

SHARRINE OMARI DOMINGUES DE OLIVEIRA

**COMPETIÇÃO LARVAL NO CARUNCHO-PEQUENO-DO-FEIJÃO**  
***Zabrotes subfasciatus* (COLEOPTERA:CHRYSOMELIDAE:BRUCHINAE).**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Entomologia, para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

VIÇOSA  
MINAS GERAIS – BRASIL  
2012

**Ficha catalográfica preparada pela Seção de Catalogação e  
Classificação da Biblioteca Central da UFV**

T

O48c  
2012

Oliveira, Sharrine Omari Domingues de, 1983-  
Competição larval no caruncho-pequeno-do-feijão  
*Zabrotes subfasciatus* (COLEOPTERA:  
CHRYSOMELIDAE: BRUCHINAE) / Sharrine Omari  
Domingues de Oliveira. – Viçosa, MG, 2012.  
viii, 44f. : il. (algumas col.) ; 29cm.

Orientador: Raul Narciso Carvalho Guedes.  
Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Viçosa.  
Referências bibliográficas: f. 32-44

1. *Zabrotes subfasciatus*. 2. Competição (Biologia) - Larva.  
3. Feijão - Doenças e pragas. 4. Grãos - Doenças e pragas.  
I. Universidade Federal de Viçosa. II. Título.

CDD 22. ed. 595.76

SHARRINE OMARI DOMINGUES DE OLIVEIRA

**COMPETIÇÃO LARVAL NO CARUNCHO-PEQUENO-DO-FEIJÃO  
*Zabrotes subfasciatus* (COLEOPTERA:CHRYSOMELIDAE:BRUCHINAE).**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Entomologia, para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

APROVADA: 04 de Junho de 2012

---

Eugênio Eduardo de Oliveira

---

Nelsa Maria Pinho Guedes  
(Coorientadora)

---

Raul Narciso Carvalho Guedes  
(Orientador)

Aos meus pais, Troas Augusto e Solange Omari (*in memorian*), pela base  
sólida com que me educaram;  
À minha irmã, Maylla Omari, pelo apoio;  
Ao Pedro Henrique, meu amor;  
Aos amigos do Laboratório de Ecotoxicologia;  
Aos amigos da Entomologia, pelos ensinamentos, apoio e companheirismo  
em todos os momentos.  
Dedico.

## AGRADECIMENTOS

Primeiramente ao Nosso Senhor, por me conceder a dádiva da vida, força e perseverança para seguir a jornada.

A Universidade Federal de Viçosa, ao Programa de Pós-Graduação em Entomologia e à concessão da bolsa pela Capes, que permitiu a realização deste projeto e a obtenção do título de mestre.

Ao Professor Raul Narciso C. Guedes, responsável pelo Laboratório de Ecotoxicologia e meu orientador, que me acolheu entre seus estudantes e sempre se mostrou disponível para constantes ensinamentos e conselhos. Agradeço pela confiança depositada em mim para executar todos os experimentos. Pela sua paciência e tempo durante todas as conversas que tanto me ajudaram e me direcionaram a um bom caminho, tanto profissional como pessoal.

A Nelsa Guedes, pela constante presença, ensinamentos e disponibilidade na execução deste projeto.

A Cristina Schetino, pela amizade, confiança e estímulo.

Ao Miguel Michereff Filho, pelo constante apoio e confiança no meu trabalho.

Aos amigos que conquistei no Laboratório de Ecotoxicologia, Hipólito, Ronnie, Alberto e Hudson pelos momentos de alegria compartilhados, pelo apoio e conforto nos momentos mais difíceis, pela paciência e ensinamentos.

Aos estagiários do Laboratório de Ecotoxicologia, Antônio, Davi, Danúbia, e em especial a Alice, Juliana e Linamara, pelo apoio e dedicação na execução deste projeto.

Ao estagiário *Sênior* Conrado R. Denadai, pela amizade e companheirismo, pelo constante apoio e pela impressionante dedicação e todos os finais de semana abdicados durante a execução deste projeto.

Ao meu pai, pelo apoio incondicional e presença constante em todos os aspectos. Pelo incentivo à conquista deste sonho.

Ao Pedro Henrique, pelo estímulo, apoio e carinho.

Aos meus amigos, Aline Maciel, Paulo Henrique Camargo e Diana P. Landin, pelo apoio e amizade.

Aos amigos Wagner F. Barbosa, Karina Mallqui, Katherine G. Pérez e Renata Fernandes, pela amizade, atenção, carinho e apoio no dia-a-dia.

A todos os amigos e companheiros que, de uma forma ou outra, fizeram parte desta trajetória, fizeram a diferença e me permitiram chegar ao final desta jornada. Muito obrigada.

## BIOGRAFIA

Sharrine Omari Domingues de Oliveira é filha de Troas Augusto Domingues de Oliveira e Solange Omari de Oliveira. Nascida em 14 de Julho de 1983, na cidade de Florianópolis, Santa Catarina, Brasil.

No ano de 2004 ingressou na Universidade de Brasília, no curso de Química. Em 2006 ingressou na referida Universidade, no curso de Agronomia, formando-se no ano de 2010. Durante este período, foi bolsista de iniciação científica na EMBRAPA Recursos Genéticos e Biotecnologia (CENARGEN) e EMBRAPA Hortaliças, com participação ativa do projeto: “Desenvolvimento de micoinseticida a base de *Beauveria bassiana* para controle do moleque da bananeira.”

No ano de 2010 ingressou como bolsista da Capes no curso de mestrado do Programa de Pós-graduação em Entomologia da Universidade Federal de Viçosa, sob orientação do Dr. Raul Narciso Carvalho Guedes.

## SUMÁRIO

	Página
RESUMO.....	vii
ABSTRACT.....	viii
1. INTRODUÇÃO.....	1
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	4
2.1 Condições experimentais.....	4
2.2 Avaliação do comportamento de competição larval.....	5
2.3 Avaliação do desempenho reprodutivo.....	5
2.4 Análise estatística.....	6
3. RESULTADOS.....	8
3.1 Sobrevivência larval.....	8
3.2 Tempo de desenvolvimento larval e proporção de fêmeas.....	10
3.3 Massa de fêmeas e machos.....	11
3.4 Curvas de competição larval.....	12
3.5 Fecundidade e longevidade da fêmea.....	16
3.6 Desempenho da progênie.....	17
3.7 Comportamento larval no interior do grão.....	19
4. DISCUSSÃO.....	24
5. CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	31
6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	32

## RESUMO

OLIVEIRA, Sharrine Omari Domingues de, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, junho de 2012. **Competição larval no caruncho-pequeno-do-feijão *Zabrotes subfasciatus* (COLEOPTERA: CHRYSOMELIDAE: BRUCHINAE)**. Orientador: Raul Narciso Carvalho Guedes. Coorientadora: Nelsa Maria Pinho Guedes.

Estratégias de competição intraespecífica podem ser consideradas como acomodativas, na qual há uma coexistência e acomodação entre competidores, ou como ativa ou por disputa, onde apenas um indivíduo assegura para si o recurso necessário para sua sobrevivência e reprodução e os demais morrem. Apesar da importância da competição em estratégias de história de vida e comportamental, nenhum estudo foi realizado em *Zabrotes subfasciatus*. Tendo em vista sua importância como praga de feijão armazenado, o presente trabalho objetivou avaliar o comportamento de competição larval em *Z. subfasciatus*, assim como os efeitos populacionais da estratégia de competição larval quando em duas variedades distintas de feijão. Além dos resultados quantitativos de competição larval, os quais normalmente são usados para reconhecer a estratégia de competição prevalecente, como a taxa de sobrevivência, tempo de desenvolvimento larval, proporção de fêmeas, massa de machos e fêmeas, biomassa total, longevidade e fecundidade de fêmeas, e massa da progênie; a competição larval foi observada diretamente através de equipamento de raios-X digital de alta resolução. A análise das imagens possibilitou observar todas as fases do desenvolvimento, desde a larva até o adulto, e a formação das galerias durante o período larval, evidenciando a movimentação e o posterior posicionamento dos indivíduos nas laterais do grão. Este padrão de comportamento torna inquestionável o comportamento de competição acomodativo de *Z. subfasciatus*.

## ABSTRACT

OLIVEIRA, Sharrine Omari Domingues de, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, June, 2012. **Larval competition in Mexican bean weevil *Zabrotes subfasciatus* (COLEOPTERA:CHRYSOMELIDAE:BRUCHINAE)**. Advisor: Raul Narciso Carvalho Guedes. Co-advisor: Nelsa Maria Pinho Guedes.

Strategies of intraspecific competition among individuals can be considered as accommodative, in which there is coexistence and accommodation between competitors, or as confrontation where only one individual secures for itself the necessary resource for their survival and reproduction and the others die. Despite the importance of competition in life history strategies and behavior, there was any study conducted in *Zabrotes subfasciatus*. Given its importance as a pest of stored beans, this study aimed to evaluate the behavior of larval competition in *Z. subfasciatus*, as well as the population effects when larval competition in two distinct varieties of beans. In addition to the quantitative results of larval competition, which are commonly used to recognize the prevailing competition strategy, as the survival rate, larval developmental time, the proportion of females, males and females mass, total biomass, longevity and fecundity of females and mass of progeny; larval competition was observed directly by X-ray equipment digital high resolution. Image analysis allowed observing all stages of development from larva to adult, and the formation of the galleries during the larval period, showing the movement and the subsequent placement of individuals on the sides of the grain. This pattern of behavior becomes unquestionable the competition accommodative behavior of *Z. subfasciatus*.

## 1. INTRODUÇÃO

A competição por recursos limitados tem sido amplamente reconhecida como um importante processo, responsável tanto pela seleção natural quanto pela regulação do tamanho populacional (Nicholson, 1954; de Wit, 1960; MacArthur & Wilson, 1967). Conceitualmente, a competição por recursos pode ocorrer na forma de exploração ou interferência (Birch, 1954).

Competição por exploração ocorre quando um animal utiliza um recurso comum sem perceber a presença de outro, caracterizando-se como uma ação independente de todos os animais envolvidos (de Jong, 1976). A competição por interferência pode ocorrer na forma direta ou indireta. A interferência direta ocorre sempre que um animal impede ou tenta impedir o outro animal de utilizar o recurso em questão. Interferência indireta ocorre quando um histórico de utilização de um determinado recurso no passado influencia a utilização do recurso no presente (de Jong, 1976).

Estratégias de competição intraespecíficas por disputa ou acomodativa, originalmente definido por Nicholson (1954), referem-se à forma de utilização do recurso, que podem ocorrer através do mecanismo de interferência ou de exploração, independentemente.

Na competição ativa ou por disputa, o animal tenta assegurar para si o máximo de recursos necessários para sua sobrevivência e reprodução onde há apenas um vencedor (de Jong, 1976). A competição por acomodação ocorre quando o animal partilha o recurso disponível com os coespecíficos. Neste caso existirão indivíduos conseguindo o máximo, o mínimo ou até mesmo nenhum recurso necessário para a sua sobrevivência (de Jong, 1976). De forma geral, competidores por acomodação possuem igual acesso ao recurso limitado (Nicholson 1954, Łomnicki 1988, Guedes *et al.* 2007), ocorrendo uma adequação de todos os organismos envolvidos e permitindo o aumento no número de sobreviventes. Consequentemente é esperada uma redução no ganho de recursos individuais e, assim, na massa dos adultos na emergência e na fecundidade. Estes resultados são distintos dos observados em competição ativa ou disputa (Miller, 1967; Smith & Lessells, 1985; Credland *et al.*, 1986; Giga & Smith 1991; Lale & Vidal 2001).

A competição por recursos limitados se torna particularmente importante em insetos granívoros devido ao fato destes, na fase imatura, passarem a vida dentro de um único grão. Este é um exemplo de um sistema fechado, no qual o indivíduo é incapaz de evitar a competição com os coespecíficos, já que vários ovos são depositados e eclodidos no mesmo grão (Smith 1990, 1991; Colegrave 1994).

*Zabrotes subfasciatus* (Bohemann, 1833) (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae) (Mazzonetto & Vendramim, 2002), vulgarmente conhecido como caruncho-pequeno-do-feijão, é praga de grande importância econômica e social, uma vez que seu principal hospedeiro é o feijão (*Phaseolus vulgaris*), uma das principais fontes de proteína na América Latina e África (Minney *et al.*, 1990). As fêmeas de *Z. subfasciatus* ovipositam na superfície das sementes após a deiscência das vagens ou quando ainda estão dentro das mesmas, através de perfurações realizadas por outros insetos-praga (Credland & Dendy, 1992). Após a emergência, as larvas penetram em um único grão, construindo galerias de um lado a outro e destruindo o cotilédone (Southgate 1979; Credland & Dendy 1992). Desta forma, as fêmeas se tornam responsáveis pela correta determinação da qualidade e quantidade de alimento para sua prole (Dendy & Credland, 1991), o que pode afetar o desempenho reprodutivo do adulto (e.g. Credland, Dick & Wright 1986; Grether, Hudon & Millie 1999; McGraw *et al.* 2002), uma vez que esta espécie não se alimenta na fase adulta (Carvalho & Rosseto, 1968; Abate & Ampofo, 1996; Teixeira & Zucoloto, 2003). Nesse contexto, a competição larval se insere como um fator potencialmente limitante frente à disponibilidade de recurso ao indivíduo.

As consequências da relação entre competição larval e desempenho reprodutivo (Vamosi, 2005) são as possíveis alterações nas taxas de crescimento e estabilidade populacional (Smith & Lessells, 1985), o que demonstra uma íntima relação entre ecologia, comportamento e estratégias de história de vida de uma determinada espécie (Smith & Lessells, 1985; Godfray, 1987; Łomnicki, 1988; Ives, 1989; Guedes *et al.*, 2007; Mano & Toquenaga, 2007).

