

ECOLOGY, BEHAVIOR AND BIONOMICS

Respostas Fisiológicas, Morfológicas e Comportamentais de *Zabrotes subfasciatus* (Boheman) (Coleoptera: Bruchidae) Associadas ao Consumo de Diferentes Variedades de Feijão (*Phaseolus vulgaris*)

PATRÍCIA B MARTELETO<sup>1</sup>, CECÍLIA LOMÔNACO<sup>2</sup>, WARWICK E KERR<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Programa de Pós-Graduação do Instituto de Genética e Bioquímica; <sup>2</sup>Instituto de Biologia;

<sup>3</sup>Depto. de Ciências Agronômicas. Univ. Federal de Uberlândia, Campus Umuarama, 38.400-902, Uberlândia, MG; patriciamarteleto@gmail.com, lomonaco@ufu.br, kerr@ufu.br

Edited by Fernando L Cônsoli – ESALQ/USP

*Neotropical Entomology* 38(2):178-185 (2009)

Physiologic, Morphologic and Behavioural Responses of *Zabrotes subfasciatus* (Boheman) (Coleoptera: Bruchidae) Related to the Consume of Different Varieties of *Phaseolus vulgaris*

**ABSTRACT** - This study was developed aiming to verify physiological, morphological and behavioral responses of two different *Zabrotes subfasciatus* (Boheman) populations to different beans varieties (*Phaseolus vulgaris*) (Fabaceae). Female longevity, fertility and oviposition preference site, as well as size and levels of fluctuating asymmetry for males and females were described. *Zabrotes subfasciatus* displayed physiological plasticity in response to the diet, which was considered an important adaptive ability to maintain the insect generalist habit for food consumption and oviposition sites. The populations studied had different responses to the same treatments, indicating genetic, physiological and behavioral variation on their plastic potential. The Hopkins' principle, which determines the influence of previous female experience in the choice of oviposition sites, was not confirmed. The occurrence of fluctuating asymmetry in males and females was variable, probably as a consequence of genomic factors determining this trait.

**KEY WORDS:** Phenotypic plasticity, fluctuating asymmetry, morphometry, development homeostasis

**RESUMO** - Este estudo foi desenvolvido visando verificar respostas fisiológicas, morfológicas e comportamentais em duas diferentes populações de *Zabrotes subfasciatus* (Boheman) confinadas a diferentes variedades de feijão (*Phaseolus vulgaris*) (Fabaceae). Avaliaram-se a longevidade, fertilidade e preferência de fêmeas por sítios de oviposição, bem como o tamanho e os níveis de assimetria flutuante de machos e fêmeas. Foram observadas respostas fisiológicas plásticas relacionadas ao tipo de dieta, sendo consideradas importantes habilidades adaptativas para manutenção do hábito generalista do inseto no consumo e uso de sítios para oviposição. As populações estudadas apresentaram respostas distintas a tratamentos similares, o que indica variações genéticas, fisiológicas e comportamentais no seu potencial plástico. O princípio de Hopkins, que mostra a influência da experiência prévia na escolha de sítios para oviposição, não foi confirmado. A ocorrência de assimetria flutuante é variável em machos e fêmeas, o que evidencia a influência de fatores genômicos na determinação desse caráter.

**PALAVRAS-CHAVE:** Plasticidade fenotípica, assimetria flutuante, morfometria, homeostasia no desenvolvimento

Os organismos são programados para produzir um fenótipo pré-determinado, resistindo ou reagindo a distúrbios de natureza genética e/ou ambiental enfrentados durante o seu desenvolvimento (Palmer & Strobeck 1986). Essa capacidade é denominada homeostasia 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).

A homeostasia do desenvolvimento pode ser avaliada verificando-se a habilidade de um organismo com simetria bilateral em produzir caracteres semelhantes bilateralmente quando estressores genéticos ou ambientais afetam o processo de canalização (Markow 1995). Assim, a assimetria flutuante (AF), que denota pequenos desvios da simetria perfeita de

um caráter, pode ser um bom indicador de estabilidade do desenvolvimento (Palmer & Strobeck 1986 1992). Entretanto, a canalização e a estabilidade do desenvolvimento nem sempre são favoráveis à sobrevivência e reprodução de organismos, especialmente em ambientes instáveis ou heterogêneos (Del Lama *et al* 2002). Nessas condições, pode ser mais vantajoso para o indivíduo apresentar grande potencial plástico na expressão fenotípica de suas características (Koehn & Bayne 1989).

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

Contudo, respostas plásticas somente podem ser consideradas adaptativas quando representam um mecanismo no qual a adaptabilidade relativa é mantida, apesar das mudanças no ambiente, caso contrário são descritas como mal-adaptativas (Thompson 1991).

Bruchidae são excelentes organismos para o desenvolvimento de estudos empíricos nas teorias evolutivas e biológicas relacionadas à homeostasia no desenvolvimento e à plasticidade fenotípica. São insetos de fácil manipulação em laboratório, onde as condições ambientais podem simular o ambiente de armazenamento de grãos (Fox & Tatar 1994). Além disso, possuem alto potencial reprodutivo e desenvolvimento (ovo-adulto) rápido, produzindo muitas gerações em um curto espaço de tempo (Southgate 1979).

