam a se diferenciar, e como a temperatura influencia no desenvolvimento entre os sexos.

## MATERIAL E MÉTODOS

### **Estabelecimento da Colônia**

Foram utilizadas quatro populações de *S. chlorogaster* que estavam estabelecidas em laboratório, de quatro regiões do Sul do Brasil, Chapecó- SC, Curitiba-PR, União da Vitória-PR e Santa Maria- RS. Todas as colônias foram mantidas a 25°C ( $\pm$  1°C), UR de 70% ( $\pm$  10) e fotoperíodo (12:12 horas) em uma sala de criação localizada na Universidade Federal do Paraná, Campus Centro Politécnico na cidade de Curitiba-PR. Para aumentar a variabilidade nas colônias já estabelecidas foram introduzidos nas colônias, novos indivíduos adultos, coletados em armadilha com substrato de carne suína. Os adultos foram alimentados ad libitum com açúcar, leite em pó, água. Como substrato para oviposição foi usado carne moída suína.

### **Desenho experimental**

Os ovos de *S. chlorogaster* que formaram a colônia experimental foram retirados das colônias de criação massal de cada população. Os estágios imaturos (larvais) foram alimentados com uma dieta artificial modificada de Estrada et al. (2009), a base de rúmen bovino, leite em pó integral, levedo de cerveja, caseína, nipagin e ágar.

Para determinar em qual fase de desenvolvimento começou a ocorrer a diferenciação de tamanho dos machos e fêmeas, foram retirados ovos da criação massal de cada população. Os ovos obtidos das criações massais das populações foram utilizados para formar três potes, cada um com 50 ovos depositados em 50 gramas de dieta artificial. Cada um destes potes foi alocado em uma BOD dentro de um pote maior que continha vermiculita, como substrato para pupariação. Esse processo foi repetido três vezes (3 BODs utilizadas) em cada um dos regimes de temperatura definidos. O desenvolvimento foi acompanhado diariamente até as larvas de 3º instar começarem a sair da dieta. Após

essa etapa todas as amostras foram inspecionadas a cada 30 minutos até o momento da pupariação, onde as pupas foram isoladas em tubos de ensaios contendo vermiculita. Após 24 horas do evento de pupariação, as pupas foram pesadas e devolvidas ao tubo de ensaio correspondente para terminar o desenvolvimento. Após a emergência, os adultos foram mortos com choque térmico frio dentro de um tubo em um freezer, montados em alfinetes entomológicos, e diferenciados entre machos e fêmeas para determinar o tempo de desenvolvimento (larval, pupal e total) entre os sexos, temperatura e populações.

Cada câmara de criação (BOD) manteve as condições de temperatura fixas (20 e 25°C), com umidade de 60% ( $\pm 10\%$ ) e fotoperíodo de 12:12H. O controle da temperatura e da umidade relativa foi feito com um termohigrômetro com sensor no interior da BOD.

### **Análises**

Todas as análises foram conduzidas usando o software R no ambiente R Studio (R Studio Tema, 2022). A hipótese do estudo é de que os fatores externos (população e temperatura) impactam na variação do desenvolvimento total dos indivíduos, e essa variação também depende do sexo dos indivíduos. Para determinar o desenvolvimento dos indivíduos foram mensuradas três variáveis repostas para o estudo: o tempo em dias para o desenvolvimento larval, pupal e o total (que inclui o desenvolvimento do ovo até a emergência). Como os dados coletados não atenderam os pressupostos de normalidade e homocedasticidades, optou-se por ajustar um Modelo Linear Generalizado (GLM) com distribuição de Poisson e função link log para determinar o efeito dos preditores população, sexo e sua interação nas variáveis resposta. Para analisar os resultados, utilizamos um nível de significância de  $p > 0.05$  para rejeitar a hipótese nula. O intercepto do modelo refere-se ao tempo médio em dias. Os efeitos são os demais níveis comparados com o nível de referência. Para o ajuste do modelo linear generalizado foi utilizado a biblioteca Stats (R Core Team 2021), sendo Y a variável resposta que segue uma distribuição de Poisson e com função de ligação logarítmica, conforme estrutura especificada abaixo:

$$\begin{cases} y \sim \text{Pois}(\mu) \\ \log \mu = \beta_0 + \beta_1 x_1 + \beta_2 x_2 + \dots + \beta_p x_p. \end{cases}$$

As variáveis resposta  $y$  foram definidas como desenvolvimento larval, pupal, total (ovo até a emergência do adulto) e peso da pupa (após 24 horas do evento de pupariação), e  $x_i$  representa as variáveis preditoras. Para a construção do modelo foram consideradas todas as interações entre as variáveis preditoras.

