

UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA
INSTITUTO DE GENÉTICA E BIOQUÍMICA
PÓS-GRADUAÇÃO EM GENÉTICA E BIOQUÍMICA

Mudanças Fisiológicas, Morfológicas e Comportamentais em *Zabrotes subfasciatus* (Boheman) (Coleoptera, Bruchidae) Associadas ao Consumo de Diferentes Variedades de Feijão (*Phaseolus vulgaris* L.)

Patrícia Bonifácio Marteleto

UBERLÂNDIA – MG
Março – 2007

UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA
INSTITUTO DE GENÉTICA E BIOQUÍMICA
PÓS-GRADUAÇÃO EM GENÉTICA E BIOQUÍMICA

Mudanças Fisiológicas, Morfológicas e Comportamentais em *Zabrotes subfasciatus* (Boheman) (Coleoptera, Bruchidae) Associadas ao Consumo de Diferentes Variedades de Feijão (*Phaseolus vulgaris* L.)

Patrícia Bonifácio Marteleto

Orientador: Dr. Warwick Estevam Kerr

Co-Orientadora: Dr^a Cecília Lomônaco

UBERLÂNDIA - MG

Março - 2007

UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA
INSTITUTO DE GENÉTICA E BIOQUÍMICA
PÓS-GRADUAÇÃO EM GENÉTICA E BIOQUÍMICA

Mudanças Fisiológicas, Morfológicas e Comportamentais em *Zabrotes subfasciatus* (Boheman) (Coleoptera, Bruchidae) Associadas ao Consumo de Diferentes Variedades de Feijão (*Phaseolus vulgaris* L.)

Patrícia Bonifácio Marteleto

Orientador: Dr. Warwick Estevam Kerr

Co-Orientadora: Dr^a Cecília Lomônaco

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Uberlândia como parte dos requisitos para obtenção do Título de Mestre em Genética e Bioquímica (Área de concentração: Genética)

UBERLÂNDIA-MG

Março – 2007

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)

M376m Marteleto, Patrícia Bonifácio, 1981-

Mudanças fisiológicas, morfológicas e comportamentais em *Zabrotes subfasciatus* (Boheman) (Coleoptera, Bruchidae) associadas ao consumo de diferentes variedades de feijão (*Phaseolus vulgaris* L.) / Patrícia Bonifácio Marteleto. - 2007.

33 f. : il.

Orientador: Warwick Estevam Kerr.

Co-orientadora: Cecília Lomônaco.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Uberlândia, Programa de Pós-Graduação em Genética e Bioquímica.

Inclui bibliografia.

1. Coleoptero - Teses. I. Kerr, Warwick Estevam. II. Lomônaco, Cecília. III. Universidade Federal de Uberlândia. Programa de Pós-Graduação em Genética e Bioquímica. III. Título.

CDU: 595.76

UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA
INSTITUTO DE GENÉTICA E BIOQUÍMICA
PÓS-GRADUAÇÃO EM GENÉTICA E BIOQUÍMICA

Mudanças Fisiológicas, Morfológicas e Comportamentais em *Zabrotes subfasciatus* (Boheman) (Coleoptera, Bruchidae) Associadas ao Consumo de Diferentes Variedades de Feijão (*Phaseolus vulgaris* L.)

Patrícia Bonifácio Marteleto

COMISSÃO EXAMINADORA

Presidente: _____ (Orientador)

Examinadores: _____

Data da Defesa: ____ / ____ / ____

As sugestões da Comissão Examinadora e as Normas PGGB para o formato da Dissertação foram contempladas.

(Orientador)

Dedico este trabalho aos meus queridos pais, Luiz Otávio Marteleto e Maristela Marteleto, que me emocionam a cada novo encontro, a cada partida e a cada lembrança...

Agradecimentos

À Universidade Federal de Uberlândia;

Ao Instituto de Genética e Bioquímica e seu Programa de Pós-Graduação, pela oportunidade de estudos nas diferentes disciplinas oferecidas durante o curso, pelos professores capacitados e pela contribuição intelectual na formação dos alunos;

Ao Instituto de Biologia, pelo empréstimo do material para confecção das lâminas e manutenção dos organismos em laboratório;

Ao Antônio Marques da Silva Filho, da Secretaria da Coordenação do Curso de Ciências Biológicas, pela paciência, disposição e pelos cafés;

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia, pelo empréstimo dos aparelhos para obtenção das fotografias;

Ao Prof. Dr. Warwick Estevam Kerr, por ter aceitado o convite para ser meu orientador, possibilitando a confecção desta dissertação e minha formação no Programa de Pós-Graduação desta Universidade;

À Prof^a Dr^a Cecília Lomônaco, pela orientação, auxílio na confecção desta dissertação e pelas valiosas reuniões, durante as quais aprendi lições que vão além da formação profissional;

À CAPES, pela bolsa de estudos que me foi concedida;

Aos funcionários do Instituto de Genética e Bioquímica, Gerson e Marlene, pela educação, disponibilidade e paciência no atendimento;

À Prof^a Dr^a Ana Maria Bonetti, que me faz querer seguir carreira na área de Genética; por suas aulas inspiradoras e pelo exemplo de profissional que é;

À Daniela Beraldo Barbosa, pela amizade e pelos bons momentos de convivência e descontração;

À minha querida amiga Marcela Carlos da Silva, com quem posso contar sempre, independente da situação; pelo exemplo de companheirismo, cumplicidade e amizade incondicional;

Aos amigos Carlúcio, Marluci e Daniele e minha afilhadinha Ana Laura, que me acolheram em momentos tão difíceis; pela inesquecível amizade;

Ao meu querido irmão, Luiz André Marteleto, pela boa convivência que construímos, pela amizade e pelo companheirismo;

À minha irmãzinha que tanto amo, Natália Bonifácio Marteleto, minha amiga; por seu amor, pelo carinho e pelo apoio na superação de obstáculos;

À minha pequenina sobrinha, Giovanna Seoldo Marteleto, pela singeleza e inocência que me tornam sensível a gestos tão simples;

Ao meu namorado, Éder Vaz Mendes, que me proporciona alegrias e me faz aprender com as tristezas; por todos os momentos tão gratificantes que constituem a nossa história;

E a Deus, que acredito ser uma fonte de vida tão superior que está além da nossa compreensão; por permitir que eu “trilhe” caminhos que considero tão importantes, como a conclusão deste curso; pela oportunidade de poder ter conhecido pessoas que tanto amo, respeito e prezo e pela chance que tenho a cada dia de poder acordar e tê-las comigo...

... a minha sincera gratidão!

Índice

Lista de Figuras.....	x
Lista de Tabelas.....	xiii
Introdução Geral: O Papel da Plasticidade Fenotípica na Homeostasia do Desenvolvimento e na Adaptabilidade ao Uso de Recursos.....	xiv
Referências Bibliográficas.....	xviii
Capítulo 1: Mudanças Fisiológicas, Morfológicas e Comportamentais em <i>Zabrotes subfasciatus</i> (Boheman) (Coleoptera, Bruchidae) Associadas ao Consumo de Diferentes Variedades de Feijão (<i>Phaseolus vulgaris</i> L.).....	1
Abstract.....	2
Resumo.....	3
Introdução.....	4
Material e Métodos.....	6
Obtenção das amostras de <i>Zabrotes subfasciatus</i>	6
Experimento para avaliação de respostas fisiológicas e morfológicas.....	6
Experimento para avaliação de respostas comportamentais.....	8
Análise estatística.....	8
Resultados.....	10
Experimento para avaliação de respostas fisiológicas.....	10
Experimento para avaliação de respostas comportamentais.....	13
Experimento para avaliação de respostas morfológicas.....	15
Discussão.....	22
Conclusões.....	26
Referências Bibliográficas.....	27

Lista de Figuras

Figura 1 – Desenho Experimental para avaliação de respostas fisiológicas e morfológicas de *Zabrotes subfasciatus* ao consumo e oviposição nas variedades de feijão branco e carioca.....7

Figura 2 – Número de ovos depositados por fêmeas de *Zabrotes subfasciatus* no feijão *Phaseolus vulgaris* nas variedades branco e carioca. BB – indivíduos provenientes da variedade de feijão branco, submetidos a esta mesma variedade; BC – indivíduos provenientes da variedade de feijão branco, submetidos à variedade de feijão carioca; CC – indivíduos provenientes da variedade de feijão carioca, submetidos à esta mesma variedade; CB – indivíduos provenientes da variedade de feijão carioca, submetidos à variedade de feijão branco. Tratamentos com letras iguais não diferem significativamente a nível de 5% de erro segundo o teste Tukey-Type.....10

Figura 3 – Proporção de emergentes de *Zabrotes subfasciatus* no feijão *Phaseolus vulgaris* nas variedades branco e carioca. BB – indivíduos provenientes da variedade de feijão branco, submetidos a esta mesma variedade; BC – indivíduos provenientes da variedade de feijão branco, submetidos à variedade de feijão carioca; CC – indivíduos provenientes da variedade de feijão carioca, submetidos à esta mesma variedade; CB – indivíduos provenientes da variedade de feijão carioca, submetidos à variedade de feijão branco. Tratamentos com letras iguais não diferem significativamente a nível de 5% de erro segundo o teste Tukey-Type.....11

Figura 4 – Proporção de machos e fêmeas emergentes de *Zabrotes subfasciatus* no feijão *Phaseolus vulgaris* nas variedades branco e carioca. BB – indivíduos provenientes da variedade de feijão branco, submetidos a esta mesma variedade; BC – indivíduos provenientes da variedade de feijão branco, submetidos à variedade de feijão carioca; CC – indivíduos provenientes da variedade de feijão carioca, submetidos à esta mesma variedade; CB –

indivíduos provenientes da variedade de feijão carioca, submetidos à variedade de feijão branco. Tratamentos com letras iguais não diferem significativamente a nível de 5% de erro segundo o teste Kruskal-Wallis.....12

Figura 5 – Longevidade de fêmeas de *Zabrotes subfasciatus* no feijão *Phaseolus vulgaris* nas variedades branco e carioca. BB – indivíduos provenientes da variedade de feijão branco, submetidos a esta mesma variedade; BC – indivíduos provenientes da variedade de feijão branco, submetidos à variedade de feijão carioca; CC – indivíduos provenientes da variedade de feijão carioca, submetidos à esta mesma variedade; CB – indivíduos provenientes da variedade de feijão carioca, submetidos à variedade de feijão branco. Tratamentos com letras iguais não diferem significativamente a nível de 5% de erro segundo o teste Tukey-Type.....13

Figura 6 – Número de ovos postos por fêmeas de *Zabrotes subfasciatus* em cada variedade do feijão *Phaseolus vulgaris*, branco (B), preto (P), jalo (J) e carioca (C), originadas em feijões branco (A) e carioca (B) . Tratamentos com letras iguais não diferem significativamente a nível de 5% de erro segundo o teste Tukey-Type. (A): experimento realizado em fêmeas advindas de culturas-estoque utilizando feijão branco. (B): experimento realizado com fêmeas advindas de culturas-estoque utilizando feijão carioca.....14

Figura 7 – Índices multivariados de tamanho de fêmeas e machos de *Zabrotes subfasciatus*. Tratamentos com letras iguais não diferem significativamente a nível de 5% de erro segundo o teste Mann-Whitney.....16

Figura 8 – Índices multivariados de tamanho de fêmeas (A) e machos (B) de *Zabrotes subfasciatus*, associados ao consumo das diferentes variedades de feijão *Phaseolus vulgaris* nas variedades branco e carioca. BB – indivíduos provenientes da variedade de feijão branco, submetidos a esta mesma variedade; BC – indivíduos provenientes da variedade de feijão branco, submetidos à variedade de feijão carioca; CC – indivíduos provenientes da variedade de feijão carioca, submetidos à esta mesma variedade; CB – indivíduos provenientes da variedade de feijão carioca, submetidos à variedade

de feijão branco. Tratamentos com letras iguais não diferem significativamente a nível de 5% de erro segundo o teste Kruskal-Wallis.....17