O caruncho-do-feijão, *Zabrotes subfasciatus* (Boheman) é originário das regiões tropicais e subtropicais das Américas Central e do Sul e é uma das principais pragas do feijão armazenado (Dendy & Credland 1991, Haines 1991). Foi introduzido em muitos países da Europa por meio de feijões infestados, o que contribuiu para o aumento no número de hospedeiros (Meik & Dobie 1986). A fêmea oviposita diretamente sobre as sementes após a deiscência das vagens ou pode infestar as sementes ainda dentro das mesmas, utilizando-se de perfurações realizadas por outros insetos-praga (Credland & Dendy 1992).

O presente estudo teve por objetivo registrar as respostas fisiológicas, morfológicas e comportamentais de duas populações de *Z. subfasciatus* associadas ao consumo de diferentes variedades de feijão (*Phaseolus vulgaris*), visando compreender alguns aspectos da homeostasia do desenvolvimento e do potencial plástico da espécie.

## Material e Métodos

**Obtenção de *Z. subfasciatus*.** Os experimentos foram conduzidos com duas populações selvagens de *Z. subfasciatus*, adquiridos de feijões infestados, das variedades branca e carioca, obtidos em Ribeirão Preto (SP) e Uberlândia (MG), respectivamente. As variedades branca e carioca foram escolhidas por serem comumente comercializadas nas regiões

onde as populações foram coletadas. As amostras obtidas foram mantidas em condições ambientais (24°C a 26°C, 40% UR, 12h fotofase), em culturas-estoque para a produção de grupos-testes, confinando-as à variedade de feijão na qual foram originalmente coletadas. As culturas-estoque foram mantidas em frascos de vidro com capacidade para 500 ml, vedados na porção superior com tecido fino.

**Respostas fisiológicas e morfológicas.** Para avaliação de possíveis modificações fisiológicas em *Z. subfasciatus* associadas às variedades de feijão utilizadas como alimento, foram selecionados casualmente 40 casais de bruquídeos recém-emergidos (0 a 24h), sendo 20 provenientes de cada uma das culturas-estoque. De cada grupo-teste foram formados 10 casais, alocados individualmente em tubos de vidro cilíndricos (7 x 3 cm). Para 10 destes casais foram oferecidos 16 grãos da variedade de feijão carioca e para outros 10 casais 16 grãos da variedade de feijão branco como substrato para oviposição. Foram observados a longevidade das fêmeas e o número de ovos produzidos.

Para a avaliação de modificações morfológicas foram montadas lâminas dos pares de asas dos 10 casais parentais e de 10 casais filiais, provenientes de cada grupo-teste. As lâminas foram preparadas utilizando-se esmalte incolor para fixação da laminula, sendo em seguida fotografadas com câmera digital acoplada a um estereomicroscópio (25x). A largura e o comprimento na posição mediana das asas foram medidos utilizando-se o software Adobe Photoshop 6.0. Cada medida foi efetuada três vezes para possibilitar a estimativa de erro. A partir das medidas de largura e comprimento das asas direitas, foi obtido um índice de tamanho de cada indivíduo e calculada a assimetria flutuante (AF) de cada grupo-teste. A AF tem sido o índice mais utilizado para descrição de variações fenotípicas causadas por estresse ambiental ou genético (Woods *et al* 1998). Os índices de AF foram obtidos para cada grupo-teste, calculando-se a média das diferenças absolutas entre medidas da asa direita subtraídas das medidas da asa esquerda, ou seja:  $AF = \sum |D-E|/N$ .

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

**Respostas comportamentais.** Avaliou-se a preferência de fêmeas de *Z. subfasciatus* provenientes dos dois grupos-testes sobre as variedades de feijão e também o possível condicionamento para escolha do sítio de oviposição, em decorrência do uso de determinada variedade de feijão durante o desenvolvimento larval (Princípio de Hopkins).

Neste experimento também foram utilizados 40 casais de bruquídeos recém-emergidos (0 a 24h), coletados aleatoriamente nas culturas-estoque mantidas com as variedades carioca e branco. Os casais foram colocados isoladamente em tubos de vidro cilíndricos (7 x 3 cm), onde

16 grãos de feijão foram oferecidos como substrato para oviposição, sendo quatro grãos de cada uma das variedades branco, preto, jalo e carioca. A preferência das fêmeas de cada grupo-teste foi avaliada, anotando-se o número de ovos/grão das diferentes variedades de feijão.

