

## CROP PROTECTION

### Resistência vs Susceptibilidade a Piretróides em *Sitophilus zeamais* Motschulsky (Coleoptera: Curculionidae): Há Vencedor?

EUGÊNIO E. OLIVEIRA, RAUL N.C. GUEDES, ALBERTO S. CORRÊA, BRUNO L. DAMASCENO E CAMILA T. SANTOS

*Depto. Biologia Animal, Univ. Federal de Viçosa, 36570-000, Viçosa, MG*

*Neotropical Entomology 34(6):981-990 (2005)*

#### Pyrethroid Resistance vs Susceptibility in *Sitophilus zeamais* Motschulsky (Coleoptera: Curculionidae): Is There a Winner?

**ABSTRACT** - Studies on insecticide resistance evolution usually associate the phenomenon with an adaptative cost to the individual carrying this trait. Our objective was to verify if insecticide resistance in a population of *Sitophilus zeamais* Motschulsky incurs in fitness cost under an insecticide-free environment. Two populations of the species (a susceptible and a pyrethroid resistant population) were submitted to competition against each other for two consecutive generations in the absence of insecticide. A factorial bivariated derived from an additive series was used in the experimental design with two initial density levels (lower, with 50 individuals of one population and a crescent series of individuals from 0 to 50 from the other population; and higher, with 100 individuals of a population and a crescent series of individuals from 0 to 100 from the other). The total number of adult insects, mortality by deltamethrin and insect body mass for each treatment were recorded. Adaptative disadvantage was not found on the resistant population compared with the susceptible population in an insecticide-free environment since both populations showed similar growth rate. This finding brings about practical complications for insecticide resistance management in this species because management strategies based on the interruption of pyrethroid use aiming their future reintroduction may not achieve the desired effects. This may take place because even after a long period without insecticide use, the resistant populations may still maintain themselves as such since there is no perceptible adaptative disadvantage associated with this trait.

**KEY WORDS:** Adaptative cost, additive series, insecticide

**RESUMO** - Estudos sobre evolução da resistência a inseticidas geralmente associam o fenômeno a um custo adaptativo ao indivíduo. O objetivo deste trabalho foi verificar se a resistência a piretróides em populações de *Sitophilus zeamais* Motschulsky incorre em desfavorecimento adaptativo na ausência de inseticidas. Duas populações da praga (uma suscetível e outra resistente a piretróides) foram submetidas a competição por duas gerações consecutivas na ausência de inseticidas. O delineamento experimental utilizado foi do tipo fatorial bivariado obtido da expansão de uma série aditiva com dois níveis de densidade inicial de insetos (baixa densidade = 50 indivíduos de uma das populações e série crescente de 0 a 50 indivíduos da outra população; e alta densidade = 100 indivíduos de uma das populações e série crescente de 0 a 100 indivíduos da outra população). O número total de indivíduos, a mortalidade ocasionada por exposição a deltametrina e massa corpórea média da população foram os parâmetros avaliados. Não se constatou desvantagens adaptativas na população resistente em relação à população suscetível na ausência de inseticidas, uma vez que ambas populações apresentaram incrementos populacionais semelhantes. Isto acarreta complicações práticas para o manejo da resistência nessa espécie, pois estratégias de manejo que se baseiem na interrupção de uso de inseticidas piretróides visando o retorno de aplicações desses inseticidas no futuro, podem não surtir os efeitos esperados. Isto porque, mesmo passado um longo tempo sem exposição inseticida, as populações resistentes da praga podem ainda se manter como tal.

**PALAVRAS-CHAVE:** Custo adaptativo, série aditiva, inseticide

Um dos principais objetos de estudos de biologia evolutiva é o entendimento das adaptações das populações quando expostas a severas modificações no ambiente. A resistência a inseticidas constitui um conveniente modelo para estudos de processos Darwinianos em populações naturais por duas razões principais: a seleção é extremamente intensa e a evolução do fenômeno é rápida (Guillemaud *et al.* 1998). Esses dois fatores têm sido também os principais obstáculos a serem superados no manejo satisfatório da resistência em insetos-praga (Kence & Jdeidi 1997), principalmente se forem considerados os ambientes onde o controle químico é o método mais eficiente, como no caso de pragas de grãos armazenados (Guedes *et al.* 1994, 1995; Ribeiro *et al.* 2003). Em virtude do uso indiscriminado de inseticidas no controle de pragas de grãos armazenados (Guedes & Zhu 1998), a resistência a inseticidas em populações de caruncho do milho, *Sitophilus zeamais* Motschulsky, tem sido apontada como um dos principais fatores responsáveis pelo aparecimento de falhas no controle dessa praga (Ribeiro *et al.* 2003; Fragoso *et al.* 2003, 2005).

Estudos sobre evolução da resistência a inseticidas geralmente associam o fenômeno a um custo adaptativo ao indivíduo (Roush & McKenzie 1987, McKenzie & Batterham 1994, Haubruge & Arnaud 2001). Entretanto, Fragoso *et al.* (2005), utilizando estudos de crescimento populacional, relatam que o desempenho de uma das populações de *S. zeamais* resistentes a piretróides foi semelhante ao apresentado pela população padrão de susceptibilidade, demonstrando que a resistência a inseticidas em populações dessa praga pode não significar custo fisiológico capaz de modificar sua performance reprodutiva. Estudos que também demonstram a inexistência de custos fisiológicos associados a resistência a inseticidas foram realizados em outras espécies de insetos (Kence & Jdeidi 1997, Baker *et al.* 1998, Haubruge & Arnaud 2001).

Uma maneira de se aferir a intensidade de competição entre duas espécies de insetos, ou entre populações da mesma espécie, é avaliar seu crescimento populacional em várias densidades e proporções, em condições ambientais controladas (Weldem & Slausom 1986). A intensidade de competição em níveis populacionais ou de comunidades decorre da soma das intensidades experimentadas pelos indivíduos (Weldem & Slausom 1986). Segundo Snaydon (1991), estudos de competição utilizando arranjos experimentais do tipo série aditiva possibilitam a interpretação confiável dos resultados. A densidade de cada população é mantida constante tanto nas culturas puras como nas culturas misturadas, possibilitando a análise dos efeitos de competição tanto dos intracomponentes como também dos inter-componentes das espécies (ou populações de mesma espécie). Logo, estudos de competição entre genótipos resistentes e susceptíveis, na ausência de inseticidas, e em diferentes densidades e proporções, são importantes para prever a evolução da resistência e determinar qual estável ela é (Kence & Jdeidi 1997).

