

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FFCLRP - DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ENTOMOLOGIA

Efeitos da privação de hospedeiro e da competição intraespecífica no comportamento de oviposição de fêmeas selvagens de *Zabrotes subfasciatus* (Coleoptera, Bruchidae)

Luzia Aparecida Alexandre Sperandio

Orientador: Prof. Dr. Fernando Sérgio Zucoloto

Tese apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da USP, como parte das exigências para a obtenção do título de Doutor em Ciências, Área: Entomologia.

RIBEIRÃO PRETO – SP

2007

Livros Grátis

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.

Ao meu filho:

LUCA

AGRADECIMENTOS

- * A Deus, por tornar tudo possível!! Como também pela saúde e proteção.
- * À minha mãe, com carinho, pelo apoio incondicional sempre e por cuidar do Luca. Sem ela eu não teria como terminar este trabalho.
- *Ao Adilson, meu marido, pelo ajuda, amor e compreensão, que foram muito importantes, para mim, na realização deste trabalho.
- * Ao Luca, meu eterno bebê, pelo seu sorriso que torna a vida muito mais prazerosa, principalmente, nos momentos difíceis.
- * Aos meus irmãos: Cláudia, Chico, Zeca, Edu e Tchê, pelo incentivo sempre.
- * Aos meus familiares que sempre me incentivaram. De uma forma especial, à Ezinha e ao Guido, pelo auxílio com o Luca.

AGRADECIMENTOS

- * Ao Prof. Fernando Sérgio Zucoloto, pela orientação, amizade e, principalmente, pela oportunidade de realizar este trabalho.
- * Ao Departamento de Biologia da FFCLRP, pelas condições de trabalho oferecidas.
- * Às meninas do Laboratório: Luanda, Thamara, Carla, Alessandra e Tânia pela amizade ao longo desses anos e apoio sempre!
- * Às meninas, que não estão mais aqui no Laboratório, pela amizade e auxílio sempre: Isabel, Helen, Rosana e Paula. Sinto saudade de vocês!
- * Ao técnico Laércio, pela dedicação, auxílio técnico e amizade.
- * À Renata Andrade Cavallari, secretária da Pós-Graduação, pelo apoio a todas nós
- * Ao Aldo do “feijão Carunchão” e seus funcionários, em especial ao Marcelo, pela boa vontade que me atenderam e, por sempre terem deixado eu coletar feijões infestados por *Zabrotes subfasciatus* para a realização dos experimentos.
- * Ao Prof. Dr. Ronaldo Zucchi, pelo empréstimo do equipamento utilizado para a edição das fotos dos insetos. Como também, ao colega Elynton e ao técnico Sidney, pela ajuda na realização de captura de imagens.
- * A todos os funcionários desta Faculdade pelo apoio e esclarecimentos.
- * À Andréa, pela amizade e ajuda.
- * A todas as pessoas que me ajudaram, direta ou indiretamente, na realização deste trabalho.

PREFÁCIO

RESUMO.....	6
INTRODUÇÃO.....	9
MATERIAL & MÉTODOS.....	18
RESULTADOS.....	27
<i>FASE I.....</i>	<i>27</i>
<i>FASE II</i>	<i>40</i>
<i>FASE III</i>	<i>51</i>
DISCUSSÃO.....	53
CONCLUSÕES.....	68
ABSTRACT.....	70
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	72

RESUMO

O comportamento de oviposição de insetos é fundamental em pesquisas de dinâmica populacional, evolução da história de vida, interações inseto-planta, parasitóide- hospedeiro e controle biológico de insetos-pragas. Nesse sentido, em fêmeas de *Zabrotes subfasciatus*, os efeitos da privação de diferentes variedades de hospedeiro sobre o comportamento de oviposição, tempo de postura e possíveis interações com competição permanecem desconhecidos.

O objetivo principal deste trabalho foi verificar o tempo para oviposição das fêmeas selvagens de *Z. subfasciatus* frente a essas situações e, a aceitação de novas variedades de *P. vulgaris* após a privação do hospedeiro. Pretendeu-se também descrever detalhadamente o comportamento de oviposição de *Z. subfasciatus* na privação do hospedeiro. Os experimentos foram divididos em 3 fases: **Fase 1** – Estudo detalhado do comportamento de oviposição de fêmeas de *Z. subfasciatus* privadas e não privadas do hospedeiro por 2, 5 e 8 dias. **Fase 2** - Tempo para postura em fêmeas privadas e não privadas do hospedeiro por 2 e 5 dias, observando a aceitação de novos hospedeiros (carioquinha e jalo) e **Fase 3** – Tempo para postura de fêmeas em competição forte e em competição ausente.

Na Fase 1, foi verificada que as fêmeas privadas ficaram a maior parte do tempo em contato com o hospedeiro para efetuar a oviposição, enquanto que as fêmeas não privadas (controles) passaram a maior parte do tempo em repouso. Isso ocorreu em todos os tempos de privação.

Na Fase 2, foi observado que as fêmeas privadas levaram menos tempo para efetuar as posturas em relação às controles em todas as variedades. Mas não houve diferenças significantes no tempo de aproximação do hospedeiro. Foi observado também que elas

colocaram, no geral, 2 a 3 vezes mais ovos que as suas controles no 1º. dia após a introdução do hospedeiro e, esta quantidade foi semelhante em todas as variedades. E ainda, a quantidade de ovos praticamente, não se alterou quando as fêmeas estavam privadas do hospedeiro por 5 dias. As fêmeas privadas depositaram maior quantidade de ovos agregados.

Na Fase 3, observou-se que fêmeas sob competição forte levaram menos tempo para ovipositar em relação às fêmeas sob competição ausente. Mas o número de ovos não foi diferente significativamente dentro do período observado (24 h).

Esses resultados revelam que tanto a privação de hospedeiro como a competição influenciam no comportamento de oviposição da espécie em estudo e, mostram também a flexibilidade nas estratégias de oviposição que essas fêmeas apresentam de acordo com as alterações do ambiente (quantidade de recursos).

INTRODUÇÃO

INTRODUÇÃO

Apesar da alimentação de insetos ser um dos principais objetos de estudo, relativamente, poucos trabalhos têm abordado um monitoramento contínuo sobre períodos de tempo que permitam análises detalhadas de padrões de comportamento (Bernays & Woods, 2000). O comportamento de oviposição de insetos é fundamental em pesquisas de dinâmica populacional, evolução da história de vida, interações inseto-planta e parasitóide-hospedeiro, e controle biológico de insetos-pragas (Thompson & Pellmyr, 1991; Minkenberg *et al.*, 1992). Esse comportamento envolve características dos adultos e dos imaturos que influenciam as mudanças de hospedeiro e, conseqüentemente, a maneira como as espécies de insetos se distribuem entre as espécies de plantas, ao longo da evolução (Thompson, 1988).

A privação do hospedeiro é freqüentemente usada para investigar o efeito da carga de ovos no comportamento de oviposição (Fitt, 1986; Harris & Miller, 1988); entretanto, o efeito da própria privação no comportamento de oviposição de insetos tem recebido pouca atenção (Sadeghi & Gilbert, 2000). Fitt (1986) destacou que tais estudos podem aumentar o conhecimento da utilização de hospedeiros no campo, onde há, freqüentemente, privação temporal na disponibilidade de hospedeiros, privando fêmeas grávidas de hospedeiros preferidos. O modelo de limiar de hierarquia de escolha de hospedeiro (Courtney *et al.*, 1989) tem 2 componentes: um *rank* fixo de preferência de hospedeiros (para cada indivíduo) e um limiar variável de aceitabilidade que depende em parte de fatores internos, tais como carga de ovos. O modelo prediz que a amplitude da dieta deve aumentar com fatores que aumentem a carga de ovos, por exemplo, aumentando o período sem

hospedeiro, diminuindo a densidade do hospedeiro. Para Marohasy (1996) o número de plantas hospedeiras utilizadas por um indivíduo pode aumentar com o período de privação, através de uma diminuição do limiar aos quais os estímulos dos hospedeiros serão aceitos. No entanto, a ordem do “rank” de preferência permaneceu inalterada com a idade ou privação do hospedeiro, em experimentos realizados com *Episyrphus balteatus* e *Syrphus ribesii* (Sadeghi & Gilbert, 2000).

A utilização de mais de uma espécie de planta hospedeira por uma população de insetos herbívoros pode ser verificada através da variação entre os insetos, ou variação entre as plantas, ou ambos (Thomas, 1987). As conseqüências evolucionárias das 3 situações são diferentes. No caso dos insetos herbívoros, a seleção por uma dieta mais ampla ou mais restrita atua na utilização do hospedeiro, ou seja, na variação de plantas que são consumidas ou utilizadas para a oviposição (Thomas, 1987).

O estudo do comportamento animal está muito relacionado ao aspecto nutricional, pois os animais dependem dos nutrientes (tanto quantitativa como qualitativamente) para a sua sobrevivência e também para deixar descendentes férteis (Slansky, 1982). As necessidades nutricionais dos insetos são semelhantes, porém suas dietas naturais são diversificadas, o que tem originado muitos estudos sobre seus hábitos alimentares (Whitman *et al.*, 1994).

Em insetos holometábolos fitófagos, a seleção de um sítio adequado de oviposição é determinante na escolha da planta hospedeira para os imaturos, principalmente se a prole não é capaz de procurar por hospedeiros adicionais antes de utilizar os recursos nutritivos selecionados pela mãe (Singer, 1986; Renwich, 1989; Mayhew, 1997). O processo de oviposição envolve uma série consecutiva de comportamentos, que requer a presença de um estímulo apropriado para cada caso, para que uma resposta satisfatória ocorra (Hsiao,

1985). Isto deve ocorrer, principalmente, com os insetos fitófagos especialistas, que precisam reconhecer seus hospedeiros viáveis dentro de todo o conjunto vegetal de um habitat. (Hagen *et al.*, 1984). Os aspectos comportamentais de localização e aceitação da planta-hospedeira são certamente primários e, se esse comportamento não for reforçado de alguma forma, provavelmente, deixará de ocorrer (Hagen *et al.*, 1984). Portanto, a seleção do local onde será realizada a postura é um estágio crítico na escolha do hospedeiro, pois a fase imatura influencia a fase adulta através dos efeitos de sua alimentação: pode alterar o peso do adulto, o tempo de desenvolvimento, a sobrevivência, a composição química do corpo, o tamanho, a competição por parceiros sexuais e a produção de gametas pelo adulto (Dadd, 1985; Slansky & Scriber, 1985).

Nos insetos holometábolos fitófagos especialistas da mesma espécie, os estágios imaturos apresentam hábitos alimentares diferentes dos adultos e, grandes quantidades de nutrientes podem ser estocados no corpo gorduroso de larvas e estas reservas devem ser suficientes para manter os processos metabólicos na fase adulta, principalmente se esses adultos alimentam-se pouco ou não se alimentam (Chapman, 1971), como é o caso da espécie em estudo, *Zabrotes subfasciatus* (Coleoptera, Bruchidae), conhecida no Brasil como gorgulho do feijão, é um dos principais predadores desta e de outras sementes de leguminosas, em armazéns, nas regiões tropicais (Ferreira, 1960). Essa espécie não apresenta possibilidades de escolha alimentar para os imaturos, pois todo o desenvolvimento ocorre dentro de um único grão (sementes de feijão), o qual é, portanto, a única fonte de nutrientes (Credland & Dendy, 1992).

A família Bruchidae, a qual pertence essa espécie, é caracterizada por larvas que se alimentam de sementes e vagens de plantas em crescimento (Howe & Currie, 1964). A maioria dos bruquídeos encontrados em armazéns é capaz de reproduzir em grande

variedade de sementes, mas como poucas espécies de sementes leguminosas são produzidas em grande escala para serem comercializadas, cada espécie de bruquídeo é geralmente considerada tipicamente como predadora de um tipo particular de semente (Howe & Currie, 1964). Contudo, tendo oportunidade, todas as espécies de bruquídeos podem atacar a maioria das sementes leguminosas (Howe & Currie, 1964).

Segundo Johnson (1970), aproximadamente 84% dos hospedeiros conhecidos de *Z. subfasciatus* são Leguminosae. O restante está na família Palmae (4,5%), Convolvulaceae (4,5%), Malvaceae (2%) e 5% pertencem a 29 outras famílias. De acordo com Hopkins (1983), o padrão típico é uma espécie de bruquídeo atacar apenas uma espécie de hospedeiro.

Z. subfasciatus originou-se no Novo Mundo, tendo como hospedeiro selvagem primário *Phaseolus lunatus* L. (Pimbert, 1985), apesar de, no México, poder também ser encontrado em *P. vulgaris* L. selvagens (Bonet *et al*, 1987). Segundo Dendy & Credland (1991), *Z. subfasciatus* tem encontrado sementes relativamente grandes, tanto em estado selvagem (*P. lunatus*) como desde que a leguminosa *P. vulgaris* passou a ser cultivada.

Segundo Carvalho & Rossetto (1968), *Z. subfasciatus* tem pouca capacidade de dispersão e utiliza feijões apenas nos depósitos. Para van Emden, 1980; Labeyrie, 1981; Credland & Dendy, 1992, as fêmeas além de depositar os ovos nas sementes em locais de armazenagem, podem utilizar as sementes dentro das vagens leguminosas parcialmente deiscentes, ou ainda, em vagens que já foram danificadas por outros insetos fitófagos. Segundo Pimbert & Jarry (1988), o dano na vagem provocado por esses insetos pode também tornar as sementes de feijão acessíveis às fêmeas grávidas que, por outro lado, seriam incapazes de ovipositar. Ao contrário de muitos outros bruquídeos, as fêmeas de *Z. subfasciatus* não fixam os ovos nas vagens (Pimbert, 1985). Elas necessitam de contato

com as sementes para estimular a produção ovariana e induzir a atividade de postura (Pimbert & Pierre, 1983).

Wasserman & Futuyma (1981) estabeleceram 2 componentes básicos relacionados ao uso de um hospedeiro por uma espécie de Bruchidae (*Callosobruchus maculatus*). O primeiro foi a decisão tomada pela fêmea: colocar ou não ovos em um hospedeiro particular. Isto é definido pelo termo aceitabilidade, o qual descreve a probabilidade de uma planta ser aceita, se for encontrada, por um inseto (Singer, 1986). Este termo foi usado no presente estudo ao invés de preferência, porque nenhum experimento de escolha de hospedeiro foi realizado. O segundo componente é a habilidade das larvas se desenvolverem dentro deste hospedeiro particular. Há muitos fatores que podem influenciar a oviposição de insetos em um hospedeiro específico, tais como, a morfologia (Johnson & Kistler, 1987), qualidade nutricional, abundância do hospedeiro (Janz & Nylin, 1997; Barros & Zucoloto, 1999), lugares livres de predadores (Bernays & Graham, 1988) e competição (Siemens *et al.*, 1991). A análise dos fatores acima pelas fêmeas de insetos é muito importante, por exemplo, para evitar a oviposição em hospedeiro de baixo valor nutritivo ou que proporcione predação ou competição.

A competição tende a ser mais intensa quanto maior for o número de necessidades que os organismos têm em comum, sendo mais rigorosa entre os membros de uma mesma espécie (Remmert, 1982). É de se esperar que tanto a competição intraespecífica como a interespecífica levem a uma maior eficiência na utilização dos recursos (Pianka, 1983). Entretanto, o fato de o organismo ter adquirido traços adaptativos positivos, como por exemplo, maior sobrevivência em temperaturas baixas, normalmente não significa um benefício completo. As conseqüências podem incluir desenvolvimento mais lento, índice mais baixo de reprodução, redução no tamanho dos adultos, entre outras (Remmert, 1982).

Quando os indivíduos de uma mesma população exploram os mesmos recursos alimentares limitados, a decisão de cada um é influenciada pela ação dos demais (Krebs & Davies, 1996). Logo, entender os aspectos relacionados à competição é muito importante para se compreender o comportamento de uma população frente à captação de recursos alimentares ou sítios de oviposição.

Na família Bruchidae, o gorgulho adulto comumente deposita e adere os seus ovos, individualmente, na superfície do feijão de uma maneira aparentemente ao acaso. No entanto, as fêmeas de *Z. subfasciatus* depositam alguns de seus ovos na superfície do grão em grupos de 2, 3, 4 ou mais ovos (Utida, 1967; Sperandio & Zucoloto, 2004). Esse hábito de oviposição em grupo é raramente encontrado em insetos de produtos armazenados e, mesmo assim, na presente espécie, este hábito não é tão extremo como o observado em lepidópteros e outros insetos (Utida, 1967).