**Análise estatística.** Os dados relativos às repostas fisiológicas foram analisados utilizando-se o software estatístico SYSTAT (1992). O pré-teste estatístico Kolmogorov-Smirnov indicou que nenhuma das amostras apresentava distribuição normal para o número de ovos ( $D_{\text{máx}} = 1,000$ ;  $P < 0,001$ ), proporção de emergentes ( $D_{\text{máx}} = 0,653$ ;  $P < 0,001$ ), proporção de fêmeas emergentes ( $D_{\text{máx}} = 0,566$ ;  $P < 0,001$ ), proporção de machos emergentes ( $D_{\text{máx}} = 0,618$ ;  $P < 0,001$ ) e longevidade de fêmeas parentais ( $D_{\text{máx}} = 1,000$ ;  $P < 0,010$ ). Em decorrência disto, empregou-se o teste Kruskal-Wallis para verificar se as variáveis obtidas diferiram entre os tratamentos e, em casos positivos, o teste Tukey-Type foi realizado para efetuar comparações múltiplas (Zar 1984).

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

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

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

## Resultados

**Respostas fisiológicas.** O número de ovos depositados por fêmeas das diferentes culturas-estoque diferiu nas variedades de feijão ( $H = 13,027$ ;  $P = 0,005$ ), sendo que fêmeas provenientes de feijão branco, submetidas a esta variedade, apresentaram menor fecundidade. Já os indivíduos que ovipositaram na variedade carioca, ou que tiveram experiência prévia alimentando-se desta variedade, também apresentaram maior fecundidade em relação àqueles provenientes de branco e confinados a esta mesma variedade (Fig 1A).

A proporção de adultos emergidos também variou ( $H = 13,800$ ;  $P = 0,003$ ), sendo o número de descendentes de casais provenientes da cultura-estoque em feijão carioca superior àquele de feijão branco, independentemente do tratamento a que foram submetidos (Fig 1B).

A longevidade também foi afetada ( $H = 17,673$ ;  $P < 0,001$ ), sendo mais longevas as fêmeas submetidas a uma variedade de feijão diferente daquela de origem (Fig 1C).

O número de machos e fêmeas produzidos na F1 não diferiu entre os diferentes tratamentos ( $H = 4,918$ ;  $P = 0,178$ ;  $H = 4,918$ ;  $P = 0,178$ , respectivamente), sendo a razão sexual (fêmeas/machos+fêmeas) próxima a 0,48.

**Respostas comportamentais.** As fêmeas de *Z. subfasciatus* ovipositaram mais sobre os grãos das variedades branco e jalo, independentemente da variedade onde suas larvas se desenvolveram ( $H = 12,575$ ;  $P < 0,006$  para fêmeas provenientes de feijão branco e  $H = 29,013$ ;  $P < 0,001$  para fêmeas provenientes de feijão carioca) (Fig 2).

**Respostas morfológicas.** Como as variáveis originais estavam correlacionadas, a ACP foi considerada adequada para obtenção do índice multivariado de tamanho, cuja distribuição ajustou-se à curva não-normal ( $D_{\text{máx}} = 0,181$ ;  $P = 0,003$ ). Os sinais dos coeficientes do primeiro componente principal foram todos positivos e próximos de um, o que indica que o índice multivariado de tamanho foi calculado adequadamente. Constatou-se que 98,5% das variações morfológicas resultaram da diferença de tamanho entre os indivíduos e 1,5% foram causadas por divergências na forma (Tabela 1).

O teste Mann-Whitney ( $U = 2423,0$ ;  $P < 0,001$ ) indicou que fêmeas ( $\chi = 0,937$ ;  $DP = 0,455$ ) foram maiores do que machos ( $\chi = -0,882$ ;  $DP = 0,361$ ). Por isso, as análises subsequentes foram feitas separadamente para machos e fêmeas.

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

O tamanho das fêmeas não diferiu entre as gerações ( $U = 196,0$ ;  $P = 0,094$ ). Contrariamente, o tamanho de machos apresentou diferenças significativas ( $U = 177,0$ ;  $P = 0,008$ ) entre P ( $\chi = -1,046$ ;  $DP = 0,261$ ) e F1 ( $\chi = -0,766$ ;  $DP = 0,380$ ).

Em relação à AF, a ANOVA para dois fatores indicou que o erro nas repetições das medidas efetuadas foi desprezível e que a diferença entre as medidas bilaterais foi estimada com confiabilidade, como indicado pela significativa interação lado x indivíduo para comprimento