Apesar de o consumo de  $O_2$  (ou alternativamente, a produção de  $CO_2$ ) representar a soma das demandas energéticas necessárias nos processos fisiológicos dos insetos (Clarke 1993), são poucos os estudos que utilizam a taxa

respiratória média (consumo de  $O_2$ ) para demonstrar a adaptabilidade de características fisiológicas (Marais & Chow 2003). A constatação de variações na taxa respiratória (produção de  $CO_2$ ) dos insetos contribui para a detecção de possíveis custos adaptativos associados à expressão da resistência na ausência de inseticidas.

Guedes *et al.* (2005) evidenciaram efeito correlativo entre a quantidade de moléculas de reserva armazenadas em células trofocíticas e massa corpórea média de indivíduos de *S. zeamais* resistentes a piretróides. A maior quantidade de moléculas de reserva armazenadas possibilitaria provimento adicional de energia para a produção dos aparatos destoxificativos, não reduzindo a energia utilizada para os processos fisiológicos de manutenção e reprodução (Guedes *et al.* 2005).

A maior síntese de enzimas destoxificativas geralmente incorre em maior taxa metabólica (consumo de  $O_2$ ), o que geralmente ocasiona desbalanço nas trocas gasosas, propiciando desvantagens adaptativas aos indivíduos resistentes por alterar diversos outros processos fisiológicos em insetos (Hostetler *et al.* 1994, Chown & Gaston 1999, Harak *et al.* 1999). Diversos estudos têm demonstrado o envolvimento da quantidade de moléculas de reserva armazenadas em corpos gordurosos, bem como dos processos de mobilização das reservas energéticas, na eficiência destoxificativa de moléculas inseticidas (Bhosale *et al.* 1988, Alaoui *et al.* 1994, Nath 2000). Uma possível causa da mortalidade da barata *Blaberus discoidalis* Serville após a aplicação do inseticida dimetilclordimiforme (DCDM), do grupo das formamidinas, seria a diminuição das reservas de energia armazenadas no corpo gorduroso, comprometendo processos fisiológicos fundamentais à manutenção do inseto (Park & Keeley 1998).

Estudos detalhados sobre habilidades competitivas e existência de custos adaptativos em populações de *S. zeamais* resistentes a inseticidas, na ausência desses compostos, contribuem para nortear ações que podem ser utilizadas em programas de manejo de resistência. Por essa razão, buscou-se, com a realização deste trabalho, aferir se a resistência a piretróides em populações de *S. zeamais* incorre em desfavorecimento adaptativo na ausência desses compostos. Para tanto, após competição entre indivíduos provenientes de populações resistente e suscetível a piretróides, foram estudadas interações entre determinadas características populacionais (performance de desenvolvimento, taxa respiratória média, massa corpórea média) com a expressão da resistência a piretróides.

## Material e métodos

**Ensaio de Competição.** Foram utilizadas duas populações de *S. zeamais* nesse estudo. A população proveniente do CNPMS (Embrapa - Centro Nacional de Pesquisa de Milho e Sorgo), localizada na cidade de Sete Lagoas-MG, é considerada padrão de susceptibilidade a inseticidas piretróides e vem sendo mantida em condições de ausência de inseticidas por aproximadamente quinze anos. A outra população foi coletada em propriedades produtoras de grãos na cidade de Jacarezinho, PR, no início da década de 90, e

vem sendo considerada resistente a inseticidas piretróides em estudos desenvolvidos desde a sua coleta (Guedes et al. 1994, 1995, Ribeiro et al. 2003). A população de Jacarezinho apresentou elevada resistência a deltametrina em estudos desenvolvidos por Ribeiro et al (2003).

A população de Jacarezinho apresenta maior capacidade detoxificativa por glutatona-S-transferase e fosfotriesterase, além de insensibilidade de sítio de ação, como mecanismos de resistência a inseticidas (Fragoso et al. 2003, Ribeiro et al. 2003). Apresenta, também, maior taxa respiratória e massa corpórea do que a população suscetível, proveniente de Sete Lagoas (Guedes et al. 2005).

Insetos adultos e não sexados foram acondicionados em frascos de vidro de 1,5 L de capacidade, contendo 200 g de milho (isento de inseticidas). O delineamento experimental utilizado foi fatorial bivariado com dois níveis de densidade inicial de insetos (baixa densidade = 50 indivíduos de uma das populações e série crescente de 0 a 50 indivíduos da outra população; e alta densidade = 100 indivíduos de uma das populações e série crescente de 0 a 100 indivíduos da outra população).

Cada população teve sua proporção inicial variada em relação à proporção da outra, em ambos níveis de densidade inicial de insetos, o que constituiu duas séries aditivas para cada nível de densidade, determinando o arranjo fatorial bivariado (Snaydon 1991). Quando uma população teve sua proporção inicial variada em relação à da outra, ela foi então denominada de população variante. Cada população variante foi utilizada em proporções iniciais de 0; 0,17; 0,29; 0,38 e 0,50 para cada nível de densidade inicial de inseto. Para cada proporção inicial de insetos foram utilizadas três repetições (i.e., três frascos por tratamento), em ambos os níveis de densidade inicial de inseto. Os frascos foram mantidos em condições controladas de temperatura ( $25 \pm 2^\circ\text{C}$ ) e umidade relativa ( $70 \pm 5\%$ ).

Os insetos permaneceram em condições de competição por duas gerações consecutivas (aproximadamente 12 semanas) e ao final desse período contaram-se os insetos adultos existentes em cada frasco. Em seguida, duas amostras de 16 indivíduos por frasco foram retiradas para serem utilizadas no bioensaio de diagnóstico de resistência e nos estudos de respirometria.