Figura 9 – Índices multivariados de tamanho de fêmeas (A) e machos (B) de *Zabrotes subfasciatus*, associados às diferentes gerações: geração parental (P) e primeira geração filial (F1). Tratamentos com letras iguais não diferem significativamente a nível de 5% de erro segundo o teste Kruskal-Wallis.....18

Figura 10. Assimetria flutuante (AF) dos caracteres medidos bilateralmente (comprimento e largura) em asa de *Zabrotes subfasciatus* de acordo com os diferentes sexos, gerações e condições de alimentação. Tratamentos com letras iguais não diferem significativamente a nível de 5% de erro segundo o teste Mann-Whitney (quando $n = 2$) e Kruskal-Wallis (quando $n > 2$).....21

Lista de Tabelas

Tabela 1. Componentes principais da matriz de correlação entre medidas (comprimento e largura) de asas direitas de <i>Zabrotes subfasciatus</i> . A percentagem de variação explicada por cada componente está na base da tabela.....	15
Tabela 2. Teste de assimetria, antissimetria e correlação de assimetria flutuante para duas medidas de asas de <i>Zabrotes subfasciatus</i>	19
Tabela 3. Análise de variância (ANOVA para dois fatores: sexo e geração) relativa às flutuações na assimetria flutuante (AF) de medidas morfométricas do comprimento e largura da asa de <i>Zabrotes subfasciatus</i>	20
Tabela 4. Análise de variância (ANOVA para dois fatores: sexo e tratamento) relativa às flutuações na assimetria flutuante (AF) de medidas morfométricas do comprimento e largura da asa de <i>Zabrotes subfasciatus</i>	20

**O Papel da Plasticidade Fenotípica na Homeostasia do
Desenvolvimento e na Adaptabilidade ao Uso de Recursos**

Introdução Geral

Sabe-se que o fenômeno conhecido como seleção natural age por meio de diferenças no fenótipo dos indivíduos de uma população (Via 1990). Assim, qualquer fator capaz de gerar variabilidade fenotípica pode ser considerado um importante fator evolutivo (Thompson 1991).

Mutações, recombinações e combinações aleatórias de gametas, como ocorre na reprodução sexuada, são importantes fontes de variabilidade já amplamente descritas pela literatura científica. Além destes, pode-se considerar a plasticidade fenotípica, que se refere a qualquer tipo de variação induzida pelo meio ambiente, sem que mudanças genéticas sejam necessárias (Bradshaw 1965, Scheiner 1993, Via et al. 1995).

Respostas plásticas, embora sejam, sem dúvida, fontes de variabilidade, nem sempre são adaptativas, constituindo-se em certos casos exemplos de mal-adaptações (Schlichting 1986). Contudo, a plasticidade fenotípica pode ser considerada adaptativa se representa um mecanismo no qual o *fitness* relativo é mantido, devendo, portanto, envolver respostas morfológicas, fisiológicas (Thompson, 1991) ou comportamentais (Pereira & Lomônaco 2001).

Se o organismo não apresenta plasticidade e sempre produz o mesmo fenótipo, apesar de mudanças ambientais estarem presentes, pode-se verificar a ocorrência do processo dito canalização (Sterns 1989).

A canalização é o mecanismo pelo qual a variação do fenótipo é limitada a uma ou poucas formas, sob um conjunto de condições genéticas e ambientais, reduzindo o efeito destas sobre o desenvolvimento. Se a canalização não atuar apropriadamente, o organismo estará suficientemente vulnerável para divergir para uma trajetória diversa da original. A estabilidade do desenvolvimento (ED) assegurará, então, esta canalização na ocorrência de “acidentes”, reduzindo a influência de perturbações genéticas ou ambientais sobre o desenvolvimento (Del-Lama et al. 2002).

Canalização e ED constituem o importante fenômeno conhecido como homeostasia do desenvolvimento (HD), que é definido como a capacidade do organismo de resistir a distúrbios genéticos e ambientais, durante o seu desenvolvimento, via mecanismos “tamponantes”, para produzir um fenótipo

pré-determinado dentro da variação de expressão (Waddington 1942, Lerner 1954).

Apresentar certo grau de plasticidade na aceitação ou na preferência (ordenação hierárquica de aceitação) por certos recursos bem como na habilidade fisiológica na utilização destes pode ser vantajoso para um indivíduo pois, este teria aumentadas as suas chances de sobrevivência e reprodução (Singer et al. 1992).

Segundo Thompson (1988), a performance de um organismo em determinado recurso está associada não somente às suas condições nutricionais e toxicológicas, mas também, à habilidade deste organismo de neutralizar ou absorver tais nutrientes.

Preferências ou especificidades para a escolha de recursos podem variar dentro de uma mesma população (Thompson 1988) e nem sempre o recurso preferencial constitui-se naquele em que o organismo apresenta melhor performance. Por aumentarem a eficiência de utilização de um recurso, organismos acabam por reduzir a eficiência na utilização de outros recursos. Assim, a adaptação da população ao recurso inicial resulta quase sempre em baixo fitness em outros tipos de recursos potenciais (Futuyma & Phillippi 1987, Fry 1990).

Além disto, existem outros fatores que podem influenciar a escolha dos organismos por um recurso específico, tais como qualidade nutricional, abundância ou por estarem livres de competidores (Johnson & Kistler 1987, Janz & Nylin 1997, Barros & Zucoloto 1999, Bernays & Graham 1988, Siemens et al. 1991).

A plasticidade morfológica também pode contribuir para a sobrevivência. Alguns organismos, mesmo sofrendo efeitos estressores do ambiente, conseguem sobreviver e manter, mesmo que parcialmente, seu programa original de desenvolvimento. Por exemplo, queda na qualidade nutricional de certos recursos constitui fatores desencadeadores de estresse, que tendem a afetar o desenvolvimento dos organismos, podendo provocar redução no tamanho ou biomassa corpórea ou, ainda, assimetria em caracteres bilaterais (Parsons 1987; Holloway et al. 1990; Parsons 1992). Isto porque nos organismos que possuem simetria bilateral, as características bilaterais estão sob o controle dos mesmos mecanismos genéticos e de ambientes idênticos e,

por esta razão, deveriam exibir total semelhança bilateralmente, a não ser que alguma perturbação prejudique a canalização (Leary & Allendorf 1989; Parsons 1990; Clarke 1995).

Assim, assimetria flutuante, que descreve diferenças entre os lados esquerdo e direito do organismo normalmente distribuídas por volta de uma média igual a zero de diferenças (Van Valen 1962; Soulé 1967; Maynard Smith et al. 1985; Palmer & Strobeck 1986), fornece uma estimativa do ruído desenvolvimental (Waddington 1957), que tem sido utilizado como uma medida da estabilidade do desenvolvimento e acesso à influência de estresse ambiental e genético no desenvolvimento (Palmer & Strobeck 1986). A assimetria de um indivíduo serve, portanto, como uma medida do quanto ele conseguiu tamponar seu desenvolvimento contra condições estressantes.

Neste contexto, ao longo deste trabalho, discutiu-se a ocorrência de variações fisiológicas, morfológicas e comportamentais em duas populações de bruquídeos, submetidos à diferentes variedades de feijão.

Referências Bibliográficas

- Barros, H. C. H. & F. S. Zucoloto. 1999. Performance and host preference of *Ascia monuste* (Lepidoptera: Pieridae). *Journal of Insect Physiology* 45:7-14.
- Bernays, E. A. & M. Graham. 1988. On the evolution of host specificity in phytophagous arthropods. *Ecology* 9:285-288.
- Bradshaw, A. D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Adv. Genet.* 13: 115-155.
- Clarke, G. M. 1995. Relationships between developmental stability and fitness: application for conservation biology. *Conserv. Biol.* 9:18-24.
- Del-Lama, M. A.; C. V. Gruber & I. C. Godóy. 2002. Heterozigosidade e assimetria do número de hâmulos em operárias adultas de *Apis mellifera* (Hymenoptera, Apidae). *Revista Brasileira de Entomologia* 46 (4):591-595.
- Fry, J. D. 1990. Trade-offs in fitness on different hosts: evidence from a selection experiment with a phytophagous mite. *American Naturalist* 136: 569-580.
- Futuyma, D. J. & T. E. Phillippi. 1987. Genetic variation and covariation in responses to host plants by *Alsophila pometaria* (Lepidoptera, Geometridae). *Evolution* 41 (2): 269-279.
- Holloway, G. J., S. Poverly & R. Sibly. 1990. The effect of new environment on adapted genetic architecture. *Heredity* 64: 323-330.

- Janz, N. & S. Nylin. 1997. The role of female search behaviour in determining host plant feeding insects: a test of information processing hypothesis. *Proceedings of the Royal Society of London* 264:701-707.
- Johnson, C. & R. A. Kistler. 1987. Nutritional ecology of bruchid beetles. In: Slansky Jr., F. Rodrigues, J. G. (Eds.), *Nutritional Ecology of Insects, Mites, Spiders and Related Invertebrates*. John Wiley, New York, pp.259-276.
- Leary, R. F. & F. W. Allendorf. 1989. Fluctuating asymmetry as an indicator of stress: implications for conservation biology. *Trends in Ecology and Evolution* 4: 214-217.
- Lerner, I. M. 1954. *Genetic Homeostasis*. London, Oliver and Boyd, 154p.
- Markow, T. A. 1995. Evolutionary ecology and developmental instability. *Annu. Rev. Entomol.* 40:105-120.
- Maynard Smith, J.; R. Burian; S. Kauffman; P. Alberch; J. Campbell; B. Goodwin; R. Lande; D. Raup & L. Wolpert. 1985. Developmental constraints and evolution. *Quart. Rev. Biol.* 60: 266-287.
- Möller, A. P. & A. Pomiankowski. 1993. Fluctuating asymmetry and sexual selection. *Genetica* 89: 267-279.
- Palmer, A. R. & C. Strobeck. 1986. Fluctuating asymmetry: measurements, analysis, patterns. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 391-421.
- Parsons, F. A. 1987. Evolutionary rates environmental stress. *Ecol. Biol.* 21: 311-347.
- Parsons, P. A. 1990. Fluctuating asymmetry: an epigenetic measure of stress. *Biol. Rev.* 65: 131-145.

- Parsons, F. A. 1992. Fluctuating asymmetry: a biological monitor of environmental and genomic stress. *Heredity* 68:361-364.
- Pereira, C. D. & C. Lomônaco. 2001. Plasticidade Fisiológica e Comportamental de *Brevicorine brassicae* (L.) (Hemiptera, Aphididae) em Duas Variedades de *Brassica oleraceae* L. *Neotropical Entomology* 30 (1): 29-35.
- Scheiner, S. M. 1993. Genetics and evolution of phenotypic plasticity in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 24: 35-68.
- Schlichting, C. D. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 17: 667-693.
- Siemens, D. H., C. D. Johnson & R. L. Woodman. 1991. Determinants of host range in bruchid beetles. *Ecology* 72: 1560-1566.
- Singer, M. C.; D. NG; D. Vasco & C. D. Thomas. 1992. Rapidly evolving associations among oviposition preferences fail to constrain evolution of insect diet. *American Naturalist* 139 (1): 9-19.
- Soulé, M. 1967. Phenetics of natural populations. II. Asymmetry and evolution in a lizard. *Am. Nat.* 101: 141-160.
- Sterns, S. C. 1989. The evolutionary significance of phenotypic plasticity. *Bioscience* 39:436-445.
- Thompson, J. D. 1988. Variation in preference and specificity in monophagous and oligophagous swallow tail butterflies. *Evolution* 42: 118-128.
- Thompson, J. D. 1991. Phenotypic plasticity as a component of evolutionary chance. *Trends Ecol. Evol.* 6: 246-249.