## RESULTADOS

### **Desenvolvimento larval**

A temperatura possui um efeito significativo no desenvolvimento larval mais intenso, que nas outras etapas de desenvolvimento, e quando varia de 20 para 25°C o efeito é negativo com ângulo de -0.32, sendo assim, quanto maior a temperatura menor a quantidade de dias para o desenvolvimento larval. O efeito do sexo masculino foi significativo e positivo (0.04), sendo esperado um aumento nos dias do desenvolvimento larval em relação as fêmeas. As populações de Santa Maria e União da Vitória possuem efeito positivo de 0.5, com maior tempo de desenvolvimento pupal do que em Chapecó. Quando analisamos os efeitos das interações, verificamos que mudando de 20 para 25°C e de fêmea para macho o efeito continua negativo de -0.04, pois a temperatura impacta por ter o maior efeito. O mesmo padrão se encontra quando mudamos de 20 para 25°C e de Chapecó para Santa Maria, o efeito continua negativo -0.03. No entanto, quando mudamos de 20 para 25°C e de Chapecó para Curitiba, o efeito se torna positivo de 0.03 e ainda se além da temperatura e cidade, mudarmos o sexo de fêmea para macho esse efeito se torna mais forte (0.04). Para a variação simples para a cidade de Curitiba não houve efeito, como também não houve para as demais interações não citadas (Tabela 1, Tabela 2).

**Tabela 1.** Efeito da população de origem, temperatura e sexo no tempo de desenvolvimento larval de *Sarconesia chlorogaster*.

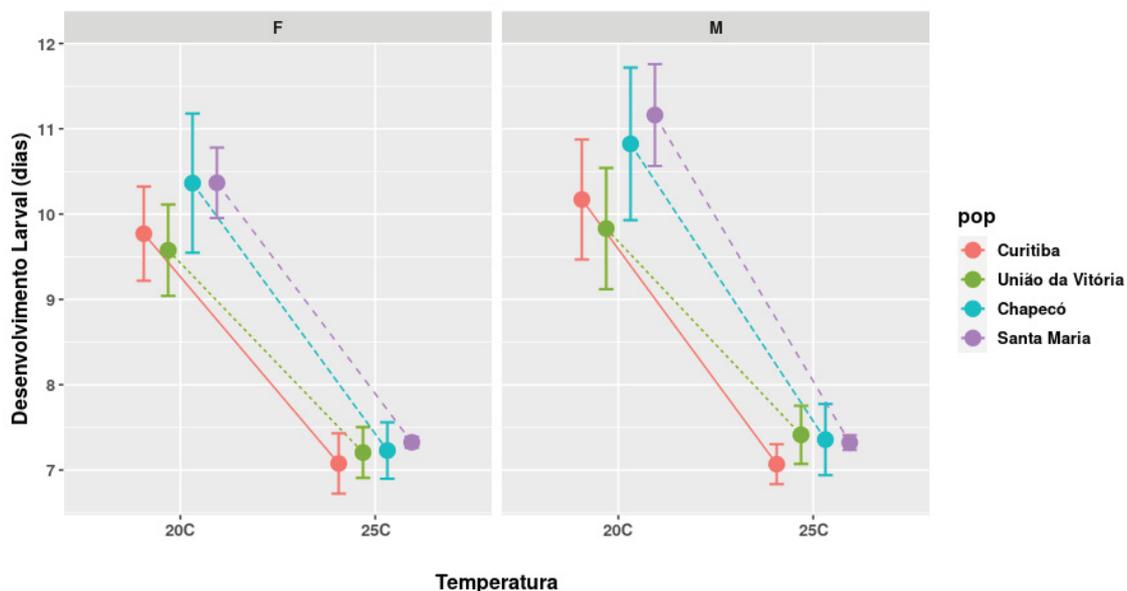
Variáveis Predictoras	DF	SQ	QM	F	Prob
Temperatura	1	2244	2244	9444.71	< 0.001
População	3	48	16	66.90	< 0.001
Sexo	1	19	19	79.64	< 0.001
Temperatura: População	3	40	13	55.63	< 0.001
Temperatura: Sexo	1	10	10	44.15	< 0.001
População: Sexo	3	1	0	1.60	0.18725
Temperatura: População: Sexo	3	4	1	5.79	< 0.001
Resíduos	48	225	0		

**Tabela 2.** Coeficientes do modelo Linear Generalizado (DESENVOLVIMENTOLARVAL~SEXO\*TEMPERATURA\*POPULAÇÃO)

Coeficientes	Estimativa	Erro padrão	T	P ajustado
Intercepto	2.27930	0.00694	328.62	< 0.001
Sexo M	0.04024	0.01032	3.90	< 0.001
Temperatura 25°C	-0.32235	0.01033	-31.20	< 0.001
Curitiba	-0.02001	0.01064	-1.88	0.0602
Santa Maria	0.05892	0.00946	6.23	< 0.001
União da Vitória	0.05927	0.00967	6.13	< 0.001
Sexo M: Temperatura 25°C	-0.04145	0.01452	-2.85	< 0.001
Sexo M: Curitiba	-0.01404	0.01527	-0.95	0.3583
Sexo M: Santa Maria	0.00322	0.01392	0.23	0.8174
Sexo M: União da Vitória	0.03360	0.01349	2.49	< 0.001
Temperatura 25°C: Curitiba	0.03791	0.01532	2.47	< 0.001
Temperatura 25°C: Santa Maria	-0.03777	0.01376	-2.75	< 0.001
Temperatura 25°C: União da Vitória	-0.02484	0.01463	-1.70	0.0898
Sexo M: Temperatura 25°C: Curitiba	0.04366	0.02102	2.08	< 0.001
Sexo M: Temperatura 25°C: Santa Maria	0.01556	0.01989	0.78	0.4344
Sexo M: Temperatura 25°C: União da Vitória	-0.03282	0.1975	-1.66	0.0969

Conforme os resultados citados acima, podemos observar que o tempo do desenvolvimento larval difere quando comparado entre os sexos, sendo que as fêmeas possuem um tempo menor no estágio larval em relação aos machos, independente da temperatura e população (Figura 1, Tabela 2). Entre as populações observamos uma maior variação em 20°C em ambos os sexos, sendo as populações de União da Vitória e Curitiba com os menores tempos e as populações de Chapecó e Santa Maria com os maiores tempos na fase larval.