**Bioensaios Diagnósticos da Resistência.** Inicialmente, estabeleceu-se a concentração discriminatória para deltametrina utilizando metodologia descrita por Ribeiro et al. (2003). Para a obtenção da  $CL_{95}$  foram utilizados indivíduos provenientes da população padrão de susceptibilidade a piretróides. Adicionalmente, com a finalidade de averiguar se a população de Jacarezinho ainda se mantinha altamente resistente a deltametrina, como nos estudos desenvolvidos por Ribeiro et al. (2003), aplicou-se a concentração discriminatória obtida ( $CL_{95}$ ) em indivíduos provenientes da população suscetível e, também, em indivíduos provenientes da população de Jacarezinho. A  $CL_{95}$  ( $0.53 \text{ mg de i. a./cm}^2$ ) ocasionou mortalidade média de 11% na população de Jacarezinho e de 88% na população suscetível, evidenciando que a população de Jacarezinho ainda se mantém resistente à deltametrina.

Após o período de competição, foram realizados os testes diagnósticos da resistência mediante metodologia descrita por Ribeiro et al. (2003). Dezesesseis insetos adultos e não sexados de cada frasco foram acondicionados em recipientes de vidro de 20 ml de capacidade, que tiveram sua superfície interna previamente impregnada com resíduo seco de deltametrina na concentração discriminatória ( $CL_{95}$ ). Uma alíquota de 0,4 ml da concentração discriminatória ( $0,0466 \text{ mg de i.a/ml}$ ) era aplicada no interior do frasco. Os frascos eram então colocados em um Roto-torque<sup>®</sup> (modelo 7637-01, Cole-Parmer Instrument Company - Illinois - EUA) para a distribuição uniforme da solução inseticida na superfície interna do frasco, que resultou na concentração de  $0.53 \text{ mg de i.a./cm}^2$  do resíduo seco do inseticida após a evaporação do solvente. O tratamento testemunha foi constituído por recipientes impregnados somente por acetona (solvente utilizado). Após 24h de exposição avaliou-se a mortalidade. O inseto foi considerado morto quando não apresentava mais habilidades suficientes para coordenar suas atividades locomotoras.

**Ensaio Respirométrico.** Os ensaios foram realizados em laboratório utilizando-se respirômetro do tipo  $\text{CO}_2$  Analyser TR 2 (Sable System International, Las Vegas EUA), e metodologia adaptada de Daniel & Smith (1994) e Guedes et al. (2003). Para mensuração da taxa respiratória média (produção de  $\text{CO}_2$ ) foram utilizados grupos de 16 insetos adultos e não sexados devidamente acondicionados em câmaras com capacidade volumétrica de 25 ml conectadas a um sistema completamente fechado. As câmaras eram mantidas conectadas ao sistema por 1,5h antes da varredura do  $\text{CO}_2$  produzido pelos insetos. Para realizar a varredura de todo o  $\text{CO}_2$  produzido no interior de cada câmara, fazia-se a passagem de ar isento de  $\text{CO}_2$  ao fluxo de  $600 \text{ ml / min}$  por dois minutos. A corrente de ar fazia com que todas as moléculas de  $\text{CO}_2$  produzidas passassem por um leitor de infravermelho acoplado ao sistema, que fazia a mensuração. Após esse período, retiravam-se os insetos do interior da câmara e realizava-se a pesagem de cada grupo de insetos.

**Análises Estatísticas.** Na determinação da concentração discriminatória ( $CL_{95}$ ) de deltametrina foi utilizada análise de probit, utilizando o procedimento PROC PROBIT do SAS (SAS Institute 1989). Os resultados obtidos nos ensaios de competição foram submetidos à análise de covariância utilizando o procedimento PROC GLM (SAS Institute 1989). A densidade inicial de insetos e população em que se variou sua proporção foram utilizadas como variáveis independentes; a série de proporções da população variante foi a covariável. Em seguida, foram estabelecidas análises de regressão simples complementares utilizando o programa Sigma Plot versão 7.0 (SPSS, 2000). Quando incrementos na proporção inicial da população variante não resultaram em variações significativas na variável dependente, adotou-se a média dos tratamentos como sendo o modelo explicativo do fenômeno. Adicionalmente, utilizando-se do procedimento PROC CORR do SAS (SAS Institute 1989), realizou-se análises de correlações entre as seguintes características: número total de insetos, taxa respiratória

média, massa corpórea e mortalidade ocasionada por exposição a deltametrina. Pressuposições de normalidade e homogeneidade de variância foram testadas utilizando o procedimento PROC UNIVARIATE (SAS institute 1989).

### Resultados

O número total de insetos obtidos em cada frasco após o período de competição foi afetado tanto pela proporção inicial de indivíduos da população variante quanto pela densidade inicial de insetos, entretanto não se constatou efeito da população variante (Tabela 1). Além disto, não se constatou qualquer interferência significativa das interações entre os fatores estudados (população variante, densidade e proporção iniciais de insetos) (Tabela 1). Isto significa que as populações de Sete Lagoas (suscetível) e Jacarezinho (resistente) apresentaram incrementos populacionais semelhantes quando utilizadas como populações variantes (ou seja, quando tiveram suas quantidades iniciais de indivíduos variadas em relação à da outra população) e que, por esta razão, tiveram seus resultados agrupados em cada nível de densidade inicial de insetos (Fig. 1).

Os resultados de mortalidade proporcionados por exposição a deltametrina e de massa corpórea média revelam os efeitos tanto da população variante quanto de sua interação com as proporções iniciais de insetos (Tabela 1). Em ambas densidades iniciais de insetos, ocorre redução significativa na percentagem de mortalidade na medida em que ocorre aumento na proporção inicial da população resistente. Quando ocorreu variação na proporção inicial de indivíduos da população suscetível em relação a resistente, não foram constatadas variações significativas na percentagem média de mortalidade (Fig. 2). Já a massa corpórea média dos indivíduos aumentou à medida que aumentou a proporção

de indivíduos da população de Jacarezinho na condição de baixa densidade de insetos, enquanto que, em altas densidades iniciais, não se constatou esse tipo de efeito (Fig. 3). Apesar de as curvas de ajuste para massa corpórea terem sido marginais ( $0,10 > P > 0,05$ ), os resultados de correlação lhes dão suporte.