- Ueno, H. 1994. Fluctuating asymmetry in relation to two fitness components, adult longevity and male mating success in a ladybird beetle, *Harmonia axyridis* (Coleoptera, Coccinellidae). *J. Ecol. Entomol.* 19: 87-88.
- Van Valen, L. 1962. A study of fluctuating asymmetry. *Evolution* 16: 125-142.
- Via, S. 1990. Ecological genetics and host adaptation in herbivorous insects: the experimental study of evolution in natural and agricultural systems. *Ann. Rev. Entomol.* 35: 421-446.
- Via, S., R. Gomulkiewicz; G. Dejong, S. M. Scheiner, C. D. Schlichting & P. H. V. Tienderen. 1995. Adaptive phenotypic plasticity. Consensus and Controversy. *TREE* 10: 212-217.
- Waddington, C. H. 1942. Canalization of development and the inheritance of acquired characters. *Nature* 150: 563-565.
- Waddington, C. H. 1957. *The strategy of the Genes*. Allen & Unwin, London.

CAPÍTULO 1

Mudanças Fisiológicas, Morfológicas e Comportamentais em *Zabrotes subfasciatus* (Boheman) (Coleoptera, Bruchidae) Associadas ao Consumo de Diferentes Variedades de Feijão (*Phaseolus vulgaris* L.)

Capítulo confeccionado segundo as normas da revista Neotropical Entomology, na qual o artigo será submetido para publicação.

Physiologic, Morphologic and Behavioural Changes in *Zabrotes subfasciatus*
(Boheman) (Coleoptera, Bruchidae) Related at Different Beans Varieties
(*Phaseolus vulgaris* L.)

ABSTRACT – The phenotypic plasticity defines the organism ability to modify its physiology/morphology in response to the environmental conditions without major genetic changes (Scheiner). This study was developed in order to verify physiologic, morphologic and behavioral changes in two different *Zabrotes subfasciatus* (Boheman) (Coleoptera, Bruchidae) populations submitted to different diets of beans varieties (*Phaseolus vulgaris* L.) (Fabaceae). Female longevity (medium life time), fertility and preference for oviposition site, as well as size and levels of fluctuating asymmetry (FA) were registered. There were observed physiologic and morphologic modification related to the diet used. *Z. subfasciatus* is a generalist specie, consuming and ovipositing in different bean varieties. Its ability to use different resources is important to the population survivorship preventing it against extinction. The Hopkins principle that determines the influence of previous female experience in the choice of oviposition sites was not confirmed. The studied populations had different plastic responses for the same treatments, indicating genetic, physiology and behavioral variation on its plastic response. Males and females have different abilities to obstruct FA occurrence and this evidences the influence of genomic factors determining this character.

KEY-WORDS – Phenotypic plasticity; fluctuating asymmetry; morphometry; development homeostasis; *Zabrotes subfasciatus*.

RESUMO – A plasticidade fenotípica define a habilidade do organismo em modificar sua fisiologia/morfologia em resposta às condições ambientais, sem que mudanças genéticas sejam necessárias (Scheiner). Este estudo foi desenvolvido para verificar mudanças fisiológicas, morfológicas e comportamentais em duas diferentes populações de *Zabrotes subfasciatus* (Boheman) (Coleoptera, Bruchidae) associadas ao consumo de diferentes variedades de feijão (*Phaseolus vulgaris* L.) (Fabaceae). A longevidade das fêmeas (tempo médio de sobrevivência), a fertilidade e a preferência destas pelo sítio de oviposição, assim como o tamanho e os níveis de assimetria flutuante (AF) foram registrados. Houve respostas plásticas fisiológicas e modificação morfológica em *Z. subfasciatus*. Esta espécie é generalista para consumo e oviposição em diferentes variedades de feijão e sua habilidade para utilizar distintos hospedeiros contribui para a sobrevivência da população e a torna menos sujeita à extinção. O princípio de Hopkins, que mostra a influência da experiência prévia na escolha de sítios para oviposição, não foi confirmado para esta espécie. As populações estudadas apresentaram respostas plásticas distintas a tratamentos similares, o que indica variações genéticas, fisiológicas e comportamentais na sua habilidade para a plasticidade. Machos e fêmeas possuem distintas habilidades para impedir a ocorrência de AF, o que evidencia a influência de fatores genômicos na determinação deste caráter.

PALAVRAS-CHAVE – Plasticidade fenotípica; assimetria flutuante; morfometria; homeostasia do desenvolvimento; *Zabrotes subfasciatus*.

Introdução

De modo geral, os organismos são programados para produzir um fenótipo pré-determinado, resistindo ou reagindo a distúrbios de natureza genética e/ou ambiental, experimentados durante o seu desenvolvimento (Palmer & Strobeck 1986). Esta capacidade é denominada homeostasia do desenvolvimento (Lerner, 1954), que opera por meio da canalização ou estabilidade do desenvolvimento (Del Lama et al. 2002). A habilidade de um organismo com simetria bilateral de produzir caracteres semelhantes bilateralmente define, por exemplo, sua homeostasia do desenvolvimento, a não ser que estressores genéticos ou ambientais prejudiquem o processo de canalização (Markow 1995).

A assimetria flutuante (AF), que denota pequenos desvios da simetria perfeita de um caráter, pode, portanto, ser um indicador de estabilidade do desenvolvimento (Palmer & Strobeck 1986, 1990). Entretanto, a canalização e a estabilidade do desenvolvimento nem sempre podem ser considerados mecanismos reguladores favoráveis ao indivíduo, especialmente em ambientes instáveis ou heterogêneos (Del Lama et al. 2002). Nestas condições, pode ser mais vantajoso para o indivíduo apresentar grande potencial plástico na expressão fenotípica de suas características, principalmente naquelas relacionadas à capacidade de sobreviver e reproduzir (Koehn & Bayne 1989).

A plasticidade fenotípica define a habilidade do organismo de alterar sua fisiologia/morfologia em resposta às condições ambientais, sem que mudanças genéticas sejam necessárias (Scheiner 1993). Assim, por meio da plasticidade fenotípica, alterações climáticas e alternância de sítios para oviposição, por exemplo, poderiam ser mais facilmente contornados pelos indivíduos porque haveria mais flexibilidade nos seus padrões de desenvolvimento, produzindo variações em caracteres morfológicos, fisiológicos ou mesmo comportamentais.

Contudo, respostas plásticas somente podem ser consideradas adaptativas se representam um mecanismo no qual o *fitness* relativo é mantido, apesar das mudanças no ambiente, caso contrário são mal-adaptativas (Thompson, 1991).

Besouros Bruchidae são excelentes organismos para o desenvolvimento de estudos empíricos nas teorias evolutivas e biológicas relacionadas à homeostasia no

desenvolvimento e à plasticidade fenotípica porque são fáceis de manipular e o laboratório pode simular o ambiente de armazenagem de grãos (Fox & Tatar 1994). Além disso, possuem alto potencial reprodutivo e ciclo de vida rápido, produzindo muitas gerações num tempo relativamente curto. Existem cerca de 20 espécies de Bruchidae pertencentes a seis gêneros que se desenvolvem em grãos de leguminosas armazenados e consumidos pelo homem (Southgate 1979).

O caruncho-do-feijão, *Zabrotes subfasciatus* (Coleoptera, Bruchidae) (Boheman 1833) é originário das regiões tropicais e subtropicais das Américas Central e do Sul e é uma das principais pragas do feijão durante o armazenamento (Dendy & Credland 1991, Haines 1991). A espécie tem sido introduzida em muitos países da Europa, por meio de feijões infestados, o que tem permitido a ampliação do uso de diferentes hospedeiros (Meik & Dobie 1986). A fêmea oviposita diretamente nas sementes, após a deiscência das vagens, ou pode infestar as sementes ainda dentro das mesmas, utilizando-se de perfurações realizadas por outros insetos (Credland & Dendy 1992).

O objetivo deste estudo foi o de registrar as mudanças fisiológicas, morfológicas e comportamentais em distintas populações de *Z. subfasciatus* associadas ao consumo de diferentes variedades de feijão (*Phaseolus vulgaris* L.) (Fabaceae).

Material e Métodos

Obtenção das amostras de *Zabrotes subfasciatus*

Os experimentos foram conduzidos com duas populações selvagens de *Z. subfasciatus*, adquiridos de feijões infestados, das variedades branca e carioca, obtidas em Ribeirão Preto (SP) e Uberlândia (MG). As variedades branca e carioca foram escolhidas por serem comumente comercializadas nas regiões onde as populações dos coleópteros foram coletadas. As amostras obtidas foram mantidas em laboratório, em culturas-estoque para a produção de grupos-testes, que utilizaram como substrato alimentar a mesma variedade de feijão na qual os coleópteros foram coletados. As culturas-estoque foram mantidas em frascos de vidro, vedados com tecido organza sob condições ambientais naturais e disponibilizados para serem utilizados nos experimentos.

Experimento para avaliação de respostas fisiológicas e morfológicas

Para avaliação de modificações fisiológicas em *Z. subfasciatus* associadas à variedade de feijão utilizada como alimento, foram selecionados casualmente 40 casais de bruquídeos recém emergidos (0 a 24 horas), sendo 20 provenientes de cada uma das culturas-estoque. Como substrato para criação dos coleópteros neste experimento foram também utilizadas as variedades de feijão branco e carioca, provenientes de um mesmo lote de produção. De cada grupo-teste foram formados 10 casais, alocados individualmente em tubos de vidro cilíndricos (7 cm de altura x 3 cm de diâmetro). Para 10 destes casais foram oferecidos 16 grãos da variedade de feijão carioca e para outros 10 casais foram oferecidos 16 grãos da variedade de feijão branco como substrato para oviposição (Figura 1). Somente foram utilizadas experimentalmente sementes saudáveis e intactas. Para cada casal foram anotados a longevidade das fêmeas (tempo médio de sobrevivência) e o número de ovos produzidos.