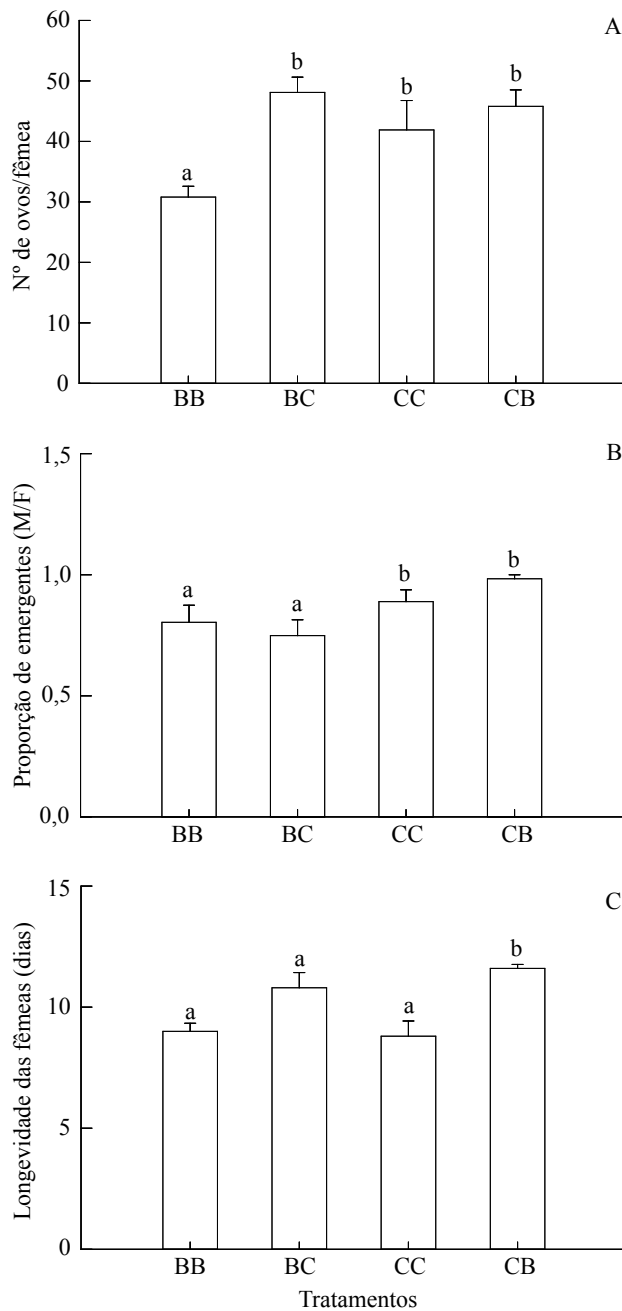


Fig 1 Número de ovos, proporção de adultos emergidos e longevidade de fêmeas de *Zabrotes subfasciatus* nas variedades de feijão branco e carioca. BB – indivíduos provenientes de feijão branco, submetidos à mesma variedade; BC – indivíduos provenientes de feijão branco, submetidos ao feijão carioca; CC – indivíduos provenientes de feijão carioca, submetidos à mesma variedade; CB – indivíduos provenientes de feijão carioca, submetidos ao feijão branco. Tratamentos com letras iguais não diferem significativamente pelo teste de Tukey-Type ( $P \leq 0,05$ ).

( $F = 109,197$ ;  $P < 0,001$ ) e para largura ( $F = 1433,720$ ;  $P < 0,001$ ).

Os resultados obtidos com o teste t para uma

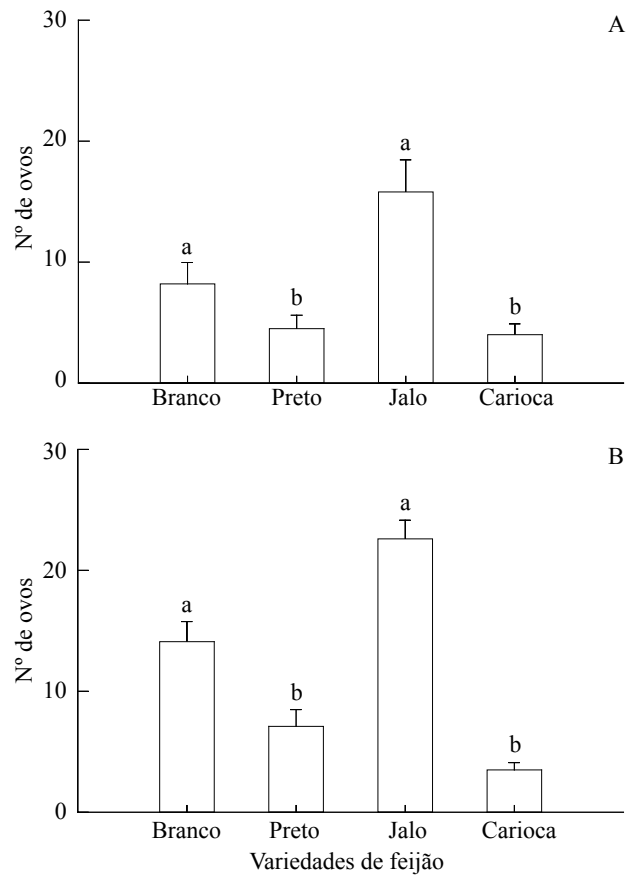


Fig 2 Número de ovos depositados por fêmeas de *Zabrotes subfasciatus* em diferentes variedades de feijão, provenientes das variedades de feijão branco (A) e carioca (B). Tratamentos com letras iguais não diferem pelo teste de Tukey-Type ( $P \leq 0,05$ ).