Devido à relação ecologia *versus* comportamento de competição, vários estudos utilizam resultados populacionais, como: a relação entre

número inicial de indivíduos pelo número indivíduos emergentes, densidade inicial de ovos por grão, taxa de respiração e de alimentação, massa corporal e desempenho reprodutivo do adulto para determinar estratégias de competição. (Varley *et al.*, 1973; Bellows, 1982; Credland & Dick, 1987; Daniel & Smith, 1994; Guedes *et al.* 2003, 2007, 2010). Porém, a distinção entre processo de comportamento de competição e resultados populacionais da competição é de vital importância (Smith & Lessells, 1985; Smith, 1990; Guedes *et al.*, 2007), pois o comportamento de competição resulta de um processo intrínseco de seleção, enquanto que o seu resultado populacional também depende da quantidade de recurso exigido pelo organismo em relação a sua disponibilidade (Smith & Lessells, 1985). Resultados populacionais geralmente relacionados a um tipo de competição específico podem esconder a verdadeira estratégia de competição. Altas taxas metabólicas são frequentemente relacionadas à competição ativa ou por disputa. Porém, *Callosobruchus maculatus* (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae), por exemplo, apresenta elevada taxa metabólica, característica de competição por disputa. Porém, foi observada a capacidade de construir câmaras de proteção, que podem minimizar os efeitos de interferência e favorecer o igual acesso de alimento aos competidores, caracterizando-se como competição por acomodação (Guedes *et al.*, 2007).

O sucesso reprodutivo em diferentes hospedeiros do caruncho-pequeno-do-feijão (Meik & Dobie, 1986) pode ser explicado pela capacidade de um organismo, com um fenótipo pré-determinado, reagir ou resistir a fatores ambientais adversos (Palmer & Strobeck, 1986). Essa capacidade é denominada homeostase do desenvolvimento (Lerner, 1954) e opera por meio da canalização ou de diversos outros mecanismos que assegurem a estabilidade do desenvolvimento (Del Lama *et al.*, 2002).

Nesse contexto, pode ser mais vantajoso para o organismo possuir um elevado potencial plástico na expressão fenotípica de suas características (Koehn & Bayne, 1989), onde o indivíduo com fenótipo pré-determinado apresenta a capacidade de alterar sua morfologia, fisiologia e comportamento em resposta às condições ambientais, sem que mudanças genéticas sejam necessárias (Scheiner, 1993; Marteleto *et al.*, 2009).

Diante desta situação e da importância do caruncho-pequeno-do-feijão em nosso país, o presente trabalho teve como objetivo estudar o processo de competição larval em *Z. subfasciatus* através de imagens obtidas pelo aparelho de raio-x, assim como, avaliar os resultados populacionais relacionados à redução da disponibilidade de alimento em função do aumento da densidade de larvas, em dois tipos de feijão (*Phaseolus vulgaris*) com tamanhos distintos, pois esta característica pode potencialmente alterar o processo comportamental e/ou o resultado da competição que caracteriza a estratégia de competição da espécie.

## **2. MATERIAIS E MÉTODOS**

### **2.1. Condições experimentais**

Todos os experimentos foram realizados sob condições controladas de temperatura ( $26 \pm 2^{\circ}\text{C}$ ), umidade relativa ( $56 \pm 5\%$ ) e fotoperíodo (12 horas). Os insetos utilizados foram provenientes do laboratório de Manejo Integrado de Pragas da Universidade Federal de Viçosa / MG. A criação dos insetos foi estabelecida em dois tipos de feijão, vermelho e manteigão. O primeiro possui grãos de tamanho médio e o segundo possui o dobro do tamanho do grão do feijão vermelho. A razão da utilização de grãos de feijão com tamanhos diferentes deve-se a Marteleto (2009), que observou a existência de plasticidade morfológica e fisiológica em *Z. subfasciatus*, o que pode constituir ferramenta adaptativa importante para a manutenção do seu hábito generalista no que se refere ao consumo e na oviposição em diferentes variedades de feijão. Esse experimento teve como objetivo avaliar a competição larval em dois tipos de grãos diferentes em tamanho e sua possível consequência na reprodução. Os estudos tiveram início após duas gerações do inseto em cada tipo de grão a ser testado (i.e. vermelho e manteigão).

## **2.2. Avaliação do comportamento de competição larval**

Casais adultos de *Z. subfasciatus* foram colocados em contato com diferentes densidades de feijão *P. vulgaris* (vermelho e manteigão) para acasalamento e posterior oviposição. Grãos com ovos de mesma idade e densidade foram selecionados e colocados em microplacas com 24 células (2,5 cm de diâmetro) para a observação do tempo de desenvolvimento (do ovo até o adulto) e do comportamento de competição larval dentro de cada grão.

A densidade de ovos/grão variou de 1 a 14 ovos para grãos de feijão vermelho e de 1 a 22 ovos para feijão manteigão. Após a eclosão dos ovos, o número de larvas emergidas, a competição larval e o número de adultos emergidos foram registrados. A observação do comportamento larval até a emergência do adulto foi feita utilizando um equipamento de raio-X digital (MX-20) acoplado a uma câmera, também digital, de 14-bit (Faxitron X-Ray Corp., Wheeling, IL, U.S.A.). Após a emergência das larvas, foram observados grãos contendo de 1 a 9 larvas/grão e de 1 a 13 larvas/grão (em grãos de feijão vermelho e manteigão, respectivamente), o número de repetições foi inversamente proporcional à densidade larval, variando de uma a 30 repetições devido à dificuldade de se obter alta densidade de larvas por grão.

Através das imagens de raio-x pôde-se determinar o número de larvas emergidas em função do número de ovos, a porcentagem de sobrevivência, calculada através do número de adultos emergidos em função do número de larvas emergidas e o tempo de desenvolvimento larval.

## **2.3. Avaliação do desempenho reprodutivo**

Após a emergência, os adultos foram pesados em microbalança (Mettler Toledo, X53DU) e sexados. Pequenas manchas de coloração parda no élitro de fêmeas e seu tamanho, quase o dobro do tamanho do macho, foram parâmetros utilizados na diferenciação de fêmeas e machos (Ferreira, 1960; Dendy & Credland, 1991; Romero & Johnson, 2000).

A partir de uma hora após a emergência, machos e fêmeas de *Z. subfasciatus* começaram a cópula e a oviposição teve início 2 horas após o acasalamento. O acasalamento ocorreu entre pares de adultos provenientes da mesma densidade larval por grão, em placas de Petri (8,5 cm de diâmetro) contendo 50 grãos de feijão vermelho e 25 grãos do feijão manteigão, como substrato para oviposição. Após 24 horas, o macho foi retirado e a fêmea avaliada até a sua morte. Parâmetros como razão sexual, massa corporal e biomassa (mg/grão), fecundidade e longevidade das fêmeas adultas foram avaliados, tanto para adultos emergidos de grãos de feijão vermelho, quanto no feijão manteigão.

Durante a avaliação das fêmeas, os grãos que continham ovos foram acondicionados em microplacas até a emergência da progênie em sala climatizada. Quando da emergência, machos e fêmeas foram pesados em microbalança, determinando-se, assim, o ganho de massa dos indivíduos da segunda geração, a qual não sofreu intensa competição.

#### **2.4. Análise estatística**

Os dados obtidos de sobrevivência (densidade de ovo x larvas emergidas/grão e densidade de larvas emergidas/grão x emergência de adultos), tempo de desenvolvimento, massa de fêmeas e machos, proporção de fêmeas ( $n^{\circ}$  total de fêmeas/total de insetos), longevidade, fecundidade e massa da progênie (machos e fêmeas) foram submetidos a análises de covariância utilizando procedimento PROC GLM (SAS institute, 2002). A densidade de ovos e a densidade larval (larvas emergidas e larvas sobreviventes) foram utilizadas como variáveis independentes. Em seguida, foram estabelecidas análises de regressão complementares ( $P < 0,05$ ), utilizando o procedimento de ajustes de curvas do programa TableCurve 2D (SPSS, 2000), quando conveniente. A biomassa (massa total/grão) de fêmeas e machos ( $y$ ) em função da densidade larval sobrevivente ( $x$ ) foi analisada apenas por regressão para feijão do tipo vermelho e manteigão.

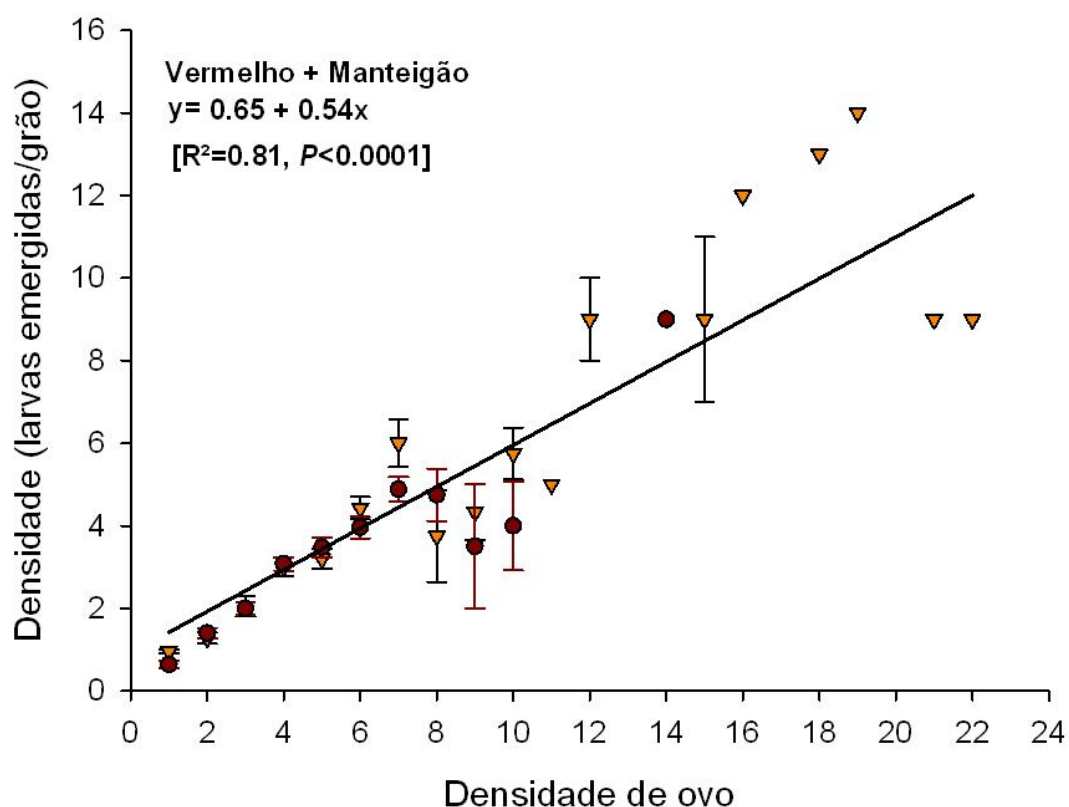
A sobrevivência (%) e a massa de adultos na emergência refletem resultados de competição. Os resultados de fecundidade e longevidade

estão relacionados à massa corporal e, portanto, devem ser incluídas na avaliação do desempenho dos indivíduos (Smith & Lessells, 1985; Credland *et al.*, 1986; Messina, 1991). Os resultados observados na massa corporal da progênie permitem observar os efeitos da competição sofrida pela geração parental, uma vez que a progênie não foi submetida à competição durante o período de desenvolvimento larval.

### 3. RESULTADOS

#### 3.1. Sobrevivência larval

O número total de ovos depositados na superfície do grão (Fig.1) afetou significativamente a densidade de larvas emergidas por grão ( $P < 0,0001$ ,  $F = 63,25$ ), não havendo efeito significativo do tipo de grão e nem da interação entre grão e densidade ( $P > 0,05$ ,  $F = 1,87$ ). Assim, observa-se que quanto maior a densidade de ovos no grão, maior o número de larvas emergidas. A perda de ovos viáveis se mantém praticamente constante, mesmo em elevadas densidades.



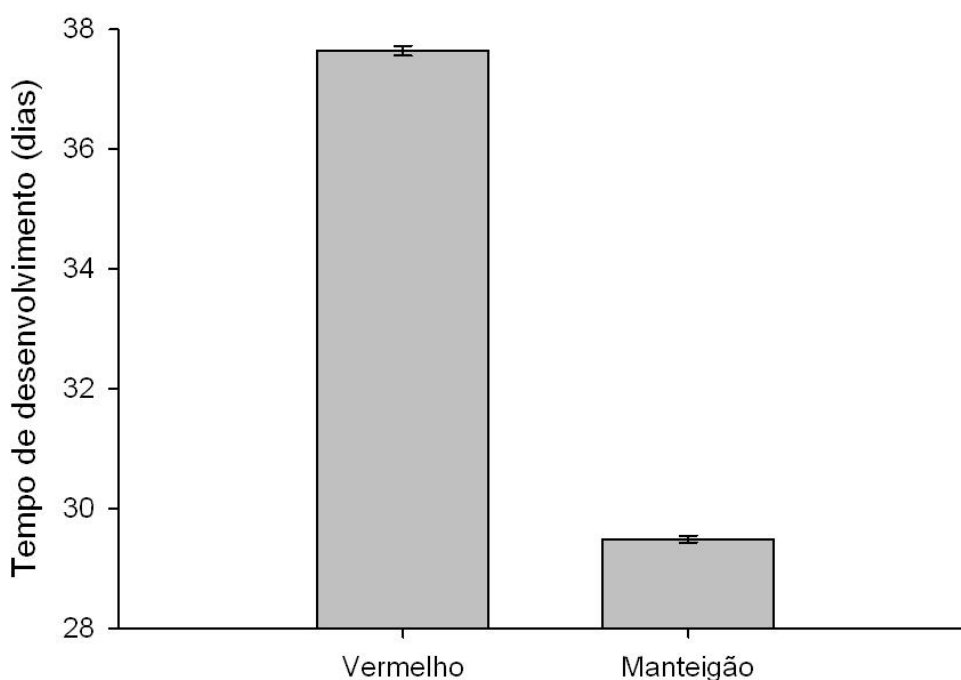
**Figura 1:** Densidade de ovos em função da densidade de larvas emergidas. Dados referentes ao feijão vermelho são representados por círculos, e do feijão manteigão por triângulos (Média  $\pm$  erro padrão).