As análises de correlação entre número total de insetos, massa corpórea, mortalidade ocasionada por exposição a deltametrina e taxa respiratória média estão apresentadas na Tabela 2. Correlações negativas e significativas a 1% de probabilidade foram observadas entre as características: mortalidade ocasionada por deltametrina e a massa corpórea dos insetos, bem como para taxa respiratória média e mortalidade ocasionada por deltametrina.

### Discussão

A constatação de populações de *S. zeamais* resistentes a DDT e piretróides foi relatada no início da década de 90 (Guedes *et al.* 1994). Naquela época, estudos de herança do fenômeno já aventavam a possibilidade de existência de resistência múltipla e/ou cruzada em populações da praga que possuíssem altos níveis de resistência a piretróides. Essa teoria foi recentemente confirmada em trabalhos desenvolvidos por Ribeiro *et al.* (2003) e Fragoso *et al.* (2003), onde foi também evidenciado o aumento da atividade destoxificativa como mecanismo adicional de resistência a piretróides em *S. zeamais*.

Os resultados de competição obtidos neste trabalho apontam para a inexistência de desfavorecimento adaptativo da população resistente (Jacarezinho) em relação à suscetível (Sete Lagoas), na ausência de inseticidas. A inexistência de diferença significativa da população variante no número total de insetos após competição (Tabela 1), leva a afirmar que

Tabela 1. Análises de covariância para o número total de insetos em populações de *S. zeamais* resistente e suscetível após competição por duas gerações em cinco proporções e duas densidades iniciais de insetos.

Fontes de variação	gl <sup>1</sup>	Número total de insetos		Mortalidade por deltametrina (%)		Massa corpórea (mg)	
		F	P	F	P	F	P
Modelo	7	13,16	< 0,001 <sup>2</sup>	3,36	< 0,001 <sup>2</sup>	13,44	< 0,001 <sup>2</sup>
Erro	52	-	-	-	-	-	-
População variante (PV) <sup>3</sup>	1	3,15	0,07	14,87	< 0,001 <sup>2</sup>	54,43	< 0,001 <sup>2</sup>
Densidade (D)	1	64,32	< 0,001 <sup>2</sup>	1,50	0,22	0,06	0,80
Proporção (P)	1	22,31	< 0,001 <sup>2</sup>	1,31	0,25	3,98	0,06
PV x P	1	1,24	0,24	4,39	< 0,001 <sup>2</sup>	32,50	< 0,001 <sup>2</sup>
PV x D	1	0,54	0,46	0,00	0,97	0,08	0,77
P x D	1	0,01	0,94	1,51	0,22	0,01	0,91
PV x D x P	1	0,17	0,67	0,04	0,84	0,05	0,82

<sup>1</sup>Graus de liberdade

<sup>2</sup>Significativo a 5% de probabilidade

<sup>3</sup>População que teve sua proporção inicial variada em relação à da outra.

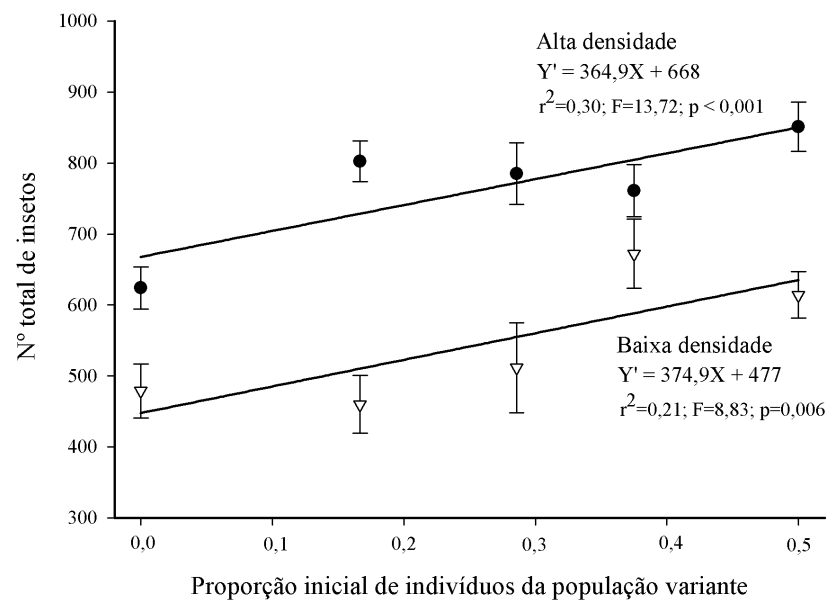


Figura 1. Número total de indivíduos vivos para populações de *S. zeamais* resistente e susceptível após competição por duas gerações em cinco proporções e duas densidades iniciais de insetos. Cada ponto representa a média  $\pm$  erro padrão de seis repetições.

indivíduos provenientes de ambas as populações (Jacarezinho e Sete Lagoas) contribuíram em taxas semelhantes para a constituição das gerações sucessoras.

Diversos estudos sobre evolução da resistência associam este fenômeno a um custo adaptativo ao indivíduo (Roush & McKenzie 1987, McKenzie & Batterham 1994, Haubruge & Arnaud 2001). A idéia parece estar relacionada aos mecanismos de resistência envolvidos e baseia-se em três premissas: o aparecimento de adaptações a novos ambientes requer grandes mudanças fenotípicas; os genes que conferem resistência quase nunca se fixam em populações naturais e, por fim, há correlação entre mecanismos de resistência a inseticidas e alteração na função de proteínas associadas (Zhu *et al.* 1996, Cousteau *et al.* 2000). Entretanto, se genes resistentes causam realmente desvantagens adaptativas na ausência de inseticidas, a frequência de alelos resistentes deveria ser baixa (ou ausente) em áreas não tratadas ou que tiveram o uso de inseticidas interrompido, o que nem sempre é constatado na prática (Whittehead *et al.* 1985, Parrela & Trumble 1989, White & Bell 1989). A redução significativa da mortalidade ocasionada por deltametrina nas populações resultantes da competição em decorrência de incrementos realizados nas proporções iniciais de indivíduos provenientes de Jacarezinho (Fig. 2), apoia a hipótese de ausência de custo adaptativo associado à expressão da resistência nessa população.