Z. subfasciatus deposita seus ovos arredondados na superfície dos grãos de *P. vulgaris* (Carvalho & Rossetto, 1968), toca-a com os palpos e com o oviduto, e em um momento inesperado o ovo aparece adaptando-se à superfície da semente (Ferreira, 1960), sendo que o ovo é protegido por uma substância excretada na hora da postura, clara e viscosa, que o fixa firmemente ao feijão (Carvalho & Rossetto, 1968; Zacher 1930 *apud* Ferreira, 1960). O ovo parece ser vulnerável a danos físicos, mas isto pode ser insignificante, uma vez que as larvas eclodem muito rapidamente (Southgate, 1979). Após a eclosão, as larvas penetram diretamente no grão, sem sair para o exterior (Carvalho & Rossetto, 1968), onde se desenvolvem, pupam e após o desenvolvimento completo, há a formação de um orifício na superfície do grão por onde o inseto adulto sai (Southgate, 1979). Os adultos, geralmente, não se alimentam (Carvalho & Rossetto, 1968). A fêmea adulta determina, portanto, a quantidade de recursos disponíveis para cada um dos

descendentes em potencial, apesar das posturas subseqüentes no mesmo grão poder diminuir os números disponíveis de eclosões das larvas em relação aos ovos colocados inicialmente (Dendy & Credland, 1991). Portanto, é provável que as fêmeas desenvolvam o comportamento de maximizar o seu “fitness”, por exemplo, distribuindo uma quantidade maior de ovos em hospedeiros maiores (Yang & Horng, 2002; Cope & Fox, 2003, Szentesi, 2003).

Por volta de 5.500 anos atrás, o homem começou a coleta, o cultivo e a armazenagem das sementes de *P. lunatus* (Kaplan, 1965). Como o alimento deixou de ser um fator limitante, esses besouros tornaram-se um dos principais predadores de sementes armazenadas de várias espécies de leguminosas, incluindo algumas que estavam inicialmente fora do seu limite geográfico (Meik & Dobie, 1986).

Z. subfasciatus é considerado o menor bruquídeo infestante de grãos armazenados, seu comprimento varia de 1,8 mm a 2,5 mm e a largura de 1,4 mm a 1,8 mm (Ferreira, 1960).

A fêmea é maior que o macho; esta característica por si só quase permite a separação dos sexos, mas além disso, existe dimorfismo sexual acentuado (Ferreira, 1960; Howe & Currie, 1964). Via de regra, a fêmea pesa de 1,5 a 2 vezes mais que o macho (Howe & Currie, 1964). O tempo de vida médio do adulto é de 13,8 dias para o macho e 10,9 para a fêmea, em condições laboratoriais e o tempo médio para o desenvolvimento completo, isto é, do ovo até a emergência do adulto, é de 26 dias (Carvalho & Rossetto, 1968). No entanto, estes números são fortemente influenciados não só pelas condições ambientais, como ainda pelo substrato onde se desenvolve e por fatores individuais (Ferreira, 1960).

Teixeira & Zucoloto (2003), em experimentos com fêmeas selvagens de *Z. subfasciatus* em 5 variedades de *P. vulgaris*, observaram uma alta aceitabilidade em todas as variedades (carioquinha, bolinha, branco, jalo e preto). Mas, houve diferenças quanto ao valor nutritivo do hospedeiro, pois para a presente espécie, o feijão jalo apresentou um menor valor nutritivo e, para as outras variedades, embora não houvesse diferenças significativas entre elas, o feijão carioquinha apresentou o maior valor nutritivo.

Experimentos com privação do hospedeiro para *Z. subfasciatus* selvagens, utilizando como hospedeiro *P. vulgaris* da variedade rosinha, mostraram que o tempo de privação do hospedeiro altera o pico de oviposição para o 1º. dia após a presença do mesmo, como também agrega mais os ovos em relação aos grãos de *P. vulgaris*, provavelmente porque devido à privação as fêmeas apresentam uma carga de ovos elevada nos seus ovários. (Sperandio & Zucoloto, 2004). Mas não foi observado o tempo que essas fêmeas levaram para ovipositar. Segundo Minkenberg *et al.*, 1992, Aluja *et al.*, 2001, um número de características comportamentais é influenciado pela carga de ovos, incluindo a persistência com que fêmeas forrageam sítios de oviposição, a probabilidade de um hospedeiro ser aceito (se encontrado), e ainda, o tamanho do agregado da fêmea.

Em experimentos realizados com competição em *Z. subfasciatus*, observou-se que fêmeas em competição forte colocaram uma quantidade maior de ovos por grão e fêmeas em competição ausente colocaram menos ovos por grão, o que demonstra uma grande flexibilidade na estratégia de oviposição, permitindo assim uma melhor adequação a diferentes ambientes (Teixeira, 2002). Mas não foi observado o tempo que essas fêmeas levaram para ovipositar.

O presente trabalho procurou fornecer respostas às seguintes hipóteses: Será que fêmeas privadas do hospedeiro levam menos tempo para ovipositar que fêmeas não

privadas? Será que fêmeas que se encontram em competição pelo hospedeiro também são mais rápidas em ovipositar que aquelas que não estão em competição? O objetivo principal deste trabalho foi comparar o tempo para oviposição das fêmeas selvagens de *Z. subfasciatus*, frente a essas situações e, verificar a aceitação de novas variedades de *P. vulgaris* após a privação do hospedeiro. Pretendeu-se também descrever detalhadamente o comportamento de oviposição de *Z. subfasciatus* na privação do hospedeiro. Os experimentos foram divididos em 3 fases: **Fase 1** –Estudo detalhado do comportamento de oviposição de fêmeas de *Z. subfasciatus* privadas e não privadas do hospedeiro; **Fase 2** – Tempo para postura em fêmeas privadas e não privadas do hospedeiro, observando a aceitação de novos hospedeiros (carioquinha e jalo) e **Fase 3** – Tempo para postura de fêmeas em competição forte e em competição ausente.

MATERIAL & MÉTODOS

O estudo foi realizado no Laboratório de Nutrição e Comportamento Alimentar de Insetos, do Departamento de Biologia da FFCLRP-USP, SP.

Os feijões infectados foram provenientes de armazéns de Ribeirão Preto; os grãos foram levados ao laboratório e colocados em caixas fechadas de acrílico (11 x 11 x 3cm) (figura 1) até a emergência dos adultos. Depois, esses foram transferidos para compartimentos semelhantes contendo feijões, variedade rosinha, para compor a criação em laboratório. Após passar uma geração em laboratório, os experimentos foram iniciados. As populações de *Z. subfasciatus* utilizadas eram selvagens. As criações em laboratório foram mantidas, no máximo, até a terceira geração.

Os experimentos e as criações foram mantidos em estufas de madeira (90 x 50 x 30cm), equipadas com termostato e resistência elétrica para a manutenção de uma temperatura constante de $29 \pm 2^{\circ}\text{C}$ e umidade relativa de 70-80% (figura 2).

Os compartimentos utilizados nos experimentos, onde os casais foram colocados em um número de indivíduos e quantidade de feijão pré-estabelecida, eram caixas de acrílico, transparentes (11 x 11 x 3cm) (figura 1).

Os feijões utilizados nos experimentos foram mantidos no *freezer*, para evitar qualquer tipo de predação e, antes de iniciar os experimentos, foram colocados em estufas a $29 \pm 2^{\circ}\text{C}$, por 48 h, para ficarem em uma temperatura adequada para a espécie *Z. subfasciatus*.

Os animais utilizados nos experimentos (figuras 3 e 4) eram recém-emergidos (0-24h de idade).

O trabalho foi dividido em 3 fases.

As fotos das figuras (1 a 3) foram editadas pelo software Scanner Photo Plus em várias escalas e as figuras (3 a 6) foram realizadas com o auxílio de uma câmera de vídeo acoplada a um estereomicroscópio (Leica DFC 500) através do programa IM50 - Sigma Scan Pro Versão 4.0 do laboratório do Prof. Dr. Ronaldo Zucchi desta Faculdade.

FASE 1: Estudo do comportamento de oviposição de fêmeas selvagens de *Z. subfasciatus* privadas e não privadas do hospedeiro

Nesta fase foi utilizada apenas uma variedade de feijão (*P. vulgaris*), a rosinha. Essa variedade foi escolhida porque é comum na região onde as populações desses insetos selvagens foram coletadas e, dessa forma, não haveria problemas de rejeição ao hospedeiro (Teixeira & Zucoloto, 2003).

O objetivo nesta fase foi observar se o comportamento de oviposição de fêmeas privadas ou não do hospedeiro difere. Foram montados 6 grupos, cada um contendo um casal de *Z. subfasciatus* selvagem recém-emergido (0 -24h) e 5 grãos de feijões rosinha. Foram utilizados 5 grãos, porque esta quantidade foi considerada ideal por fêmea, para que cada fêmea possa selecionar e distribuir os seus ovos em uma quantidade ideal de recursos (Teixeira & Zucoloto, 2003). Apenas os grupos sem privação (controles) receberam os hospedeiros todos os dias, os demais ficaram, respectivamente, por 2, 5 e 8 dias sem o hospedeiro. Para cada grupo, foram feitas 12 repetições.

As fêmeas de cada grupo foram observadas sob o uso de estereomicroscópio nos dias correspondentes às privações discriminadas acima, das 10h às 15h. Esse período de tempo foi escolhido para poder avaliar o comportamento das fêmeas pela manhã e à tarde, para verificar se ocorreria alguma diferença no comportamento de acordo com a hora do dia. Foi observado o número de vezes que as fêmeas ficaram nos diferentes tipos de comportamento: repouso na caixa, locomoção, exploração dos recursos (grãos), cópula e oviposição, a cada 15 minutos.

Para mostrar o que aconteceu com fêmeas controles e privadas ao longo do período de tempo observado, foi calculada a frequência relativa de cada atividade das fêmeas. Essa frequência relativa é definida pelo quociente entre a frequência absoluta e o tamanho amostral e , seu valor é dado em porcentagem.

Os dados foram analisados estatisticamente pelo teste-t (para comparações entre 2 grupos com distribuição Normal) e Mann-Whitney (para comparações entre 2 grupos que não tinham distribuição Normal). O Programa utilizado foi SigmaStat for Windows, 1994, Jandel Corporation, San Rafael, Califórnia, com $\alpha = 0,05$.

FASE 2: Tempo para postura em fêmeas privadas e não privadas do hospedeiro

As variedades de feijão utilizadas nesta fase foram três: rosinha, carioquinha e jalo. Essas 2 últimas variedades foram utilizadas para verificar a aceitação de “novos” hospedeiros, um de alto valor nutritivo (carioquinha) e outro de baixo valor nutritivo (jalo) (Teixeira & Zucoloto, 2003), após um tempo de privação do hospedeiro por 2 e 5 dias.

O objetivo desta fase foi verificar se o tempo para oviposição difere em fêmeas de *Z. subfasciatus* privadas em relação às não privadas, nas 3 variedades acima. Além disso, foram contados os números de ovos produzidos por cada fêmea após 24 horas em contato com o hospedeiro; foi verificado também o tempo que as fêmeas levavam para se aproximar dos diferentes tipos de hospedeiros.

Foram montados 12 grupos, sendo 4 de cada variedade, cada um contendo um casal recém-emergido e 5 grãos de feijão. Apenas os Grupos Controles receberam hospedeiros todos os dias e os demais ficaram por 2 e 5 dias sem o hospedeiro (Grupos Privados). Para cada grupo foram feitas 15 repetições.

Os grãos dos Grupos Controles eram trocados diariamente até o respectivo dia de privação. Os feijões foram colocados em vidros menores, guardados em estufas, e a contagem dos ovos foi feita após o 5º. dia de postura das fêmeas, quando os mesmos já estavam opacos e facilmente visíveis a olho nu (Carvalho & Rossetto, 1968).

O tempo foi medido com o uso de um cronômetro, marca Herweg, até que as fêmeas ovipositassem (ou, no máximo, por 15 h de observação).

Os testes estatísticos utilizados foram o teste t (para comparações entre 2 grupos que tinham distribuição Normal) e o Mann-Whitney (para comparações entre 2 grupos que não

tinham distribuição Normal) (programa SigmaStat for Windows, 1994 – Jandel Corporation), com $\alpha = 0,05$.

FASE 3: Tempo para postura de fêmeas em Competição Forte e em Competição Ausente pelo hospedeiro

Foram montados 2 grupos, um em competição forte e o outro na ausência de competição. As quantidades escolhidas para a Competição Forte foram 6 casais de *Z. subfasciatus* selvagens, recém-emergidos (Teixeira, 2002) e 12 grãos de *P. vulgaris*, variedade rosinha e, na Ausente, 6 casais de *Z. subfasciatus* e 30 grãos de *P. vulgaris*. Para cada nível de competição foram feitas 6 repetições.

O objetivo foi verificar se ocorre diferença ou não em grupos com e sem competição pelo hospedeiro, no tempo para oviposição de fêmeas de *Z. subfasciatus*. Para isso, fêmeas de cada grupo foram observadas, sob o uso de estereomicroscópio, e foi verificado o tempo que levavam para ovipositar. Assim que a 1ª. fêmea ovipositou ela foi retirada (colocada em outra caixa com 2 grãos de feijão), para observarmos as fêmeas seguintes, até chegar na 6ª. fêmea, dentro de um intervalo de 4 horas de observação. A seguir, todas as fêmeas foram mantidas nas caixas com os feijões durante 24 horas, para a posterior contagem dos ovos.

O tempo foi medido com o uso de um cronômetro, marca Herweg.

O teste estatístico utilizado foi o teste-t (para comparações de 2 grupos com distribuição Normal) O programa utilizado foi SigmaStat for Windows, 1994 – Jandel Corporation, com $\alpha = 0,05$.

Figuras Anexas

Figura 1: Caixa de acrílico (11x 11x 3cm), onde foram colocados os casais de *Z.*



subfasciatus para compor a criação em laboratório e, onde também, foram realizados os experimentos.



Figura 2: Estufa de madeira (90x50x30cm) com tampa de vidro, onde foram mantidas as criações e os experimentos com *Z. subfasciatus*.



Figura 3: Macho de *Z. subfasciatus*



Figura 4: Fêmea de *Z. subfasciatus*.

RESULTADOS**FASE 1**

Figura 5: Postura agregada de *Z. subfasciatus* em *P. vulgaris* (variedade rosinha)



Figura 6: Postura agregada de *Z. subfasciatus* em detalhe

Tabela I: Frequência média dos 5 diferentes tipos do comportamento de oviposição de fêmeas de *Z. subfasciatus* (Coleoptera: Bruchidae), quando as mesmas ficaram 2 dias sem o hospedeiro. Número de casais: 10 (CONTROLES) E 9 (PRIVADAS). Médias seguidas de letras diferentes, na mesma linha, indicam que houve diferença estatística entre os grupos. ($P < 0,05$, Teste Mann-Whitney, $\alpha = 0,05$).

Comportamento	Fêmeas Controles	Fêmeas Privadas
Repouso na caixa	12,8± 4,4 a	4,9±3,8b*
Locomoção	3,5±3,6a	2,1±2,8a*
Exploração	0,5±0,7a	1,0±1,1a
Cópula	0,7±1,3a	1,8±1,7b
Oviposição	2,5±2,6a	10,2±5,1b*

OBS: Morreram 3 fêmeas privadas antes do experimento iniciar e 2 fêmeas controles.

*Teste-t, com $\alpha = 0,05$

Tabela II: Frequência média dos 5 diferentes tipos do comportamento de oviposição de fêmeas de *Z. subfasciatus* (Coleoptera: Bruchidae), quando as mesmas ficaram 5 dias sem o hospedeiro. Número de casais: 12 (CONTROLES) e 12 (PRIVADAS). Médias seguidas de letras diferentes, na mesma linha, indicam que houve diferença estatística entre os grupos ($P < 0,05$, Teste Mann-Whitney, $\alpha = 0,05$).

Comportamento	Fêmeas Controles	Fêmeas Privadas
Repouso na caixa	16,2±2,4a	4,6±5,2b*
Locomoção	1,5±1,5a	0,8±1,3a
Exploração	0a	1,9±2,3b
Cópula	0,9±1,3a	0,5±0,9a
Oviposição	1,4±1,1a	12,2±5,6b

*Teste-t, com $\alpha = 0,05$.