A sobrevivência larval (%) não foi afetada significativamente pela densidade de larvas no grão ( $P > 0,05$ ;  $F = 0,80$ ;  $n = 323$ ). Além disto, a elevada taxa de sobrevivência,  $93,4 \pm 1,67\%$  (média  $\pm$  erro padrão), evidencia a

capacidade dos indivíduos se acomodarem e partilharem o alimento necessário para o seu desenvolvimento e reprodução.

### 3.2. Tempo de desenvolvimento larval e proporção de fêmeas

A análise de covariância indica que há influência do tipo de grão no tempo de desenvolvimento das larvas ( $P < 0,0001$ ;  $F = 2826,77$ ), com médias de  $37,65 \pm 0,08$  e de  $29,5 \pm 0,06$  dias para indivíduos desenvolvidos em feijão vermelho e manteigão, respectivamente. O maior tempo de desenvolvimento das larvas em feijão vermelho pode refletir um comportamento de competição, uma vez que estes grãos são menores, forçando a proximidade dos indivíduos e intensificando possíveis efeitos de interferência, entre outros fatores. Não houve influência da densidade larval ( $P > 0,05$ ;  $F = 0,62$ ; para feijão do tipo vermelho, e para feijão do tipo manteigão) ou da interação entre tipo de grão e densidade larval ( $P > 0,05$ ;  $F = 1,62$ ). As médias do tempo de desenvolvimento larval em grão do tipo vermelho e manteigão podem ser observadas no gráfico da figura 2.

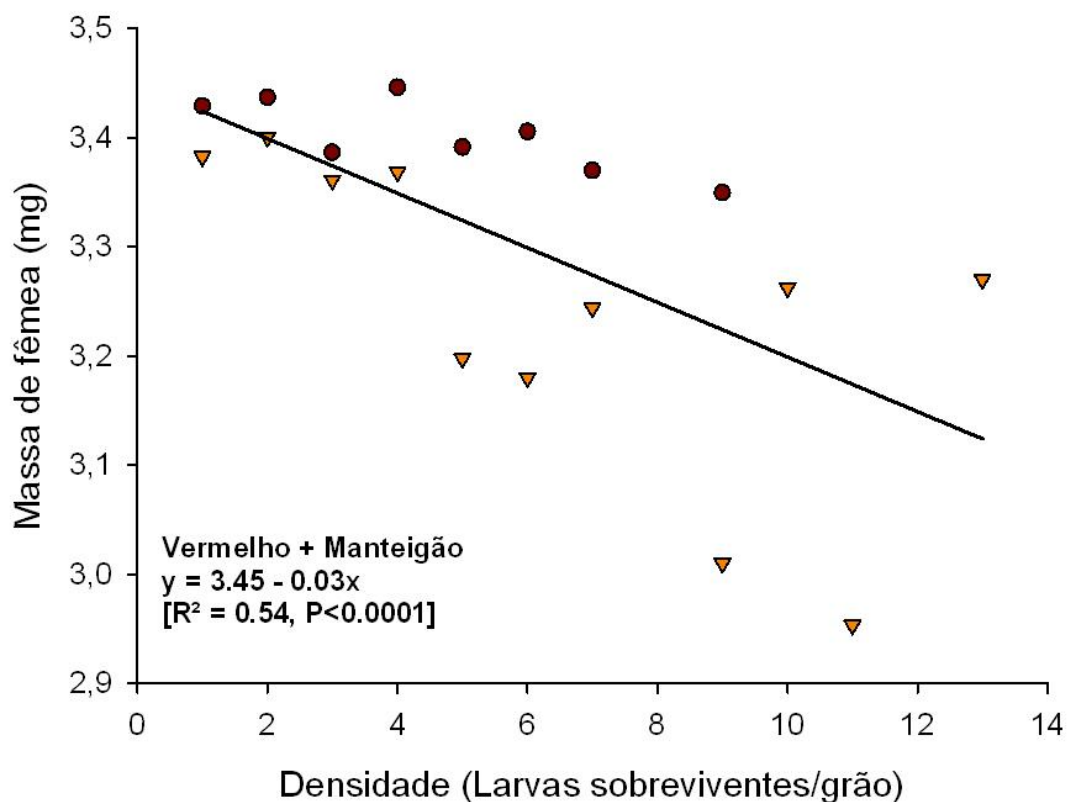


**Figura 2:** Tempo de desenvolvimento de larvas, em dias, desenvolvidas em feijão vermelho e feijão manteigão (médias  $\pm$  erro padrão).

Não houve efeito da densidade larval na proporção de fêmeas ( $0,52 \pm 0,02$ ) para ambos os tipos de feijões ( $P > 0,05$ ;  $F = 0,54$ ).

### 3.3. Massa de fêmeas e machos

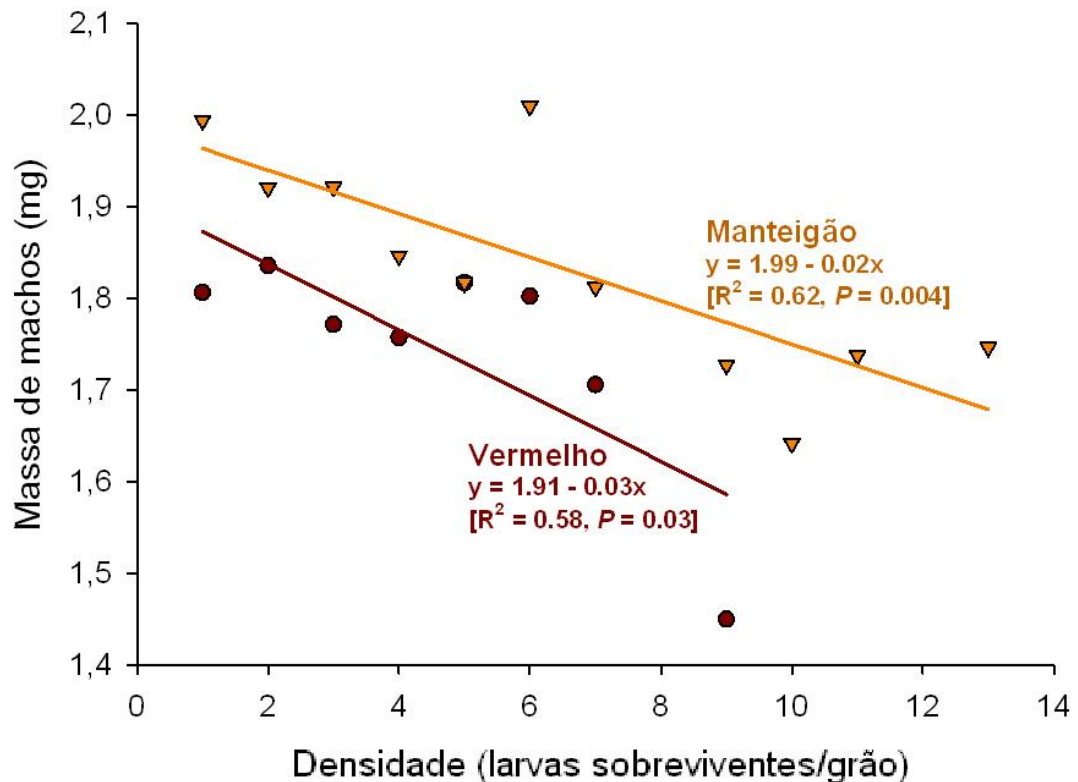
A análise de covariância indica efeito significativo da densidade larval no ganho de massa das fêmeas ( $P < 0,01$ ;  $F = 2,43$ ), porém, não houve efeito do tipo de grão ( $P > 0,05$ ;  $F = 1,18$ ) ou da interação entre tipo de grão e densidade larval ( $P > 0,05$ ;  $F = 0,35$ ). Assim, o aumento da densidade larval implica na redução do ganho de massa (Fig.3), mesmo em grãos com maior quantidade de alimento e espaço disponível, sugerindo um processo de competição.



**Figura 3:** Massa de fêmeas recém-emergidas em grão de feijão vermelho e manteigão. Dados referentes ao feijão vermelho são representados por círculos, e do feijão manteigão por triângulos.

O ganho de massa dos machos foi influenciado pela densidade larval ( $P < 0,05$ ;  $F = 2,08$ ) e pelo tipo de grão ( $P < 0,01$ ;  $F = 10,14$ ). A massa dos machos apresentou um declínio com o aumento da densidade larval (Fig.4), característico de processo de competição por acomodação. O tipo de grão

também foi determinante para a redução do ganho de massa. Tamanhos diferentes podem ter influenciado na intensidade da competição, assim como fatores nutricionais. Não houve influência da interação entre tipo de grão e densidade larval ( $P > 0,05$ ;  $F = 0,72$ ).



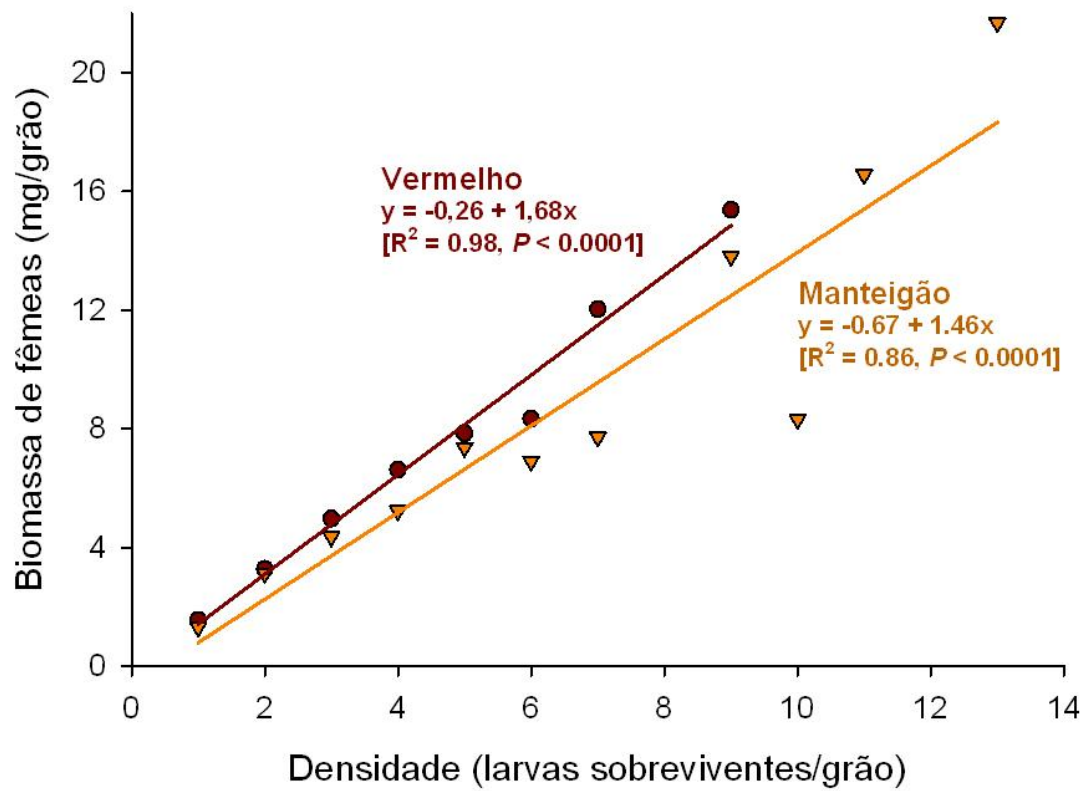
**Figura 4:** Massa de machos recém-emergidos em grão de feijão vermelho e manteigão. Dados referentes ao feijão vermelho são representados por círculos, e do feijão manteigão por triângulos.