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

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

amostra indicaram que as distribuições D-E não foram significativamente diferentes de zero para comprimento ( $t = 1,338$ ;  $P = 0,184$ ) e largura ( $t = 1,756$ ;  $P = 0,082$ ), o que descartou a ocorrência de assimetria direcional (Tabela 2). Segundo o teste Kolmogorov-Smirnov, as distribuições D-E para as duas características foram normais, descartando a ocorrência de antissimetria (Tabela 2). Finalmente, a análise de correlação de Pearson indicou que os valores individuais de D-E para comprimento ( $r = 0,156$ ;  $P = 0,096$ ) e largura ( $r = -0,128$ ;  $P = 0,164$ ) da asa não apresentaram relação com o

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

Característica	Média ± EP (n)	Assimetria		Antissimetria		Correlação	
		T	P	D <sub>máx</sub>	P	r	P
Comprimento	1,361 ± 10,907 (115)	1,338	0,184	0,080	0,068	0,156	0,096
Largura	1,714 ± 10,650 (119)	1,756	0,082	0,080	0,061	-0,128	0,164

tamanho dos insetos (Tabela 2).

As ANOVAs para dois fatores (sexo e geração), relativas às duas medidas de assimetria flutuante (AF) (Tabela 3), indicaram que os níveis de AF do comprimento da asa diferiram apenas entre gerações ( $F = 4,571$ ;  $P = 0,035$ ). Machos parentais ( $\chi = 11,071$ ;  $DP = 5,537$ ) são mais assimétricos que os da geração F1 ( $\chi = 7,738$ ;  $DP = 6,806$ ). Segundo as ANOVAs para dois fatores, não existem diferenças nos níveis de AF da largura e comprimento da asa entre os sexos e tratamentos (Tabela 3).

## Discussão

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

A oviposição de fêmeas foi influenciada pela variedade de feijão oferecida, pois houve aumento de cerca de 36% na deposição de ovos no feijão carioca em relação ao feijão branco. Joachim-Bravo & Zucoloto (1997) já haviam relatado que substâncias atrativas em grãos de diferentes

Tabela 3 Análises de variância para dois fatores (sexo x geração e sexo x tratamentos), relativas às flutuações na assimetria flutuante (AF) de medidas morfométricas do comprimento e largura da asa de *Zabrotes subfasciatus*.

ANOVA (sexo x geração)						
Fonte	SQ	GL	MQ	F	P	
AF do comprimento						
Sexo	10,154	1	10,154	0,267	0,606	
Geração	173,800	1	173,800	4,571	0,035 <sup>1</sup>	
Sexo* geração	20,930	1	20,930	0,551	0,460	
Erro	4220,022	11	38,018			
AF da largura						
Sexo	3,470	1	3,470	0,078	0,781	
Geração	8,736	1	8,736	0,196	0,659	
Sexo* geração	21,361	1	21,361	0,479	0,490	
Erro	5132,854	115	44,634			
ANOVA (sexo x tratamento)						
Fonte	SQ	GL	MQ	F	P	
AF do comprimento						
Sexo	9,755	1	9,755	0,253	0,616	
Tratamento	143,984	3	47,955	1,243	0,298	
Sexo* tratamento	138,259	3	46,086	1,194	0,316	
Erro	4131,011	107	38,608			
AF da largura						
Sexo	9,532	1	9,532	0,221	0,639	
Tratamento	86,259	3	28,753	0,667	0,574	
Sexo* tratamento	283,245	3	94,415	2,189	0,093	
Erro	4787,947	111	43,135			

<sup>1</sup>Valor significativo ( $P < 0,05$ )

variedades podem atuar sobre o comportamento de escolha e oviposição de *Z. subfasciatus*. Além disso, outros fatores que podem influenciar o comportamento de oviposição desse caruncho são: morfologia, qualidade nutricional, abundância do hospedeiro, locais livres de predadores e competição (Siemens *et al* 1991, Janz & Nylín 1997, Barros & Zucoloto 1999). Assim, conclui-se que fêmeas de *Zabrotes* podem utilizar estímulos visuais (cor, forma, tamanho) e químicos (nutrientes, substâncias atrativas e/ou repelentes) na busca e escolha do hospedeiro, conforme já demonstrado para outras espécies (Mc Innis 1989, Oi & Mau 1989, Messina 1990).

As fêmeas de *Z. subfasciatus* avaliadas neste experimento depositaram maior número de ovos na variedade de feijão onde também houve maior índice de emergência, indicando comportamento adaptativo, visto que esse material poderia maximizar a sobrevivência dos descendentes. A maior proporção de emergência de adultos provenientes da cultura-estoque com feijão carioca em relação à cultura-estoque com feijão branco sugere que o primeiro é mais atrativo e/ou mais adequado nutricionalmente para o desenvolvimento de *Z. subfasciatus*. Esses resultados contradizem Teixeira & Zucoloto (2003), que consideraram o tamanho do grão fator importante para a escolha de oviposição por Bruchidae, uma vez que no presente estudo os grãos de feijão branco eram maiores que as de feijão carioca.

No entanto, a escolha do sítio para oviposição pode também ser feita em consequência da atração da fêmea pelo grão e não por causa de seu valor nutritivo para as larvas. Assim, nem sempre o hospedeiro preferencial é aquele em que o inseto apresenta melhor performance (Thompson 1991). Jaenicke (1983), por exemplo, não encontrou relação entre preferência e performance para *Drosophila tripunctata* (Sturtevant) (Diptera: Drosophilidae), mesmo não havendo variação na utilização de recursos entre populações em diversas localidades. No caso de Bruchidae, cujos imaturos ficam restritos ao grão escolhido até a emergência dos adultos, a ausência de relação entre preferência e performance poderia reduzir a aptidão de fêmeas (Southgate 1979, Dendy & Credland 1991).