Whittehead *et al.* (1985) afirmam que para uma população de insetos resistentes a inseticidas ser desfavorecida adaptativamente na ausência de inseticidas, é necessário que a magnitude do custo associado seja suficiente para alterar o desenvolvimento da população, especialmente nos genótipos heterozigóticos quando a resistência é dominante. Fragoso *et al.* (2005), utilizando avaliações demográficas, também constataram que as

populações de *S. zeamais* provenientes de Jacarezinho e de Sete Lagoas possuíam performance semelhantes. A população de Jacarezinho vem sendo mantida por mais de uma década na ausência de inseticidas sem redução da expressão da resistência, o que sugere que a resistência a inseticidas se encontra fixada nessa população e que a expressão dos genes responsáveis não mais incorrem em desfavorecimento adaptativo. Isto talvez decorra do fato de que a utilização de DDT foi por muito tempo a ferramenta mais utilizada para controle de pragas de grãos armazenados na região de Jacarezinho (Guedes *et al.* 1994).

O uso intensivo de DDT em grãos armazenados na região de Jacarezinho pode ter propiciado uma seleção intensa dos fenótipos com genes que conferiam resistência ao inseticida e, como alguns piretróides (dentre eles a deltametrina) possuem o mesmo mecanismo de ação do DDT (interferência na modulação dos canais de sódio), a resistência a eles foi logo constatada. Além disto, o longo período de seleção para resistência ao DDT deve ter possibilitado modificações nos genes responsáveis pela expressão do fenômeno da resistência reduzindo seus custos fisiológicos associados. Adicionalmente, genes de resistência com menores custos adaptativos podem ter substituído os primeiros genes que conferiam resistência ao DDT, em virtude da dificuldade de manutenção nas populações portadoras dos genes com custo adaptativo associado. Essas duas alternativas são também aventadas por Chevillon *et al.* (1997) e Boivin *et al.* (2003) em estudos evolutivos da expressão da resistência a inseticidas em outras espécies de insetos.

White & Bell (1989) relataram que, em um primeiro momento, populações de moscas da espécie *Lucilia cuprina* (Weidemann), resistentes a diazinom, apresentavam alguma desvantagem adaptativa em relação aos indivíduos susceptíveis, mas passado um período de dez anos, outros

genes de resistência foram selecionados e compensaram a menor adaptabilidade das populações. Outros estudos demonstram que resistência a inseticidas não necessariamente incorre em custos adaptativos e revelam genótipos resistentes com potencial de adaptação igual ou superior aos dos susceptíveis (Kence & Jdeidi 1997, Baker et al. 1998, Haubruge & Arnaud 2000).

As correlações negativas entre massa corpórea média

da população e mortalidade ocasionada por deltametrina, e desta última com a taxa respiratória média da população (Tabela 2), suportam a hipótese de que os indivíduos resistentes estariam utilizando seu maior peso e metabolismo respiratório para competir em condições de igualdade com indivíduos susceptíveis. Maior massa corpórea e metabolismo respiratório provavelmente possibilitam detoxificação mais eficiente das moléculas inseticidas, por