### 3.4. Curvas de competição larval

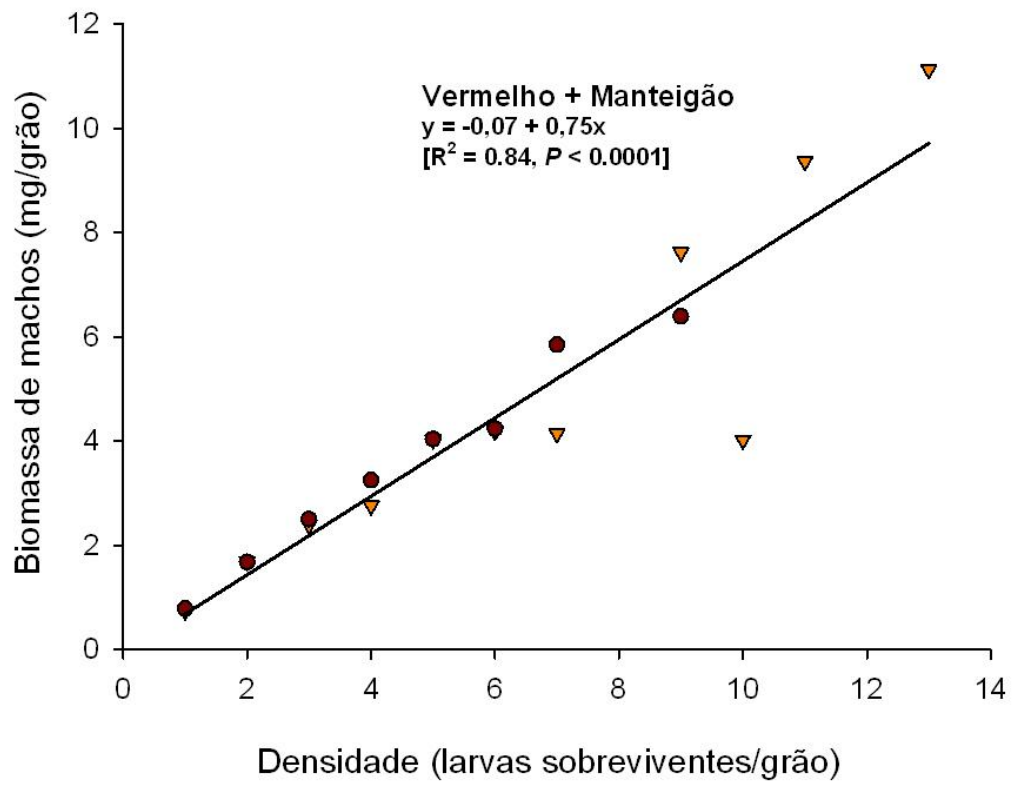
A curva de competição relaciona o desempenho larval (produção de massa dos adultos por grão) à densidade de larvas emergentes por grão. Os valores da biomassa foram obtidos através da massa de fêmeas e machos multiplicados pela sobrevivência, pela densidade larval e pela razão sexual. Para fêmeas, a análise de covariância indica efeito significativo da

densidade larval ( $P < 0,0001$ ;  $F = 863,7$ ), para o tipo de grão ( $P < 0,0001$ ;  $F = 78,3$ ) e para a interação entre densidade larval e tipo de grão ( $P < 0,0001$ ;  $F = 18,5$ ). Para machos, a análise de covariância indica significância entre densidade larval ( $P < 0,0001$ ;  $F = 518,4$ ) e para a interação entre densidade e tipo de grão ( $P < 0,0001$ ;  $F = 17,2$ ). Não houve significância no tipo de grão ( $P > 0,05$ ;  $F = 3,2$ ). A análise de regressão linear foi o que melhor representou a biomassa de fêmeas e machos em função da densidade larval para o feijão vermelho e manteigão (Fig. 5 e 6).

Frequentemente, as curvas de competição representativas de processo de competição ativa possuem a forma de um *plateau* quando em elevadas densidades, enquanto que um ponto ótimo representa um processo de competição por acomodação (Smith & Lessells, 1985). Todavia, ambos os resultados podem ser representativos de competição acomodativa, ou nenhum destes resultados podem representar a competição ativa, na qual nenhuma variação no desempenho do indivíduo é esperada (Smith & Lessells, 1985, 1990, 1991). Assim, de acordo com os resultados observados neste estudo, não é possível supor qual o processo de competição que o caruncho-pequeno-do-feijão apresenta através desse parâmetro.



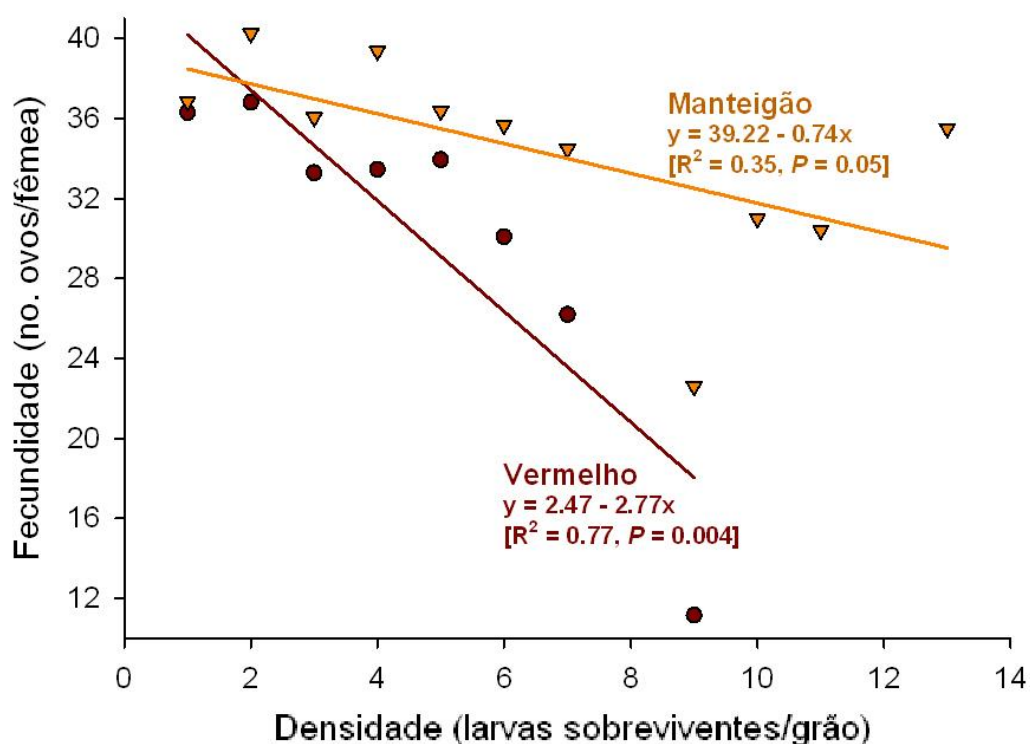
**Figura 5:** Biomassa de fêmeas (mg/grão) em função da densidade larval. Dados referentes ao feijão vermelho são representados por círculos, e do feijão manteigão por triângulos.



**Figura 6:** Biomassa de machos (mg/grão) em função da densidade larval. Dados referentes ao feijão vermelho são representados por círculos, e do feijão manteigão por triângulos.

### 3.5. Fecundidade e longevidade da fêmea

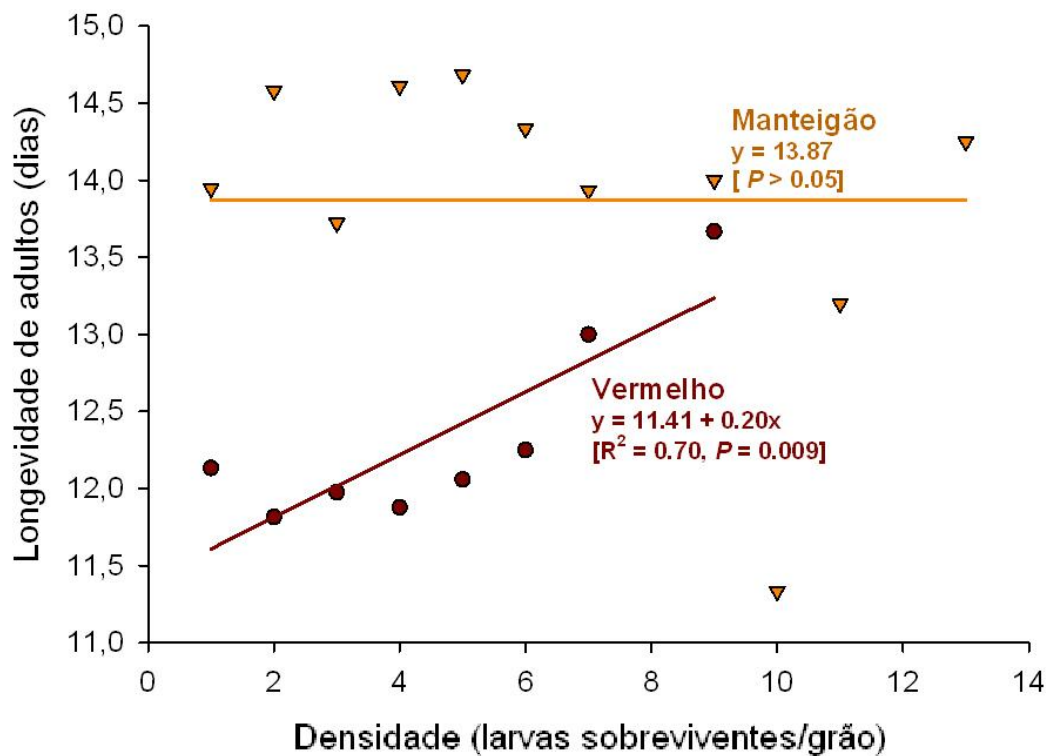
A fecundidade das fêmeas (Fig.7) foi influenciada pela densidade larval ( $P < 0,001$ ;  $F = 4,22$ ) e pelo tipo de grão ( $P < 0,01$ ;  $F = 9,18$ ). Não houve interação significativa entre densidade larval e tipo de grão ( $P > 0,05$ ;  $F = 0,55$ ). A redução da fecundidade está intimamente relacionada com o ganho de massa de fêmeas e machos e a competição sofrida durante a fase larval. Fêmeas desenvolvidas em grão vermelho apresentam uma redução mais acentuada da fecundidade, devido ao menor tamanho do grão e, conseqüentemente, intensificando os efeitos da competição e a redução da disponibilidade de alimento.



**Figura 7:** Número de ovos produzidos por fêmeas submetidas à competição.

A análise de covariância indica que a variedade do grão ( $P < 0,001$ ;  $F = 20,93$ ) e a densidade larval ( $P < 0,001$ ;  $F = 18,45$ ) influenciam na

longevidade das fêmeas (Fig.8). Assim, observa-se que fêmeas desenvolvidas em grãos de feijão vermelho foram afetadas pelo número de indivíduos presentes no mesmo grão. O tipo de grão também mostra ter influência, uma vez que fêmeas desenvolvidas no feijão vermelho apresentam menor longevidade, em todas as densidades, quando comparado às desenvolvidas em feijão manteigão ( $13,87 \pm 0,73$ ). Não há interação entre tipos de grão e densidade larval ( $P > 0,05$ ;  $F = 0,78$ ).

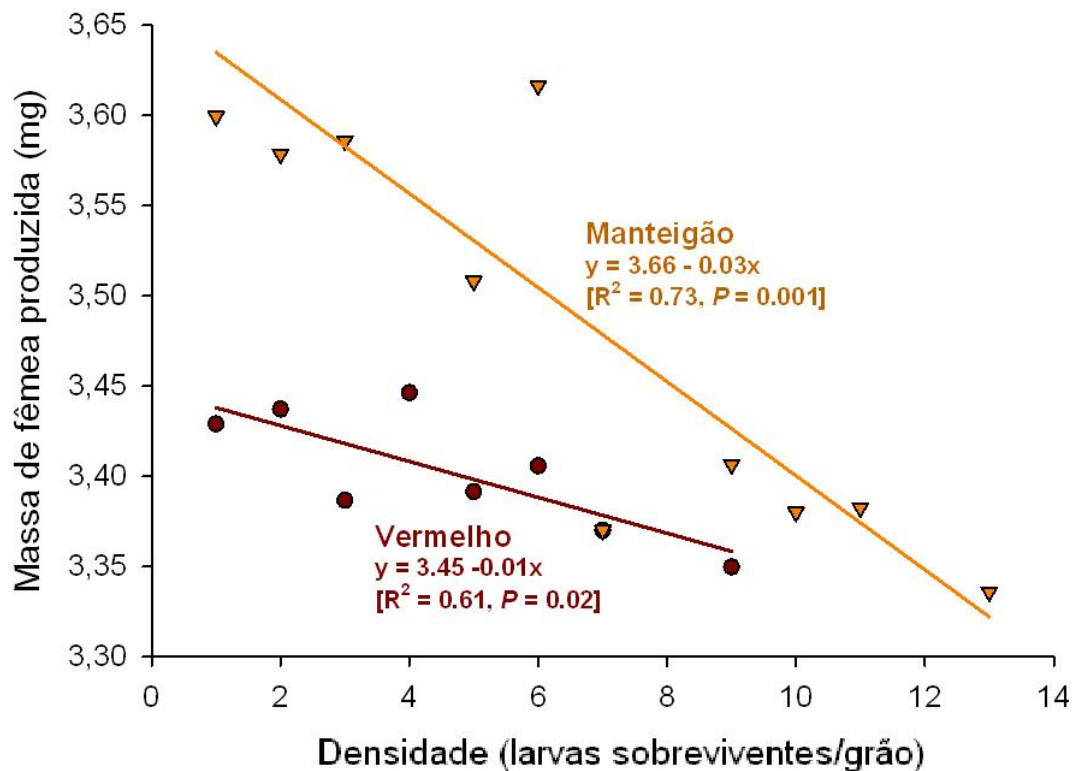


**Figura 8:** Longevidade de fêmeas desenvolvidas em grãos de feijão vermelho e manteigão, Dados referentes ao feijão vermelho são representados por círculos, e do feijão manteigão por triângulos.

### 3.6. Desempenho da progênie

A influência da competição larval na geração parental no desempenho da progênie pode ser observada através das equações de regressão linear para o feijão vermelho e para o feijão manteigão (Fig.9). A competição

sofrida pelos parentais ( $P < 0,001$ ,  $F = 7,85$ ) e a variedade do grão ( $P < 0,001$ ,  $F = 23,10$ ) influenciam diretamente na massa das fêmeas da progênie em que os pais foram submetidos a competição crescente. É importante salientar que a progênie não foi submetida a nenhum tipo de ambiente adverso, como excesso de larvas em um mesmo grão. Assim, é possível inferir que a competição larval sofrida pela geração parental afeta diretamente o desempenho de fêmeas da progênie. Em contraste, nos machos não houve influência da competição sofrida pelo parental ou do tipo de grão ( $P > 0,05$ ;  $F = 1,34$ ).