Tabela III: Frequência média dos 5 diferentes tipos do comportamento de oviposição de fêmeas de *Z. subfasciatus* (Coleoptera: Bruchidae), quando as mesmas ficaram 8 dias sem o hospedeiro. Número de casais: 12 (CONTROLES) e 12 (PRIVADAS). Médias seguidas de letras diferentes, na mesma linha, indicam que houve diferença estatística entre os grupos ($P < 0,05$, Teste Mann-Whitney, $\alpha = 0,05$).

Comportamento	Fêmeas Controles	Fêmeas Privadas
Repouso na caixa	13,7±4,8a	7,4±8,0b
Locomoção	2,2±2,8a	0,2±0,4b
Exploração	0,7±1,4a	0,6±0,8a
Cópula	3,0±4,9a	0,8±1,5a
Oviposição	0,6±1,2a	11,0±7,0b

*Teste-t, com $\alpha=0,05$.

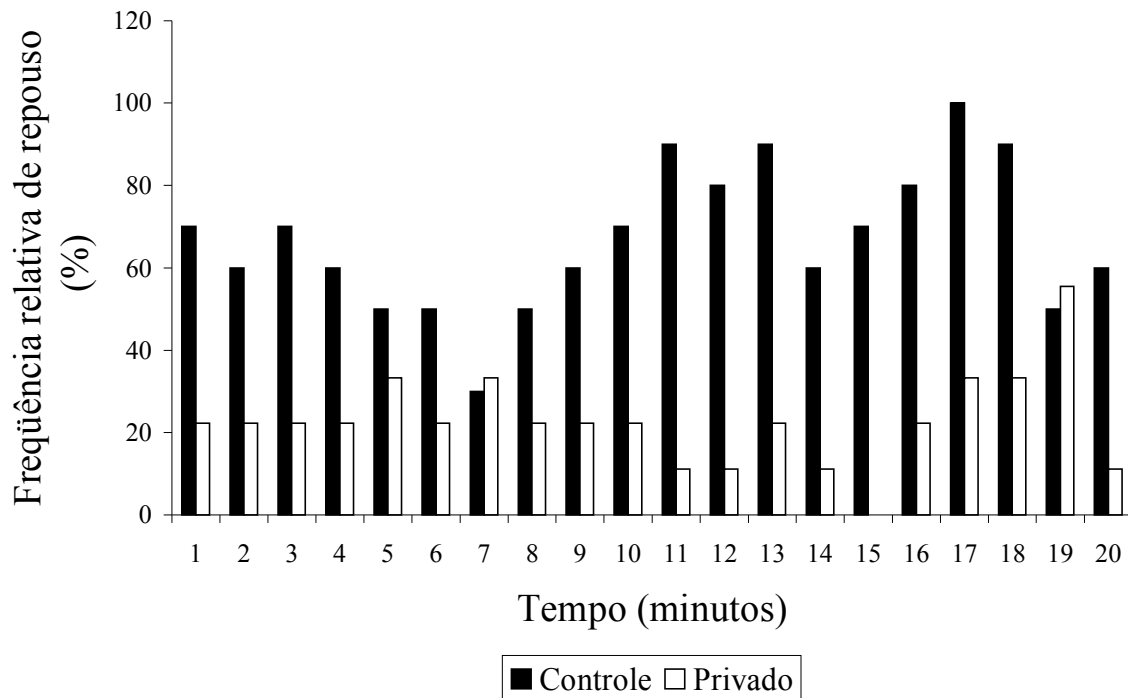


Figura 7: Percentual de repouso das fêmeas de *Z. subfasciatus* controles (N=10) e privadas (N=09) (2 dias sem hospedeiro), durante 5 horas de observação, a intervalos de 15 minutos. No tempo no. 15 a frequência relativa das fêmeas privadas foi nula.

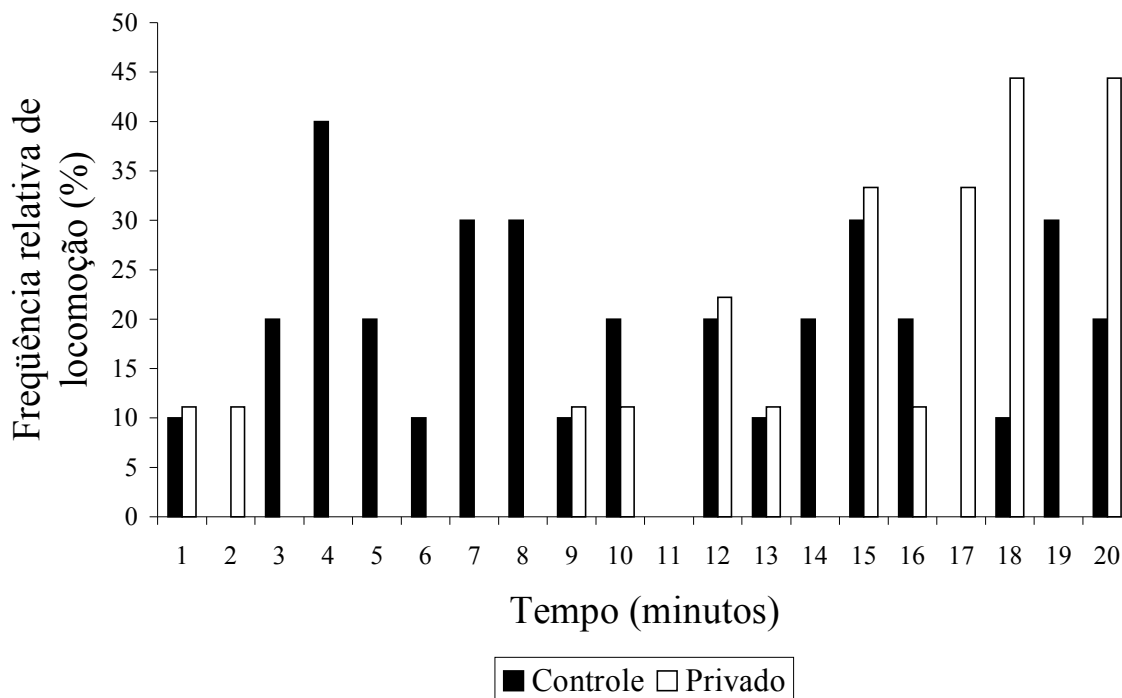


Figura 8: Percentual de locomoção das fêmeas de *Z. subfasciatus* controles (N=10) e privadas (N=09) (2 dias sem hospedeiro), durante 5 horas de observação, a intervalos de 15 minutos. Nos tempos de no. 3 a 8, 11, 14 e 19 as frequências relativas das fêmeas privadas foram nulas. E nos tempos 2, 11 e 17 as frequências relativas das fêmeas controles foram nulas.

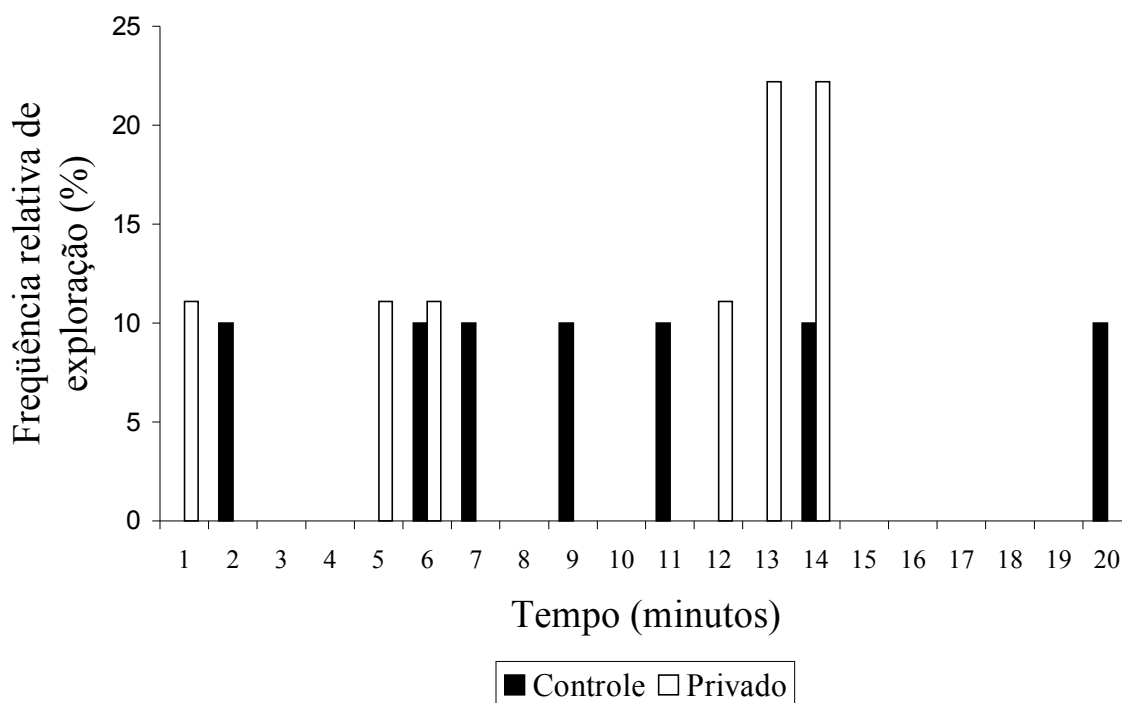


Figura 9: Percentual de exploração das fêmeas de *Z. subfasciatus* controles (N=10) e privadas (N=09) (2 dias sem hospedeiro), durante 5 horas de observação, a intervalos de 15 minutos. Nos tempos de 2 a 4; 7 a 11 e 15 a 20 as freqüências relativas das fêmeas privadas foram nulas. Idem nos intervalos 3 a 5 e 15 a 19 p/ controles

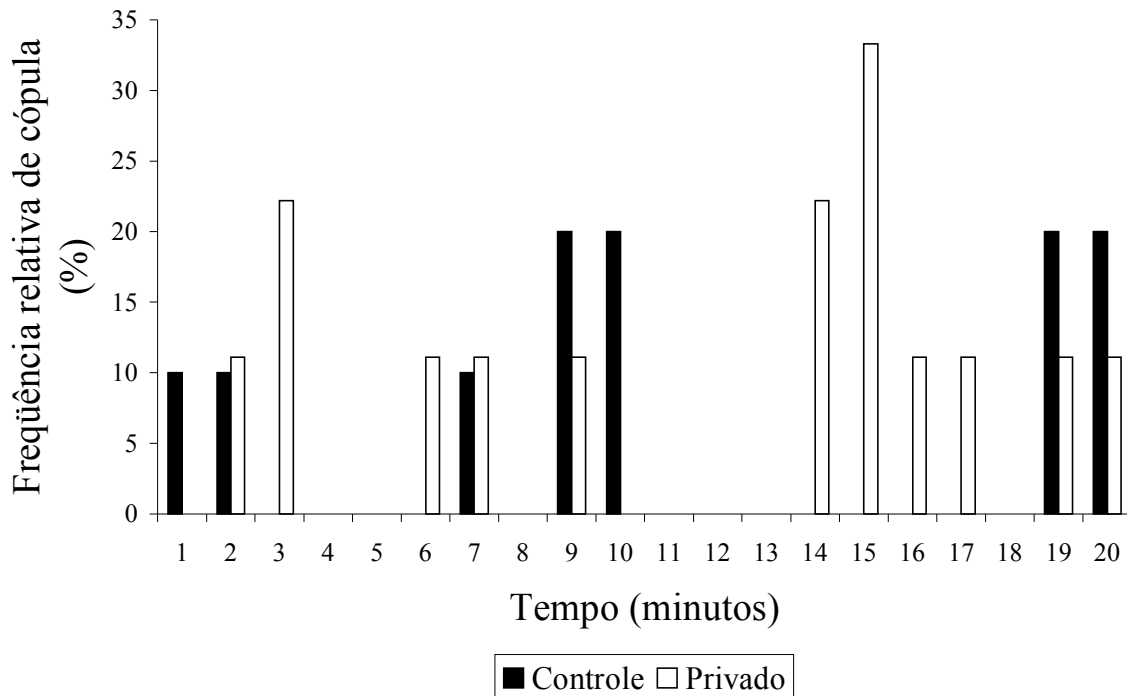


Figura 10: Percentual de cópula das fêmeas de *Z. subfasciatus* controles (N=10) e privadas (N=09) (2 dias sem hospedeiro), durante 5 horas de observação, a intervalos de 15 minutos. Nos tempos de no. 1, 4 a 5, 8, 10 a 13 e 18 as freqüências relativas foram nulas. Idem nos tempos de. 3 a 6, 8, 11 a 18 para as fêmeas controles.

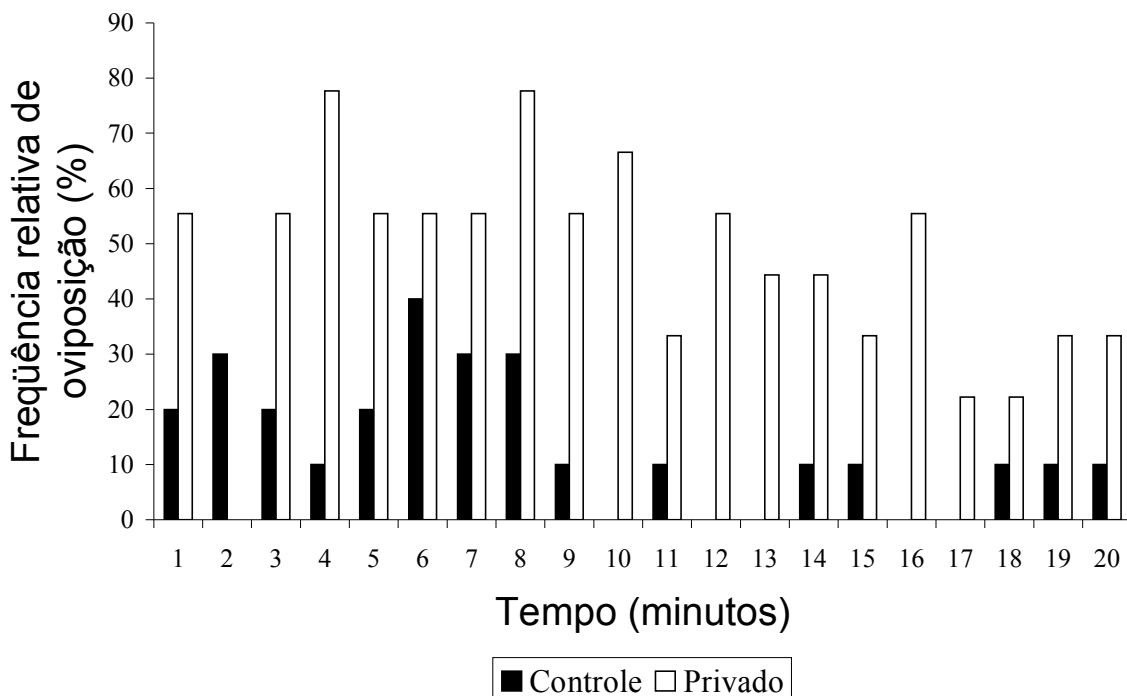


Figura 11: Percentual de oviposição das fêmeas de *Z. subfasciatus* controles (N=10) e privadas (N=09) (2 dias sem hospedeiro), durante 5 horas de observação, a intervalos de 15 minutos. No intervalo no. 2 as fêmeas privadas tiveram frequência relativa nula. Idem nos intervalos no. 10, 12, 13, 16 e 17 para as fêmeas controles

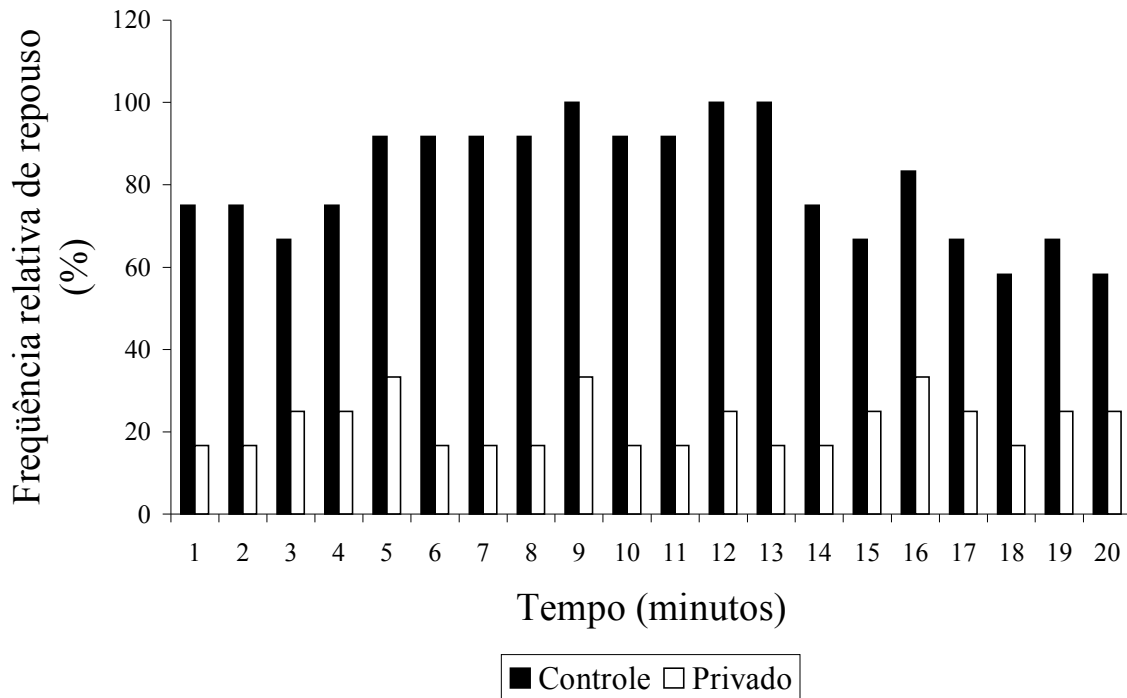


Figura 12: Percentual de repouso das fêmeas de *Z. subfasciatus* controles (N=12) e privadas (N=12) (5 dias sem hospedeiro), durante 5 horas de observação, a intervalos de 15 minutos.