Para avaliação de modificações morfológicas foram montadas lâminas dos pares de asas dos 10 casais parentais e de 10 casais filiais, provenientes de cada grupo-teste. As lâminas foram preparadas, utilizando-se esmalte incolor para fixação da lamínula, sendo em seguida fotografadas com câmera digital, acoplada ao microscópio-estereoscópico, num aumento de 25 vezes. Foram medidos a largura e o comprimento na posição mediana das asas, utilizando-se o programa de computador Adobe

Photoshop versão 6.0. Cada medida foi efetuada três vezes para possibilitar a estimativa de erro. A partir das medidas de largura e comprimento das asas direitas foi obtido um índice de tamanho de cada indivíduo e calculada a assimetria flutuante (AF) de cada grupo-teste. A AF tem sido o índice mais comumente utilizado para descrever variações fenotípicas causadas por estresse ambiental ou genético (Woods *et al*, 1998). Os índices de AF foram obtidos para cada grupo-teste, calculando-se a média das diferenças absolutas entre medidas da asa direita subtraídas das medidas da asa esquerda, ou seja:

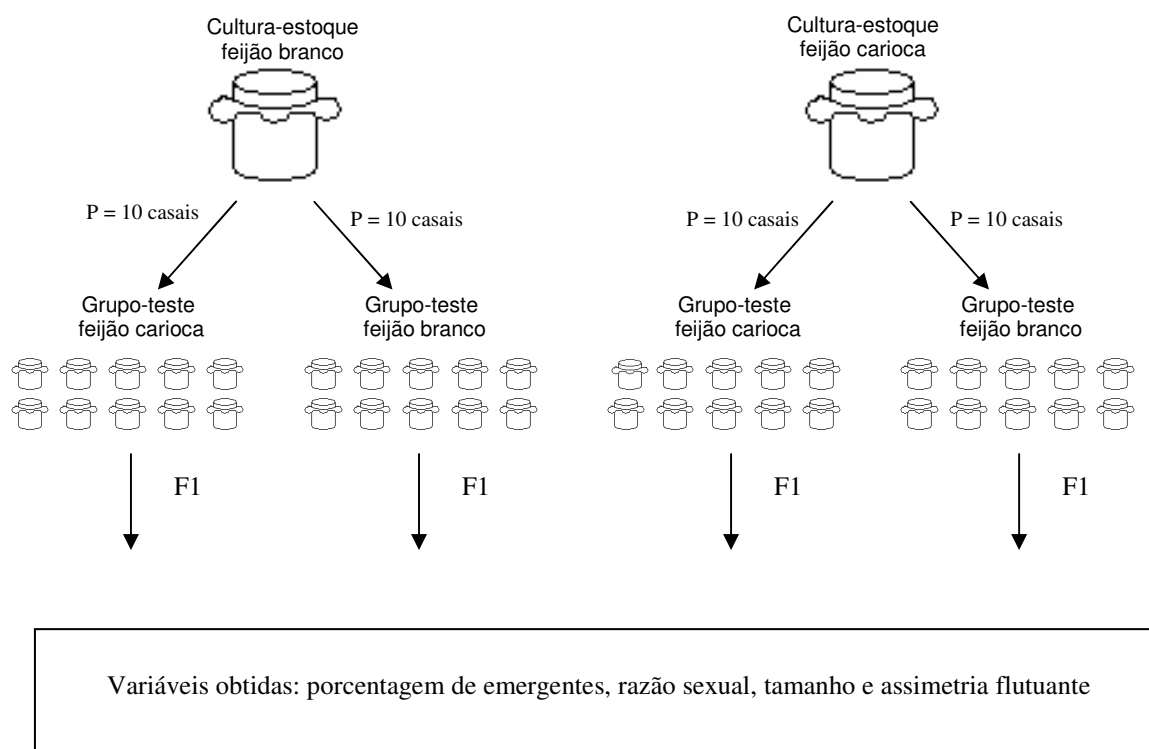
$$AF = \sum |D-E|/N.$$


Figura 1 – Desenho Experimental para avaliação de respostas fisiológicas e morfológicas de *Zabrotes subfasciatus* ao consumo e oviposição nas variedades de feijão branco e carioca.

O desenvolvimento e aptidão da geração F1 nas variedades testadas foram analisados com base na proporção entre o número de emergentes pelo número de ovos produzidos. Também foi avaliada a razão sexual, calculando-se a proporção entre o número de machos e fêmeas emergentes. A emergência de indivíduos na geração F1 foi acompanhada pelo período de 70 dias após a morte da fêmea.

Experimento para avaliação de respostas comportamentais

Foi avaliada, neste experimento, a preferência de fêmeas dos dois grupos-testes para oviposição em determinada variedade de feijão, verificando se havia condicionamento para escolha de sítio para oviposição em decorrência da variedade de feijão em que se desenvolveram (Princípio de Hopkins). Neste experimento também foram utilizados casais de bruquídeos recentemente emergidos (0 a 24 horas), advindos das culturas-estoque das variedades carioca e branco.

A preferência de um inseto por sítios de oviposição define-se pela ordenação hierárquica de hospedeiro e pode ser avaliada empiricamente pela proporção de descendentes encontrados em cada hospedeiro, quando uma diversidade deles é oferecida ao inseto. A performance, por sua vez, está associada à capacidade de sobrevivência, fecundidade e longevidade observadas como resultantes da ação das condições nutricionais e toxicológicas dos hospedeiros nos quais fitófagos se alimentam (Thompson 1991).

Foram escolhidos, aleatoriamente, 40 casais provenientes de cada grupo-teste e estes indivíduos foram colocados separadamente em tubos de vidro cilíndricos (7 cm de altura x 3 cm de diâmetro), onde 16 grãos de feijão foram oferecidos como substrato para oviposição, sendo 4 grãos da variedade branco, 4 grãos da variedade preto, 4 grãos da variedade jalo e 4 grãos da variedade carioca. A preferência das fêmeas de cada grupo-teste foi verificada de acordo com o número de ovos/grão em uma determinada variedade de feijão.

Análise estatística

Os dados relativos às repostas fisiológicas foram submetidos à análise estatística utilizando-se o programa SYSTAT (1992). O pré-teste estatístico Kolmogorov-Smirnov indicou que nenhuma das amostras apresentava distribuição normal ($D_{\text{máx}} = 1,000$; $P < 0,001$ para o número de ovos; $D_{\text{máx}} = 0,653$; $P < 0,001$ para a proporção de emergentes; $D_{\text{máx}} = 0,566$; $P < 0,001$ para a proporção de fêmeas emergentes; $D_{\text{máx}} = 0,618$; $P < 0,001$ para a proporção de machos emergentes; $D_{\text{máx}} = 1,000$; $P < 0,01$ para a longevidade das fêmeas parentais). Em decorrência disto, utilizou-se o teste Kruskal-Wallis para verificar se as variáveis obtidas diferiram entre os tratamentos e, em casos positivos, o teste Tukey-Type foi realizado para efetuar comparações múltiplas (Zar, 1984).

A existência de condicionamento de fêmeas para escolha de sítio para oviposição (Princípio de Hopkins) foi avaliada com uso de teste Kruskal-Wallis, uma vez que os dados não apresentaram distribuição normal ($D_{\text{máx}} = 0,852$; $P < 0,001$ para feijão branco e $D_{\text{máx}} = 0,952$; $P < 0,001$ para feijão carioca). Em seguida, foram realizadas comparações múltiplas, utilizando-se o teste Tukey-Type (Zar, 1984).

Os dados morfométricos obtidos na primeira medida de cada variável da asa direita foram simplificados com uso da Análise de Componentes Principais (ACP) que, a partir de uma matriz de correlação significativa entre as variáveis originais, gerou um índice multivariado de tamanho (Manly, 1994). Este índice foi utilizado para verificar se havia diferenças significativas no tamanho, associadas ao consumo das diferentes variedades de feijão, utilizando-se o teste de Kruskal Wallis. Também foram verificadas diferenças de tamanho entre gerações e sexos, utilizando-se o teste Mann-Whitney (Zar, 1984).

De acordo com Woods *et al.* (1998) e Perfectti & Camacho (1999) é preciso determinar se as variações bilaterais foram significativamente maiores que os erros de medida. Para isto foi utilizada a ANOVA para dois fatores, tomando-se como fatores o lado e as repetições das medidas feitas. Palmer & Strobeck (1986, 1992) sugerem ser necessário distinguir a AF de outros tipos de assimetria. Um teste t foi efetuado para verificar se as distribuições D-E eram normais com médias iguais a zero (Swadle *et al.* 1994). A correlação entre AF e a medida original da característica foi verificada com uso do teste de Correlação de Pearson. Quando esta relação de dependência é encontrada, uma medida relativa de AF precisa ser obtida, dividindo o valor de AF pela medida do caráter medido na asa direita de cada indivíduo, ou seja, $AF_{(R)} = AF/D$ (Palmer & Strobeck 1986; Eggert & Sakaluk, 1994). A antissimetria, ou desvio na normalidade de D-E foi verificada com o teste Kolmogorov-Smirnov (Silva *et al.*, 2004). Finalmente, os índices de AF foram submetidos à Análise de Variância (ANOVA) para verificar se havia diferenças significativas entre os grupos-testes (Zar, 1984). Foram tomados como fatores nestes testes o sexo x geração e o sexo x tratamento.

Resultados

Experimento para avaliação de respostas fisiológicas

Os tratamentos diferiram significativamente quanto ao número de ovos depositados por fêmeas das diferentes culturas-estoque nas diferentes variedades de feijão ($H = 13,027$; $P = 0,005$), sendo que fêmeas da cultura-estoque em feijão branco que foram submetidas à esta variedade apresentaram a menor fecundidade observada, de acordo com o teste Tukey-Type. Por outro lado, os indivíduos que tiveram oportunidade de ovipor na variedade carioca ou que tiveram experiência prévia alimentando-se nesta variedade, apresentaram maior fecundidade (Figura 2).

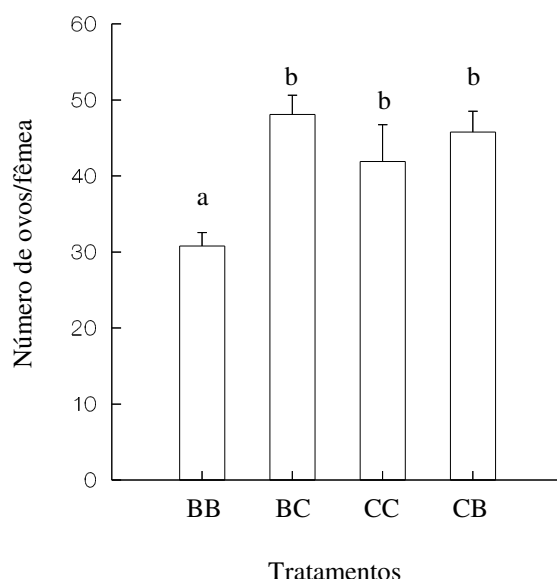


Figura 2 – Número de ovos depositados por fêmeas de *Zabrotes subfasciatus* no feijão *Phaseolus vulgaris* nas variedades branco e carioca. BB – indivíduos provenientes da variedade de feijão branco, submetidos a esta mesma variedade; BC – indivíduos provenientes da variedade de feijão branco, submetidos à variedade de feijão carioca; CC – indivíduos provenientes da variedade de feijão carioca, submetidos à esta mesma variedade; CB – indivíduos provenientes da variedade de feijão carioca, submetidos à variedade de feijão branco. Tratamentos com letras iguais não diferem significativamente a nível de 5% de erro segundo o teste Tukey-Type.

A proporção de coleópteros emergentes também diferiu entre os tratamentos ($H = 13,800$; $P = 0,003$). O número de descendentes de casais provenientes da cultura-estoque em feijão carioca foi significativamente maior que o da cultura-estoque em feijão branco, independentemente do tratamento a que foram submetidos, de acordo com o teste Tukey-Type (Figura 3).

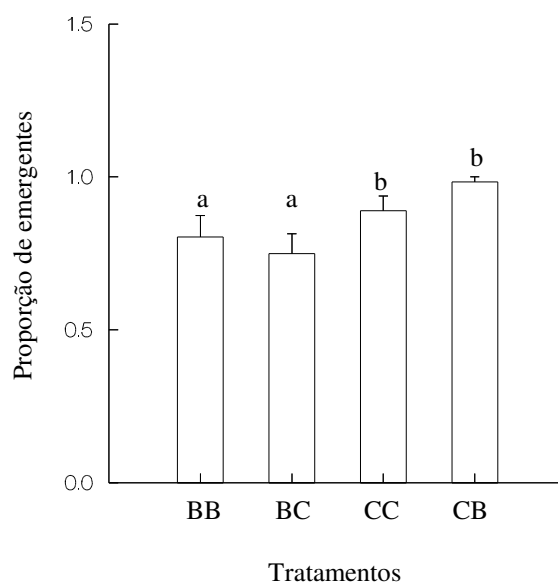


Figura 3 – Proporção de emergentes de *Zabrotes subfasciatus* no feijão *Phaseolus vulgaris* nas variedades branco e carioca. BB – indivíduos provenientes da variedade de feijão branco, submetidos a esta mesma variedade; BC – indivíduos provenientes da variedade de feijão branco, submetidos à variedade de feijão carioca; CC – indivíduos provenientes da variedade de feijão carioca, submetidos à esta mesma variedade; CB – indivíduos provenientes da variedade de feijão carioca, submetidos à variedade de feijão branco. Tratamentos com letras iguais não diferem significativamente a nível de 5% de erro segundo o teste Tukey-Type.