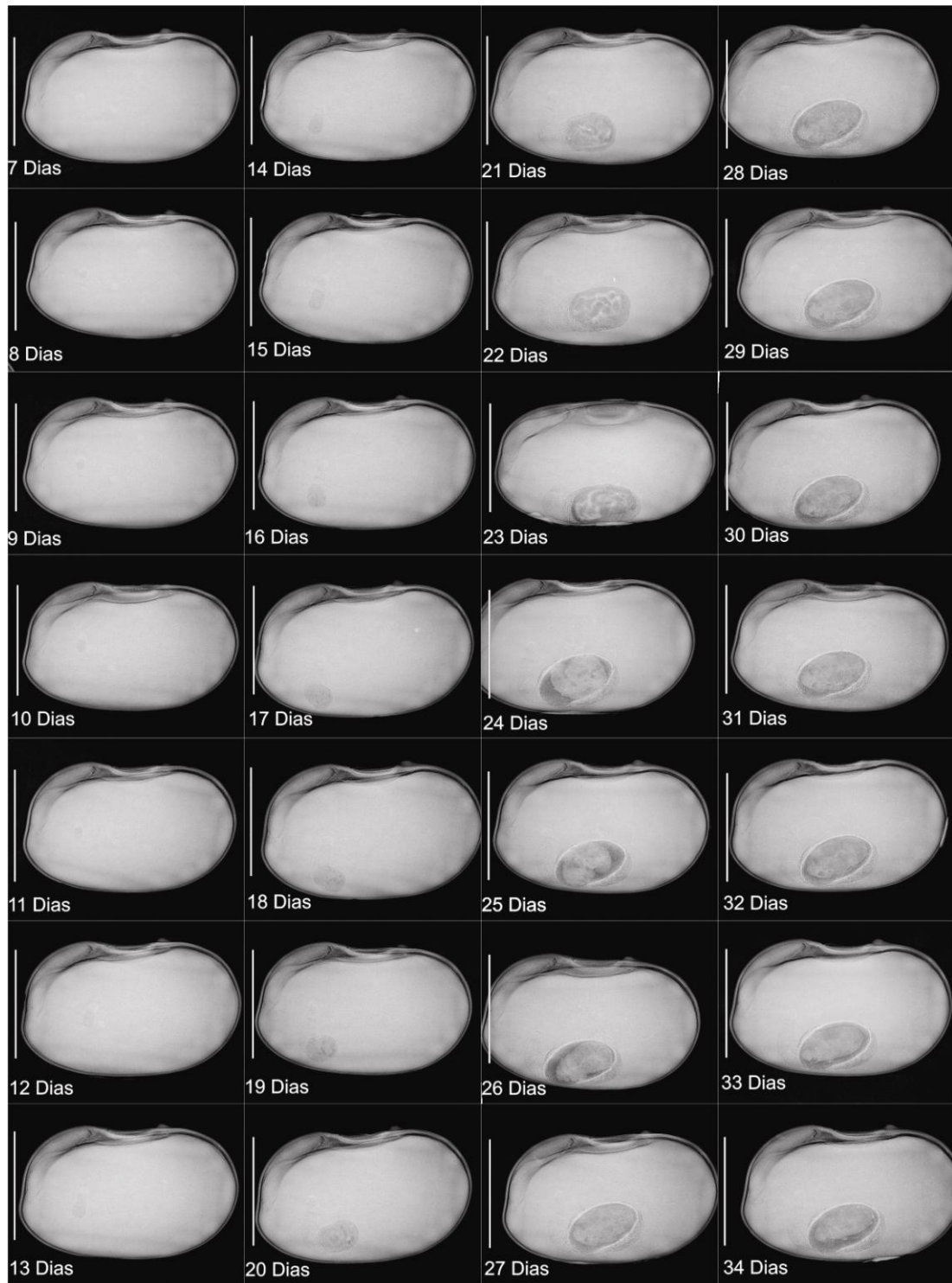


**Figura 9:** Massa corporal de fêmeas da geração F1 em função da densidade larval na qual o parental foi submetido.

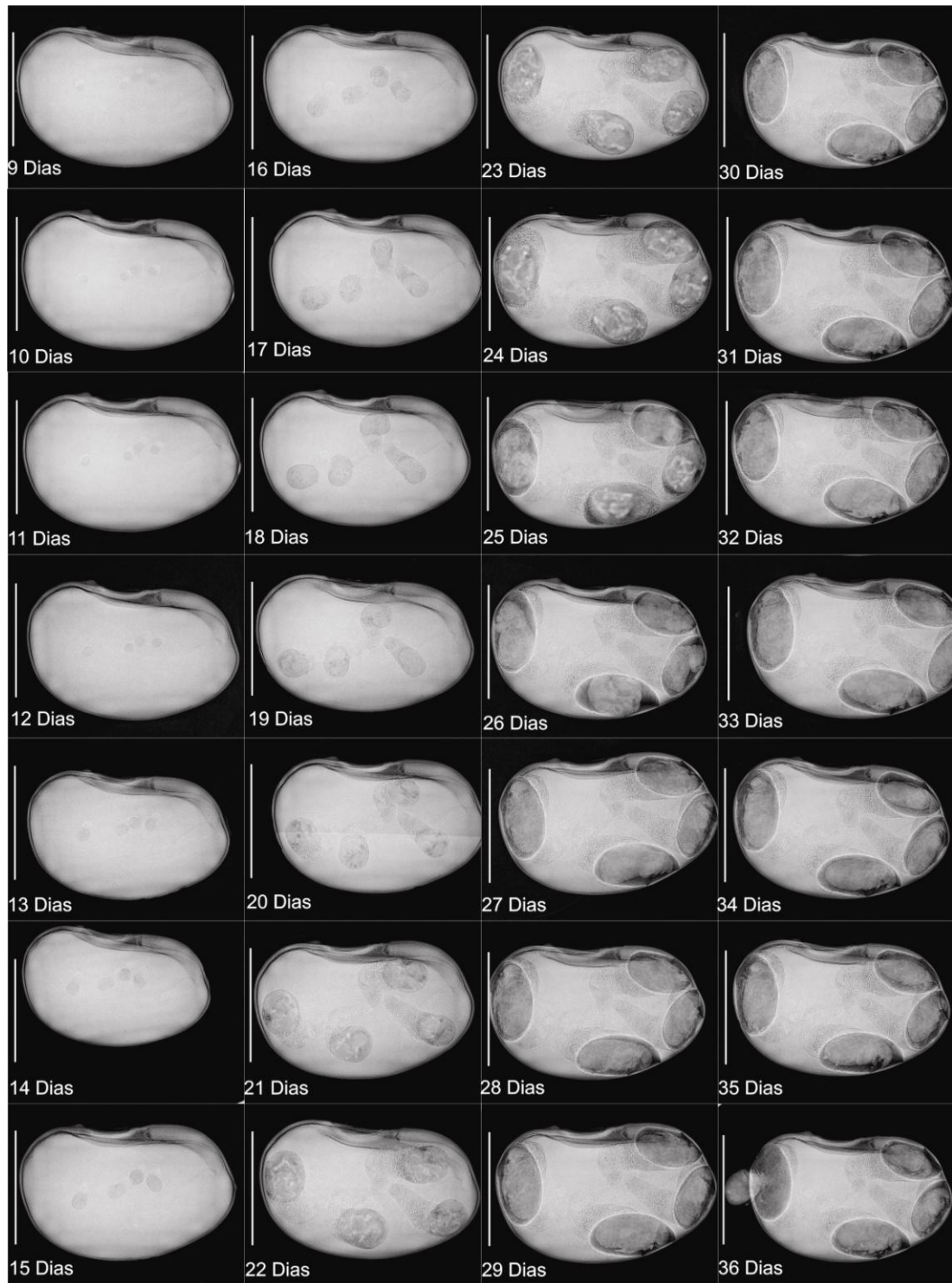
### 3.7. Comportamento larval no interior do grão

Além de parâmetros comumente utilizados para fazer inferências a respeito do comportamento de competição, este trabalho utilizou imagens de raios-X para avaliar as interações larvais no interior dos grãos e determinar diretamente o processo comportamental de competição. As Figuras 10, 11 e 12 ilustram o desenvolvimento diário dos insetos, em feijão vermelho, desde a eclosão dos ovos até a transformação em adultos, com uma, quatro e nove larvas por grão de *P. vulgaris*.

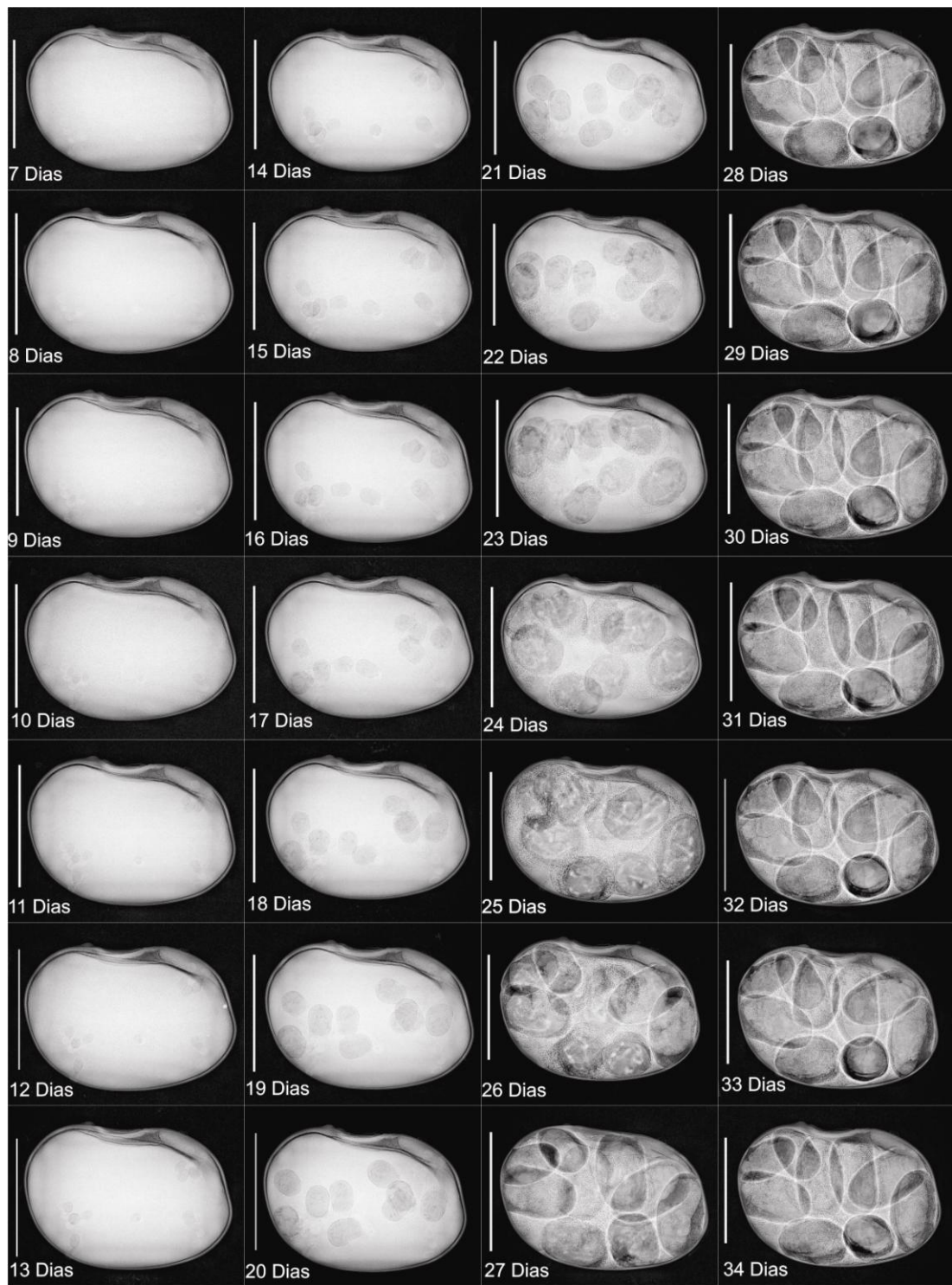
Os ovos são colocados próximo ao embrião e, no momento da eclosão, as larvas penetram no tegumento, formando galerias e destruindo o cotilédone. A sequência de imagens mostra que as larvas não interagem diretamente entre si, mesmo em elevada densidade larval. O movimento para a região periférica do grão evidencia um comportamento característico de competição por acomodação. As figuras 13 e 14 mostram o desenvolvimento de larvas de *Z. subfasciatus* em grão de feijão manteigão, evidenciando a falta de interação agressiva entre as larvas e corroborando com os resultados encontrados com o feijão vermelho.