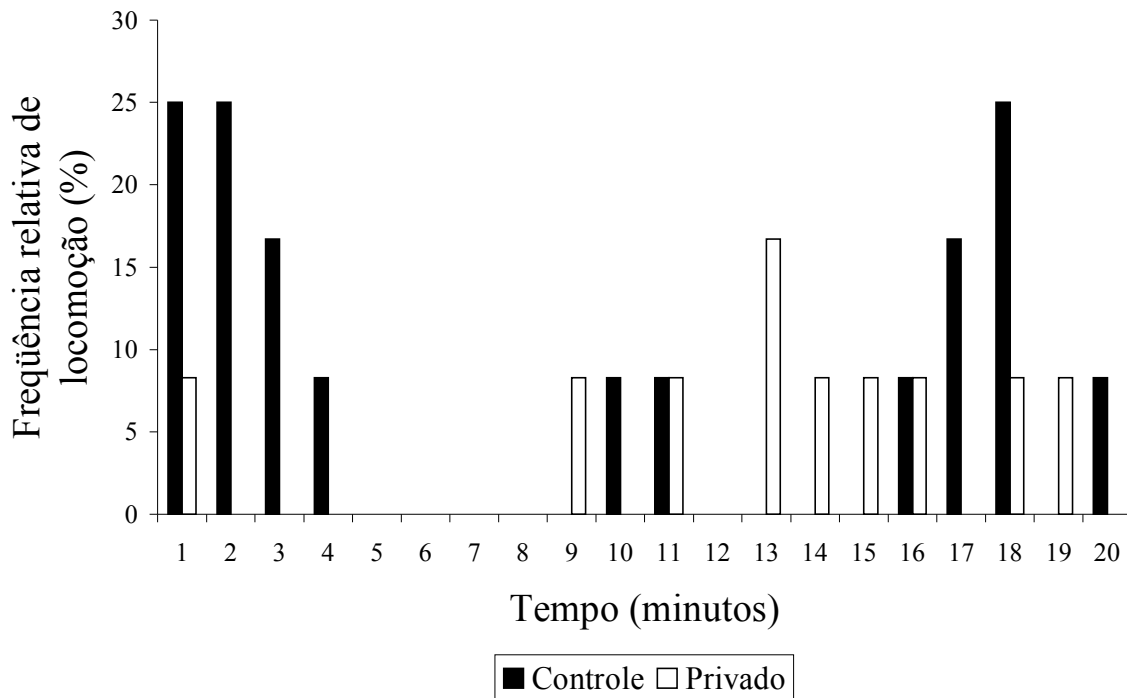


Figura 13: Percentual de locomoção das fêmeas de *Z. subfasciatus* controles (N=12) e privadas (N=12) (5 dias sem hospedeiro), durante 5 horas de observação, a intervalos de 15 minutos. Nos tempos de. 2 a 8; 10, 12, 17, 20 as fêmeas privadas tiveram relativas nulas. Idem nos tempos 5 a 9, 12 a 15 e 19 para as fêmeas controles.

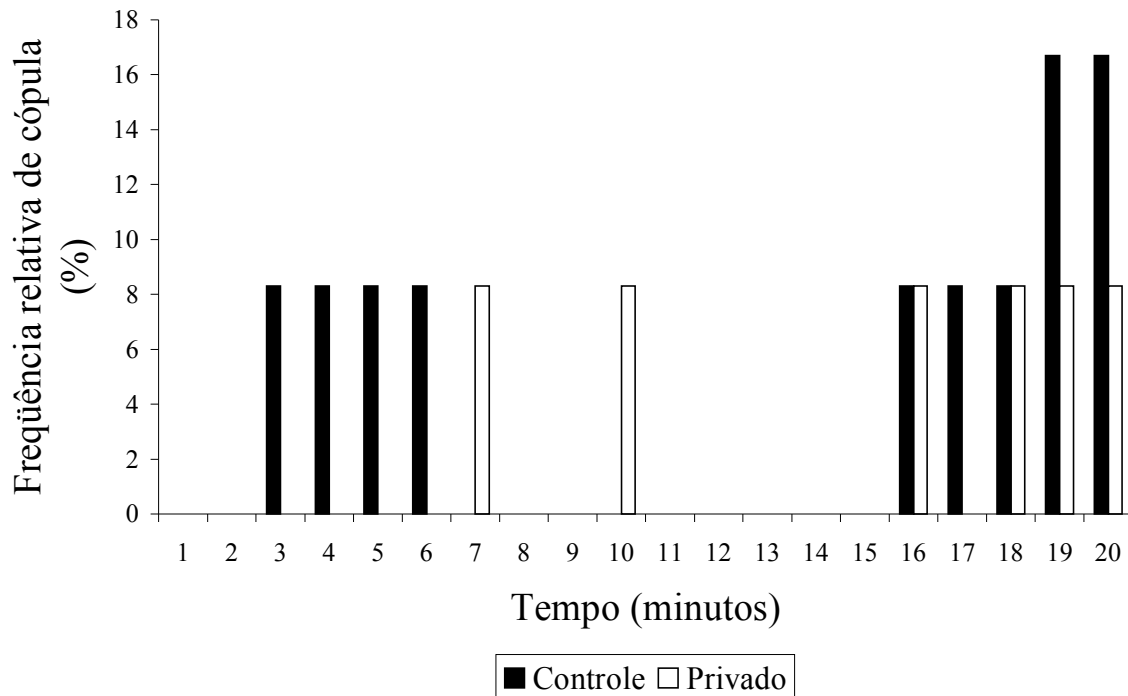


Figura 14: Percentual de cópula das fêmeas de *Z. subfasciatus* controles (N=12) e privadas (N=12) (5 dias sem hospedeiro), durante 5 horas de observação, a intervalos de 15 minutos. Nos tempos de no. 1 a 6, 8, 9, 11 a 15 as fêmeas privadas tiveram freqüências nulas. Idem nos tempos de no. 1, 2, 7 a 15 para as fêmeas controles.

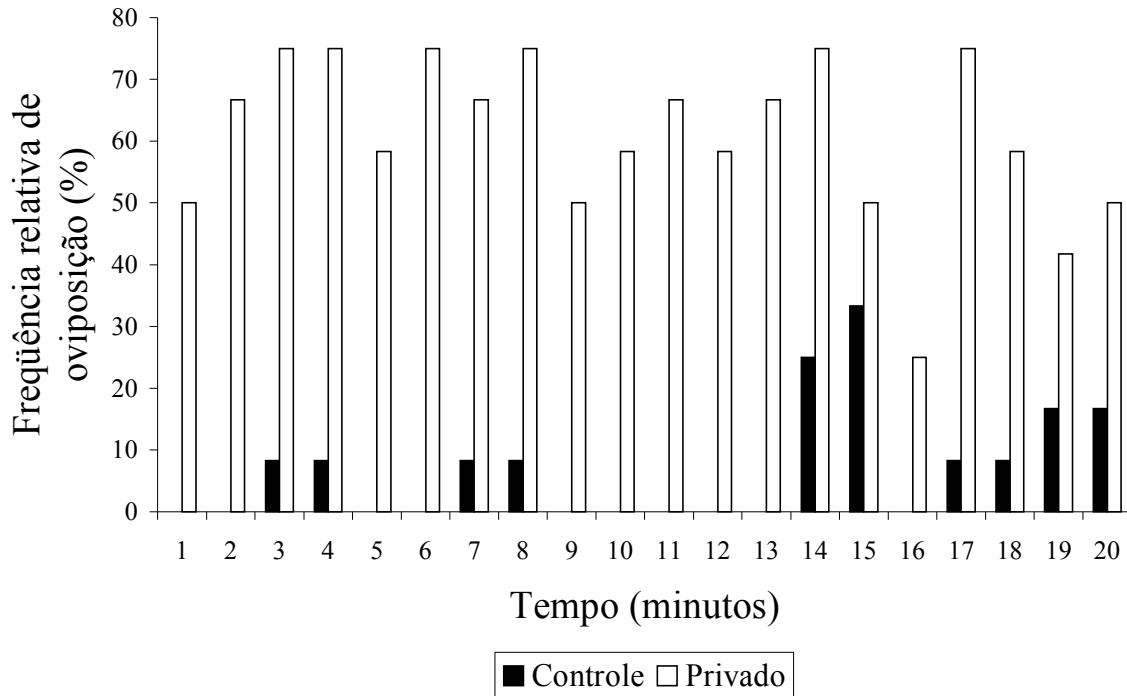


Figura 15: Percentual de oviposição das fêmeas de *Z. subfasciatus* controles (N=12) e privadas (N=12) (5 dias sem hospedeiro), durante 5 horas de observação, a intervalos de 15 minutos. Nos tempos de no.1, 2, 5 e 6, 9 a 13 e 16 as fêmeas controles tiveram frequências relativas nulas.

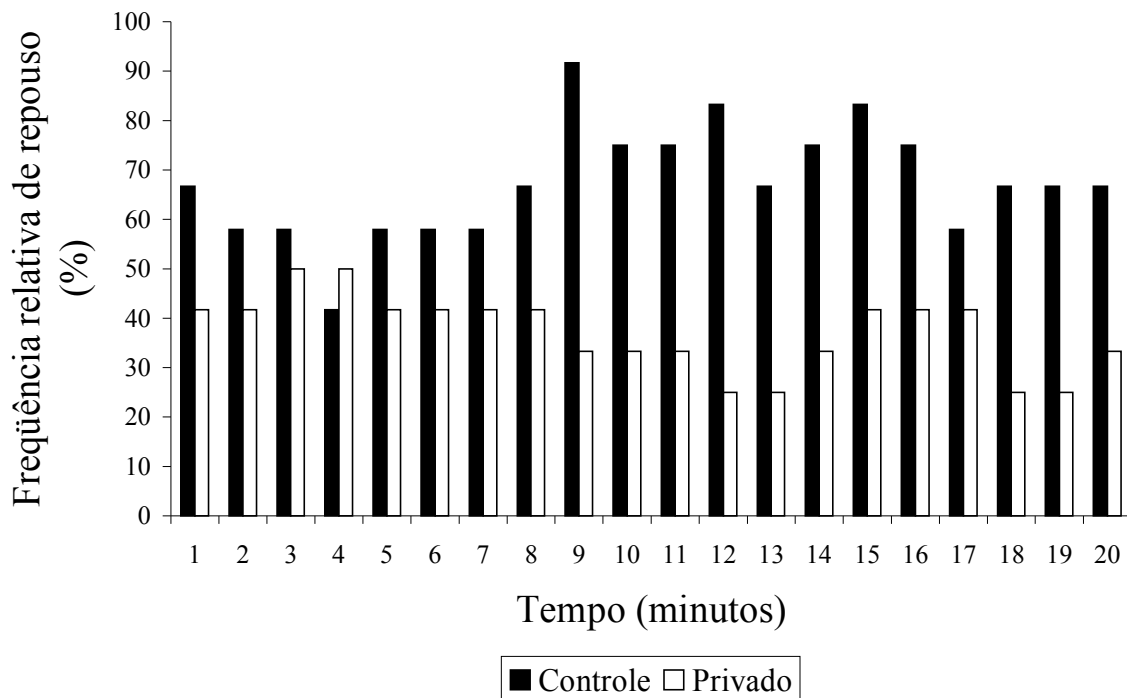


Figura 16: Percentual de repouso das fêmeas de *Z. subfasciatus* controles (N=12) e privadas (N=12) (8 dias sem hospedeiro), durante 5 horas de observação, a intervalos de 15 minutos.

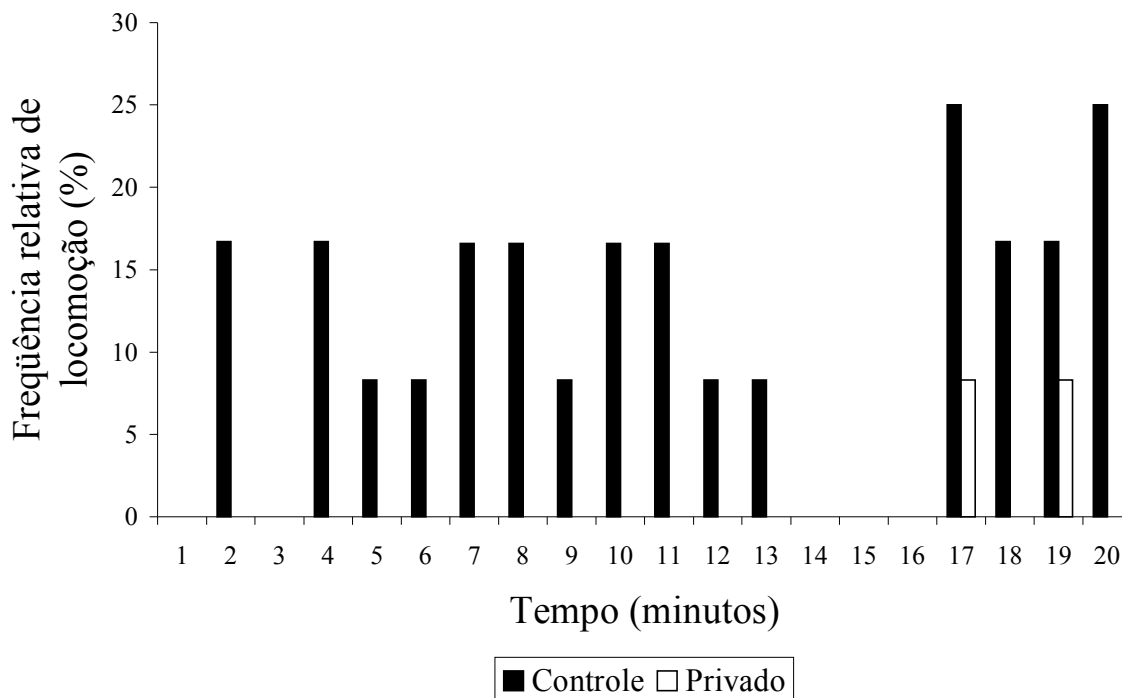


Figura 17: Percentual de locomoção das fêmeas de *Z. subfasciatus* controles (N=12) e privadas (N=12) (8 dias sem hospedeiro), durante 5 horas de observação, a intervalos de 15 minutos. Nos tempos de no. 1 a 16, 18 e 20 as fêmeas privadas tiveram freqüências relativas nulas. Idem nos tempos de no. 1, 3, 14 e 16 para as fêmeas controles.