O número de machos e fêmeas produzidos em F1 não diferiu entre os tratamentos ($H = 4,918$; $P = 0,178$; $H = 4,918$; $P = 0,178$, respectivamente) (Figura 4). Deste modo, a razão sexual não foi significativamente afetada pelo tratamento.

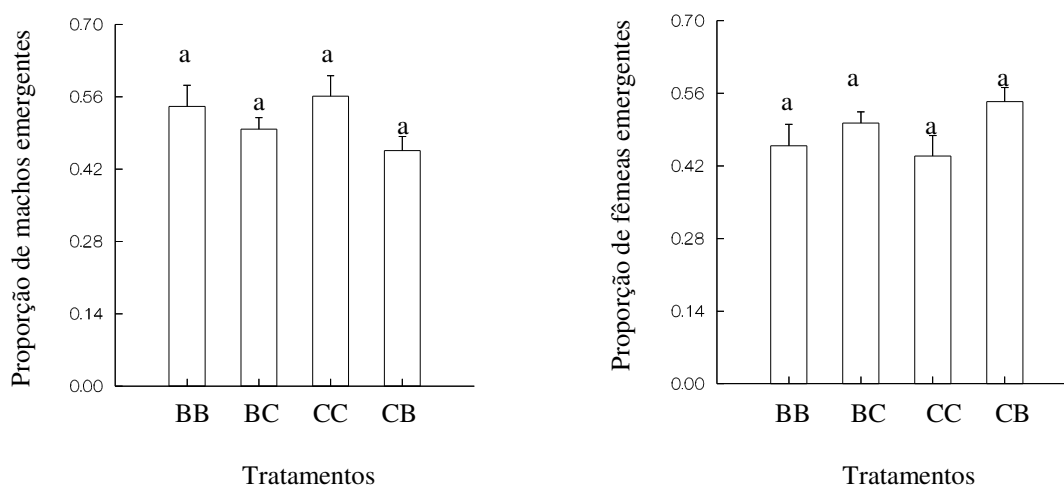


Figura 4 – Proporção de machos e fêmeas emergentes de *Zabrotes subfasciatus* no feijão *Phaseolus vulgaris* nas variedades branco e carioca. BB – indivíduos provenientes da variedade de feijão branco, submetidos a esta mesma variedade; BC – indivíduos provenientes da variedade de feijão branco, submetidos à variedade de feijão carioca; CC – indivíduos provenientes da variedade de feijão carioca, submetidos à esta mesma variedade; CB – indivíduos provenientes da variedade de feijão carioca, submetidos à variedade de feijão branco. Tratamentos com letras iguais não diferem significativamente a nível de 5% de erro segundo o teste Kruskal-Wallis.

A longevidade das fêmeas diferiu significativamente entre os tratamentos ($H = 17,673$; $P < 0,001$). Fêmeas sobreviveram por um período de tempo maior quando foram submetidas à uma variedade de feijão diferente da qual se originaram (Figura 5).

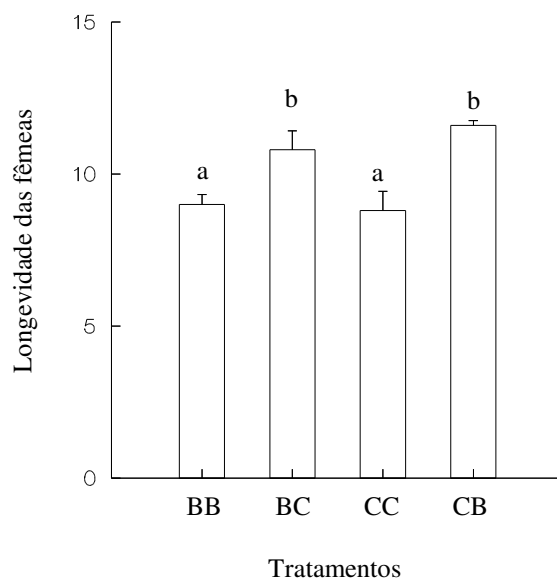


Figura 5 – Longevidade de fêmeas de *Zabrotes subfasciatus* no feijão *Phaseolus vulgaris* nas variedades branco e carioca. BB – indivíduos provenientes da variedade de feijão branco, submetidos a esta mesma variedade; BC – indivíduos provenientes da variedade de feijão branco, submetidos à variedade de feijão carioca; CC – indivíduos provenientes da variedade de feijão carioca, submetidos à esta mesma variedade; CB – indivíduos provenientes da variedade de feijão carioca, submetidos à variedade de feijão branco. Tratamentos com letras iguais não diferem significativamente a nível de 5% de erro segundo o teste Tukey-Type.

Experimento para avaliação de respostas comportamentais

Segundo o teste Tukey-Type, fêmeas ovipositaram significativamente mais ovos nas variedades de feijão branco e jalo, independentemente da variedade em que se originaram ($H = 12,575$, $P < 0,006$ para fêmeas originadas em feijão branco e $H = 29,013$, $P < 0,001$ para fêmeas originadas em feijão carioca) (Figura 6).

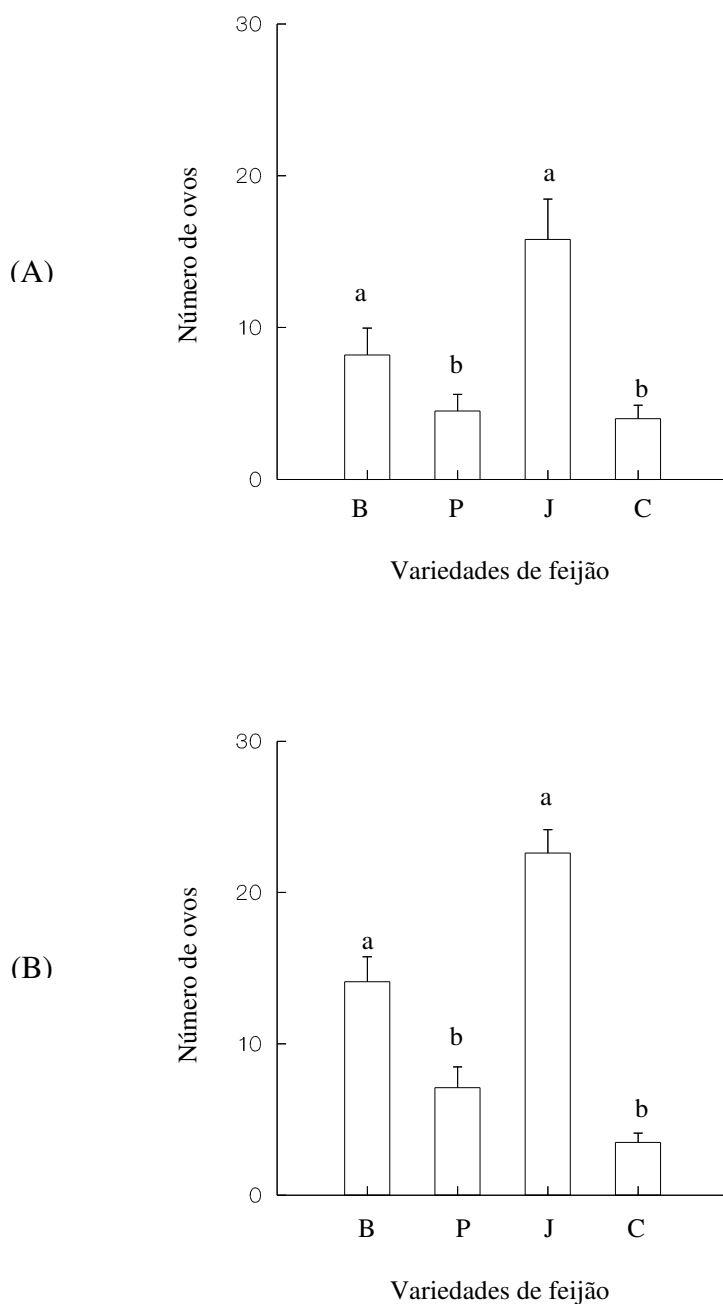


Figura 6 – Número de ovos postos por fêmeas de *Zabrotes subfasciatus* em cada variedade do feijão *Phaseolus vulgaris*, branco (B), preto (P), jalo (J) e carioca (C), originadas em feijões branco (A) e carioca (B). Tratamentos com letras iguais não diferem significativamente a nível de 5% de erro segundo o teste Tukey-Type. (A): experimento realizado em fêmeas advindas de culturas-estoque utilizando feijão branco. (B): experimento realizado com fêmeas advindas de culturas-estoque utilizando feijão carioca.

Experimento para avaliação de respostas morfológicas

Como as variáveis originais estavam significativamente correlacionadas, a ACP foi considerada adequada para obtenção do índice multivariado de tamanho, cuja distribuição ajustou-se à uma curva não-normal ($D_{\text{máx}} = 0,181$; $P = 0,003$). Os sinais dos coeficientes do primeiro componente principal foram todos positivos e próximos de um, o que indica que o índice multivariado de tamanho foi adequadamente calculado. Cerca de 98,48 % das variações morfológicas foram devidas à diferença de tamanho entre os indivíduos e 1,52 %, foram causadas por divergências na forma. (Tabela 1).

Tabela 1. Componentes principais da matriz de correlação entre medidas (comprimento e largura) de asas direitas de *Zabrotes subfasciatus*. A percentagem de variação explicada por cada componente está na base da tabela.

Variáveis	Componentes Principais	
	1	2
Comprimento	0,992	0,123
Largura	0,992	-0,123
Variância explicada pelos componentes		
	1,970	0,030
Percentagem do total de variância explicada (%)		
	98,480	1,520

O teste Mann-Whitney indicou que fêmeas são significativamente maiores que machos ($U = 2423,0$; $P < 0,001$) (Figura 7). Conseqüentemente, as análises subseqüentes foram feitas separadamente para machos e fêmeas.

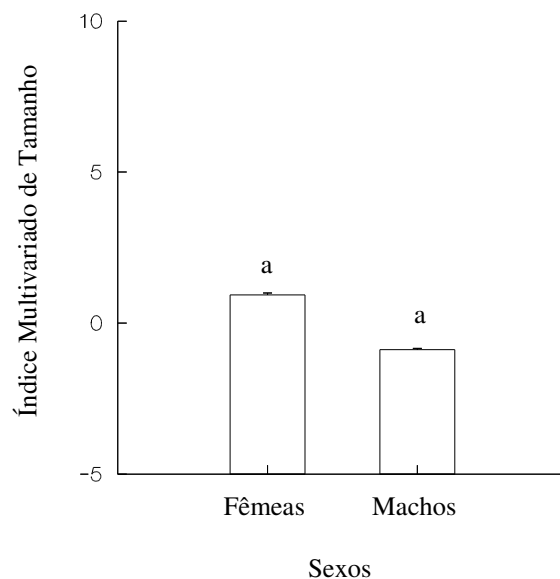


Figura 7 – Índices multivariados de tamanho de fêmeas e machos de *Zabrotes subfasciatus*. Tratamentos com letras iguais não diferem significativamente a nível de 5% de erro segundo o teste Mann-Whitney.

Segundo o teste Kruskal-Wallis, não houve diferenças significativas nos índices de tamanho, associadas ao consumo das diferentes variedades de feijão ($H = 5,217$; $P = 0,157$ para fêmeas e $H = 2,296$; $P = 0,513$ para machos) (Figura 8).