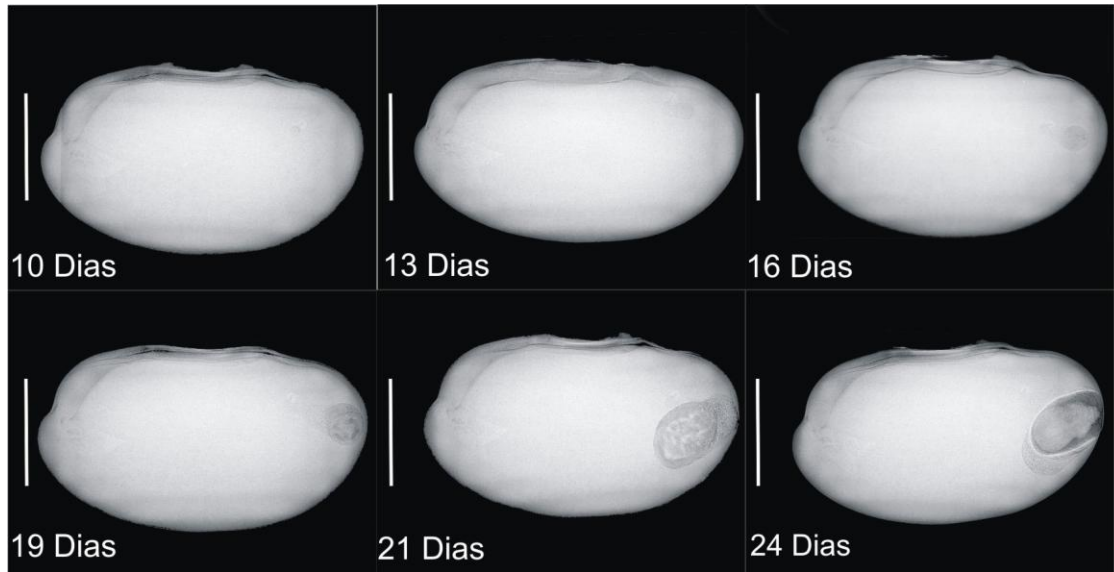
**Figura 10:** Sequência temporal de imagens de raio-X mostrando as interações e desenvolvimento de uma larva dentro de um grão de *Phaseolus vulgaris*. Barra indica 5 mm de comprimento.



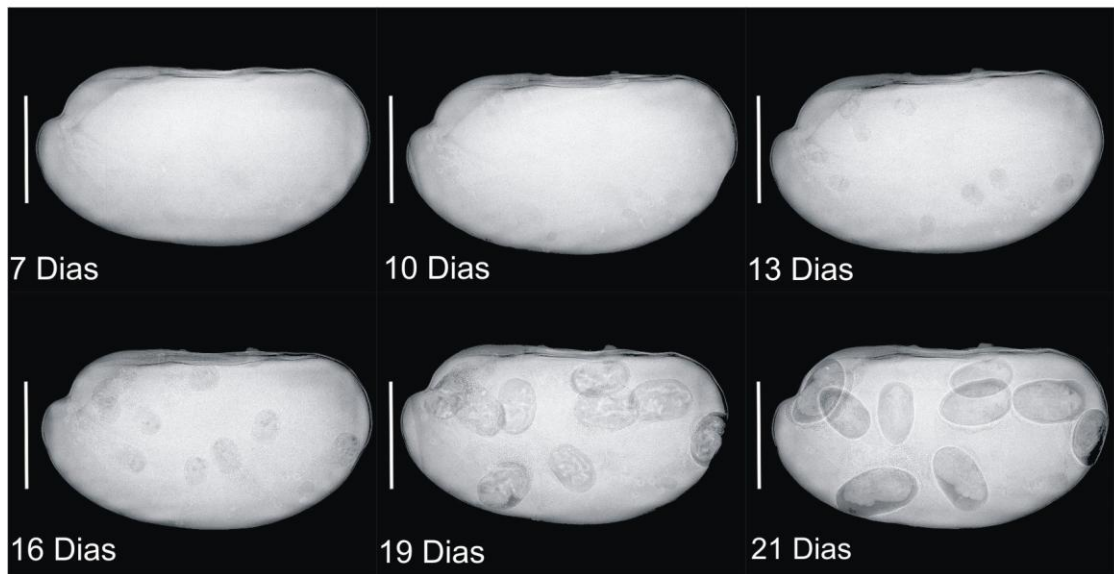
**Figura 11:** Sequência temporal de imagens de raio-X mostrando as interações e desenvolvimento de quatro larvas dentro de um grão de *Phaseolus vulgaris*. Barra indica 5 mm de comprimento.



**Figura 12:** Sequência temporal de imagens de raio-X mostrando as interações e desenvolvimento de nove larvas dentro de um grão de *Phaseolus vulgaris*. Barra indica 5 mm de comprimento.



**Figura 13:** Sequência temporal de imagens de raio-X mostrando as interações e desenvolvimento de uma larvas dentro de um grão de *Phaseolus vulgaris* do tipo manteigão. Barra indica 5 mm de comprimento.



**Figura 14:** Sequência temporal de imagens de raio-X mostrando as interações e desenvolvimento de nove larvas dentro de um grão de *Phaseolus vulgaris* do tipo manteigão. Barra indica 5 mm de comprimento.

#### 4. DISCUSSÃO

Os efeitos do comportamento de competição, comumente demonstrados, são baseados no processo de competição individual, na qualidade e quantidade de recurso (Guedes *et al.*, 2007). Assim, resultados no desempenho do indivíduo que refletem o processo de competição são dependentes da população, da qualidade nutricional do hospedeiro, no caso o grão de feijão, e seu tamanho (Smith, 1990; Toquenaga & Fujii, 1991; Toquenaga, 1993; Tuda & Iwasa, 1998; Takano *et al.*, 2001; Guedes *et al.*, 2003a, b; Messina, 2004).

Neste trabalho, um dos parâmetros utilizados para avaliar a intensidade da competição em diferentes hospedeiros foi o número de número de larvas emergidas e a porcentagem de adultos sobreviventes com aumento da competição (i.e., densidade de larvas por grão). O tamanho do hospedeiro foi decisivo para a maior oviposição, sugerindo que o feijão do tipo manteigão seja mais atrativo e/ou mais adequado nutricionalmente para o desenvolvimento de *Z. subfasciatus*. Esses resultados condizem com os observados por Teixeira & Zucoloto (2003), que consideram o tamanho do grão fator importante para a escolha de oviposição por Bruchinae. Ainda assim, o número de ovos viáveis se manteve constante dentre as diferentes densidades e entre os hospedeiros (feijão vermelho e manteigão). Da mesma forma, a elevada taxa de sobrevivência, mesmo em elevadas densidades larvais, é uma forte evidência da partilha de recurso limitado e, assim, do comportamento de acomodação (de Jong, 1976; Toquenaga & Fugii, 1990; 1991; Giga & Smith, 1991; Toquenaga, 1993; Lale & Vidal, 2001; Guedes *et al.*; 2007, 2010). Em casos de competição ativa, de forma geral, há uma reduzida porcentagem de adultos emergidos (Throne, 1994; Danho *et al.*, 2002; Danho & Haubruge, 2003), e apenas um indivíduo sobrevive na maioria das vezes (De jong, 1976; Smith & Lessells, 1985; Guedes *et al.*, 2007; Mano *et al.*, 2007).

Estudos prévios em competição interespecífica tem mostrado que a as condições do desenvolvimento, entre outros fatores, podem influenciar o desempenho do adulto (Bellows, 1982, Wilson, 1989, Toquenaga 1993;

Timms, 1998) de forma indireta através do tempo de desenvolvimento e ganho de massa durante a fase larval (Fox *et al.*, 1996; Hieschberger, 1999).

De acordo com os resultados observados, a densidade larval não influencia o tempo de desenvolvimento dos indivíduos. Isso significa que a presença de duas larvas implica em um mesmo efeito quando nove ou mais larvas estão presentes no mesmo grão. Contudo, o tipo do grão influenciou significativamente no tempo de desenvolvimento dos indivíduos, onde larvas desenvolvidas em feijão de menor tamanho (feijão tipo vermelho) apresentaram maior tempo de desenvolvimento. Grãos de leguminosas podem apresentar uma ampla variedade de condições que podem influenciar o desenvolvimento larval, desde a simples diferença de tamanho, incitando comportamentos de competição ativos ou de interferência, a redução na quantidade de alimento disponíveis (Hu *et al.*, 1995; Horng, 1997; Yang & Horng, 2002; Guedes *et al.*, 2007), diferenças na qualidade nutricional e até a presença de uma diversidade de toxinas (Bernays & Chapman, 1994; Carlini & Grossi-de-Sá, 2002).

O menor tamanho do grão pode intensificar a competição entre os indivíduos confinados (Huang & Oetting, 2007) levando até mesmo a um processo de competição ativa (Smith & Lessells, 1985; Colegrave, 1995; Tuda & Iwasa, 1998), uma vez que o encontro entre as larvas se torna inevitável (Messina, 2004). Toquenaga (1993), em estudos de competição interespecífica, observou que diferentes populações de *C. maculatus* apresentam comportamento de interferência durante o processo de competição acomodativa, onde indivíduos dominantes geram uma vibração ao bater na parede da cavidade onde se encontram, provocando o atraso no crescimento de indivíduos subordinados presentes no mesmo grão (Thanthianga & Mitchell, 1987). Apesar de não ter-se realizados estudos acústicos, inferências a respeito de um comportamento de interferência em larvas de *Z. subfasciatus* representam uma explicação plausível para o atraso no seu tempo de desenvolvimento em grãos menores. Outra hipótese refere-se à capacidade nutricional do grão feijão. A menor disponibilidade de recurso também pode atrasar o tempo de desenvolvimento larval, pois esta irá precisar de mais tempo para obter recursos suficientes para completar seu desenvolvimento (Chong & Oetting, 2007). A presença de substâncias

tóxicas no grão pode influenciar os mecanismos e custos da detoxificação no desenvolvimento larval em insetos da subfamília Bruchinae, o que ainda permanece sem elucidação (Guedes *et al.*, 2007).

O peso de adultos em insetos granívoros se torna particularmente importante, devido a estes, em fase adulta, não se alimentarem. Dessa forma, as reservas de energia para sobrevivência e reprodução devem ser acumuladas na fase larval (Smith & Lessells, 1985). Assim, os efeitos da competição podem ser observados nas curvas de ganho de massa de fêmeas e machos em função da densidade larval, na qual se observa a redução do ganho de massa para ambos os sexos, sob intensa competição, estando de acordo com o modelo de competição larval acomodativa (Nakamura, 1995; Ode *et al.*, 1996; Zaviezo & Mills, 2000; Allen & Hunt, 2001; Guinnee *et al.*, 2005; Keasar *et al.* 2006; Chong & Oetting, 2007). O ganho de massa dos machos apresentou influência não apenas da densidade larval, mas também do tipo de grão, onde machos desenvolvidos em feijão do tipo manteigão apresentaram maior ganho de massa quando comparados com machos desenvolvidos em feijão vermelho. Diversos estudos relacionam positivamente o tamanho do hospedeiro com o tamanho corporal do indivíduo (Harvey *et al.*, 1995, 2004; Noda & Nakamura, 2004; Silva-Torres, 2009), estando intimamente ligados à oferta de recursos alimentares (Bryant & Turner, 1978; Baldwin & Bryant, 1981). Assim, a baixa competição decorrente da adequada oferta de alimento observado no feijão do tipo manteigão pode ser responsável pela produção de machos maiores (Lomônaco & Germanos 2001), quando comparados aos machos desenvolvidos em feijão vermelho. Outra hipótese a ser considerada é a da estabilização do desenvolvimento dos indivíduos decorrente da rápida habilidade adaptativa desse grupo de insetos no uso de diferentes hospedeiros (Teixeira & Zucoloto 2003). 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 neutralizar possíveis distúrbios ambientais ou de outra natureza durante seu desenvolvimento (Clarke *et al* 1992, Markow 1995, Rowe *et al* 1997), que podem ocorrer através de ajustes metabólicos

capazes de garantir a estabilidade homeostática nos padrões de desenvolvimento (Lomônaco & Germanos 2001).

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

Os efeitos da competição larval e do tipo de grão também podem ser observados no desempenho reprodutivo das fêmeas, as quais apresentaram uma considerável redução do número de ovos produzidos em função da densidade larval, acompanhando sua redução de ganho de massa também em função da competição sofrida. A relação entre massa de fêmeas e machos e a fecundidade tem sido demonstrada em estudos em *Callosobruchus* (Smith & Lessells, 1985; Credland *et al.*, 1986; Messina, 1991; Huang, *et al.* 2005; Pauku & Kotiaho, 2005) e em outras espécies de insetos (Varley *et al.*, 1973; Waage & Ng, 1984; Charnov & Skinner, 1985; Credland *et al.*, 1986). Vamosi (2005) e Giga & Smith (1991) também observaram a redução da fecundidade em função da massa corporal em *C. rhodesianus* (Pic). e em *C. maculatus*, respectivamente, sendo ambos representativos de competição por acomodação. Fêmeas desenvolvidas em feijão vermelho apresentaram uma redução mais drástica da fecundidade, que pode ser devido à ação conjunta da maior intensidade de competição e, conseqüentemente, redução do recurso disponível, e à possibilidade de haver diferenças qualitativas nos diferentes hospedeiros (Janzen, 1977). Um grão em particular pode incrementar a fecundidade provendo micronutrientes ou vitaminas para a produção de ovos, mas que não são essenciais ao crescimento corporal (Timms, 1998), que pode estar em menor quantidade no grão de feijão vermelho, uma vez que, mesmo em pequenas densidades larvais, a fecundidade foi mais baixa quando comparada com fêmeas desenvolvidas em feijão manteigão. Alternativamente, a fecundidade pode ser reduzida devido à presença de toxinas, tanto pela sua acumulação quando pelo custo da detoxificação (Timms, 1998).