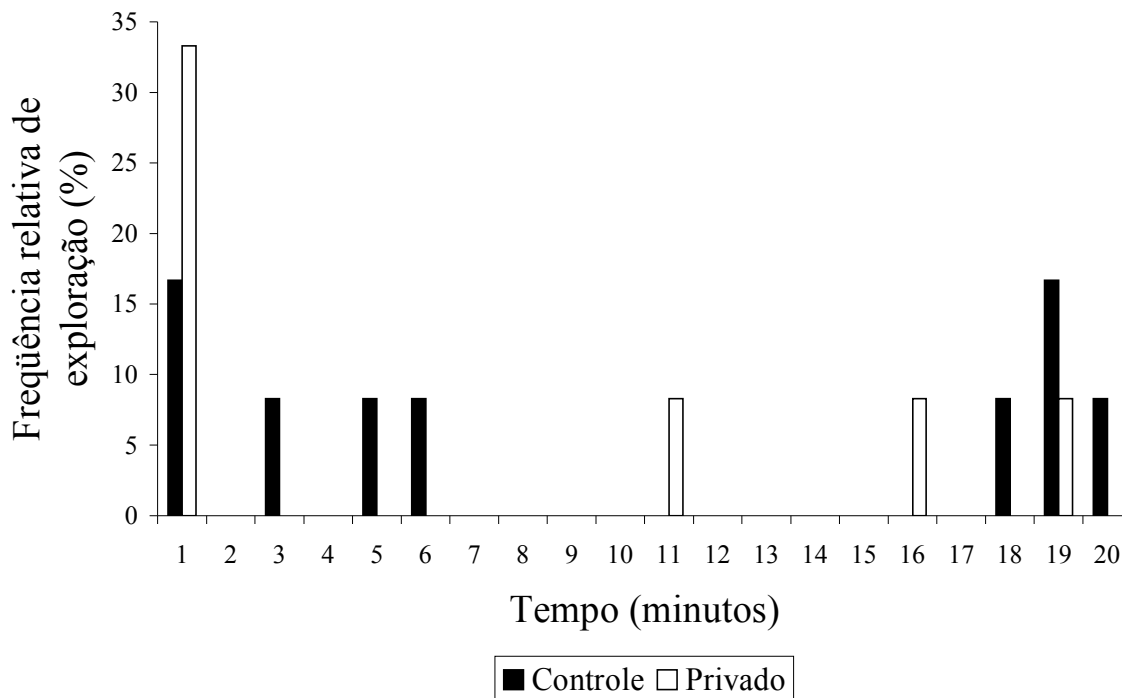


Figura 18: Percentual de exploração das fêmeas de *Z. subfasciatus* controles (N=12) e privadas (N=12) (8 dias sem hospedeiro), durante 5 horas de observação, a intervalos de 15 minutos. Nos tempos de no. 2, 4, 7 a 10, 12 a 15, 17, 18 e 20 as fêmeas privadas tiveram freqüências nulas. Idem para os tempos de no. 2, 4, 7 e 17 para as fêmeas controles.

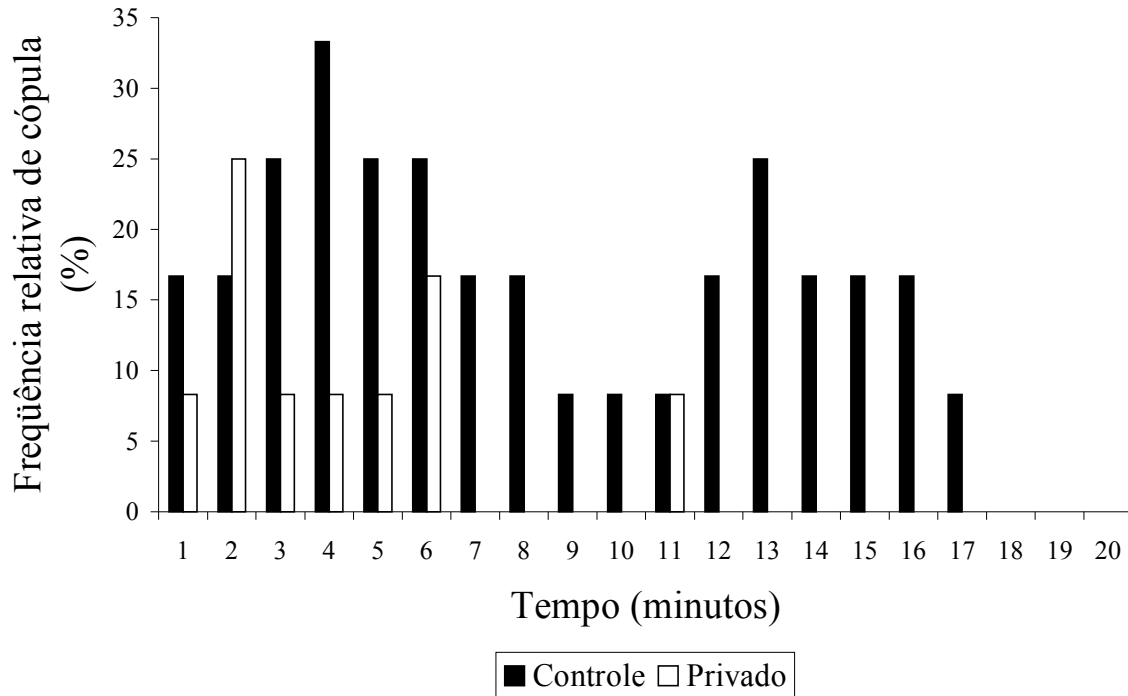


Figura 19: Percentual de cópula das fêmeas de *Z. subfasciatus* controles (N=12) e privadas (N=12) (8 dias sem hospedeiro), durante 5 horas de observação, a intervalos de 15 minutos. Nos tempos de no. 7 a 10, 12 a 20 as fêmeas privadas tiveram freqüências relativas nulas. Idem para as controles nos tempos de no. 18 a 20.

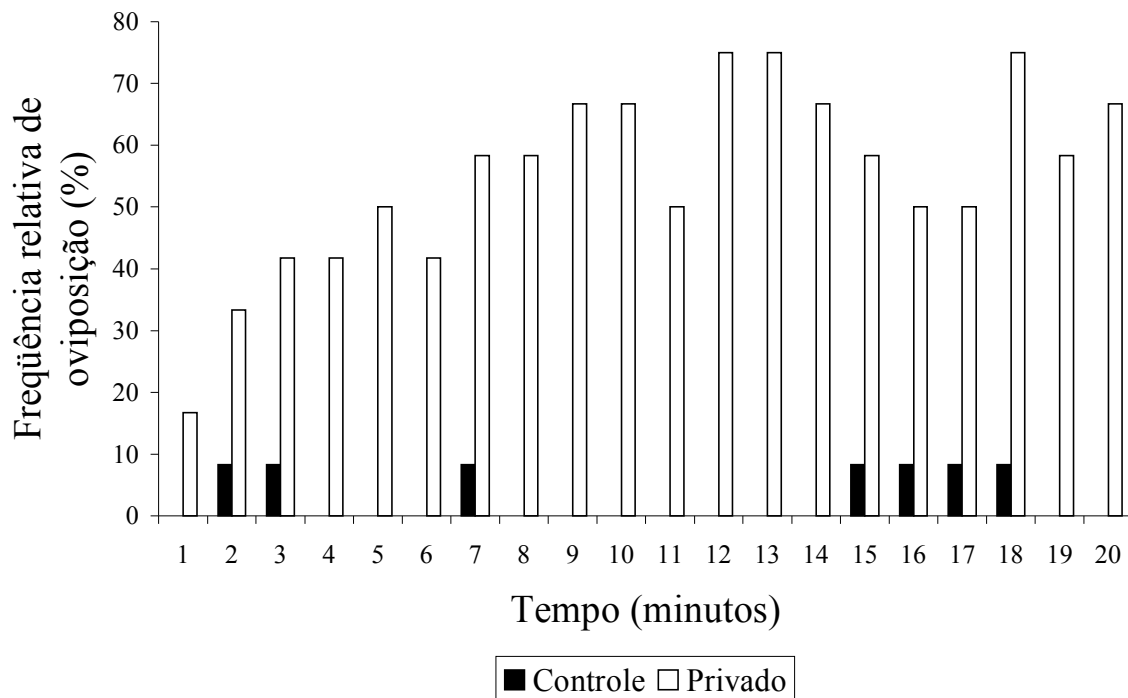


Figura 20: Percentual de oviposição das fêmeas de *Z. subfasciatus* controles (N=12) e privadas (N=12) (8 dias sem hospedeiro), durante 5 horas de observação, a intervalos de 15 minutos. Nos tempos de no. 1, 4 a 6, 8 a 14, 19 e 20 as fêmeas controles tiveram freqüências relativas nulas.

Tabela IV: Número médio de fêmeas selvagens de *Z. subfasciatus* Controles e Privadas (2 dias) observado nas diferentes atividades, durante um intervalo de 5 horas, a cada 15 minutos. Número de repetições: 20. Médias seguidas de letras diferentes, na mesma linha, indicam que houve diferença estatística entre os grupos. ($P < 0,05$. Teste Mann-Whitney, $\alpha = 0,05$).

Comportamento	Fêmeas Controles	Fêmeas Privadas
Repouso na caixa	6,7±1,7a	2,0±1,0b*
Locomoção	1,7±1,1a	1,3±1,2a
Exploração	1,0±1,1a	0,4±0,7a
Cópula	0,3±0,5a	0,8±0,8a
Oviposição	1,2±1,2a	4,6±1,4b

*Teste-t, com $\alpha = 0,05$

Tabela V: Número médio de fêmeas selvagens de *Z. subfasciatus* Controles e Privadas (5 dias) observado nas diferentes atividades, durante um intervalo de 5 horas, a cada 15 minutos. Número de repetições: 20. Médias seguidas de letras diferentes, na mesma linha, indicam que houve diferença estatística entre os grupos. ($P < 0,05$. Teste Mann-Whitney, $\alpha = 0,05$).

Comportamento	Fêmeas Controles	Fêmeas Privadas
Repouso na caixa	9,7±1,7a	2,7±0,7b
Locomoção	0,9±1,1a	0,5±0,6a
Exploração	0a	1,1±0,9b
Cópula	0,5±0,7a	0,3±0,5a
Oviposição	0,8±1,1a	7,3b±1,6b

Tabela VI: Número médio de fêmeas selvagens de *Z. subfasciatus* Controles e Privadas (8 dias) observado nas diferentes atividades, durante um intervalo de 5 horas, a cada 15 minutos. Número de repetições: 20. Médias seguidas de letras diferentes, na mesma linha, indicam que houve diferença estatística entre os grupos. ($P < 0,05$. Teste Mann-Whitney, $\alpha = 0,05$).

Comportamento	Fêmeas Controles	Fêmeas Privadas
Repouso na caixa	8,1±1,4a	4,4±0,9b*

Locomoção	1,3±1,0a	0,1±0,3b
Exploração	0,4±0,7a	0,3±0,9a
Cópula	1,8±1,1a	0,5±0,8b
Oviposição	0,3±0,5a	6,5±1,8b

*Teste-t, com $\alpha=0,05$

Descrição detalhada do comportamento das fêmeas privadas e não-privadas

Fêmeas Controles

As fêmeas controles, embora apresentassem uma variabilidade de comportamento, também apresentaram algumas características em comum: ficaram a maior parte do tempo em repouso na caixa, imóveis (figuras 7, 12 e 16). Fizeram isso repetidas vezes, ou seja, como se não tivessem “pressa” em ovipositar. E, isso foi diferente estatisticamente das fêmeas privadas (tabelas IV a VI). A grande maioria das fêmeas controles locomoveu-se também pela caixa, sem tocar nos grãos, mas em menor frequência (figuras 8, 13 e 17) e apresentaram diferenças estatísticas em relação às fêmeas privadas, apenas nos 8 dias de privação do hospedeiro (tabelas III e VI). As fêmeas andavam pelos grãos, explorando-os (figuras 9 e 18), e apresentaram diferença estatística em relação às fêmeas privadas apenas nos 5 dias de privação do hospedeiro (tabelas II e V). Elas chegavam a encostar o ovipositor nos mesmos, umedecendo-o, mas não ovipositavam. E, outras vezes, fixavam-se no grão na tentativa de ovipositar, mas com a aproximação do macho, tocando-as (tentando a cópula), saíam do grão. A cópula foi observada, tanto nas fêmeas controles como nas privadas (figuras 10, 14 e 19) embora tenha apresentado diferença estatística apenas no grupo de 2 dias de privação do hospedeiro (tabela I). Quanto às oviposições, elas foram muito mais frequentes nas fêmeas privadas (figuras 11, 15 e 20) e apresentaram diferenças estatísticas em todos os grupos (tabelas I a VI). Mas, em algumas fêmeas que foram

observadas ovipositando, notou-se que o tempo de postura não diferiu das fêmeas privadas, ou seja, a postura é efetuada rapidamente, demora cerca de 1 a 2 minutos tanto nas fêmeas privadas como nas controles; a diferença está na frequência de posturas das privadas em relação às controles. A agregação de ovos foi muito rara nos grupos de fêmeas controles (durante o tempo de observação dos experimentos).

Fêmeas privadas do hospedeiro por 2, 5 e 8 dias

Essas fêmeas, ao contrário das controles, passaram a maior parte do tempo ovipositando. Ficavam fixas sobre o grão. A seguir, caminhavam sobre ele, colocando o ovipositor em contato ao longo do grão (enquanto caminhavam), depois se fixavam novamente numa região específica do grão e tentavam ovipositar. Muitas vezes, também, foram apenas tentativas, até que ovipositaram. A seguir, ficavam paradas sobre o ovo, tocavam-no com as antenas, os palpos labiais e as pernas anteriores. Locomoviam-se um pouco com as pernas anteriores à frente do ovo, ficavam imóveis e tentavam ovipositar novamente, próximo ao primeiro ovo, o que nem sempre ocorreu necessariamente de uma só vez, pois, muitas vezes, as fêmeas saíam dali, iam para outro grão e, somente, depois, retornavam para colocar outro ovo próximo; como também foi observado nas fêmeas controles, mas numa frequência bem menor. Quando os machos se aproximavam das fêmeas, tentando a cópula, eles interferiam na postura e elas saíam do grão e andavam pela caixa. A cópula sempre foi “forçada” tanto nas fêmeas controles como nas privadas.

A agregação de ovos foi muito comum nos grupos de fêmeas privadas (figuras 5 e 6).

Fase 2

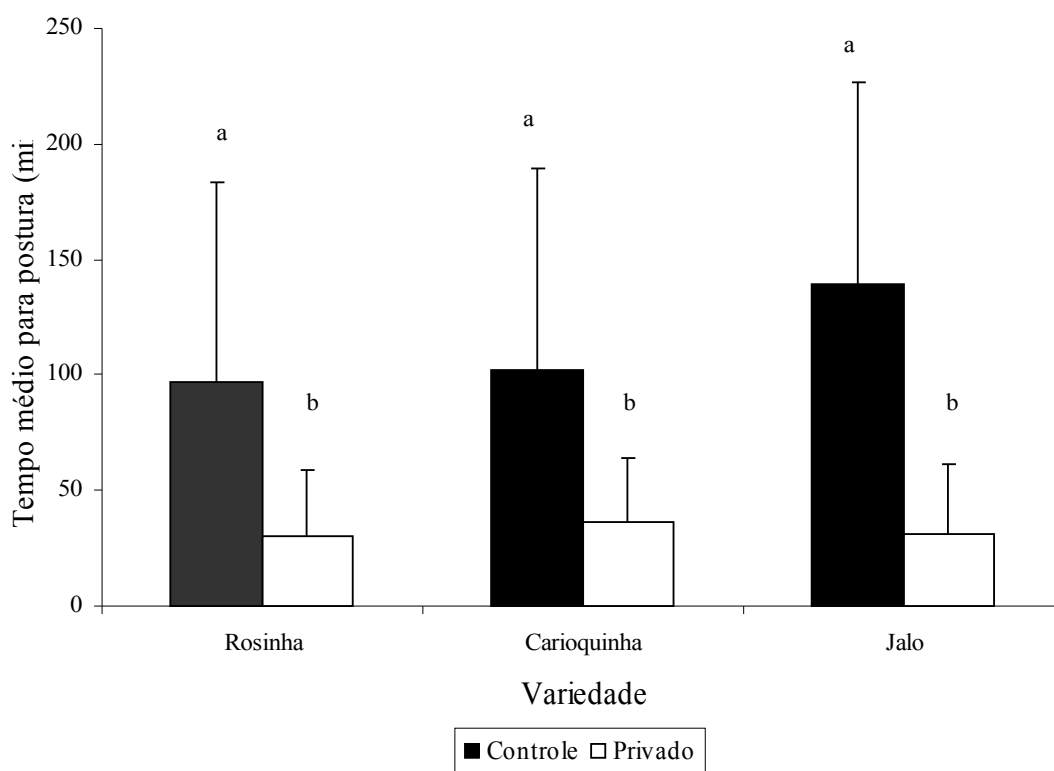


Figura 21: Tempo médio para postura de fêmeas selvagens de *Z. subfasciatus* controles e privadas do hospedeiro *P. vulgaris* por 2 dias, nas variedades rosinha, carioquinha e jalo. Os resultados representam a média \pm desvio padrão de 15 repetições ($p < 0,05$, teste Mann-Whitney para comparações 2 x 2 dentro de cada grupo de feijões). Médias seguidas de letras diferentes são diferentes entre si.