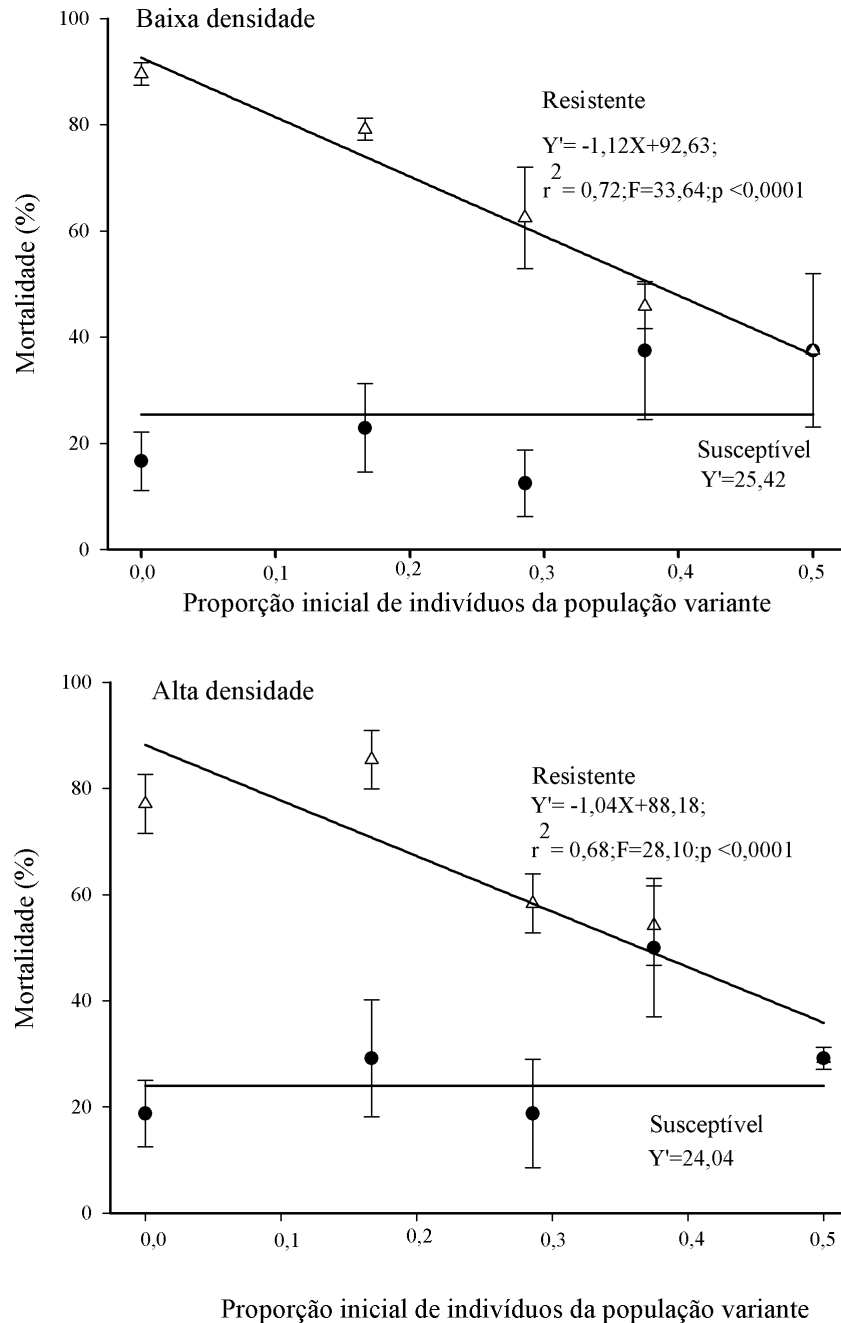


Figura 2. Percentagem de mortalidade proporcionada pela  $CL_{95}$  de deltametrina em populações de *S. zeamais* resistente e susceptível após competição por duas gerações, na ausência de inseticidas, em cinco proporções e duas densidades iniciais. Cada ponto representa a média  $\pm$  erro padrão de três repetições. A população indicada em cada curva é a que teve sua proporção variada (população variante). Retas paralelas ao eixo das abscissas representam a inexistência de diferenças significativas entre os tratamentos decorrente do aumento da proporção de indivíduos da população variante.

possuir maior quantidade de moléculas de reserva, garantindo energia para a produção dos seus aparatos detoxificativos sem comprometimento de potencial reprodutivo. Vários trabalhos demonstram a interferência de inseticidas tanto na quantidade de constituintes de reservas (principalmente, carboidratos e proteínas) armazenados no corpo gorduroso, quanto na mobilização dessas reservas em insetos (Bhosale *et al.* 1988, Nath *et al.*

1997, Nath 2000).

Incrementos na quantidade inicial de insetos provenientes de Jacarezinho proporcionaram reduções significativas na mortalidade ocasionada por deltametrina na população resultante do período de competição (Fig. 2) em ambos os níveis de densidade. Assim, mesmo em elevados níveis de competição, os fenótipos resistentes contribuíam de maneira semelhante aos susceptíveis para

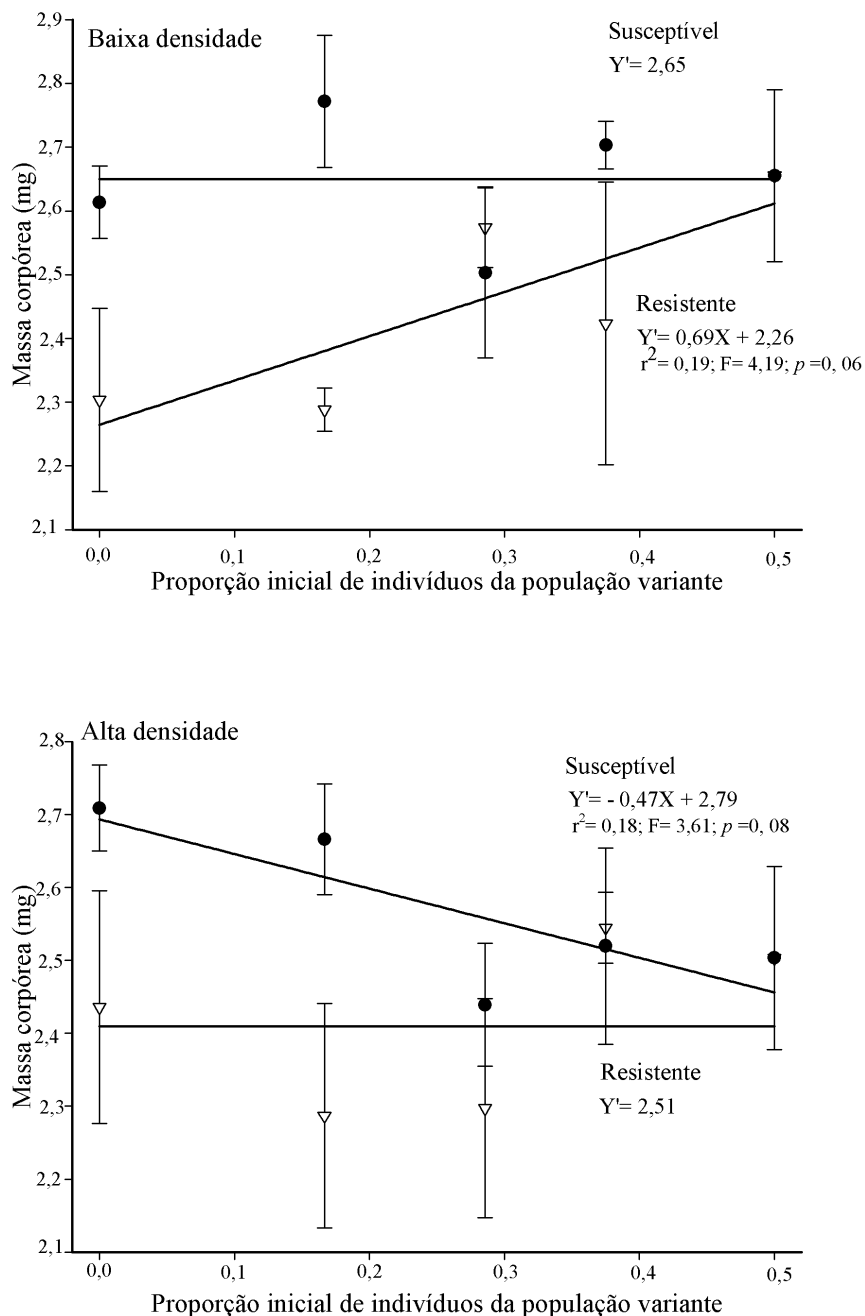


Figura 3. Massa corpórea de indivíduos de populações de *S. zeamais* resistente e susceptível após competição por duas gerações em cinco proporções e duas densidades iniciais. Cada ponto representa a média  $\pm$  erro padrão de três repetições. A população indicada em cada curva é a que teve sua proporção variada (população variante). Retas paralelas ao eixo das abscissas representam a inexistência de diferenças significativas entre os tratamentos decorrente do aumento da proporção de indivíduos da população variante.