A variação das condições ambientais e a taxa de sobrevivência larval podem ser responsáveis por um balanço ótimo entre reprodução e longevidade (Sibly & Calow, 1986; Smith, 1991; Huang *et al.*, 2005). A elevada taxa de sobrevivência favorece a elevada fecundidade e a baixa longevidade dos adultos, e vice-versa (Williams, 1966; Reznick, 1985; Begon *et al.*, 1996; Guedes *et al.*, 2008). Uma vez que a elevada taxa de sobrevivência é característica de processo de competição por acomodação (Nicholson, 1954), a longevidade deve ser usada como mais um parâmetro de avaliação, a fim de possibilitar inferências mais precisas a respeito do processo de competição (Anderson, 1978). Corroborando com estes trabalhos, as fêmeas desenvolvidas em feijão do tipo vermelho apresentam-se menos longevas enquanto mais fecundas. Em contrapartida, as fêmeas desenvolvidas em feijão do tipo manteigão não apresentaram nenhum efeito na longevidade, apesar da redução no ganho de massa e na fecundidade. Evidências contra o *trade off*, ou seja, uma correlação positiva ou nenhuma relação entre fecundidade e longevidade, podem ser observados em alguns estudos (Lessells, 1991; Messina & Slade, 1999; Reznick *et al.*, 2000; Messina & Fry, 2003). Além disso, histórias de acasalamentos de machos tem mostrado efeito na longevidade de sua parceira durante os primeiros acasalamentos. Estudos em *C. maculatus* sugerem que a ejaculação de um macho virgem é composta por um líquido rico em nutrientes (Savalli & Fox, 1998; Wilson *et al.*, 1999). Assim, as fêmeas recebem energia extra, permitindo uma vida mais longa. Entretanto, há suspeitas de que o benefício da maior longevidade se deve simplesmente a maior quantidade de água presente nas primeiras ejaculações. Como pragas de grãos armazenados vivem em ambientes secos, uma quantidade extra de água proveniente da ejaculação pode ser de grande valia para as fêmeas (Paukku & Kotiaho, 2005). Assim, devido a maior qualidade nutricional do feijão manteigão indiretamente observada através de resultados populacionais, como o maior ganho de massa e maior fecundidade, a qualidade da ejaculação pode explicar a longevidade constante das fêmeas frente à alocação de recursos para a reprodução.

As curvas de competição também representam uma indicação do processo de competição. Se o modelo apresenta um *plateau* em elevadas

densidades de larvas, significa que, a princípio, os resultados são característicos do processo de competição ativa ou agressiva (Price, 1975; Mano *et al.*, 2007). Este comportamento, apesar de menos frequente, é encontrado em algumas espécies como *Ravena rubiginosa* (Coleoptera: Curculionidae) e *C. analis* (Toquenaga & Fujii, 1990; Alves-Costa & Knogge 2005, Guedes *et al.* 2007). Neste trabalho, as curvas de competição não apresentaram um ponto ótimo entre o desempenho larval e a densidade, evidenciando uma continuidade na adequação dos indivíduos, não servindo de parâmetro para inferir o comportamento de competição.

Os efeitos da competição sofrida pela geração parental podem ser observados no desempenho da progênie (segunda geração), a qual não sofreu competição durante seu estágio larval. Os resultados obtidos mostram que, quanto maior a intensidade de competição sofrida, menor o ganho de massa de fêmeas da segunda geração, i.e., os efeitos são transferidos para gerações futuras, mesmo quando desenvolvidas em ambientes propícios. A redução na massa corporal das fêmeas parentais implica na redução do corpo gorduroso, responsável pelo processo de vitelogênese. O vitelo é o principal componente dos ovos, que confere maior capacidade de desenvolvimento larval, possibilitando suposições a respeito da redução na capacidade de síntese de vitelo ou alguma dificuldade de transferência deste composto aos ovos sintetizados, ainda que avaliações desta natureza não tenham sido realizadas. A baixa reserva energética dos machos parentais pode trazer implicações não apenas na síntese de esperma, mas também no líquido seminal, o qual é composto de nutrientes que, entre outras funções, auxiliam a fêmea diretamente na formação da progênie (Wedell, 1993; Reinhold, 1999).

Apesar de os resultados populacionais já exemplificados neste trabalho possibilitarem a inferência do processo comportamental de competição, como por exemplo, a elevada taxa de sobrevivência, nem sempre os resultados observados refletem de forma fiel o processo de competição. Por tanto, a observação do comportamento de competição através de imagens de raio-x tornam o estudo não apenas mais preciso e inquestionável, como também possibilita a descrição do comportamento e todas as etapas do seu desenvolvimento.

Nesta espécie, a oviposição ocorre diretamente no tegumento (Credland & Dendy, 1992), próximo do embrião, quando não há elevada competição por sítio de oviposição. A eclosão dos ovos ocorre em torno do 6º dia, quando ocorre a penetração da larva no tegumento, onde completa seu desenvolvimento se alimentando apenas do cotilédone (Southgate, 1979; Credland & Dendy, 1992). A movimentação larval para a periferia do grão observada nas imagens reduz ou impede a interação entre os indivíduos. Este comportamento possibilita a coexistência e a elevada proporção de indivíduos emergentes (Credland *et al.*, 1986; Giga & Smith, 1991, Toquenaga, 1993). Esse padrão de movimentação também foi observado em *Callosobruchus phaseoli*, por Toquenaga & Fugii (1990). Larvas que apresentam um processo de competição ativa ou agressiva, a movimentação ocorre para o centro do grão, possibilitando o encontro com qualquer outra larva presente e posterior ataque, como observado em *Callosobruchus analis* (Umeya *et al.*, 1975) e em *Sitophilus zeamais* (Coleoptera: Curculionidae), apesar de este último apresentar resultados populacionais frequentemente relacionados à competição por acomodação (Guedes *et al.*, 2010). Algumas larvas apresentam a habilidade de reduzir a interferência causada por indivíduos da mesma espécie, como é o que caso de *Callosobruchus chinensis* e *Callosobruchus maculatus*. Suas larvas constroem câmaras separadamente umas das outras, logo abaixo da superfície do grão, o que reduz os danos causados pelo comportamento de interferência, resultando em um processo de competição por acomodação (Mano & Toquenaga, 2008).

Tendo em vista o padrão de comportamento larval dentro do grão, a elevada taxa de sobrevivência, também observada através das imagens de raio-x, a redução do ganho de massa e o *trade off* entre longevidade e fecundidade, pode-se compreender o comportamento de competição acomodativo de *Z. subfasciatus*.

## 5. CONSIDERAÇÕES FINAIS:

As observações realizadas em imagens de radiografia e os resultados populacionais indicam não apenas o processo de competição por acomodação no caruncho-pequeno-do-feijão. Reflexos da competição sofrida pelos parentais podem ser observados na progênie, mesmo que esta não tenha sofrido restrição alimentar devido à elevada competição ou a deficiências nutricionais do grão.

Os dados obtidos neste trabalho demonstram a existência de respostas plásticas distintas a tratamentos similares, o que indica variações genéticas, fisiológicas e comportamentais afetando essa resposta em *Z. subfasciatus*.

## 6. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Abate, T.; Ampofo, J. K. O. **Insect pests of beans in Africa: their ecology and management.** Annu Rev Entomol. 1996, 45p.

Allen, G. R.; Hunt, J. **Larval competition, adult fitness, and reproductive strategies in the acoustically orienting ormiine *Homotrixa alleni* (Diptera: Tachinidae).** J. Insect Behav. 2001, 283p.

Anderson, M. **Natural selection of offspring numbers: some possible intergeneration effects.** American Naturalist, 1978. 762p.

Alves-Costa, C.; Knogge, C. **Larval competition in weevils *Revena rubiginosa* (Coleoptera: Curculionidae) preying on seeds of the palm *Syagrus romanzoffiana* (Arecaceae).** Naturwissenschaften, 2005. 265p.

Baldwin, F. T.; Bryant; E. H. **Effect of size upon matting performance within geographic strains of the housefly, *Musca domestica* L.** Evolution, 1981. 1134p.

Bernays, E. A.; Chapman, R. H. **Host-plant selections by phytophagous insects.** Chapman & Hall, New York. 1994.

Begon, M.; Harper, J. L.; Townsend, C. R. **Ecology: individuals, populations and communities.** Blackwell, United Kingdom, 1996.

Bellows, T. S. **Analytical models for laboratory populations of *Callosobruchus chinensis* and *Callosobruchus maculatus* (Coleoptera, Bruchidae).** Journal of Animal Ecology, 1982. 263p.

Birch, A.F. **Heat from Radioactivity.** In: Nuclear Geology, Faul, H. (Ed.). John Wiley, New York, 1954. 148p.

Bryant, E.H.; Turner, C.R. **Comparative morphometric adaptation of the housefly and the face fly in the United States.** *Evolution*, 1978. 759p.

Carlini, C.R.; Grossi-de-Sá, M.F. **Plant toxic proteins with insecticidal properties. A review on their potentialities as bioinsecticides.** *Toxicon*, 2002. 1515p.

Carvalho, R. P. L. De; Rosseto, C. J. **Biology of *Zabrotes subfasciatus* (Boheman) (Coleoptera: Bruchidae).** *Revista Brasileira de Entomologia*, 1968. 195p.

Charnov, E.L.; Skinner, S.W. **Complementary approaches to the understanding of parasitoid oviposition decisions.** *Environmental Entomology*, 1985. 383p.

Clarke, G. M.; Oldroyd, B. P.; Hunt, P. **The genetic basis of developmental stability in *Apis mellifera*: heterozygosity versus genic balance.** *Evolution*, 1992. 753p.

Colegrave N. **Game theory models of competition in closed systems: asymmetries in fighting and competitive ability.** *Oikos*, 1994. 499p.

Colegrave N. **The cost of exploitation competition in *Callosobruchus* beetles.** *Funct. Ecol*, 1995. 191p.

Credland, P.F.; Dendy, J. **Intraespecific variation in bionomic characters of the Mexican bean weevil, *Zabrotes subfasciatus*.** *Entomologia Experimentalis Applicata*, 1992. 39p.

Credland, P.F.; Dick, K.M.; Wright, A.W. **Relationships between larval density, adult size and egg production in cowpea seed beetle, *Callosobruchus maculatus*.** *Ecological Entomology*. 1986. 41p.

Credland, P.F.; Dick, K.M. **Food consumption by larvae of three strains of *Callosobruchus maculatus* (F.) (Coleoptera:Bruchidae).** *Journal of Stored Products Research*, 1987. 31p.

Danho, M.; Gaspar, C.; Haubruge, E. **The impact of grain quantity on the biology of *Sitophilus zeamais* Motschulsky (Coleoptera: Curculionidae): oviposition, distribution of eggs, adult emergence, body weight and sex ratio.** *Journal of Stored Products Research*, 2002. 259p .

Danho, M.; Gaspar, C.; Haubruge, E. **Optimal clutch size and oviposition strategy for the maize weevil, *Sitophilus zeamais*.** In: **Advances in Stored Products Protection** (Ed. by P.F. Credland; D.M. Armitage, C.H. Beli, P.M. Cogan, E. Highley) Wallingford: CAB International, 2003. 59p.

Daniel, S.H.; Smith, R.H. **Functional anatomy of the egg pore in *Callosobruchus maculatus*: a trade-off between gas-exchange and protective functions?** *Physiological Entomology*, 1994. 30p.

de Jong, G. **The influence of the distribution of juveniles over patches of food on the dynamics of a population.** *Netherlands Journal of Zoology*, 1979. 33p.

de Wit, C. T. **On competition.** *Verslagen van Landbouwkundige Onderzoekingen*, 1960. 1p.

Del-Lama, M. A.; Gruber, C. V.; Godóy, I. C. **Heterozigosidade assimetria do número de hâmulos em operárias adultas de *Apis mellifera* (Hymenoptera, Apidae).** *Revista Brasileira Entomology*, 2002. 591p.

Dendy, J. & Credland, P.F. **Development, fecundity and egg dispersion of *Zabrotes subfasciatus*.** *Entomology Experimentalis et applicata*, 1991. 9p.

Ferreira, A. M. **Sorptivedusts for pestcontrol.** Annual review of Entomology, 1960. 123p.

Fox, C.W.; Martin, J.D.; Thakar, M.S.; Mousseau, T.A. **Clutch size manipulations in two seed beetles: consequences for progeny fitness.** Oecologia, 1996. 88p.

Giga, D.P. & Smith R.H. **Intraespecific competition in the bean weevils *Callosobruchus maculatus* and *Callosobruchus rhodesianus* (Coleoptera:Bruchidae).** J. Appl. Ecol., 1991. 918p.

Godfray, H.C.J. **The evolution of clutch size in parasitic wasps.** The American Naturalist, 1987. 221p.

Grether, G.F.; Hudon, J.; Millie, D.F. **Carotenoid limitation of sexual coloration along an environmental gradient in guppies.** Proceedings of the Royal Society of London B, 1999. 1317p.

Guedes, R. N. C.; Smith, R. H.; Guedes, N.M. P. **Host suitability, respiration rate and the outcome of larval competition in strains of the cowpea weevil, *Callosobruchus maculatus*.** Physiol. Entomol., 2003a. 298p.

Guedes R. N. C.; Guedes N. M. P.; Smith R. H. **Interstrain variation in larval respiration rate in *Callosobruchus maculatus*.** In: Advances in Stored Product Protection (eds P. F. Credland, D. M. Armitage, C. H. Bell, P. M. Cogan & E. Highley). CAB International, Wallingford, 2003b. 293p.

Guedes, R. N. C.; Guedes, N.M.P.; Smith R.H. **Larval competition within seeds: from the behavior process to the ecological outcome in the seed beetle *Callosobruchus maculatus*.** Austral Ecology., 2007. 697p.

Guedes, R. N. C.; Smith R.H. **Competition strategies and correlated selection on responses to polyandry in the seed beetle *Callosobruchus maculatus***. *Physiological Entomology*, 2008. 372p.

Guedes, N. M. P.; Guedes, R. N. C.; Campbell, J. F.; Throne, J. E. **Contest behaviour of maize weevil larvae when competing within seeds**. *Animal behaviour*, 2010. 281p.

Guinnee, M. A.; Bernal, J. S.; Bezemer, T. M.; Fidgen, J. G.; Hardy, I. C. W.; Mayhew, P. J.; Mills, N. J.; West, S. A. **Testing predictions of small brood models using parasitoid wasps**. *Evol. Ecol. Res.* 2005. 779p.