**Figura 1.** Tempo de desenvolvimento larval (em dias) de fêmeas (F) e machos (M) em quatro populações de *Sarconesia chlorogaster* em dois regimes de temperaturas (20 e 25°C).



### Desenvolvimento pupal

Considerando desenvolvimento pupal, a temperatura possui o maior efeito quando aumenta de 20 para 25°C, sendo o efeito negativo de -0.423. Quando variamos apenas a cidade de Chapecó para a cidade de Santa Maria o efeito é negativo de -0.019, enquanto essa mesma variação partindo de Chapecó para União da Vitória é de -0.016. Para a variação de fêmea para macho o efeito é significativo de 0.028. Quando variamos conjuntamente o sexo e para a cidade de Curitiba esse efeito é de 0.027, se mudarmos o sexo, porém para a cidade de Santa Maria esse efeito passa a ser negativo de -0.045. Quando variamos as três variáveis explicativas temperatura, sexo e cidade, sendo Chapecó para a cidade de Curitiba, o efeito se mantém significativo e negativo de -0.037 (Tabela 3, Tabela 4).

**Tabela 3.** Análise de variância no desenvolvimento pupal de *Sarconesia chlorogaster*.

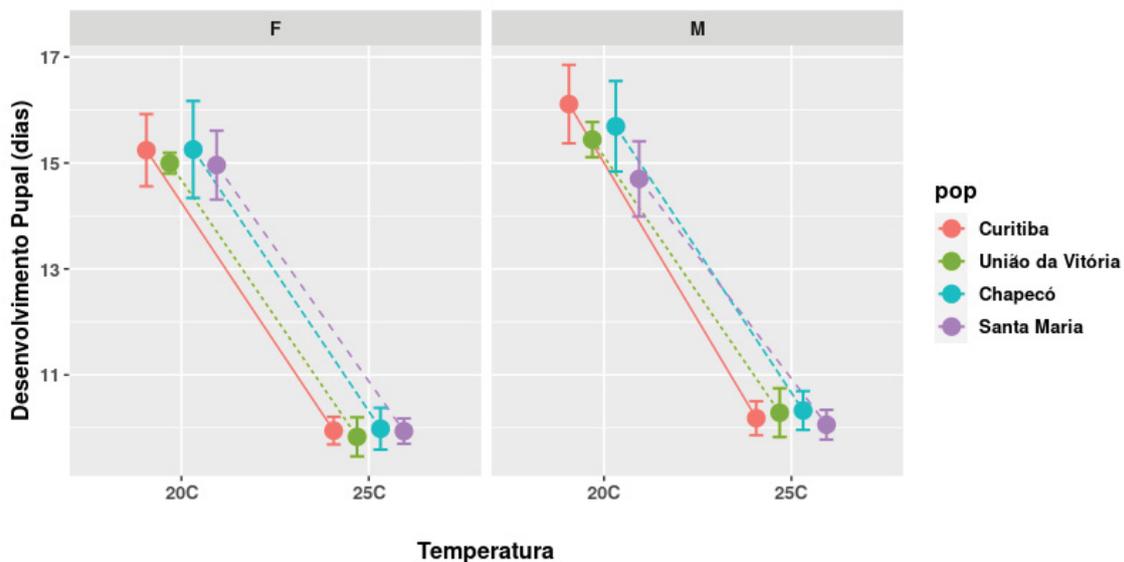
Variáveis Preditoras	DF	SQ	QM	F	P
Temperatura	1	6341	6341	25364.92	< 0.001
População	3	23	8	31.30	< 0.001
Sexo	1	21	21	82.43	< 0.001
Temperatura: População	3	18	6	23.85	< 0.001
Temperatura: Sexo	1	0	0	0.68	0.41
População: Sexo	3	11	4	14.40	< 0.001
Temperatura: População: Sexo	3	7	2	9.59	< 0.001
Resíduos	48	237	0		