Segundo Dowell (1990), a aceitação ou não de um hospedeiro potencial por um inseto é determinada somente após o contato de ambos. Outros trabalhos (Pimbert & Pierre 1983, Pimbert 1985a, b) demonstraram que o contato prévio das fêmeas de *Z. subfasciatus* com os grãos estimula a oogênese. Isso pode explicar o fato de fêmeas que tiveram contato prévio com o feijão carioca, terem depositado maior número de ovos, mesmo tendo grãos menores que os da variedade branco.

A razão sexual da progênie obtida não foi afetada 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).

A maior longevidade de fêmeas submetidas a uma variedade de feijão diferente da qual se originaram pode ser resultante de comportamento exploratório para adaptação a novo hospedeiro, visando maximizar o número de

descendentes e reduzir as possibilidades de extinção local (Prokopy *et al* 1986, Prokopy & Papaj 1988).

A experiência prévia de *Z. subfasciatus* em determinada variedade de feijão não afetou seu comportamento de escolha de sítio para oviposição, pois fêmeas ovipositaram maior número de ovos nos grãos das variedades jalo e branco de modo independente das variedades nas quais se desenvolveram. A preferência pelas variedades jalo e branco pode ter sido decorrente do fato de ambas terem cor clara, o que pode dificultar a localização do ovo por inimigos naturais que utilizem estímulos visuais no processo de localização do hospedeiro/presa. Entretanto, Ofuya & Credland (1996) acreditam que a cor não seja um atributo importante influenciando escolha de grãos por *Z. subfasciatus*.

Não foi constatado o princípio de Hopkins, que postula que fêmeas preferem fazer postura em hospedeiros nos quais haviam se alimentado na fase imatura. Isso estaria associado a uma “memória” passada entre as fases jovem e adulta (Joachim-Bravo *et al* 2001). Assim como neste estudo, alguns autores não confirmaram o princípio de Hopkins para certos insetos (Phillips 1977, Jaenicke 1983), enquanto outros afirmam que o princípio é válido se forem apresentados para escolha hospedeiros muito diferentes (Smith & Cornell 1979). Estudos com os dípteros Tephritidae *Rhagoletis pomonella* (Walsh), *Ceratitis capitata* (Wied.) e *Dacus tryoni* (Froggat) demonstraram que a experiência prévia de oviposição pode interferir no processo de seleção de novos frutos hospedeiros (Prokopy *et al* 1982, Papaj & Prokopy 1986, Prokopy & Fletcher 1987). Segundo estudos com *C. capitata*, acredita-se que aspectos relacionados ao fruto/grão devem ser mais importantes na escolha do hospedeiro, comparativamente à experiência alimentar prévia da própria fêmea. Tabashnik *et al* (1981) afirmam que além do condicionamento larval, o condicionamento do adulto, por meio da formulação da imagem de procura, e a variação genética (Jermy 1987), também podem causar variação individual na preferência para oviposição.

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

De acordo com Bryant & Turner (1978) e Baldwin & Bryant (1981), variações no tamanho estão intimamente ligadas à oferta de recursos alimentares e a fatores do clima. Isso pode explicar a manutenção dos índices de tamanho dos bruquídeos estudados associados ao consumo das diferentes variedades de feijão, já que não houve acentuada variação da temperatura e a oferta alimentar também se manteve constante e suficiente ao longo do experimento, para todos os tratamentos. Assim, a baixa competição decorrente da adequada oferta de alimento nas condições experimentais poderia ter produzido machos maiores e indivíduos mais simétricos na geração F1 (Lomônaco & Germanos 2001). Outra hipótese a ser considerada é a da estabilização do desenvolvimento dos indivíduos na geração F1 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). A ausência de variação significativa na AF dos caracteres analisados em fêmeas poderia também ser resultante da neutralização de fatores adversos com ajustes metabólicos capazes de garantir a estabilidade homeostática nos padrões de desenvolvimento (Lomônaco & Germanos 2001).

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

Os dados obtidos neste trabalho demonstram a existência de respostas plásticas fisiológicas e modificação morfológica em *Z. subfasciatus*, que podem constituir importantes ferramentas adaptativas para manutenção do hábito generalista do inseto para consumo e oviposição em diferentes variedades de feijão. Essa habilidade tem assegurado sua sobrevivência, tornando suas populações menos sujeitas à extinção. As populações estudadas apresentaram respostas plásticas distintas a tratamentos similares, o que indica variações genéticas, fisiológicas e comportamentais afetando essa resposta. O princípio de Hopkins, que mostra a influência da experiência prévia na escolha de sítios para oviposição, não foi confirmado para a espécie. A ocorrência de AF é variável em machos e fêmeas, evidenciando a influência de fatores genômicos ligados ao sexo na determinação deste caráter.