O tempo médio para a postura foi diferente significativamente em todas as variedades, sendo que as fêmeas controles levaram, em média, 96,5, 101,9 e 139,1 minutos, respectivamente, para ovipositar nas variedades rosinha, carioquinha e jalo. As privadas das respectivas variedades acima levaram 30,1, 36,5 e 31 minutos (Figura 21).

Quando as fêmeas ficaram privadas do hospedeiro por 5 dias nas variedades rosinha, carioquinha e jalo; o tempo médio para postura foi significativamente diferente nas variedades rosinha e jalo (Figura 22). As fêmeas controles do grupo rosinha levaram em média 341,3 minutos para ovipositar enquanto que as privadas levaram 47,9 minutos. Já as controles da variedade jalo levaram 426,9 minutos para ovipositar contra as privadas que levaram 76,1 minutos. Esses resultados mostram que há uma grande variabilidade dentro dos grupos, vide o desvio-padrão que é bem elevado (figura 22), principalmente nos grupos controles das variedades rosinha e jalo. Para se ter uma idéia, as fêmeas controles (5 dias) do feijão jalo tiveram uma variação para ovipositar de 24 minutos a 15 horas. Tivemos quatro fêmeas que demoraram mais de 15 horas para ovipositar.

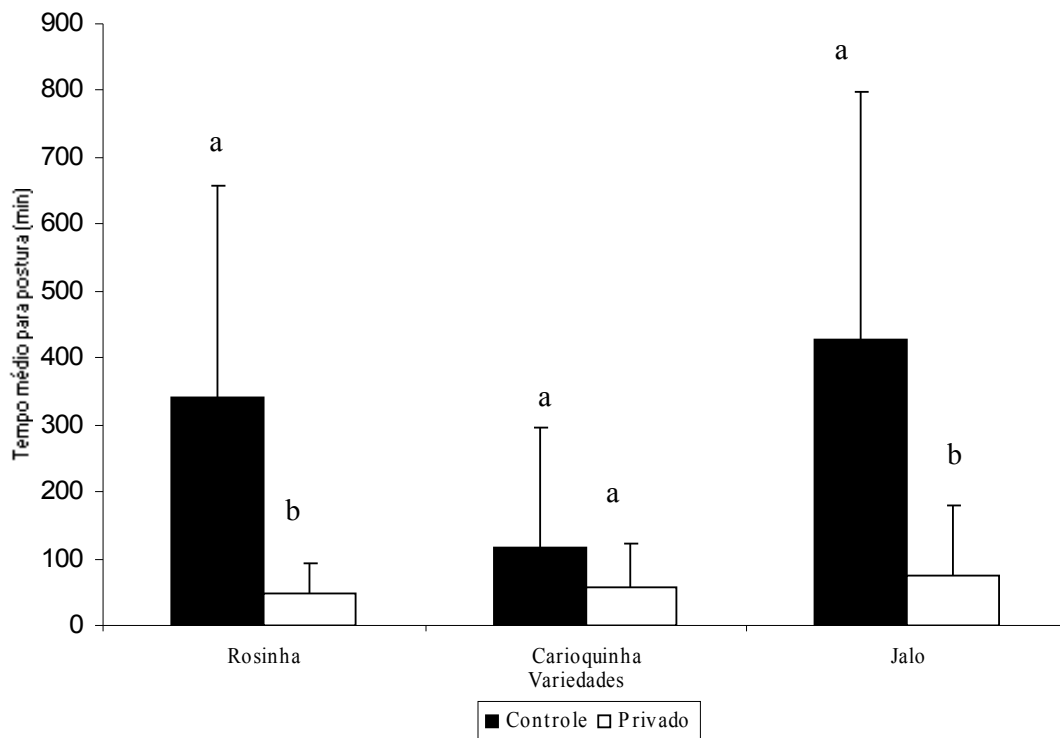


Figura 22: Tempo médio para postura de fêmeas selvagens de *Z. subfasciatus* controles e privadas do hospedeiro *P. vulgaris* por 5 dias, nas variedades rosinha, carioquinha e jalo. Os resultados representam a

média \pm desvio padrão de 15 repetições ($p < 0,05$, teste Mann-Whitney para comparações 2 x 2 dentro de cada grupo de feijões). Médias seguidas de letras diferentes são diferentes entre si.

O tempo médio para postura de fêmeas de *Z. subfasciatus* privadas do hospedeiro *P. vulgaris*, variedade rosinha, por 2 e 5 dias, foi significativamente diferente entre os grupos (figura 23), sendo que as fêmeas mais novas e/ ou privadas levaram menos tempo para ovipositar, (96,5, 30,1 e 47,9 min, em média) em relação às controles de 5 dias (341,3 min, respectivamente). Apesar das privadas de 2 dias serem três vezes mais rápidas em relação às suas controles.

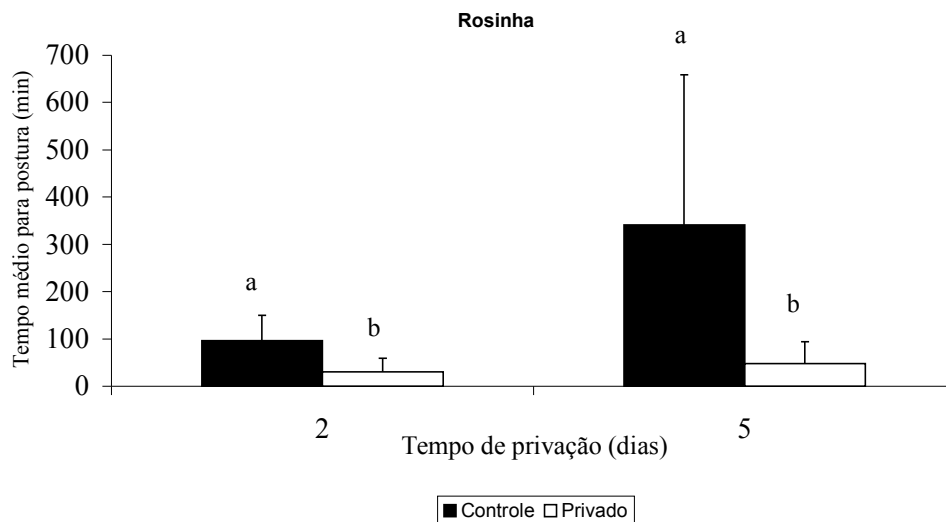


Figura 23: Tempo médio para postura de fêmeas selvagens de *Z. subfasciatus* quando as mesmas ficaram por 2 e 5 dias privadas do hospedeiro *P. vulgaris*, variedade rosinha. Os resultados representam a média \pm desvio padrão de 15 repetições ($p < 0,05$, teste Mann-Whitney para comparações entre os grupos 2 x 2). Médias seguidas de letras diferentes são diferentes entre si.

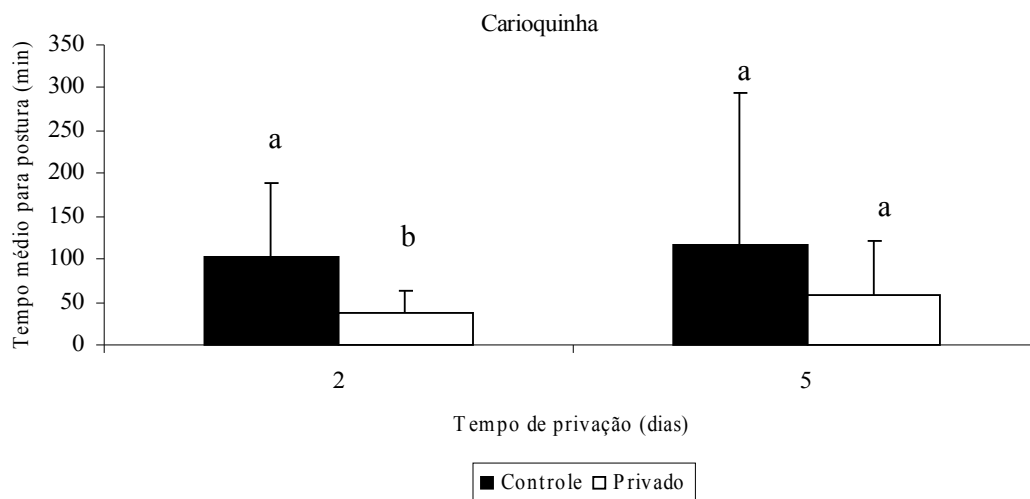


Figura 24: Tempo médio para postura de fêmeas selvagens de *Z. subfasciatus* quando as mesmas ficaram por 2 e 5 dias privadas do hospedeiro *P. vulgaris*, variedade carioquinha. Os resultados representam a média \pm desvio padrão de 15 repetições ($p < 0,05$, teste Mann-Whitney). Médias seguidas de letras diferentes são diferentes entre si.

O tempo médio para postura de fêmeas de *Z. subfasciatus* privadas do hospedeiro *P. vulgaris*, variedade carioquinha, por 2 e 5 dias, diferiu estatisticamente, apenas no grupo de 2 dias de privação. Observou-se também que as fêmeas levaram menos tempo para ovipositar nessa variedade (carioquinha). (Figura 24). É interessante também notar que as fêmeas controles e privadas (5 dias) não diferiram significativamente, isso porque as fêmeas controles levaram também pouco tempo para ovipositar.

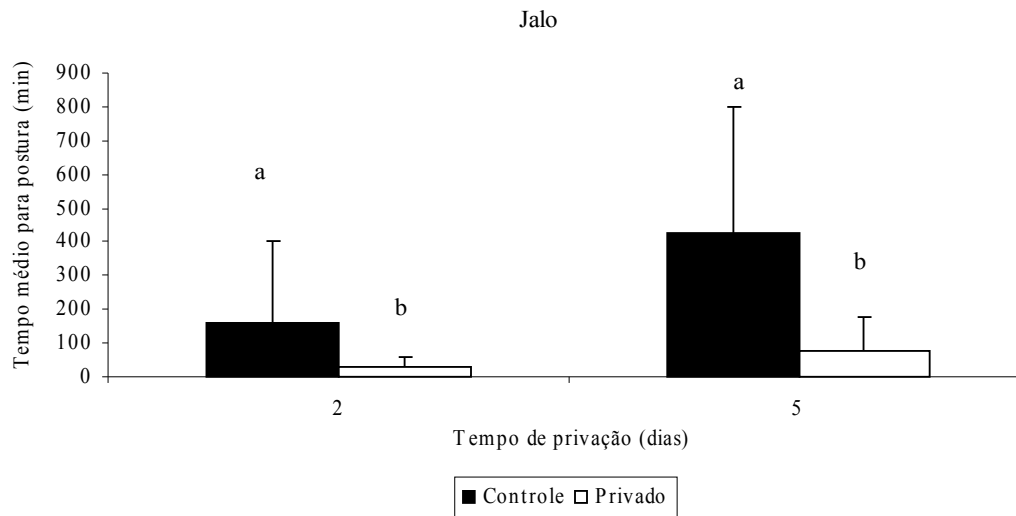


Figura 25: Tempo médio para postura de fêmeas selvagens de *Z. subfasciatus* quando as mesmas ficaram por 2 e 5 dias privadas do hospedeiro *P. vulgaris*, variedade jalo. Os resultados representam a média \pm desvio padrão de 15 repetições ($p < 0,05$, teste Mann-Whitney para comparação 2 x 2 entre os grupos). Médias seguidas de letras diferentes são diferentes entre si.

O tempo médio para postura de fêmeas de *Z. subfasciatus* que ficaram privadas do hospedeiro *P. vulgaris*, por 2 e 5 dias, variedade jalo, foi diferente significativamente em todos os tempos de privação. As fêmeas controles e privadas (2 dias) levaram 162,2 e 31,0 minutos para ovipositar, respectivamente, enquanto que as controles e privadas (5 dias) levaram 426,9 e 76,1 minutos, respectivamente, para ovipositar (Figura25). Observa-se aqui também, que as fêmeas mais novas e/ ou privadas são mais rápidas em ovipositar.

O número médio de ovos colocados nas 3 variedades: rosinha, carioquinha e jalo, quando as fêmeas de *Z. subfasciatus* ficaram 2 dias privadas dos respectivos hospedeiros, diferiu significativamente dentro de cada grupo (Figura 26), mostrando assim que o número de ovos foi maior em todos os grupos privados, independente da variedade de feijão. O número médio de ovos dos grupos controles foi de 8,4; 8,8 e 6,9 para as variedades rosinha,

carioquinha e jalo, respectivamente. Já a média dos grupos privados foi de 14,9; 15,5 e 16 ovos, respectivamente.

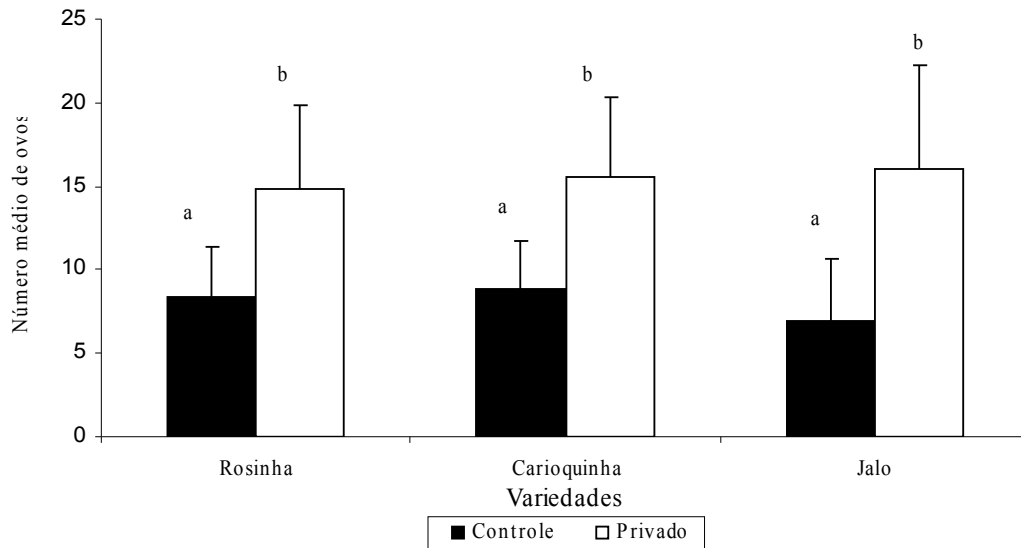


Figura 26: Número médio de ovos colocados, durante 24 h, nas 3 variedades: rosinha, carioquinha e jalo, quando as fêmeas de *Z. subfasciatus* controles e privadas ficaram 0 e 2 dias, respectivamente, sem o hospedeiro *P. vulgaris*. Os resultados representam a média \pm desvio padrão de 15 repetições ($P < 0,05$, teste-t para comparações entre os grupos 2 x 2). Médias seguidas de letras diferentes são diferentes entre si.

O número médio de ovos postos nas 3 variedades de *P. vulgaris*: rosinha, carioquinha e jalo, quando as fêmeas de *Z. subfasciatus* ficaram 5 dias privadas dos respectivos hospedeiros também foi diferente significativamente dentro de cada grupo (figura 27), mostrando também que o número de ovos foi maior em todos os grupos privados em relação aos respectivos controles. O número médio de ovos dos grupos controles foi de 3,7; 5,5 e 5,1 para as variedades rosinha, carioquinha e jalo, respectivamente. Já a média dos grupos privados foi de 15,7; 14,9 e 14,8 ovos, respectivamente. É interessante notar, que a produção média de ovos dos grupos controles

foi menor comparando com a produção média dos grupos controles de 2 dias (figura26), pois aqui as fêmeas já estão mais velhas (6 dias de idade).