**Tabela 4.** Coeficientes do modelo Linear Generalizado (DESENVOLVIMENTOPUPAL~TEMPERATURA\*SEXO\*POPULAÇÃO)

Coeficientes	Estimativa	Erro padrão	T	P ajustado
Intercepto	2.7248146	0.004799	567.77	< 0.001
Temperatura 25°C	-0.4237640	0.007356	57.608	< 0.001
Curitiba	-0.008254	0.007319	-0.113	0.91024
Santa Maria	-0.0194807	0.006670	-2.921	<0.001
União da Vitória	-0.0169656	0.006815	-2.489	< 0.001
Sexo M	0.0282849	0.007161	3.950	< 0.001
Temperatura 25°C: Curitiba	-0.0028537	0.010894	-0.262	0.79342
Temperatura 25°C: Santa Maria	0.0148414	0.009831	1.500	0.13390
Temperatura 25°C: União da Vitória	0.0014834	0.010581	0.140	0.88854
Temperatura 25°C: Sexo M	0.0055911	0.010284	0.544	0.58682
Curitiba: Sexo M	0.0271964	0.010488	2.593	< 0.001
Santa Maria: Sexo M	-0.0458257	0.009903	-4.627	< 0.001
União da Vitória: Sexo M	0.0008627	0.009539	0.090	0.092796
Temperatura 25°C: Curitiba: Sexo M	-0.0377279	0.014869	-2.537	<0.01
Temperatura 25°C: Santa Maria: Sexo M	0.0241221	0.014342	1.682	0.09293
Temperatura 25°C: União da Vitória: Sexo M	0.0106255	0.142223	0.747	0.45519

Como esperado a partir do desenvolvimento larval, os machos passam um maior tempo na fase de pupa em ambas as temperaturas em todas as populações, exceto na população de Santa Maria à 20°C, na qual as fêmeas parecem ficar mais tempo em fase de pupa, quando comparado aos machos da mesma população (Figura 2). A temperatura alta faz com que o desenvolvimento seja mais uniforme tanto para machos quanto as fêmeas entre as populações.

**Figura 2.** Tempo de desenvolvimento pupal (em dias) de fêmeas (F) e machos (M) em quatro populações de *Sarconesia chlorogaster* em duas temperaturas (20 e 25°C).



### Desenvolvimento total (ovo até a emergência)

Em relação ao desenvolvimento total, as estimativas seguem o mesmo padrão que o desenvolvimento larval. O maior efeito continua sendo da temperatura, quando variarmos de 20 para 25°C o efeito é negativo de -0.38. Quando variamos da fêmea para o macho (0.03), com maior tempo até a emergência do adulto. Santa Maria e União da Vitória possuem efeito positivos de 0.1, tendo maior tempo de desenvolvimento total do que em Chapecó. Para as interações, a variação da temperatura e do sexo ao mesmo tempo continua com efeito negativo (-0.1). Diferentemente da análise do desenvolvimento pupal, a interação entre temperatura e as populações de Santa Maria para a desenvolvimento total não possuem significância, nem mesmo se considerarmos a variação do sexo. No entanto, se variarmos a temperatura ao invés do sexo e de Chapecó para Santa Maria, o efeito é negativo e significativo (-0.02), se então adicionarmos também a variação de temperatura esse efeito se torna positivo (0.02). A variação de sexo e de Chapecó para União da Vitória tem um efeito significativo de 0.01. Para a variação simples para a cidade de Curitiba não houve efeito, como também não houve para as demais interações não citadas (Tabela 5, Tabela 6).

**Tabela 5.** Análise de variância no desenvolvimento total de *Sarconesia chlorogaster*.

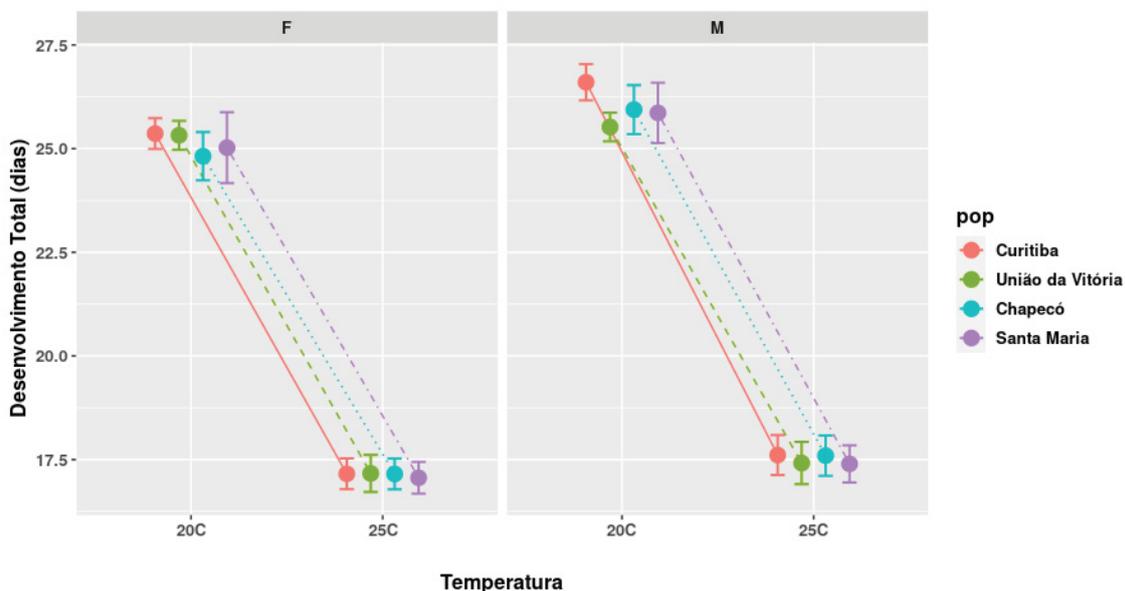
Variáveis Preditoras	DF	SQ	QM	F	P
Temperatura	1	16129	16129	66794.79	< 0.001
População	3	29	10	39.40	< 0.001
Sexo	1	79	79	327.25	< 0.001
Temperatura: População	3	15	5	20.79	< 0.001
Temperatura: Sexo	1	13	13	55.15	< 0.001
População: Sexo	3	12	4	16.84	< 0.001
Temperatura: População: Sexo	3	6	2	8.63	< 0.001
Resíduos	48	229	0		