## Referências

- Baldwin F T, Bryant E H (1981) Effect of size upon matting performance within geographic strains of the housefly, *Musca domestica* L. *Evolution* 35: 1134-1141.
- Barros H C H, Zucoloto F S (1999) Performance and host preference of *Ascia monuste* (Lepidoptera: Pieridae). *J Insect Physiol* 45: 7-14.
- Bryant E H, Turner C R (1978) Comparative morphometric adaptation of the housefly and face fly in the United States. *Evolution* 32: 759-770.
- Clarke G M (1995) Relationships between developmental stability and fitness: application for conservation biology. *Conserv Biol* 9: 18-24.
- Clarke G M, Oldroyd B P, Hunt P (1992) The genetic basis of developmental stability in *Apis mellifera*: heterozygosity versus genic balance. *Evolution* 46: 753-762.
- Credland P F, Dendy J (1992) Comparison of seed consumption and the practical use of insect weight in determining effects of host seed on Mexican bean weevil, *Zabrotes subfasciatus* (Boh.). *J Stored Prod Res* 28: 225-234.
- Del-Lama M A, Gruber C V, Godóy I C (2002) Heterozigiosidade e assimetria do número de hâmulos em operárias adultas de *Apis mellifera* (Hymenoptera, Apidae). *Rev Bras Entomol* 46: 591-595.
- Dendy J, Credland P F (1991) Development, fecundity and egg dispersion of *Zabrotes subfasciatus*. *Entomol Exp Appl* 59: 9-17.
- Dowell R (1990) Oviposition by *Aleurocanthus woglumi ashby* (Homoptera, Aleyrodidae) with leaf characteristics. *Pan-Pac Entomol* 66: 212-216.
- Eggert A K, Sakaluk S K (1994) Fluctuating asymmetry and variation in the size of courtship food gifts in decorated crickets. *Am Nat* 144: 708-716.
- Fox C W, Tatar M (1994) Oviposition substrate affects adult mortality, independent of reproduction, in seed beetle *Callosobruchus maculatus*. *Ecol Entomol* 19: 108-110.
- Haines, C P (1991) Insects and arachnids of tropical stored products: their biology and identification. Kent, Natural Resources Institute, 246p.
- Jaenicke J (1983) Induction of host preference in *Drosophila melanogaster*. *Oecologia* 58: 320-325.
- Janz N, Nylin S (1997) The role of female search behaviour in determining host plant feeding insects: a test of information processing hypothesis. *Proc R Soc Lond* 264: 701-707.
- Jermey T (1987) The role of experience in the host selection of phytophagous insects, p. 143-158. In Chapman R F, Bernays E A, Stoffolano J G (eds) *Perspectives in chemoreception and behavior*. New York, Springer, Berlin Heidelberg, 207p.
- Joachim-Bravo L S, Guimarães A N, Magalhães T C (2001) Influência de substâncias atrativas no comportamento alimentar e na preferência de oviposição de *Ceratitis capitata* (Diptera, Tephritidae). *Sitientibus Sér Ciênc Biol* 1: 60-65.
- Joachim-Bravo L S, Zucoloto F S (1997) Oviposition preference in *Ceratitis capitata* (Diptera, Tephritidae): influence of rearing diet. *Iheringia Ser Zool* 82: 133-140.
- Kindlmann P, Dixon F G (1992) Optimum body size: effects of food quality and temperature, when reproductive growth rate is restricted, with examples from aphids. *J Evol Biol* 5: 677-690.
- Koehn R K, Bayne B L (1989) Towards a physiological and genetical understanding of the energetics of the stress response. *Biol J Linn Soc* 37: 157-171.
- Lerner I M (1954). *Genetic homeostasis*. London, Oliver and Boyd, 154p.
- Lomônaco C, Germanos E (2001) Variações fenotípicas em *Musca domestica* L. (Diptera: Muscidae) em resposta à competição larval por alimento. *Neotrop Entomol* 30: 223-231.
- Lomônaco C, Prado A P (1994) Morfometria de *Musca domestica* L. de granjas de galinhas poedeiras. *An Soc Entomol Brasil* 23: 171-178.