Tabela 2. Correlações entre total de insetos, mortalidade ocasionada por deltametrina (%), massa corpórea de insetos adultos (mg) e produção de CO<sub>2</sub> (nmol CO<sub>2</sub>/inseto/h), de populações de *S. zeamais* resistentes e suscetível a piretróides. (n = 52)

Correlações	Total de insetos adultos		Mortalidade por deltametrina (%)		Produção de CO <sub>2</sub> (nmol CO <sub>2</sub> /inseto/h)	
	r	P	r	P	r	P
Mortalidade por deltametrina (%)	- 0,16	0,21	-	-	-	-
Produção de CO <sub>2</sub> (nmol CO <sub>2</sub> /inseto/h)	- 0,19	0,16	- 0,36	< 0,01 <sup>1</sup>	-	-
Massa corpórea (mg)	0,15	0,23	- 0,43	< 0,01 <sup>1</sup>	0,09	0,48

<sup>1</sup>Significativo a 1% de probabilidade

constituição das gerações sucessoras. Os resultados de massa corpórea média das populações resultantes (Fig. 3), embora não tão convincentes quanto os resultados apresentados para a mortalidade ocasionada por deltametrina, reforçam a hipótese de inexistência de custos adaptativos associados à expressão da resistência na população de Jacarezinho. As interrelações entre regulação gênica e ambiente envolvidas na expressão da característica de massa corpórea média da população são mais complexas do que as envolvidas na regulação da expressão da resistência a inseticidas. Isso pode justificar a menor contribuição da massa corpórea média na elucidação da existência de custos adaptativos associados à expressão da resistência.

O aumento na produção de enzimas detoxificadoras geralmente incorre em aumento na demanda energética da população (Hostetler *et al.* 1994, Chevillon *et al.* 1997, Boivin *et al.* 2001). Isso sugere que o aumento na taxa respiratória média da população contribui para a redução da mortalidade ocasionada por deltametrina. Em outras palavras, significa que a partir do momento em que ocorre maior contribuição dos indivíduos provenientes da população de Jacarezinho na geração sucessora, esta passa a ter taxa respiratória média suficiente para atender a demanda energética adicional, empregada na mobilização das moléculas de reservas necessárias para a detoxificação.

Portanto, podemos concluir que a expressão da resistência a piretróides na população de Jacarezinho parece não incorrer em custo fisiológico adicional capaz de influenciar o seu desempenho em comparação com a população de Sete Lagoas, tornando-a eficiente competidora frente a populações suscetíveis. Isso acarreta complicações práticas para o manejo da resistência nessa espécie, uma vez que a interrupção de uso de inseticidas piretróides visando o retorno de aplicações desses inseticidas no futuro, pode não surtir os efeitos esperados, pois mesmo passado um determinado período de tempo, as populações resistentes da praga ainda se manterão como tais. Novos estudos dessa natureza, utilizando populações da praga que foram recentemente reladas como resistentes, e que mostram perfil de desenvolvimento distinto da população de Jacarezinho, precisam ser realizados para contextualização dessas hipóteses.

### Literatura Citada

Alaoui, A., L. Gourdoux, Z.K. Atay & R. Moreau. 1994.

Alterations in carbohydrate metabolism induced in *Locusta migratoria* after poisoning with the pyrethroid insecticide deltamethrin. *Pestic. Biochem. Physiol.* 50:183-189.

Baker, J.E., J. Perez-Mendonça, R.W. Beeman & J.E. Throne. 1998. Fitness of a malathion-resistant strain of the parasitoid *Anisopteromalus calandrae* (Hymenoptera: Pteromalidae). *J. Econ. Entomol.* 91: 50-55.

Bhosale, S.H., V.B. Yadwad & V.L. Kallapur. 1988. Residual toxic effect of Ekalux-25 on the biochemical constituents of the fat body of 5th instar *Bombyx mori*, *Indian J. Seric.* 27: 73-82.

Boivin, T., C.C. D'Hières, J.C. Bouvier, D. Beslay & B. Sauphanor. 2001. Pleiotropism of insecticide resistance in the codling moth *Cydia pomonella*. *Entomol. Exp. Appl.* 99: 381-386.

Chevillon, C., D. Bourguet, F. Rousset, N. Pasteur & M. Raymond. 1997. Pleiotropy of adaptative change in population: Comparisons among insecticide resistance genes in *Culex pipiens*. *Gen. Res.* 68:195-203.

Chow, S.L. & K.J. Gaston. 1999. Exploring links between physiology and ecology at macro scales: The role of respiratory metabolism in insects. *Biol. Rev.* 74: 87-120.

Clarke, A. 1993. Seasonal acclimatization and latitudinal compensation in metabolism: Do they exist? *Func. Ecol.* 7:139-149.

Cousteau, C., C. Chevillon & R.H. French-Constant. 2000. Resistance to xenobiotics and parasites: Can we count the cost? *Trends Ecol. Evol.* 15: 378-383.

Daniel, S.H. & R.H. Smith. 1994. Functional anatomy of the egg pore in *Callosobruchus maculatus*: A trade-off between gas-exchange and protective functions? *Physiol. Entomol.* 19: 30-38.