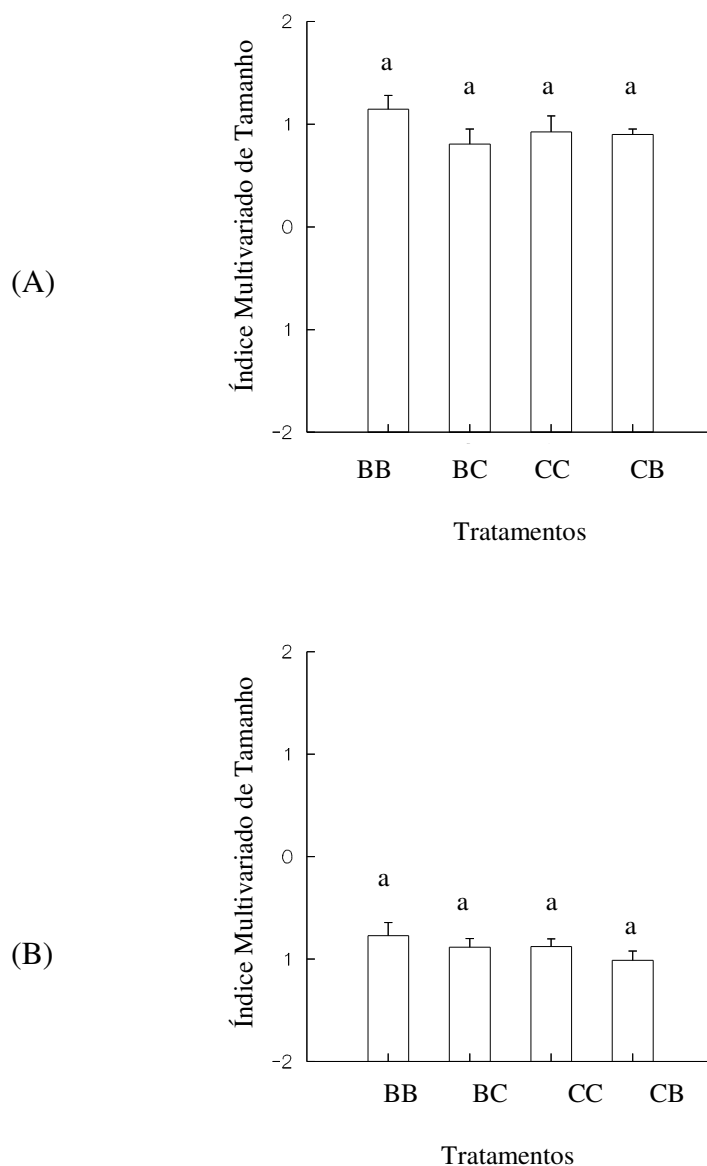


Figura 8 – Índices multivariados de tamanho de fêmeas (A) e machos (B) de *Zabrotes subfasciatus*, associados ao consumo das diferentes variedades de feijão *Phaseolus vulgaris* nas variedades branco e carioca. BB – indivíduos provenientes da variedade de feijão branco, submetidos a esta mesma variedade; BC – indivíduos provenientes da variedade de feijão branco, submetidos à variedade de feijão carioca; CC – indivíduos provenientes da variedade de feijão carioca, submetidos à esta mesma variedade; CB – indivíduos provenientes da variedade de feijão carioca, submetidos à variedade de feijão branco. Tratamentos com letras iguais não diferem significativamente a nível de 5% de erro segundo o teste Kruskal-Wallis.

O tamanho das fêmeas não diferiu significativamente entre as gerações ($U = 196,0$; $P = 0,094$). Contrariamente, o tamanho de machos apresentou diferenças significativas entre P e F1 ($U = 177,0$; $P = 0,008$) (Figura 9).

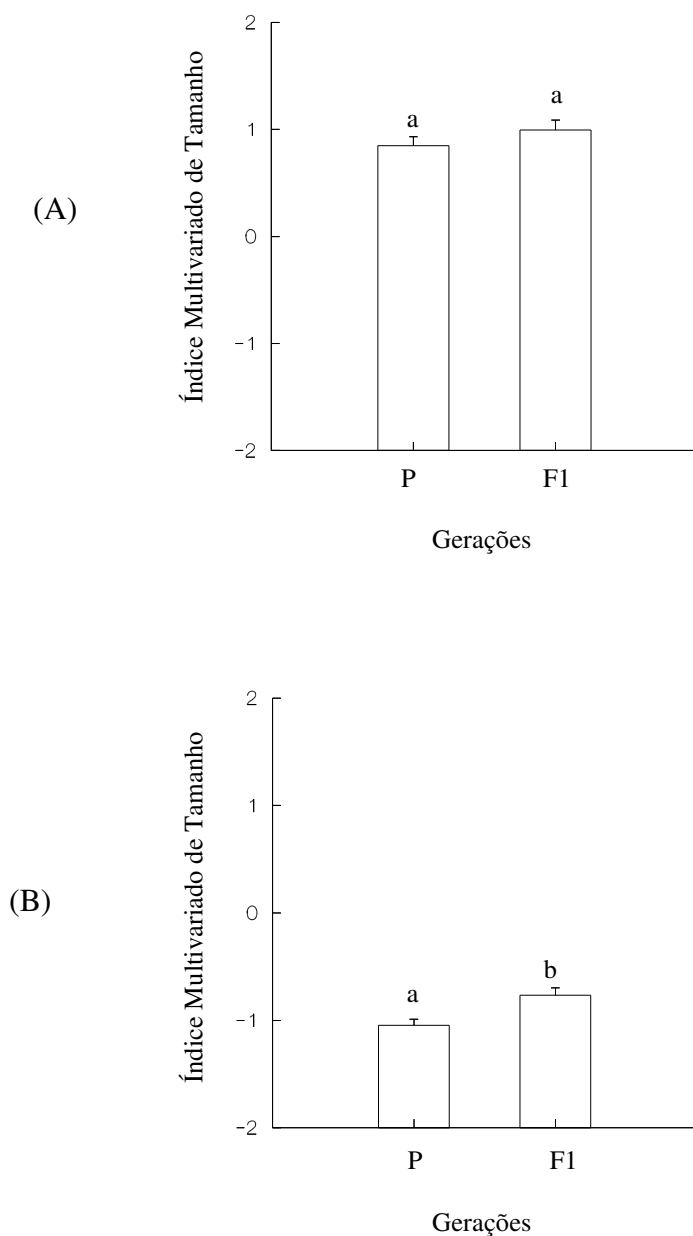


Figura 9 – Índices multivariados de tamanho de fêmeas (A) e machos (B) de *Zabrotes subfasciatus*, associados às diferentes gerações: geração parental (P) e primeira geração filial (F1). Tratamentos com letras iguais não diferem significativamente a nível de 5% de erro segundo o teste Kruskal-Wallis.

Em relação à AF, a ANOVA para dois fatores indicou que o erro nas repetições das medidas efetuadas foi desprezível e que a diferença entre as medidas bilaterais foi estimada com confiabilidade, como indicado pela significativa interação lado x indivíduo ($F = 109,197$; $P < 0,001$ para comprimento; $F = 1433,72$; $P < 0,001$ para largura).

Os resultados obtidos a partir do teste-t para uma amostra indicaram que as distribuições D-E não são significativamente diferentes de zero ($t = 1,338$; $P = 0,184$ para comprimento e $t = 1,756$; $P = 0,082$ para largura), o que descartou a ocorrência de assimetria direcional (Tabela 2). Segundo o teste Kolmogorov-Smirnov as distribuições D-E para as duas características foram normais, descartando, assim, a ocorrência de antissimetria (Tabela 2). Finalmente, a análise de correlação de Pearson indicou que os valores individuais de D-E para comprimento ($r = 0,156$; $P = 0,096$) e largura ($r = -0,128$; $P = 0,164$) da asa não estavam significativamente relacionados ao tamanho dos coleópteros (Tabela 2).

Tabela 2. Teste de assimetria, antissimetria e correlação de assimetria flutuante para duas medidas de asas de *Zabrotes subfasciatus*.

Característica	Média $\pm$ SE (N)	Assimetria		Antissimetria		Correlação	
		t	P	D _{máx}	P	r	P
Comprimento	1,361 $\pm$ 10,907 (115)	1,338	0,184	0,080	0,068	0,156	0,096
Largura	1,714 $\pm$ 10,650 (119)	1,756	0,082	0,080	0,061	-0,128	0,164

As ANOVAs para dois fatores (sexo e geração) relativas às duas medidas de assimetria flutuante (AF) (Tabela 3) indicaram que os níveis de AF do comprimento da asa diferiram apenas entre gerações ($F = 4,571$; $P = 0,035$). Machos parentais são mais assimétricos que os da geração F1 (Figura 10). Segundo as ANOVAs para dois fatores, não existem diferenças nos níveis de AF da largura e comprimento da asa entre os sexos e tratamentos (Tabela 4).

Tabela 3. Análise de variância (ANOVA para dois fatores: sexo e geração) relativa às flutuações na assimetria flutuante (AF) de medidas morfométricas do comprimento e largura da asa de *Zabrotes subfasciatus*.

ANOVA					
Fonte	SQ	GL	MQ	F	P
AF do comprimento					
Sexo	10,154	1	10,154	0,267	0,606
Geração	173,800	1	173,800	4,571	0,035
Sexo*geração	20,930	1	20,930	0,551	0,460
Erro	4220,022	11	38,018		
AF da largura					
Sexo	3,470	1	3,470	0,078	0,781
Geração	8,736	1	8,736	0,196	0,659
Sexo*geração	21,361	1	21,361	0,479	0,490
Erro	5132,854	115	44,634		

Tabela 4. Análise de variância (ANOVA para dois fatores: sexo e tratamento) relativa às flutuações na assimetria flutuante (AF) de medidas morfométricas do comprimento e largura da asa de *Zabrotes subfasciatus*.

ANOVA					
Fonte	SQ	GL	MQ	F	P
AF do comprimento					
Sexo	9,755	1	9,755	0,253	0,616
Tratamento	143,984	3	47,955	1,243	0,298
Sexo*tratamento	138,259	3	46,086	1,194	0,316
Erro	4131,011	107	38,608		
AF da largura					
Sexo	9,532	1	9,532	0,221	0,639
Tratamento	86,259	3	28,753	0,667	0,574
Sexo*tratamento	283,245	3	94,415	2,189	0,093
Erro	4787,947	111	43,135		