- Manly B F J (1994) Multivariate statistical methods. London, Chapman & Hall, 215p.
- Markow T A (1995) Evolutionary ecology and developmental instability. *Annu Rev Entomol* 40: 105-120.
- Mc Innis D O (1989) Artificial oviposition sphere for Mediterranean fruit flies (Diptera, Tephritidae) in field cages. *J Econ Entomol* 82: 1382-1385.
- Meik J, Dobie P (1986) The ability of *Zabrotes subfasciatus* Boh. (Coleoptera, Bruchidae) to attack cowpeas. *Entomol Exp Appl* 42: 151-158.
- Messina F J (1990) Components of host choice by two *Rhagoletis* species (Diptera, Tephritidae) in Utah. *J Kans Entomol Soc* 63: 80-87.
- Ofuya T I, Credland P F (1996) The ability of *Zabrotes subfasciatus* Boh. (Coleoptera, Bruchidae) to infest and damage seeds of different tropical legumes. *J Stor Prod Res* 32: 323-328.
- Oi D H, Mau R F L (1989) Relationship of fruit ripeness to infestation in "Sharwill" avocados by the Mediterranean fruit fly and oriental fruit fly (Diptera, Tephritidae). *J Econ Entomol* 82: 556-560.
- Palmer A R, Strobeck C (1986) Fluctuating asymmetry: measurements, analysis, patterns. *Annu Rev Ecol Syst* 17: 391-421.
- Palmer A R, Strobeck C (1992) Fluctuating asymmetry as a measure of developmental stability: implications of non-normal distributions and power of statistical tests. *Acta Zool Fenn* 191: 57-72.
- Papaj D R, Prokopy R J (1986) Phytochemical basis of learning in *Rhagoletis pomonella* and other herbivorous insects. *J Chem Ecol* 12: 1125-1143.
- Parsons P A (1992) Fluctuating asymmetry: a biological monitor of environmental and genomic stress. *Heredity* 68: 361-364.
- Perfectti F, Camacho J P (1999) Analysis of genotypic differences in developmental stability in *Annona cherimola*. *Evolution* 53: 1396-1405.
- Phillips W M (1977) Modification of feeding preference in the flea-beetle, *H. lythri*. *Entomol Exp Appl* 21: 71-80.
- Pimbert M (1985a) A model of host plant change of *Zabrotes subfasciatus* Boh. (Coleoptera, Bruchidae) in a traditional bean cropping system in Costa Rica. *Biol Agric Hort* 3: 39-54.
- Pimbert M (1985b) Comparaison du comportement de ponte de *Zabrotes subfasciatus* Boh. (Col., Bruchidae) en présence de gousses ou de graines de *Phaseolus vulgaris* L *Biol Behav* 10: 309-319.
- Pimbert M P, Pierre D (1983) Ecophysiological aspects of bruchid reproduction. The influence of pod maturity and seeds of *Phaseolus vulgaris* and the influence of insemination on the reproductive activity of *Zabrotes subfasciatus*. *Ecol Entomol* 8: 87-94.
- Prokopy R J, Averill A L, Cooley S S, Roitberg C A (1982) Associative learning in egg-laying site selection by apple maggot flies. *Science* 218: 76-77.
- Prokopy R J, Fletcher B S (1987) The role of adult learning in the acceptance of host fruit for egg-laying by the Queensland fruit fly, *Dacus tryoni*. *Entomol. Exp Appl* 45: 259-263.
- Prokopy R J, Papaj D R (1988) Learning of apple fruit biotypes by apple maggot flies. *J. Insect Behav* 1: 67-74.
- Prokopy R J, Papaj D R, Cooley S S, Kallet C (1986) On the nature of learning in oviposition site acceptance by apple maggot flies. *Anim Behav* 34: 98-107.
- Rowe L, Repasky R R, Palmer A R (1997) Size-dependent asymmetry: fluctuating asymmetry versus antisymmetry and its relevance to condition dependent signaling. *Evolution* 51: 1401-1408.
- Santos M (2001) Fluctuating asymmetry is non-genetically related to mating success in *Drosophila buzzatii*. *Evolution* 55: 2248-2256.
- Scheiner S M (1993) Genetics and evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annu Rev Ecol Syst* 24: 35-68.
- Siemens D H, Johnson C D, Woodman R I (1991) Determinants of host range in bruchid beetles. *Ecology* 72: 1560-1566.
- Silva J J, Mendes J, Lomônaco C (2004) Developmental stress by diflubenzuron in *Haematobia irritans* (L.) (Diptera, Muscidae). *Neotrop Entomol* 33: 249-253.
- Smith M A, Cornell H U (1979) Hopkins host-selection in *Nasonia vitripennis* and its implications for sympatric speciation. *Anim Behav* 27: 365-370.
- Southgate B J (1979) Biology of bruchidae. *Annu Rev Entomol* 24: 449-473.
- Swaddle J P, Whitter M S, Cuthill I C (1994) The analysis of fluctuating asymmetry. *Anim Behav* 34: 255-264.
- SYSTAT (1992) Systat for Windows: statistics. Version 5<sup>th</sup> ed., SYSTAT, Evaston, III.
- Tabashnik B E, Wheelock H, Rainbolt J D, Watt W B (1981) Individual variation in oviposition preference in the butterfly *Colias eurytheme*. *Oecologia* 50: 225-230.
- Teixeira I R V, Zucoloto F S (2003) Seed suitability and oviposition behaviour of wild and selected populations of *Zabrotes subfasciatus* (Boheman) (Coleoptera, Bruchidae) on different hosts. *J Stored Prod Res* 39: 131-140.
- Thompson J D (1991) Phenotypic plasticity as a component of evolutionary chance. *Trends Ecol Evol* 6: 246-249.
- Via S, Shaw A J (1996) Short-term evolution in the size and shape of pea aphids. *Evolution* 50: 163-173.
- Woods R E, Hercus M J, Hoffmann A A (1998) Estimating the heritability of fluctuating asymmetry in field *Drosophila*. *Evolution* 52: 816-824.
- Zar J H (1984) Biostatistical analysis. New Jersey, Prentice Hall, 718p.