**Tabela 6.** Coeficientes do modelo Linear Generalizado (DESENVOLVIMENTOTOTAL~TEMPERATURA\*POPULAÇÃO\*SEXO)

Coeficientes	Estimativa	Erro padrão	T	P ajustado
Intercepto	3.21981	0.0029	1090.2	< 0.001
Temperatura 25°C	-0.038294	0.0044	-85.59	< 0.001
Curitiba	-0.00827	0.0045	-1.83	0.0672
Santa Maria	-0.01187	0.0040	2.91	<0.001
União da Vitória	0.01350	0.0041	3.24	< 0.001
Sexo M	0.03297	0.0044	7.49	< 0.001
Temperatura 25°C: Curitiba	0.01360	0.0066	2.05	< 0.001
Temperatura 25°C: Santa Maria	-0.00573	0.0059	-0.96	0.3395
Temperatura 25°C: União da Vitória	-0.00797	0.0063	-1.25	0.2130
Temperatura 25°C: Sexo M	-0.01350	0.0062	-2.15	< 0.001
Curitiba: Sexo M	0.01132	0.0064	1.75	0.0808
Santa Maria: Sexo M	-0.02510	0.0060	-4.16	< 0.001
União da Vitória: Sexo M	0.01469	0.0058	2.52	< 0.001
Temperatura 25°C: Curitiba: Sexo M	-0.00531	0.0090	-0.59	0.5582
Temperatura 25°C: Santa Maria: Sexo M	0.02007	0.0086	2.31	< 0.001
Temperatura 25°C: União da Vitória: Sexo M	-0.00809	0.0086	-0.94	0.3477

Os resultados do desenvolvimento total são os que possuem menor variabilidade, e através da análise de significância e seguindo o padrão das demais variáveis respostas, as fêmeas demoram menos para se desenvolver do que os machos em todas as populações (Figura 3, Tabela). Conforme a temperatura diminui, o tempo do desenvolvimento total aumenta, independente do sexo.

**Figura 3.** Tempo de desenvolvimento total do ovo até a emergência (em dias) de fêmeas (F) e machos (M) das quatro populações de *Sarconesia chlorogaster* em dois regimes de temperatura (20 e 25°C).



### Peso

Para o peso o efeito mais intenso é a variação de fêmea para macho (ângulo = 0.23), sendo que os machos são mais pesados. A variação da temperatura continua com efeito negativo -0.17. A variação de Chapecó para Curitiba mostrou significância apenas para a variável peso (0.06), para União da Vitória o efeito continua significativo e positivo 0.17 como nas demais variáveis respostas, enquanto para Santa Maria não houve significância. Para todas as interações que foram significativas os efeitos foram todos negativos. Variando temperatura e população de União da Vitória o efeito foi de -0.08. Variamos de Chapecó para União da Vitória e de fêmea para macho o efeito foi de -0.06. Por fim, na interação entre temperatura, Curitiba e macho, o efeito foi -0.07. Não houve efeito significativo para as demais interações (Tabela 7, Tabela 8).

**Tabela 7.** Análise de variância do peso da pupa após 24 horas da fase de pupariação de machos (M) e fêmeas (F) de quatro populações de *Sarconesia chlorogaster* em duas temperaturas (20 e 25°C).