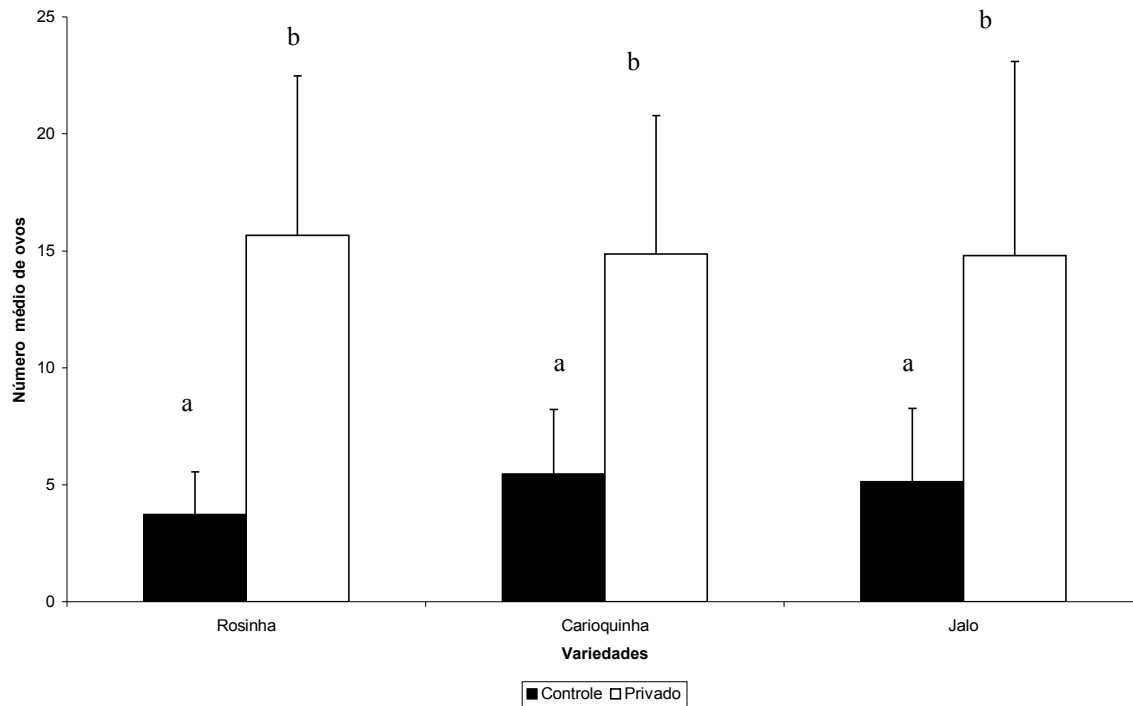


Figura 27: Número médio de ovos colocados, durante 24 h, nas 3 variedades: rosinha, carioquinha e jalo, quando as fêmeas de *Z. subfasciatus* controles e privadas ficaram 0 e 5 dias, respectivamente, sem o hospedeiro *P. vulgaris*. Os resultados representam a média \pm desvio padrão de 15 repetições ($P < 0,05$, teste Mann-Whitney para comparações 2 x 2 entre os grupos). Médias seguidas de letras diferentes são diferentes entre si.

O número médio de ovos colocados quando as fêmeas de *Z. subfasciatus* ficaram privadas, por 2 e 5 dias do hospedeiro *P. vulgaris*, variedade rosinha, foi significativamente diferente dentro de cada grupo. As fêmeas controles e privadas do hospedeiro por 2 dias colocaram 8,4 e 14,9 ovos, respectivamente. Já as fêmeas controles e privadas por 5 dias colocaram 3,7 e 15,7 ovos, respectivamente (Figura 28). Esses resultados mostram como a

privação influencia a produção de ovos, mesmo em fêmeas privadas mais velhas (por 5 dias) a produção média de ovos continua a mesma que em fêmeas privadas mais jovens (2 dias) no 1º.dia de oviposição, na presença do hospedeiro.

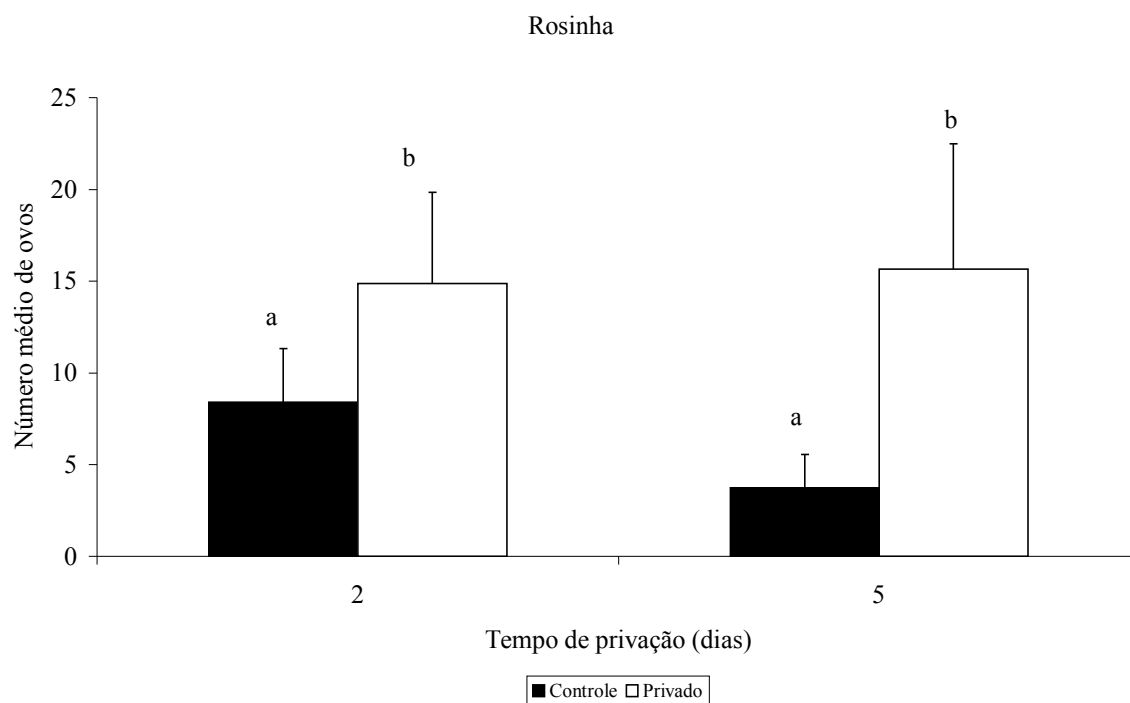


Figura 28: Número médio de ovos colocados, durante 24 h, por fêmeas selvagens de *Z. subfasciatus*, quando as mesmas ficaram por 2 e 5 dias privadas do hospedeiro *P. vulgaris*, variedade rosinha. Os resultados representam a média \pm desvio padrão de 15 repetições ($p < 0,05$, teste Mann-Whitney para comparações 2 x 2 entre os grupos). Médias seguidas de letras diferentes são diferentes entre si.

O número médio de ovos colocados na variedade carioquinha por fêmeas de *Z. subfasciatus* que ficaram privadas do hospedeiro, por 2 e 5 dias, também apresentou diferenças significantes dentro de cada grupo. As fêmeas controles e privadas do hospedeiro por 2 dias colocaram 8,8 e 15,5 ovos, respectivamente. Já as fêmeas controles e

privadas do hospedeiro por 5 dias, colocaram 5,5 e 14,9 ovos, respectivamente (Figura 29).

Aqui também o número de ovos foi bem maior nas fêmeas privadas.

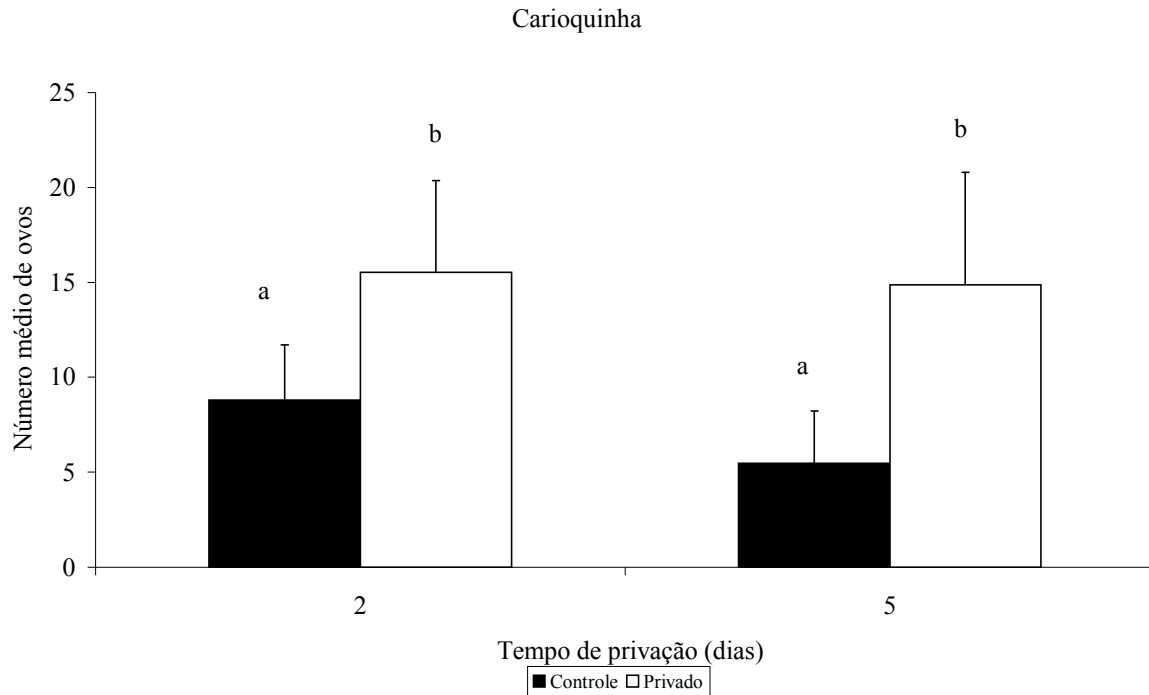


Figura 29: Número médio de ovos colocados, durante 24 h, por fêmeas selvagens de *Z. subfasciatus*, quando as mesmas ficaram por 2 e 5 dias privadas do hospedeiro *P. vulgaris*, variedade carioquinha. Os resultados representam a média \pm desvio padrão de 15 repetições ($p < 0,05$, teste Mann-Whitney para comparações entre os grupos 2 x 2). Médias seguidas de letras diferentes são diferentes entre si.

O número médio de ovos colocados por fêmeas de *Z. subfasciatus* na variedade jalo (figura 30) apresentou resultados semelhantes aos das variedades rosinha e carioquinha.

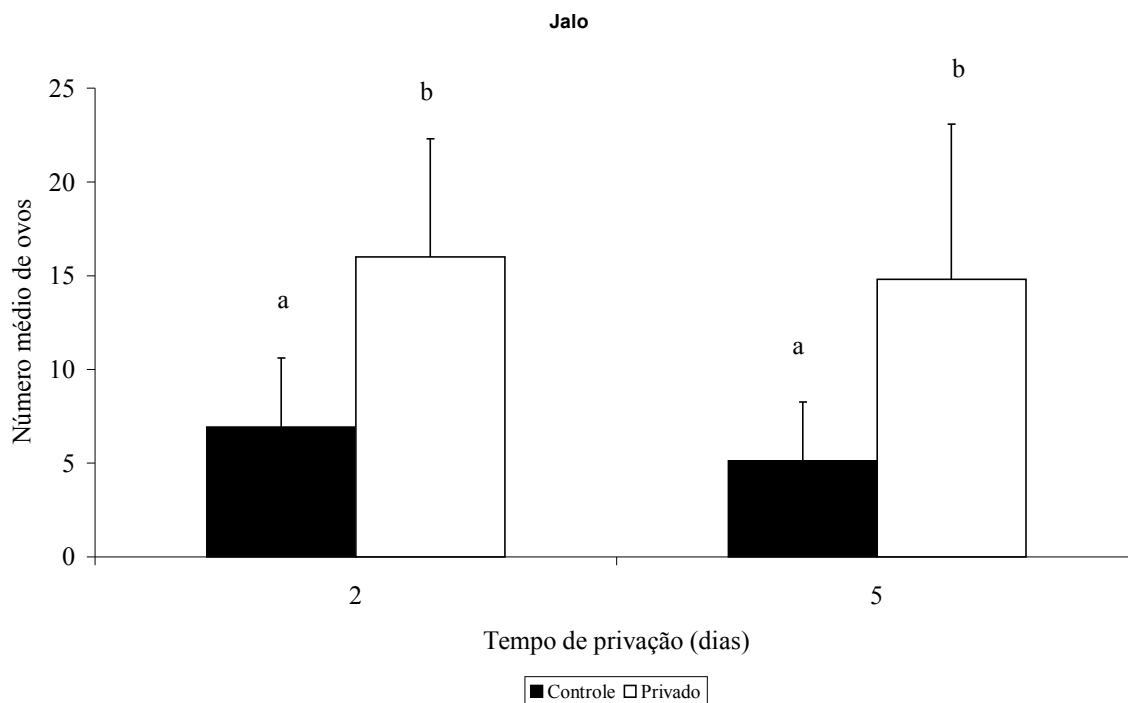


Figura 30: Número médio de ovos colocados, durante 24 h, por fêmeas selvagens de *Z. subfasciatus*, quando as mesmas ficaram por 2 e 5 dias privadas do hospedeiro *P. vulgaris*, variedade jalo. Os resultados representam a média \pm desvio padrão de 15 repetições ($p < 0,05$, teste t para comparações 2 x 2 entre os grupos). Médias seguidas de letras diferentes são diferentes entre si.

Tabela VII: Tempo médio, em minutos, para aproximação do hospedeiro *P. vulgaris*, nas variedades: rosinha, carioquinha e jalo, em fêmeas de *Z. subfasciatus* que não sofreram privação do hospedeiro (Grupos Controles, C) e que sofreram privação por 2 dias (Grupos Privados, P).

<i>Grupos</i>	<i>Variedades</i>	<i>Tempo para aproximação do hospedeiro (min)</i>
C	Rosinha	5,6 \pm 4,9a
P (2 dias)	Rosinha	11,1 \pm 12,1a
C	Carioquinha	21,1 \pm 49,9a
P (2 dias)	Carioquinha	20,5 \pm 26,2a
C	Jalo	45,3 \pm 84,1a
P (2 dias)	Jalo	13,6 \pm 21,3a

n= 15; média \pm DS seguidas de letras iguais não diferem significativamente (teste Mann-Whitney, $p > 0,05$).

O tempo médio para aproximação do hospedeiro, nas 3 variedades: rosinha, carioquinha e jalo, foi estatisticamente igual para cada variedade de feijão, em fêmeas de *Z.*

subfasciatus em condições de não privação (grupos controles) e de privação por 2 e 5 dias (tabelas VII e VIII, respectivamente).

Tabela VIII: Tempo médio, em minutos, para aproximação do hospedeiro *P. vulgaris*, nas variedades: rosinha, carioquinha e jalo, em fêmeas de *Z. subfasciatus* que não sofreram privação do hospedeiro (Grupos Controles, C) e que sofreram privação por 5 dias (Grupos Privados, P).

<i>Grupos</i>	<i>Variedades</i>	<i>Tempo para aproximação do hospedeiro (min)</i>
C	Rosinha	40,6 ± 84,9a
P (5 dias)	Rosinha	25,9 ± 37,6a
C	Carioquinha	13,9 ± 18,1a
P (5 dias)	Carioquinha	16,0 ± 23,9a
C	Jalo	9,5 ± 8,5a
P (5 dias)	Jalo	30,0 ± 42,1a

n= 15; média ± DS seguidas de letras iguais não diferem significativamente (teste Mann -Whitney, p>0,05).