Harvey, J.A.; Harvey, I.F.; Thompson, D.J. **The effect of host nutrition on development of the solitary parasitic wasp, *Venturia canescens***. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 1995. 213p.

Harvey, J.A.; Bezemer, T.M.; Elzinga, J.A.; Strand, M.R. **Development of the solitary endoparasitoid *Microplitis demolitor*: host quality does not increase with host age and size**. *Ecological Entomology*, 2004. 35p.

Hirschberger, P. **Larval population density affects female weight and fecundity in the dung beetle *Aphodius ater***. *Ecological Entomology*, 1999. 316p.

Hornig, S.B. **Larval competition and egg-laying decisions by the bean weevil, *Callosobruchus maculatus***. *Animal Behaviour*, 1997. 1p.

Hornig C. J.; Oetting, R. D. **Progeny Fitness of the Mealybug Parasitoid *Anagyrus* sp. nov. nr. *Sinope* (Hymenoptera: Encyrtidae) as Affected by Brood Size, Sex Ratio, and Host Quality**. *Florida Entomologist*, 2007. 656p.

Hu, W. T.; Lan, Y. C.; Horng, S.B. **Effects of bean size on larval competition and oviposition preference of *Callosobruchus maculatus***. Chinese Journal of Entomology, 1995. 321p. (in Chinese).

Huang, C. C., Yang, R.-L., Lee, H.-J. & Horng, S.B. **Beyond fecundity and longevity: trade-offs between reproduction and survival mediated by behavioural responses of the seed beetle, *Callosobruchus maculatus***. Physiological Entomology, 2005. 381p.

Ives, A.R. **The optimal clutch size of insect when many females oviposit per patch**. The American Naturalist, 1989. 671p.

Janzen, D.H. **How southern cowpea weevil larvae (*Bruchidae Callosobruchus maculatus*) die on non-host seeds**. Ecology, 1977. 921p.

Kearar, T., Segoli, M.; Barak, R.; Steinberg, S.; Giron, D.; Strand, M. R.; Bouskila, A.; Harari, A.R. **Costs and consequences of superparasitism in the polyembryonic parasitoid *Copidosoma koehleri* (Hymenoptera: Encyrtidae)**. Ecol. Entomol, 2006. 277p.

Kindlmann, P.; Dixon, F.G. **Optimum body size: effects of food quality and temperature, when reproductive growth rate is restricted, with examples from aphids**. J Evol Biol., 1992. 677p.

Koehn, R.K.; Bayne, B.L. **Towards a physiological and genetical understanding of the energetics of the stress response**. Biological Journal of the Linnean Society, 1989. 157p.

Lale, N.E.S.; Vidal, S. **Intraespecific and interspecific competitions in *Callosobruchus maculatus* (F.) and *Callosobruchus subinnotatus* (Pic.) on stored bambara groundnut, *Vigna subterranean* (L.) Verdcourt**. Journal of stored products research, 2001. 329p.

Lerner, I.M. **Genetic homeostasis**. London, Oliver and Boyd, 1954. 154p.

Lessells, C. M. **The evolution of life histories.** **Behavioural Ecology: an evolutionary approach** (eds J. R. Krebs & N. B. Davies) Blackwell Scientific Publications, Oxford, 1991. 32p.

Łomnicki, A. **Population ecology of individuals.** Princeton University Press, Princeton, NJ. 1988.

Lomônaco, C.; Germanos, E. **Variações fenotípicas em *Musca domestica* L. (Diptera: Muscidae) em resposta à competição larval por alimento.** Neotropical Entomology, 2001. 223p.

MacArthur, R. H.; Wilson, E. O. **The theory of island biogeography.** Monographs in Population Biology, no. 1. Princeton University Press, New Jersey, 1967.

McGraw, K. J.; Mackillop, E. A.; Dale, J.; Hauber, M.E. **Different colors reveal different information: how nutritional stress affects the expression of melanin- and structurally based ornamental plumage.** Journal of Experimental Biology, 2002. 3747p.

Mano, H.; Toquenaga, Y.; Fujii, K. **Scramble-like contest competition in *Callosobruchus analis* (Coleoptera: Bruchidae).** Journal of Stored Products Research, 2007. 211p.

Mano, H.; Toquenaga, Y. **Wall-making behavior as a proximate mechanism to generate variation in larval competition in *Callosobruchus maculatus* (Coleoptera: Bruchidae).** Evolution Ecology., 2008. 177p.

Marteleteo, P. B.; Lomônaco, C.; Kerr, W. E. **Respostas fisiológicas, morfológicas e comportamentais de *Zabrotessubfasciatus* (Boheman) (Coleoptera: Bruchidae) associadas ao consumo de diferentes**

**variedades de feijão (*Phaseolus vulgaris*).** Neotropical Entomology, 2009. 178p.

Markow, T. A. **Evolutionary ecology and developmental instability.** Annu Rev Entomol, 1995. 105p.

Mazzonetto, F.; Vendramim, J.D. **Aspectos biológicos de *Zabrotes subfasciatus* (Boh.) (Coleoptera: Bruchidae) em genótipos de feijoeiro com e sem arcelina.** Neotropical Entomology, 2002. 435p.

Messina, F.J. **Life-history variation in a seed beetle: adult egg-laying vs. larval competitive ability.** Oecologia, 1991. 447p.

Messina, F.J.; Slade, A.F. **Expression of a life-history trade-off in a seed beetle depends on environmental context.** Physiological Entomology, 1999. 358p.

Messina, F.J.; Fry, J.D. **Environment-dependent reversal of a life history trade-off in the seed beetle *Callosobruchus maculatus*.** Journal of Evolutionary Biology, 2003. 501p.

Messina, F.J. **Predictable modification of body size and competitive ability following a host shift by a seed beetle.** Evolution, 2004. 2788 p.

Meik, J.; Dobie, P. **The ability of *Zabrotes subfasciatus* to attack cowpeas.** Entomologia Experimentalis Applicata, 1986. 151p.

Miller, R.S. **Pattern and process in competition.** Advances in Ecological Research, 1967. 1p.

Minney, B.H.P.; Gatehouse, A.M.R.; Dobie, P.; Dendy, J.; Cardona, C. & Gatehouse, J. A. **Biochemical bases of seed resistance to *Zabrotes subfasciatus* (bean weevil) in *Phaseolus vulgaris* (common**

**bean); a mechanism for arcelin toxicity.** Journal of Insect Physiology, 1990. 757p.

Nakamura, S. **Optimal clutch size for maximizing reproductive success in a parasitoid fly, *Exorista japonica* (Diptera: Tachinidae).** Appl. Entomol. Zool, 1995. 425p.

Nicholson, A.J. **An outline of the dynamics of animals populations.** Australian Journal of Zoology, 1954. 9p.

Noda, T.; Nakamura, A. **Influences of adult body size on longevity and fecundity in *Oomyzus sokolowskii*, a larval-pupal parasitoid of *Plutella xylostella*.** Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology, 2004. 226p.

Ode, P.J.; Antolin, M. F.; Strand, M.R. **Sex allocation and sexual asymmetries in intra-brood competition in the parasitic wasp *Bracon hebetor*.** Journal of Animal. Ecology, 1996. 690p.

Palmer, A.R.; Strobeck, C. **Fluctuating asymmetry: measurements, analysis, patterns.** Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 1986. 391p.

Paukku, S.; Kotiaho, J.S. **Cost of reproduction in *Callosobruchus maculatus*: effects of mating on male longevity and the effect of male mating status on female longevity.** Journal of Insect Physiology, 2005. 1220p.

Price, P. W. **Insect Ecology.** New York: J. Wiley, 1975.

Reinhold, K. **Paternal investment in *Poecilimon veluchianus bushcrickets*: beneficial effects of nuptial feeding on offspring viability.** Behavioral Ecology and Sociobiology, 1999. 293p.

Reznick, D. **Costs of reproduction: an evaluation of the empirical evidence.** *Oikos*, 1985. 257p.

Reznick, D. N.; Nunney, L.; Tessier, A. **Big houses, big cars, superfleas and the costs of reproduction.** *Trends Ecol. Evol.*, 2000. 421p.

Romero, J.; Johnson, C.D. **Revision of the genus *Zabrotes* horn of Mexico (Coleoptera: Bruchidae: Amblycerinae).** *Transactions of the American Entomological Society*, 2000. 221p.

Rowe. L.; Repasky, R. R.; Palmer, A. R. **Size-dependent asymmetry: fluctuating asymmetry versus antisymmetry and its relevance to condition dependent signaling.** *Evolution*, 1997. 1401p.

SAS Institute 2002. **SAS/STAT User's Guide.** Version 8. Cary, North Carolina: SAS Institute.

Savalli, U.M.; Fox, C.W. **Genetic variation in paternal investment in a seed beetle.** *Animal Behaviour*, 1998. 953p.

Scheiner, S.M. **Genetics and evolution of phenotypic plasticity in plants.** *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics.*, 1993. 35p.

Silva-Torres, C. S. A.; Ramos Filho, I. T.; Torres, J. B.; Barros, R. **Superparasitism and host size effects in *Oomyzus sokolowskii*, a parasitoid of diamondback moth.** *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2009. 65p.

Sibly , R. M.; Calow , P. **Physiological Ecology of Animals: An Evolutionary Approach .** Blackwell , U.K ., 1986.

Smith R.H.; Lessells, C.M. **Oviposition, ovicide and larval competition in granivorous insects.** In Sibly R.M. & Smith R.H. *Behavioural ecology:*

ecological consequences of adaptive behavior (eds.). Blackwell, London. 1985. 423p.

Smith, R.H. **Adaptations of *Callosobruchus maculatus* to competition.** *Bruchids and Legumes: Economics, Ecology and Coevolution* (ed. by K. Fujii, A. M. R. Gatehouse, C. D. Johnson, R. Mitchell and Y. Yoshida). Kluwer, The Netherlands, 1990. 351p.

Smith, R.H. **Genetic and phenotypic aspects of life-history evolution in animals.** *Advances in Ecological Research*, 1991. 63 p.

Southgate, B.J. **Biology of the Bruchidae.** Annual Review of Entomology, 1979. 449p.

Thanthianga, C.; Mitchell, R. **Vibrations mediate prudent resource exploitation by competing larvae of the bruchid bean weevil *Callosobruchus maculatus*.** Entomol. Exp. Appl., 1987. 15p.

Takano, M.; Toquenaga, Y.; Fujii, K. **Polymorphism of competition type and its genetics in *Callosobruchus maculatus* (Coleoptera: Bruchidae).** Popul. Ecol, 2001. 265p.

Teixeira, I. R. V.; Zucoloto, F. S. **Seed suitability and oviposition behaviour of wild and selected populations of *Zabrotes subfasciatus* (Boheman) (Coleoptera: Bruchidae) on different hosts.** Journal of Stored Products Research, 2003. 131p.

Timms R. **Size-independent effects of larval host on adult fitness in *Callosobruchus maculatus*.** Ecological Entomology, 1998. 480p.

Toquenaga, Y.; Fujii, K. **Contest and scramble competition in two bruchid species, *Callosobruchus analis* and *C. phaseoli* (Coleoptera: Bruchidae). I. Larval competition curves and interference mechanisms.** Researches on Population Ecology, 1990. 349p.

Toquenaga, Y.; Fujii, K. **Contest and scramble competitions in *Callosobruchus maculatus* (Coleoptera: Bruchidae). I. Larval competition curves and resource sharing patterns.** Res. Popul. Ecol, 1991. 199p.

Toquenaga, Y. **Contest and scramble competitions in *Callosobruchus maculatus* (Coleoptera: Bruchidae). II. Larval competition and interference competition.** Researches on Population Ecology., 1993. 57p.

Tuda, M.; Iwasa, Y. **Evolution of contest competition and its effect on host-parasitoid dynamics.** Evol. Ecol., 1998. 855p.

Umeya, K.; Kato, T.; Kocha, T. **Studies on the comparative ecology of bean weevils. VI. Intraspecific larval competition in *Callosobruchus analis* (F.).** Jap. J. apple Entomol. Zool., 1975. 47p.

Vamosi, S. M. **Interactive effects of larval host and competition on adult fitness: an experimental test with seed beetles (Coleoptera: Bruchidae).** Functional Ecology, 2005. 859p.

Varley, G. C.; Gradwell, G. R.; Hassell, M. P. **Insect Population Ecology.** Blackwell Scientific Publications, Oxford. 1973.

Via, S; Shaw, A.J. **Short-term evolution in the size and shape of pea aphids.** Evolution, 1996. 163p.

Waage, J.K.; Ng, S.M. **The reproductive strategy of a parasiticwasp. I. Optimal progeny and sex allocation in *Trichogramma evanescens*.** Journal of Animal Ecology, 1984. 401p.

Wedell, N. **Mating effort or paternal investment? Incorporation rate and cost of male donations in the wartbiter.** Behavioural Ecology and Sociobiology, 1993. 239p.

Williams, G. C. **Natural selection, the cost of reproduction, and a refinement of Lack's principle.** American Naturalist, 1966. 687p.

Wilson, K. **The evolution of oviposition behaviour in the bruchid *Callosobruchus maculatus*.** Unpublished PhD thesis, University of Sheffield, U.K. 1989.

Wilson , N.; Tufton , T.J.; Eady , P.E. **The effect of single, double, and triple matings on the lifetime fecundity of *Callosobruchus analis* and *Callosobruchus maculatus* (Coleoptera: Bruchidae).** Journal of Insect Behavior, 1999. 295p.

Yang, R. L.; Horng, S. B. **Host size discrimination and oviposition behavior of the seed beetle, *Callosobruchus maculatus*.** Formosan Entomologist, 2002. 343p.

Zaviezo, T., Mills, N. **Factors influencing the evolution of clutch size in a gregarious insect parasitoid.** J. Anim. Ecol., 2000. 1047p.