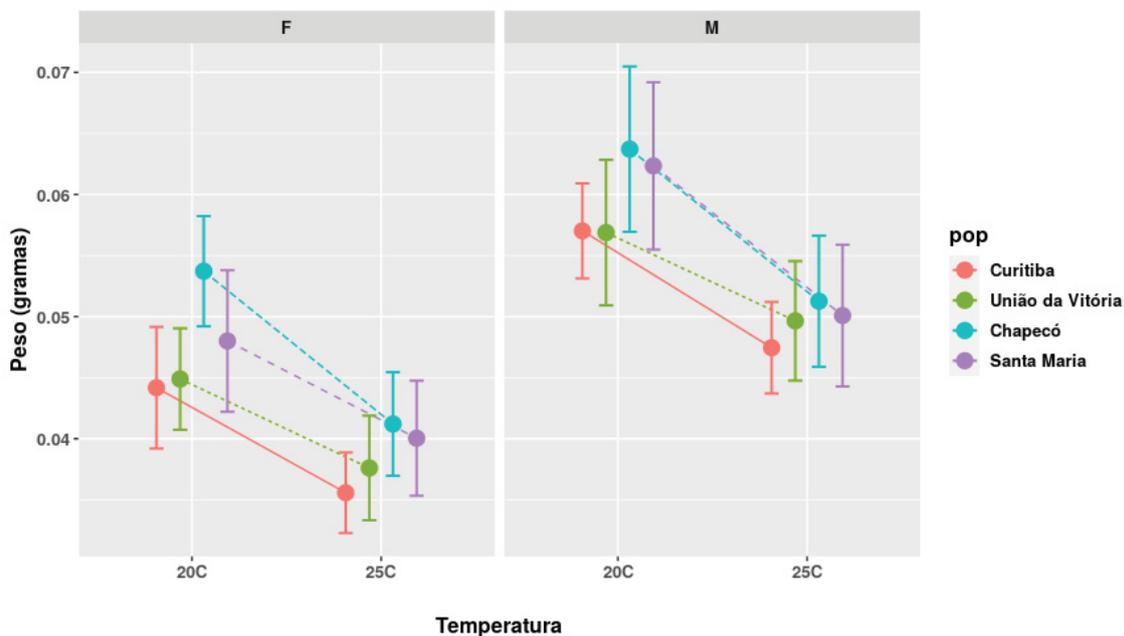
Variáveis Predictoras	DF	SQ	QM	F	P
Temperatura	1	0.02169	0.02169	860.04	< 0.001
População	3	0.00932	0.00311	123.17	< 0.001
Sexo	1	0.03147	0.03147	1247.43	< 0.001
Temperatura: População	3	0.00090	0.00030	11.93	< 0.001
Temperatura: Sexo	1	0.00006	0.00006	2.53	0.112
População: Sexo	3	0.00021	0.00007	2.76	0.041
Temperatura: População: Sexo	3	0.00017	0.00006	2.21	0.085
Resíduos	48	0.02391	0.00003		

**Tabela 8.** Coeficientes do modelo Linear Generalizado (PESO~TEMPERATURA\*POPULAÇÃO\*SEXO)

Coeficientes	Estimativa	Erro padrão	t	P ajustado
Intercepto	-3.10361	0.01460	-212.54	< 0.001
Temperatura 25°C	-0.17714	0.02093	-8.46	< 0.001
Curitiba	0.06706	0.02185	3.07	< 0.001
Santa Maria	-0.01604	0.2028	-0.79	0.4291
União da Vitória	0.17959	0.01978	9.08	< 0.001
Sexo M	0.23682	0.02063	11.48	< 0.001
Temperatura 25°C: Curitiba	-0.00427	0.03054	-0.14	0.8887
Temperatura 25°C: Santa Maria	-0.03942	0.02839	-1.39	0.1653
Temperatura 25°C: União da Vitória	-0.08811	0.02899	-3.04	< 0.001
Temperatura 25°C: Sexo M	0.04116	0.02798	1.47	0.1416
Curitiba: Sexo M	0.02461	0.02980	0.83	0.4092
Santa Maria: Sexo M	0.01848	0.02831	0.65	0.5140
União da Vitória: Sexo M	-0.06611	0.02667	-2.48	< 0.001
Temperatura 25°C: Curitiba: Sexo M	-0.07863	0.04002	-1.96	< 0.001
Temperatura 25°C: Santa Maria: Sexo M	-0.00833	0.03882	-0.21	0.8301
Temperatura 25°C: União da Vitória: Sexo M	-0.00654	0.03762	0.17	0.8620

Com base nos resultados citados acima e observando a Figura 4, os machos, independente da temperatura e população, são mais pesados do que as fêmeas. O padrão observado no tempo de pupariação descrito acima foi similar ao peso, no qual Chapecó e Santa Maria tiveram os organismos de maior peso, enquanto os indivíduos de Curitiba e União da Vitória obtiveram os menores pesos, independente do sexo e temperatura.

**Figura 4.** Peso (em gramas) após 24 horas da fase de pupariação de fêmeas (F) e machos (M) de quatro populações de *Sarconesia chlorogaster* em duas temperaturas (20 e 25°C).



## DISCUSSÃO

Lecheta et al. (2015) constataram que a temperatura afetou quase todas as características de história de vida de *S. chlorogaster*, consistente com o padrão típico em animais ectotérmicos. Além de detectarmos o mesmo efeito da temperatura, identificamos que machos e fêmeas respondem de maneira diferente a temperatura durante o desenvolvimento. Ainda, observamos que as diferenças que existem no clima de cada região geográfica é um fator que interfere diretamente no tempo de desenvolvimento das populações, pois machos e fêmeas entre as populações possuem tempo de desenvolvimento larval e pupal diferentes.

O dimorfismo sexual pode ser fisiológico, morfológico ou comportamental (Caetano et al., 2015). Neste estudo, conseguimos comprovar que o dimorfismo sexual se inicia durante a ontogenia, onde as fêmeas se desenvolvem mais rápido que os machos, possuindo um tamanho corporal menor. Portanto, o SSD é causado pelas diferenças entre os sexos na taxa de crescimento (Chou et al., 2016). Além disso, em geral os organismos ectotérmicos possuem um aumento de tamanho corporal com a redução da temperatura (Atkinson et al., 2003), o que também foi observado no presente estudo, no qual os tamanhos corporais maiores ocorreram na temperatura mais baixa.