Ferrari, J.A. & G.P. Georghiou. 1981. Effects on insecticidal selection and treatment on reproductive



- potential of resistant, susceptible and heterozygous strains of the southern house mosquitoes. *J. Econ. Entomol.* 74: 323-327.
- Fragoso, D.B., R.N.C. Guedes & L.A. Peternelli. 2005.** Developmental rates and population growth of insecticide-resistant and susceptible populations of *Sitophilus zeamais* J. Stored Prod. Res. 41: 271-281.
- Fragoso, D.B., R.N.C. Guedes & S.T. Rezende. 2003.** Biochemical mechanisms of insecticides resistance in Brazilian populations of *Sitophilus zeamais* Motschulsky (Coleoptera: Curculionidae). *Entomol. Exp. Appl.* 109: 21-29.
- Guedes, R.N.C., E.E. Oliveira, N.M.P. Guedes, B.M. Ribeiro & J.E. Serrão, no prelo.** Cost and mitigation of insecticide resistance in the maize weevil, *Sitophilus zeamais* *Physiol. Entomol.*
- Guedes, R.N.C., J.O.L. Lima, J.P. Santos & C.D. Cruz. 1994.** Inheritance of deltamethrin resistance in a Brazilian strain of maize weevil (*Sitophilus zeamais* Mots.). *Int. J. Pest Manag.* 40: 103-106.
- Guedes, R.N.C., J.O.L. Lima, J.P. Santos C.D. Cruz. 1995.** Resistance to DDT and pyrethroids in Brazilian populations of *Sitophilus zeamais* Motsch. (Coleoptera: Curculionidae). *J. Stored Prod. Res.* 31: 145-150.
- Guedes, R.N.C. & K.Y. Zhu. 1998.** Characterization of malathion resistance in Mexican population of *Rhyzoperta dominica*. *Pestic. Sci.* 53: 15-20.
- Guedes R.N.C., R.H. Smith & N.M.P. Guedes. 2003.** Host suitability, respiration rate and the outcome of larval competition in strains of the cowpea weevil, *Callosobruchus maculatus*. *Physiol. Entomol.* 28: 1-9.
- Guillemaud, T., T. Lenormand, D. Bourguet, C. Chevillon, N. Pasteur & M. Raymond. 1998.** Evolution of resistance in *Culex pipiens*: Allele replacement and changing environment. *Evolution.* 52: 443-453.
- Harak, M., I. Lamprecht, A. Kussik, K. Hiiesaar, L. Metspalu & U. Tartes. 1999.** Calorimetric investigations of insect metabolism and development under the influence of a toxic palnt extract. *Thermochim. Acta* 333: 39-48.
- Haubruege, E. & A. Arnaud. 2001.** Fitness consequences malathion-specific resistance in red flour beetle (Coleoptera: Tenebrionidae) and selection for resistance in the absence of malathion. *J. Econ. Entomol.* 94: 552-557.
- Hostetler, M.E., J.F. Anderson & C. Lanciani. 1994.** Pesticide resistance and metabolic rate in german cockroach (Diptyoptera: Blattellidae). *Fla. Entomol.* 77: 288-290.
- Kence, M. & T. Jdeidi. 1997.** Effect of malathion on larval competition in house fly (Diptera: Muscidae) populations. *J. Econ. Entomol.* 90: 59-65.
- Li, X., L. Ma, L. Sun & C. Zhu. 2002.** Biotic characteristics in deltamethrin-susceptible and resistant strains of *Culex pipiens pallens* (Diptera: Culicidae) in China. *Appl. Entomol. Zool.* 37: 305-308.
- Marais, E. & S.L. Chow. 2003.** Repeatability of standard metabolic rate and gas exchange characteristics in a highly variable cockroach, *Perisphaeria sp.* *J. Exp. Biol.* 206: 4565-4574.
- Mckenzie, J.A. & P. Batterham. 1994.** The genetic, molecular and phenotypic consequences of selection for insecticide resistance. *Trends Ecol. Evol.* 9: 166-169.
- Nath, B.S. 2000.** Changes in carbohydrate metabolism in hemolymph and fat body of the silkworm, *Bombyx mori* L. exposed to organophosphorus insecticides. *Pestic. Biochem. Physiol.* 68: 1504-1515.
- Nath, B.S., A. Suresh, B.M. Varma & R.P.S. Kumar. 1997.** Changes in protein metabolism in hemolymph and fat body of the silkworm, *Bombyx mori* (Lepidoptera: Bombycidae) in response to organophosphorus insecticides toxicity. *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 36: 169-173.
- Park, J.H. & L.L. Keeley. 1998.** The effect of biogenic amines and their analogs on carbohydrate metabolism in the fat body of the cockroach *Blaberus discoidalis*. *Gen. Comp. Endocrinol.* 110: 88-95.
- Parrela, M.P. & J. Trumble. 1989.** Decline of resistance in *Liriomyza trifoli* (Diptera: Agomyzidae) in the absence of insecticide selection pressure. *J. Econ. Entomol.* 82: 365-368.
- Ribeiro, B.M., R.N.C. Guedes, E.E. Oliveira & J.P. Santos. 2003.** Insecticide resistance and synergism in Brazilian populations of *Sitophilus zeamais* (Coleoptera: Curculionidae). *J. Stored. Prod. Res.* 39: 21-31.
- Roush, R.T. & J.A. McKenzie. 1987.** Ecological genetics of insecticide and acaricide resistance. *Annu. Rev. Entomol.* 32: 361-380.
- SAS Institute. 1989.** SAS/STAT User's Guide, version 6. 1989. SAS Institute, Cary, NC, USA.
- Snaydon, R.W. 1991.** Replacement or additive series for competition studies? *J. Appl. Ecol.* 28: 930-946.
- SPSS Inc. 2000.** Sigma Plot user's guide version 7.0 (Revised Edition). SPSS Inc., Chicago, USA.

- Weldem, C.W. & W.L. Slausom. 1986.** The intensity of competition versus importance: An overlooked distinction and some implications. *Qatl. Rev. Biol.* 61: 23-44.
- White, N.D.G. & R.J. Bell. 1989.** Relative fitness of a malathion-resistant strain of *Cryptolestes ferrugineus* (Coleoptera: Cucujidae) when development and oviposition occur in malathion-treated and untreated wheat kernels. *J. Stored. Prod. Res.* 26: 23-27.
- Whitehead, J., R. T. Roush & B.R. Norment. 1985.** Resistance stability and coadaptation in diazino-resistant house flies (Diptera: Muscidae). *J. Econ. Entomol.* 78: 25-29.
- Zhu, K.Y., S.H. Lee & J.M. Clark. 1996.** A point mutation of acetylcholinesterase associated with azinphosmethyl resistance and reduced fitness in Colorado potato beetle. *Pestic. Biochem. Physiol.* 55: 100-108.
- Whitehead, J., R. T. Roush & B.R. Norment. 1985.** *Received 10/XII/04. Accepted 29/VII/05.*
-