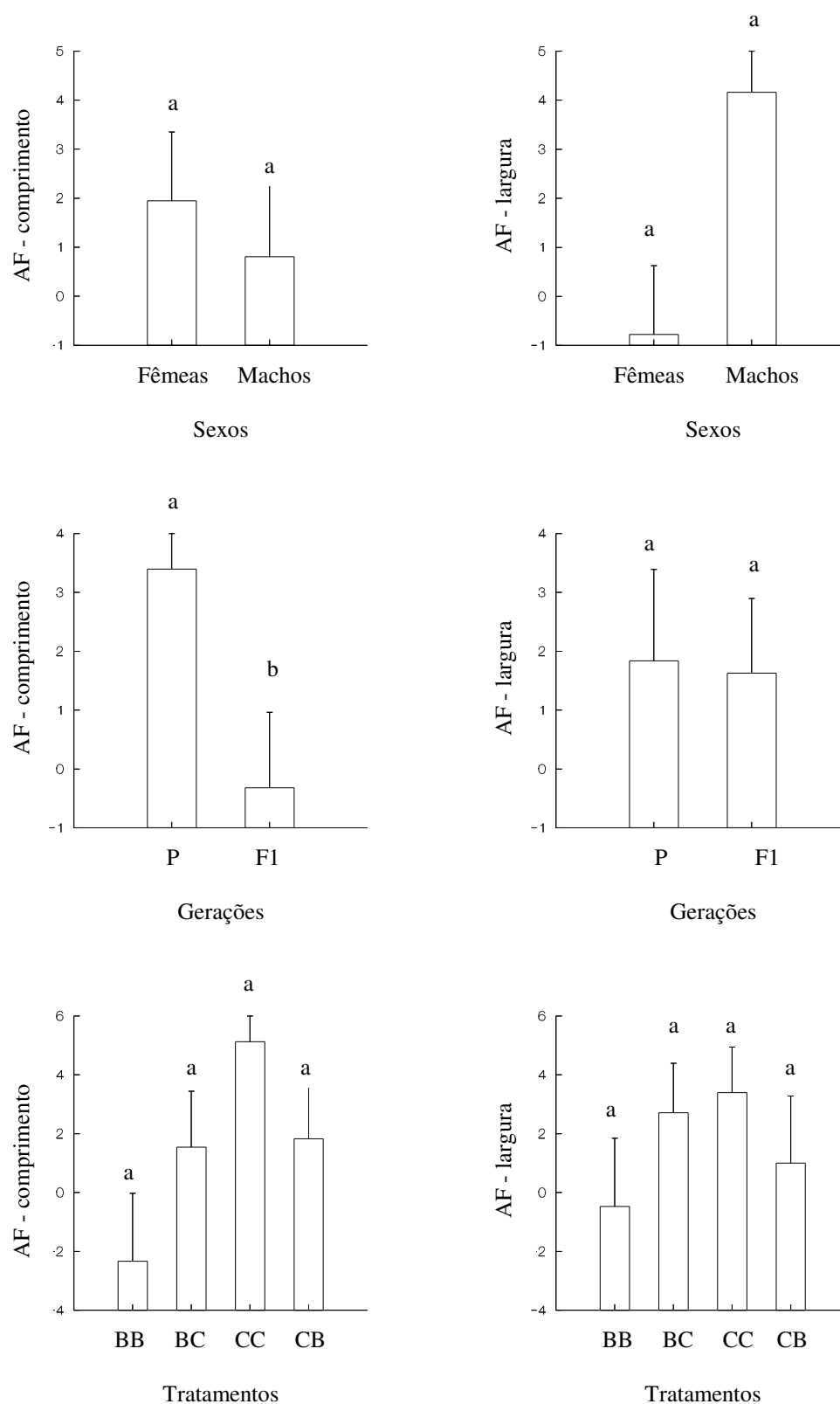


Figura 10. Assimetria flutuante (AF) dos caracteres medidos bilateralmente (comprimento e largura) em asa de *Zabrotes subfasciatus* de acordo com os diferentes sexos, gerações e condições de alimentação. Tratamentos com letras iguais não diferem significativamente a nível de 5% de erro segundo o teste Mann-Whitney (quando $n = 2$) e Kruskal-Wallis (quando $n > 2$).

Discussão

Houve mudanças fisiológicas nas populações de *Zabrotes subfasciatus* estudadas, associadas ao consumo de diferentes variedades de feijão.

A oviposição de fêmeas foi influenciada pela variedade de feijão oferecida, pois houve um aumento de cerca de 36% na deposição de ovos no feijão carioca em relação ao feijão branco. Joachim-Bravo & Zucoloto (1997) já haviam evidenciado que o uso de sementes para oviposição em *Zabrotes* é um processo complexo e dinâmico, no qual substâncias atrativas podem atuar sobre o comportamento de aceitação e escolha das fêmeas por determinadas sementes para postura de ovos. Dentre os fatores que podem influenciar o comportamento de oviposição de *Zabrotes* estão: a morfologia, qualidade nutricional, abundância do hospedeiro, locais livres de predadores e competição (Johnson & Kistler 1987, Janz & Nylin 1997, Barros & Zucoloto 1999, Bernays & Graham 1988, Siemens et al. 1991). Assim, compreende-se que fêmeas de *Zabrotes* podem utilizar estímulos visuais (cor, forma, tamanho) e químicos (nutrientes, substâncias atrativas, substâncias repelentes) na busca e discriminação do hospedeiro (Eisemann & Rice 1985, Mc Innis 1989, Oi & Mau 1989, Messina 1990).

Zabrotes subfasciatus utilizados neste experimento depositaram maior número de ovos na variedade de feijão na qual também foi observada maior proporção de emergência, o que pode ser considerado um comportamento adaptativo, visto que maximiza a sobrevivência dos descendentes. A maior proporção de emergência de larvas advindas de fêmeas da cultura-estoque com feijão carioca em relação à porcentagem de emergência da cultura-estoque com feijão branco sugere, portanto, que o feijão carioca é mais atrativo e/ou mais adequado nutricionalmente para o desenvolvimento de *Z. subfasciatus*. Estes resultados contradizem as afirmações de Teixeira & Zucoloto (2003), que consideraram o tamanho das sementes fator importante para a escolha de oviposição por Bruchidae, uma vez que as sementes do feijão branco são maiores que as sementes do feijão carioca.

No entanto, a escolha do sítio para oviposição pode também ser feita como consequência da atratibilidade da fêmea pela semente e não por causa do seu valor nutritivo para as larvas e, por isso, nem sempre o hospedeiro preferencial constitui-se naquele em que o inseto apresenta melhor performance (Thompson 1991). Jaenicke (1983), por exemplo, não encontrou correlação entre preferência e performance para

Drosophila tripunctata (Sturtevant 1942) (Diptera, Drosophilidae), mesmo não havendo variação na utilização de recursos entre populações em diversas localidades. No caso de Bruchidae, cujos imaturos ficam restritos ao grão escolhido até sua emergência como adultos, a ausência de correlação entre preferência e performance pode reduzir a aptidão de fêmeas (Southgate 1979; Dendy & Credland 1991).

Segundo Dowell (1990), a aceitação ou não de um hospedeiro potencial por um inseto é determinada somente após o contato de ambos, mas Pimbert & Pierre (1983) e Pimbert (1985a, b) afirmam que as fêmeas *Z. subfasciatus* necessitam do prévio contato com a semente para estimular a ovogênese. Isto pode explicar o fato de fêmeas que tiveram contato prévio com o feijão carioca, terem produzido maior número de ovos, mesmo sendo esta variedade grãos menores que os da variedade branco.

A razão sexual obtida dentre os emergentes não foi afetada pela mudança de hospedeiro, o que sugere ser este um caráter canalizado, não sujeito às influências ambientais. Características morfológicas que auxiliam os insetos a sobreviverem em seu hospedeiro são geralmente objetos da seleção estabilizadora e, por isso, tendem a apresentar menor variabilidade e maior herdabilidade (Kindlmann & Dixon 1992; Via & Shaw 1996).

A maior longevidade de fêmeas submetidas à uma variedade de feijão diferente da qual se originaram pode ser resultante de comportamento exploratório para adaptação a um novo hospedeiro para maximizar o número de descendentes e reduzir as possibilidades de extinção local (Prokopy et al. 1986, Prokopy & Papaj 1988).

A experiência prévia de *Z. subfasciatus* em determinada variedade de feijão não afetou seu comportamento de escolha de sítio para oviposição, pois fêmeas ovipositaram maior número de ovos nos grãos das variedades de feijão jalo e branco de modo independente das variedades nas quais se desenvolveram. A preferência pelas variedades jalo e branco pode ter sido decorrente do fato de terem ambas cor clara, o que dificulta a visualização de ovos por seu possível predador.

Não foi constatado, portanto, ocorrência do princípio de Hopkins, que postula que fêmeas preferem fazer postura em hospedeiros nos quais haviam se alimentado quando larvas. Isto implicaria, segundo Joachim-Bravo e colaboradores (2001), em uma “memória” passada da fase imatura para a fase adulta. Assim como este estudo, alguns autores não confirmaram o princípio de Hopkins para certos insetos estudados (Phillips 1977, Jaenicke 1983), enquanto outros afirmam que o princípio é válido se forem apresentados para escolha hospedeiros muito diferentes (Smith & Cornell 1979). Em

estudos com *Rhagoletis pomonella* (Walsh) (Glas & Wet 1983), *Ceratitis capitata* (Wied. 1824) (Diptera Tephritidae) e *Dacus tryoni* (Frogg.) (Diptera, Tephritidae) mostrou-se que a experiência prévia de oviposição com um fruto hospedeiro particular influencia a extensão com a qual os adultos aceitam ou rejeitam aquele ou outro tipo de fruto para a oviposição (Prokopy et al. 1982, Papaj & Prokopy 1986, Prokopy & Fletcher 1987). Segundo estudos com *Ceratitis capitata* (Diptera; Tephritidae), acredita-se que aspectos relacionados ao fruto/semente devem ser preponderantes para a escolha do hospedeiro sobre a experiência alimentar prévia da própria fêmea. Além disto, segundo Tabashnik (1981), além do condicionamento larval, outros dois mecanismos, podem causar variação individual na oviposição preferencial: o condicionamento do adulto (por meio da formulação da imagem de procura) e a variação genética (Jermy 1987).

As respostas morfológicas associadas ao consumo de diferentes variedades de feijão foram discretas. O tamanho dos adultos não diferiu entre os tratamentos, mas apenas entre gerações para machos de *Z. subfasciatus*, que são significativamente menores do que fêmeas. A maior suscetibilidade à variação de tamanho de machos em relação à fêmeas em insetos já foi registrada por Lomônaco e Prado (1994) em estudo da morfometria de *Musca domestica*.

Segundo Bryant & Turner (1978) e Baldwin & Bryant (1981), variações no tamanho estão intimamente ligadas à oferta de recursos alimentares e a fatores do clima. Isto pode explicar a manutenção dos índices de tamanho dos bruquídeos estudados associadas ao consumo das diferentes variedades de feijão, já que não houve variação da temperatura e a oferta alimentar também se manteve constante e suficiente ao longo do experimento, para todos os tratamentos. Assim, a baixa competição decorrente de adequada oferta de alimento nas condições experimentais poderia ter produzido machos maiores e indivíduos mais simétricos na geração F1. Como fêmeas não apresentaram tais variações e foram submetidas às mesmas condições ambientais que machos, pode-se supor que haja diferenças de gênero na habilidade do organismo em tamponar distúrbios ambientais ou qualquer outro problema durante seu desenvolvimento (Parsons 1990, Clarke et al. 1992, Markow 1995, Rowe et al. 1997). A ausência de significativa variação na AF dos caracteres analisados em fêmeas poderia também ser resultante do fato de que os distúrbios foram neutralizados com ajustes metabólicos capazes de garantir a estabilidade homeostática nos padrões de desenvolvimento (Lomônaco & Germanos 2001).

Há inúmeras dificuldades para se compreender os mecanismos que produzem alteração na simetria de diferentes organismos porque estes podem ser influenciados pela endogamia, heterozigosidade e recombinação, considerados fatores genômicos de perturbações, além das interferências ambientais de diversas naturezas e intensidades (Parsons 1992, Markow 1995, Santos 2001). Além disto, pouco ainda se sabe sobre as bases genéticas da estabilidade no desenvolvimento (Clarke 1995).

Os dados obtidos neste trabalho demonstram a existência de respostas plásticas fisiológicas e modificação morfológica em *Z. subfasciatus*. Assim, em lugar de ser considerada um fator que desacopla o fenótipo do genótipo, limitando o potencial para a evolução, a plasticidade fenotípica deve ser reconhecida como fator integrado da resposta evolutiva às variações no ambiente (Sterns 1989, Thompson 1991).

Conclusões

- *Zabrotes subfasciatus* é um generalista para consumo e oviposição em diferentes variedades de feijão e sua habilidade para utilizar distintos hospedeiros contribui para a sobrevivência da população e a torna menos sujeita à extinção.
- O princípio de Hopkins, que mostra a influência da experiência prévia na escolha de sítios para oviposição, não foi confirmado para esta espécie.
- As populações estudadas apresentaram respostas plásticas distintas a tratamentos similares, o que indica variações genéticas, fisiológicas e comportamentais na sua habilidade para a plasticidade.
- Machos e fêmeas possuem distintas habilidades para impedir a ocorrência de AF, o que evidencia a influência de fatores genômicos na determinação deste caráter.