O SSD pode variar drasticamente entre os ambientes, demonstrando que ocorre plasticidade fenotípica entre os sexos nas populações. Nos insetos, as fêmeas são geralmente o sexo maior e mais plástico (Rohner, et al., 2018). Nas populações usadas nesse estudo, a temperatura teve um efeito maior no desenvolvimento dos machos do que das fêmeas. No caso de *S. chlorogaster*, os machos possuem o maior tamanho corporal (Capítulo 1), comprovando que o sexo maior é também o mais plástico em diferentes condições ambientais.

O tempo de desenvolvimento e o tamanho do corpo são características que são fortemente dependentes da temperatura, principalmente com o aumento da temperatura, resultando em tempos de desenvolvimento mais curtos e também tamanho corporal menor (Chou et al., 2015; Lecheta et al., 2015). Acreditamos que o dimorfismo de tamanho diminuiu na temperatura mais alta porque ambos os sexos provavelmente chegaram no limite fisiológico, crescendo, portanto, a taxas muito semelhantes. O mesmo efeito pode ser visto em Lecheta et al. (2015), embora sem a diferenciação entre machos e fêmeas, em que o aumento da temperatura diminui a variabilidade do tempo de desenvolvimento total e dos estágios de desenvolvimento individuais. No caso do ganho de peso das larvas, a variabilidade entre as temperaturas (coeficiente de variação) e estágio é maior, sem um padrão muito claro (Lecheta & Moura, 2019). Já o comprimento responde de maneira mais homogênea ao aumento de temperatura no segundo e principalmente terceiro ínstar, com o primeiro ínstar bastante variável no crescimento (Lecheta & Moura, 2019). No geral considera-se que as fêmeas são mais plásticas (menos canalizado) do que os machos em resposta a uma mudança na condição ambiental (referências). Da mesma forma, a resposta dos machos seria mais estável a ambientes mais variados (referências). Assim, os machos tendem a ser mais canalizados contra perturbações ambientais (Hallsson & Björklund, 2012). As normas de reação para o peso, tempo de desenvolvimento total e pupal são qualitativamente de mesma magnitude, não demonstrando maior plasticidade dos machos. No entanto, o desenvolvimento larval, independente da população de origem, tem a norma de reação dos machos com um ângulo maior do que das fêmeas.

A temperatura alta faz com que o desenvolvimento seja mais uniforme entre as populações para machos e fêmeas deste estudo, com isso a diminuição do dimorfismo sexual em temperaturas mais altas podem ser geradas por respostas específicas do sexo em relação a estresse fisiológico, tendo em vista que a taxa metabólica dos organismos

ectotérmicos aumenta com a temperatura (Ikemoto & Takai, 2000). Isso sugere que a temperatura mais alta é fisiologicamente estressante, considerando que a espécie estudada possui distribuição geográfica conhecida na América do Sul (Lecheta et al., 2017), ficando restrita a regiões com temperaturas mais frias (James, 1970; Carvalho e Ribeiro, 2000), por isso era esperado que tanto machos como fêmeas tivessem seu tamanho corporal maior na temperatura de 20°C. As fêmeas podem ser mais sensíveis ao estresse de desenvolvimento em comparação com os machos e, portanto, incapaz de atingirem um maior tamanho corporal quando criado em altas temperaturas.

## CONCLUSÃO

Neste capítulo analisamos diferenças entre os sexos em três fases de desenvolvimento de *S. chlorogaster*, sendo eles o tempo larval, pupa e total, assim como o peso da pupa. Em todas essas fases observamos que há diferença significativa do efeito do sexo, comprovando a hipótese levantada no estudo onde as fêmeas são menores que os machos pelo fato que levam menos tempo para se desenvolver.

Como esperado, os fatores externos também exercem impacto no desenvolvimento total do indivíduo, e foram consideradas em todas as análises. O estudo aponta que o dimorfismo sexual começa no estágio larval, que acreditamos ser em virtude a alocação de recursos e histórias de vida diferentes entre os sexos, porém há a necessidade de estudos testando outros fatores abióticos de importância no desenvolvimento dos animais ectodérmicos. Trabalhos testando diferentes concentrações de nutrientes na dieta nutricional e a influência no tamanho corporal terão grande contribuição para o conhecimento da espécie estudada.

No presente estudo, foi apontado que as populações de Chapecó e Santa Maria possuem um padrão semelhante no tempo de desenvolvimento entre os machos e fêmeas. Já as populações de Curitiba e União da Vitória possuem um padrão de desenvolvimento semelhante entre si, diferindo das outras populações deste estudo.

## REFERÊNCIAS

Atkinson, D.; Ciotti, B.J.; Montagnes, D. J. S. 2003. Protists decrease in size linearly with temperature: ca. 2.5% 8C<sup>-1</sup>. Proceedings of the Royal Society of London 270: 2605-2611.

- Behmer, S. T. 2009. Insect herbivore nutrient regulation. *Annu. Rev. Entomol.* 54, 165–187.
- Birney, E. 2012. Journey to the genetic interior. Interview by Stephen S Hall. *Sci Am.* Oct 307(4):80- 84.
- Bonduriansky, R.; Day, T. 2003. The Evolution of static allometry in sexually selected traits. *Evolution* 57 (11): 2450-8.
- Brommer, J.E. 2000. The evolution of fitness in life-history theory. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 75:377-404.
- Caetano, C.A.C.; Barros, I.B.; Silva, J.P.; Moraes, P.E. 2015. Há diferença na resposta imune entre sexos na tesourinha *Labidura xanthopus* (Insecta: Dermaptera)?. *Ecologia IB USP*.
- Carvalho, C.J.B.; Mello-Patiu, C.A. 2008. Key to the adults of the most common forensic species of Diptera in South America. *Revista Brasileira de Entomologia* 52 (3):390-406.
- Carvalho, C.J.B.; de Casari, S.A.; Constantino, R. 2012. Diptera Linnaeus, 1758. In: Rafael JA et al. *Insetos do Brasil: diversidade e taxonomia*. 1. ed. Ribeirão Preto, SP: Holos.
- Carvalho, C.J.B.; Ribeiro, P. B. 2000. Chave de identificação das espécies de Calliphoridae (Diptera) do sul do Brasil. *Revista Brasileira de Parasitologia Veterinária* 9: 169-173.
- Clima-date. 2021. <https://pt.climate-data.org/>. Acesso em 29 de agosto de 2021.
- Chou, C.C.; Iwasa Y, N. T. 2016. Incorporating an ontogenetic perspective into evolutionary theory of sexual size dimorphism. *Evolution* 70 (2): 369–384.
- Estrada, D.A.; Grella, M.D.; Thyssen, P.J.; Linhares, A.X. 2009. Taxa de Desenvolvimento de *Chrysomya abiceps* (Wiedemann) (Diptera: Calliphoridae) em Dieta Artificial Acrescida de Tecido Animal para Uso Forense. *Neotropical Entomology* 38: 203-207.
- Fairbairn, D.J. 2005. Allometry for sexual size dimorphism: testing two hypotheses for Rensch's rule in the water strider *Aquarius remigis*. *Am. Nat.* 166: 69–84.
- Fox, C.W.; Czesak, M.E. 2006. Selection on body size and sexual size dimorphism differs between host species in a seedfeeding beetle. *J. Evol. Biol.* 19: 1167–1174.
- Hallsson, L.R.; Björklund, M. 2012. Selection in a fluctuating environment and the evolution of sexual dimorphism in the seed beetle *Callosobruchus maculatus*. *J. Evol. Biol.* 25:1564–1575.
- Ikemoto, T.; Takai, K. 2000. A New Linearized Formula for the Law of Total Effective Temperature and the Evaluation of Line-Fitting Methods with Both Variables Subject to Error. *Environmental Entomology* 29(4):671-682.
- James, M.T. 1970. Family Calliphoridae. In: N. Papavero (Ed.). *A catalogue of the Diptera of the Americas South of the United States*. São Paulo, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo. p. 102.1-102.28.

- Lecheta, M.C.; Moura, M.O. 2019. Estimating the Age of Forensically Useful Blowfly, *Sarconesia chlorogaster* (Diptera: Calliphoridae), Using Larval Length and Weight. *Journal of Medical Entomology* 56(4): 915-920.
- Lecheta, M.C.; Côrrea, R.C.; Moura, M.O. 2017. Climate Shapes the Geographic Distribution of the Blowfly *Sarconesia chlorogaster* (Diptera: Calliphoridae): An Environmental Niche Modeling Approach. *Environmental Entomology*: 1–9.
- Lecheta, M. C.; Thyssen, P.J.; Moura, M.O. 2015. The effect of temperature on development of *Sarconesia chlorogaster*, a blowfly of forensic importance. *Forensic Science Medicine and Pathology* 11: 538-543.
- Pigliucci, M. 2001. Phenotypic plasticity: beyond nature and nurture. Baltimore: Editora JHU Press.
- Puniamoorthy, N.; Schafer, M.A.; Blanckenhorn, W.O. 2012. Sexual selection accounts for the geographic reversal of sexual size dimorphism in the dung fly, *sepsis punctum* (Diptera: Sepsidae). *Evolution* 66 (7): 2117-2126.
- RStudio Team. 2022. RStudio: Integrated Development Environment for R. RStudio, PBC, Boston, MA URL <http://www.rstudio.com/>.
- R Core Team. 2021. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Reznick, D.N. 2010. The Origin Then and Now. An Interpretative Guide to the Origin of Species. Princeton: Princeton University Press.
- Roff, D.A. 1992. The Evolution of Life Histories. Theory and Analysis. New York: Chapman and Hall.
- Rohner, P. T., S. Pitnick, W. U. Blanckenhorn, R. R. Snook, G. Bächli, and S. Lüpold. 2018. Interrelations of global macroecological patterns in wing and thorax size, sexual size dimorphism, and range size of the Drosophilidae. *Ecography* 41:1707–1717.
- Sinervo, B.; Svensson, E.; Comendant, T. 2000. Density cycles and an offspring quantity and quality game driven by natural selection. *Nature* 406:985–988
- Stearns, S.C. 1992. The evolution of life histories. Oxford: Oxford University Press.
- Stearns, S.C. 2000. Life history evolution: successes, limitations, and prospects. *Naturwissenschaften* 87:476–486.
- Waddington, C.H. 1942. Canalization of development and the acquired characters. *Nature* 3811: 563-565.