Referências Bibliográficas

- Baldwin, F. T. & E. H. Bryant. 1981. Effect of size upon matting performance within geographic strains of the housefly, *Musca domestica* L. *Evolution* 35:1134-1141.
- Barros, H. C. H. & F. S. Zucoloto. 1999. Performance and host preference of *Ascia monuste* (Lepidoptera: Pieridae). *Journal of Insect Physiology* 45:7-14.
- Bernays, E. A. & M. Graham. 1988. On the evolution of host specificity in phytophagous arthropods. *Ecology* 9:285-288.
- Bryant, E. H. & C. R. Turner. 1978. Comparative morphometric adaptation of the housefly and face fly in the United States. *Evolution* 32:759-770.
- Clarke, G. M.; B. P. Oldroyd & P. Hunt. 1992. The genetic basis of developmental stability in *Apis mellifera*: Heterozygosity versus Genic Balance. *Evolution* 46:753-762.
- Clarke, G. M. 1995. Relationships between developmental stability and fitness: application for conservation biology. *Conserv. Biol.* 9:18-24.
- Credland, P. F. & J. Dendy. 1992. Comparison of seed consumption and the practical use of insect weight in determining effects of host seed on Mexican bean weevil, *Zabrotes subfasciatus* (Boh.). *Journal of Stored Products Research* 28:225-234.
- Del-Lama, M. A.; C. V. Gruber & I. C. Godóy. 2002. Heterozigosidade e assimetria do número de hêmulos em operárias adultas de *Apis mellifera* (Hymenoptera, Apidae). *Revista Brasileira de Entomologia* 46 (4):591-595.
- Dendy, J. & P. F. Credland. 1991. Development, fecundity and egg dispersion of *Zabrotes subfasciatus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 59:9-17.

- Dowell, R. 1990. Oviposition by *Aleurocanthus woglumi ashby* (Homoptera, Aleyrodidae) with leaf characteristics. *Pan-Pacific Entomology* 66 (3): 212-216.
- Eggert, A. K. & S. K. Sakaluk. 1994. Fluctuating asymmetry and variation in the size of courships food gifts in decorated crickets. *Amer. Nat.* 144: 708-716.
- Eisemann, C. H. & M. J. Rice. 1985. Oviposition behaviour of *Dacus tryoni*: the effects of some sugars and salts. *Ent. Exp. Appl.* 39: 61-71.
- Fox, C. W. & M. Tatar. 1994. Oviposition substrate affects adult mortality, independent of reproduction, in seed beetle *Callosobruchus maculatus*. *Ecological Entomology* 19:108-110.
- Haines, C. P. 1991. Insects and arachnids of tropical stored products: their biology and identification. 2^a edição. Kent, Natural Resources Institute, 246p.
- Jaenicke, J. 1983. Induction of host preference in *Drosophila melanogaster*. *Oecologia* 58: 320-325.
- Janz, N. & S. Nylin. 1997. The role of female search behaviour in determining host plant feeding insects: a test of information processing hypothesis. *Proceedings of the Royal Society of London* 264:701-707.
- Jermey, T. 1987. The role of experience in the host selection of phytophagous insects. In: Chapman, RF, Bernays, EA, and Stoffolano, JG (eds.) *Perspectives in chemoreception and behavior*. Springer, Berlin Heidelberg New York, pp143–158.
- Joachim-Bravo, L. S. & F. S. Zucoloto. 1997. Oviposition preference in *Ceratitis capitata* (Díptera, Tephritidae): influence of rearing diet. *Iheringia* 82: 133-140.
- Joachim-Bravo, I. S.; A. N. Guimarães & T. C. Magalhães. 2001. Influência de substâncias atrativas no comportamento alimentar e na preferência de oviposição de *Ceratitis capitata* (Diptera, Tephritidae). *Sitientibus Série Ciências Biológicas* 1 (1): 60-65.

- Johnson, C. & R. A. Kistler. 1987. Nutritional ecology of bruchid beetles. In: Slansky Jr., F. Rodrigues, J. G. (Eds.), Nutritional Ecology of Insects, Mites, Spiders and Related Invertebrates. John Wiley, New York, pp.259-276.
- Kindlmann, P. & F. G. Dixon. 1992. Optimum body size: effects of food quality and temperature, when reproductive growth rate is restricted, with examples from aphids. *J. Evol. Biol.* 5: 677-690.
- Koehn, R. K. & B. L. Bayne. 1989. Towards a physiological and genetical understanding of the energetics of the stress response. *Biological Journal of the Linnean Society* 37: 157-171.
- Lerner, I. M. 1954. Genetic Homeostasis. London, Oliver and Boyd, 154p.
- Lomônaco, C. & A. P. Prado. 1994. Morfometria de *Musca domestica* L. de granjas de galinhas poedeiras. *An. Soc. Entomol. Brasil* 23(2):171-178.
- Lomônaco, C. & E. Germanos. 2001. Variações fenotípicas em *Musca domestica* L. (Diptera: Muscidae) em resposta à competição larval por alimento. *Neotrop. Entomol.* 30: 223-231.
- Manly, B. F. J. 1994. Multivariate statistical methods. London. Chapman & Hall, 215p.
- Markow, T. A. 1995. Evolutionary ecology and developmental instability. *Annu. Rev. Entomol.* 40:105-120.
- McInnis, D. O. 1989. Artificial oviposition sphere for Mediterranean fruit flies (Diptera, Tephritidae) in field cages. *J. Econ. Entomol.* 82 (5): 1382-1385.
- Meik, J. & P. Dobie. 1986. The ability of *Zabrotes subfasciatus* Boh. (Coleoptera, Bruchidae) to attack cowpeas. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 42:151-158.

- Messina, F. J. 1990. Components of host choice by two *Rhagoletis* species (Diptera, Tephritidae) in Utah. J. Kansas Ent. Soc. 63 (1): 80-87.
- Oi, D. H. & R. F. L. Mau. 1989. Relationship of fruit ripeness to infestation in "Sharwill" avocados by the Mediterranean fruit fly and oriental fruit fly (Diptera, Tephritidae). J. Econ. Entomol. 82 (2): 556-560.
- Palmer, A. R. & C. Strobeck. 1986. Fluctuating asymmetry: measurements, analysis, patterns. Annual Review of Ecology and Systematics 17: 391-421.
- Palmer, A. R. & C. Strobeck. 1992. Fluctuating asymmetry as a measure of developmental stability: implications of non-normal distributions and power of statistical tests. Acta Zool. Fenn. 191:57-72.
- Papaj, D. R. & R. J. Prokopy. 1986. Phytochemical basis of learning in *Rhagoletis pomonella* and other herbivorous insects. J. Chemical Ecology 12 (5): 1125-1143.
- Parsons, P. A. 1990. Fluctuating asymmetry: an epigenetic measure of stress. Biol. Rev. 65: 131-145.
- Parsons, P. A. 1992. Fluctuating asymmetry: a biological monitor of environmental and genomic stress. Heredity 68:361-364.
- Perfectti, F. & J. P. Camacho. 1999. Analysis of genotypic differences in developmental stability in *Annona cherimola*. Evolution 53: 1396-1405.
- Pereira, C. D. & C. Lomônaco. 2001. Plasticidade Fisiológica e Comportamental de *Brevicoryne brassicae* (L.) (Hemiptera, aphididae) em Duas Variedades de *Brassica oleraceae* L. Neotropical Entomology 30: 29-35.
- Phillips, W. M. 1977. Modification of feeding preference in the flea-beetle, *H. lythri*. Ent. Exp. Appl. 21 : 71-80.

- Pimbert, M. P. & D. Pierre. 1983. Ecophysiological aspects of bruchid reproduction. The influence of pod maturity and seeds of *Phaseolus vulgaris* and the influence of insemination on the reproductive activity of *Zabrotes subfasciatus*. Ecological Entomology 8: 87-94.
- Pimbert, M. 1985a. A model of host plant change of *Zabrotes subfasciatus* Boh. (Coleoptera, Bruchidae) in a traditional bean cropping system in Costa Rica. Biological Agriculture & Horticulture 3: 39-54.
- Pimbert, M. 1985b. Comparaison du comportement de ponte de *Zabrotes subfasciatus* Boh. (Col., Bruchidae) en présence de gousses ou de graines de *Phaseolus vulgaris* L. Biology of Behaviour 10 : 309-319.
- Prokopy, R. J. & B. S. Fletcher. 1987. The role of adult learning in the acceptance of host fruit for egg-laying by the Queensland fruit fly, *Dacus tryoni*. Ent. Exp. Appl. 45:259-263.
- Prokopy, R. J. & D. R. Papaj. 1988. Learning of apple fruit biotypes by apple maggot flies. J. Insect Behaviour 1 (1): 67-74.
- Prokopy, R. J.; A. L. Averill ; S. S. Cooley & C. A. Roitberg. 1982. Associative learning in egg-laying site selection by apple maggot flies. Science 218: 76-77.
- Prokopy, R. J.; D. R. Papaj; S. S. Cooley & C. Kallet. 1986. On the nature of learning in oviposition site acceptance by apple maggot flies. Anim. Behav. 34: 98-107.
- Rowe, L.; R. R. Repasky & A. R. Palmer. 1997. Size-dependent asymmetry: fluctuating asymmetry versus antisymmetry and its relevance to condition dependent signaling. Evolution 51: 1401-1408.
- Santos, M. 2001. Fluctuating asymmetry is nongenetically related to mating success in *Drosophila buzzatii*. Evolution 55:2248-2256.

- Scheiner, S. M. 1993. Genetics and evolution of phenotypic plasticity in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 24: 35-68.
- Siemens, D. H., C. D. Johnson & R. L. Woodman. 1991. Determinants of host range in bruchid beetles. *Ecology* 72: 1560-1566.
- Silva, J. J.; J. Mendes & C. Lomônaco. 2004. Developmental Stress by Diflubenzuron in *Haematobia irritans* (L.) (Diptera, Muscidae). *Neotropical Entomology* 33 (2): 249-253.
- Smith, M. A. & H. U. Cornell. 1979. Hopkins host-selection in *Nasonia vitripennis* and its implications for sympatric speciation. *Anim. Behav.* 27: 365-370.
- Southgate, B. J. 1979. Biology of Bruchidae. *Annual Review of Entomology* 24:449-473.
- Sterns, S. C. 1989. The evolutionary significance of phenotypic plasticity. *Bioscience* 39:436-445.
- Swaddle, J. P., M. S. Whitter & I. C. Cuthill. 1994. The analysis of fluctuating asymmetry. *Anim. Behav.* 34:255-264.
- SYSTAT. 1992. Systat for Windows: statistics. Version 5th ed., SYSTAT, Evaston, III.
- Tabashnik, B. E.; H. Wheelock; J. D. Rainbolt & W. B. Watt. 1981. Individual variation in oviposition preference in the butterfly *Colias eurytheme*. *Oecologia* 50 (2): 225-230.
- Teixeira, I. R. V. & F. S. Zucoloto. 2003. Seed suitability and oviposition behaviour of wild and selected populations of *Zabrotes subfasciatus* (Boheman) (Coleoptera, Bruchidae) on different hosts. *Journal of Stored Products Research* 39:131-140.

Thompson, J. D. 1991. Phenotypic plasticity as a component of evolutionary chance. *Trends Ecol. Evol.* 6: 246-249.

Via, S. & A. J. Shaw. 1996. Short-term evolution in the size and shape of pea aphids. *Evolution* 50: 163-173.

Woods, R. E., M. J. Hercus, A. A. Hoffmann. 1998. Estimating the heritability of fluctuating asymmetry in field *Drosophila*. *Evolution* 52:816-824.

Zar, J. H. 1984. Biostatistical analysis. New Jersey, Prentice Hall, 718p.