FASE III: Competição Forte e Competição Ausente

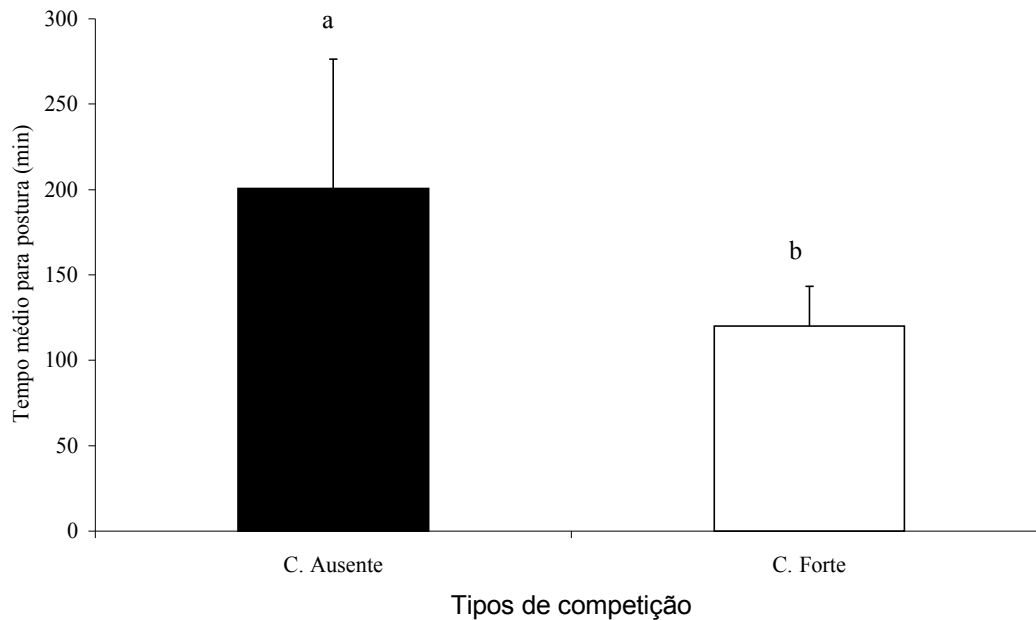


Figura 31: Tempo médio para postura de fêmeas selvagens de *Z. subfasciatus* no hospedeiro *P. vulgaris*, variedade rosinha, em grupos de competição forte e ausente. Os resultados representam a média \pm desvio padrão de 6 repetições ($p < 0,05$, teste t). Médias seguidas de letras diferentes são diferentes entre si.

O tempo médio medido, em minutos, para postura foi significativamente diferente para fêmeas que sofreram competição forte (média de 120,2 minutos) em relação às fêmeas que não sofreram competição (competição ausente) (200,6 minutos), ou seja, as fêmeas em competição forte levaram menos tempo para ovipositar (Figura 31).

Mas quando foi comparado o número médio de ovos colocados por fêmeas que sofreram competição (competição forte) com as que não sofreram (competição ausente) não houve diferenças significantes (Figura 32).

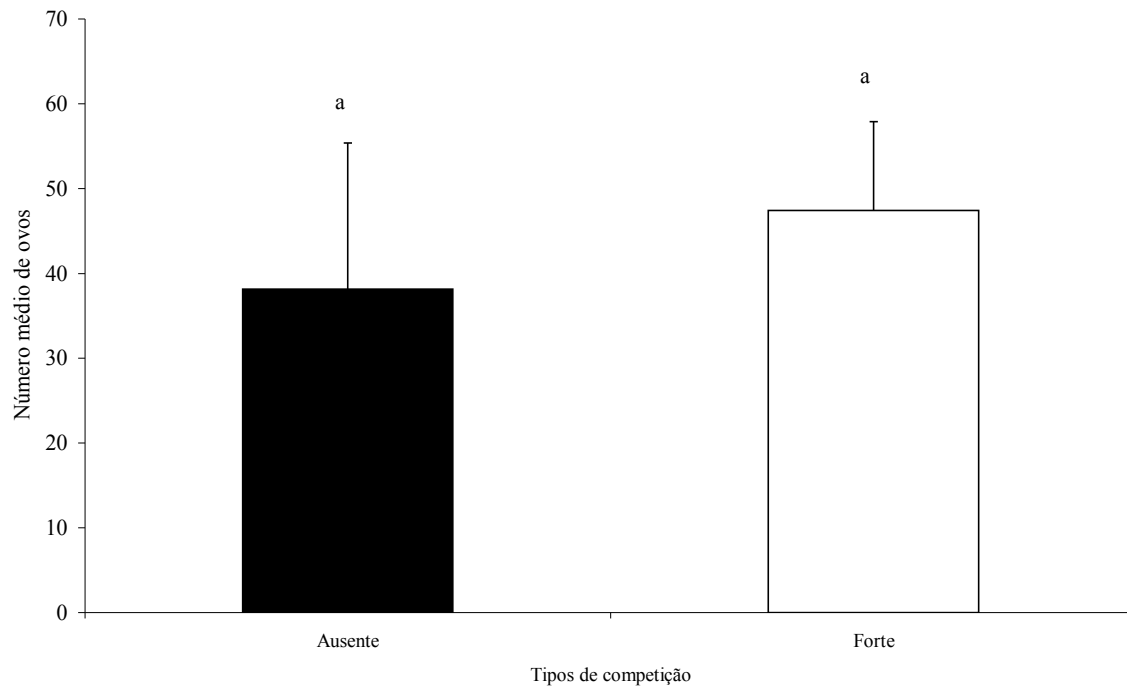


Figura 32: Número médio de ovos colocados, durante 24 h, por fêmeas de *Z. subfasciatus*, no hospedeiro *P. vulgaris*, variedade rosinha, em grupos de competição forte e ausente. Os resultados representam a média \pm desvio-padrão de 6 repetições ($p > 0,05$, teste t). Médias seguidas de letras iguais não diferem significativamente.

DISCUSSÃO

As fêmeas controles passaram a maior parte do tempo em repouso. Isso coincide com o trabalho de Rosenheim & Rosen, (1991), que observaram que as fêmeas do parasitóide *Aphytis lingnannensis* que possuíam cargas de ovos menores, passaram a maior parte do tempo em repouso. Essas fêmeas parasitóides não estavam privadas de hospedeiro, mas foram mantidas em diferentes temperaturas para que variasse a taxa de produção de ovos. Já as fêmeas privadas no presente trabalho passaram a maior parte do tempo em contato com o hospedeiro e ovipositaram com maior frequência que as controles. Isso pode ser devido ao fato das fêmeas privadas, provavelmente, estarem com uma grande carga de ovos em seus ovários (Sperandio & Zucoloto, 2004); este fato pode ter atuado como uma certa pressão sobre as fêmeas para ovipositarem e assim evitar, talvez, maior reabsorção dos seus ovos, pois em fêmeas mais velhas a reabsorção é maior (Bell & Bohm, 1975; Fleury & Bolétreau, 1993; Greenberg, 1995; Foster & Howard, 1998). No entanto, o trabalho de Rosenheim & Rosen (1991), mostra que o tempo de manipulação com o hospedeiro foi inversamente relacionado à carga de ovos no parasitóide *A. lingnanensis*, como também de cada componente das atividades que compreende a manipulação do hospedeiro, incluindo preparação para oviposição, oviposição, período pós-oviposição, *grooming* e repouso.

Esses experimentos de manipulação do hospedeiro têm sido sustentados com observações de oviposição em populações naturais, onde a variação no comportamento está ligada tanto às mudanças induzidas de tempo no acesso ao hospedeiro (Root & Kareiva, 1984) como na variação na carga de ovos (Odendaal & Rausher, 1990). Esses estudos de privação de hospedeiro e outros estritamente associados têm, geralmente, revelado um

aumento na amplitude da variação de hospedeiros e/ou aumento no tamanho do agregado, em resposta à privação e/ou aumento da carga de ovos (Rosenheim & Rosen, 1991).

Já os outros tipos de comportamento, tais como: locomoção, exploração dos recursos e cópula, no presente trabalho, praticamente não foram significativamente diferentes para as fêmeas privadas e nem para as controles. Uma das explicações para esse fato é que as fêmeas privadas ficaram mais tempo em contato com o hospedeiro para efetuarem a oviposição. Elas tiveram o tempo como fator limitante para suas posturas.

Courtney (1982) observou que quando o tempo de procura é curto, ou seja, o inseto tem um tempo limitado, as estratégias mais diversificadas são as mais bem sucedidas, porque nenhuma oportunidade pode ser perdida. Por isso, assim que encontraram o hospedeiro *P. vulgaris*, as fêmeas não tiveram tempo de selecionar os grãos e efetuar as posturas de maneira adequada. Daí, observarmos mais posturas agregadas nas fêmeas privadas. Elas simplesmente concentraram as posturas no 1º. grão que encontraram (Sperandio & Zucoloto, 2004). Rosenheim & Rosen (1991) também observaram que no parasitóide *A. lingnanensis*, as fêmeas com maiores cargas de ovos depositam agregados maiores. Essas observações também estão de acordo com Minkenberg *et al.*, (1992) e Aluja *et al.*, (2001) que também observaram que a carga de ovos influencia o tamanho do agregado da fêmea.

Contudo, se o tempo de procura for longo e o inseto apresentar postura limitada, o melhor é ser altamente discriminatório, já que o destino de cada ovo pode agora ser maximizado, sem qualquer preocupação com o tempo (Courtney, 1982). É o que verificamos com as fêmeas controles, passaram a maior parte do tempo em repouso, pois elas não tiveram o tempo como fator limitante para suas posturas. Dessa forma, puderam selecionar os grãos de maneira adequada, “sem pressa”, pois os recursos estavam sempre

disponíveis. Este fato coincide com o trabalho de Rosenheim & Rosen (1991) que observaram que parasitóides, da espécie *A. lingnanensis*, com carga de ovos menores e com experiência anterior de contato com o hospedeiro depositaram agregados menores. Mais propriamente, as decisões do tamanho do agregado parecem ser fundamentalmente dinâmicas, respondendo à mudanças na fisiologia (carga de ovos) do parasitóide e à percepção do mesmo na disponibilidade do hospedeiro (experiência).

Segundo van Loon & Dicke (2001) as modificações do comportamento de seleção do hospedeiro como resultados de experiências anteriores, podem ser observadas tanto na tomada de decisões mais rápidas, como na mudança de preferência, mas as seqüências do comportamento permanecem as mesmas. Essas seqüências de fases comportamentais e de elementos dentro de cada fase podem ser completamente elaboradas.

As seqüências do comportamento de seleção do hospedeiro podem ser subdivididas em 2 fases principais e consecutivas (van Loon & Dicke, 2001). A primeira fase, que é a de procura, termina com o estabelecimento de contato com o alimento ou o hospedeiro, que é feito através de informações visuais e olfativas, e a segunda, que é a de reconhecimento, termina com a ingestão ou a oviposição. Nesta última fase, o número de modalidades sensoriais e a intensidade dos estímulos aumentam e o inseto exibe diferentes comportamentos exploratórios, os quais envolvem repetidos contatos com as antenas, partes bucais, pernas e ovipositor que suportam mecanorreceptores e sensilas de contato quimiorreceptor (van Loon & Dicke (2001). Entretanto, a decisão final de aceitar ou rejeitar o hospedeiro não se baseia somente em informações sensoriais, mas também no estado fisiológico de inseto (saciedade, maturidade sexual, maturação dos ovos etc.), sendo que todas estas informações estão integradas no Sistema Nervoso Central (van Loon & Dicke, 2001).

Essas fases descritas acima coincidem com o observado no presente trabalho, com exceção do estabelecimento do contato com o hospedeiro que, segundo Zacher (1930) *apud* Ferreira (1960), é feito principalmente pelo tato (através dos palpos e oviduto) e olfato como indutores da oviposição, afirmando que a visão não tem ação sensível. Pode-se inferir que a primeira fase (procura) foi menor em fêmeas privadas, pois elas caminhavam dentro das caixas em busca do hospedeiro; e a segunda fase (contato) foi maior, pois tendo o tempo como fator limitante, elas tornaram-se menos seletivas e, assim que os grãos foram inseridos muitas fêmeas já ovipositavam, em poucos minutos (observação pessoal).

Essas inferências estão de acordo com o observado no trabalho de Rosenheim & Rosen (1991) que observaram que a carga de ovos influenciou a intensidade do comportamento de procura no parasitóides *A. lingnanensis*, pois para essa espécie fêmeas com carga de ovos menores necessitaram de mais tempo dentro de uma arena de forrageamento para descobrir o hospedeiro.

Pode-se inferir também que as fêmeas privadas do hospedeiro ficaram mais “visíveis”, quando se aumentou a frequência de oviposições e, isso tem um grande valor biológico, já que elas estão mais expostas aos predadores, mas a relação custo/ benefício neste caso é compensatória, já que as fêmeas estão mais velhas e apresentam, provavelmente, reabsorção de ovos (Sperandio & Zucoloto, 2004).

Segundo Mangel (1987) as principais predições qualitativas acerca as seleção do hospedeiro se relacionam quando a idade ou a quantidade de oócitos maduros aumentam, ou ainda, quando as fêmeas são privadas do hospedeiro. Nesse momento, elas se tornam menos seletivas quanto ao local de oviposição, porque o custo de rejeição do hospedeiro em relação ao sucesso reprodutivo esperado ao longo da vida aumenta (Mangel, 1987). E um atraso na descoberta de um hospedeiro apropriado, provavelmente limita o tempo

disponível para postura e pode resultar em mudanças fisiológicas (Asman & Ekbohm, 2006), o que pode ter conseqüências na fecundidade do inseto (Tammaru & Javois, 2000).

Quando estudamos o comportamento de *Z. subfasciatus* em três variedades de *P. vulgaris*, o tempo médio para postura foi diferente significativamente nas fêmeas controles e privadas do hospedeiro por 2 dias, em todas as variedades. Provavelmente porque essas fêmeas ficaram privadas quando apresentavam maior fecundidade e grande carga de ovos em seus ovários, o que também pode estar atuando como certa pressão sobre as fêmeas (Sperandio & Zucoloto, 2004). Além disso, essas fêmeas estão no pico de oviposição, pois em experimentos realizados com fêmeas de *Z. subfasciatus* selvagens, o pico de oviposição ocorreu no 1º. dia após a introdução do hospedeiro em fêmeas privadas (a partir de 2 dias) e, do 2º. ao 5º. dia em fêmeas que tinham o hospedeiro presente (Sperandio & Zucoloto, 2004).

Dessa forma, as fêmeas controles também estão no pico de oviposição, mas no 2º. dia e, mesmo assim, essas fêmeas não apresentaram uma “necessidade” de ovipositar rapidamente, pois as mesmas receberam recursos todos os dias, ao contrário das privadas, que ficaram sem o hospedeiro por 2 dias. Rosenheim & Rosen (1991) observaram que quando o parasitóide *A. lingnanensis* teve experiência anterior de contato com o hospedeiro, depositou agregados de tamanhos menores. Coincidindo com o que foi observado no presente estudo, em que as fêmeas privadas depositaram maior quantidade de ovos agregados em relação às controles (em todos os tempos de privação e em todas as variedades de feijão (observação pessoal). Tendo menos tempo de ovipositar, a agregação seria mais vantajosa, já que as fêmeas poupariam tempo, dispensando o reconhecimento de cada grão, individualmente (Sperandio & Zucoloto, 2004).

É interessante notar que as fêmeas controles da variedade carioquinha também apresentaram um tempo médio para oviposição bem próximo da variedade rosinha, uma das explicações poderia ser o fato daquela variedade (carioquinha) apresentar um alto valor nutritivo para a espécie em estudo (Teixeira & Zucoloto, 2003), além do fato dessa variedade ser muito comum nessa região de estudo onde as amostras das populações de insetos foram encontradas, portanto essas fêmeas estão altamente adaptadas a essa variedade.

Quanto à variedade jalo, o tempo médio (das controles) para postura foi bem maior (139,1 min) (quase 40% a mais que o carioquinha); o que poderia explicar essa maior “resistência” para a postura seria o fato dessa variedade apresentar o menor valor nutritivo para a espécie em questão (Teixeira & Zucoloto, 2003), além também de não ser uma variedade comum na região, onde as amostras das populações de insetos foram encontradas (observação pessoal).

Quando ocorre a privação de hospedeiro, o tempo médio para a postura é praticamente igual para todas as variedades. Segundo Jaenike (1978 a) *apud* Mayhew (1997), quando o tempo de procura aumenta, torna-se arriscado deixar um hospedeiro de baixa qualidade sem postura porque outra planta pode não ser encontrada antes do próximo ovo ser colocado. Portanto, é mais provável que os insetos aceitem hospedeiros de baixa qualidade quando o tempo de procura começa a se esgotar. Isto pode explicar porque as fêmeas de *Z. subfasciatus* privadas foram rápidas em ovipositar, mesmo quando a variedade não apresentava um alto valor nutritivo (jalo).

A maioria dos estudos empíricos mostra que a carga de ovos é o principal fator determinante no comportamento de oviposição; esses estudos predizem uma ligação positiva entre a carga de ovos e a “prontidão” para ovipositar (Javois & Tammaru, 2006).

Insetos com maiores cargas de ovos procuram mais ativamente pelos hospedeiros (Rosenheim & Rosen, 1991; Minkenberg *et al.*, 1992; Loon & Dicke, 2001), são menos seletivos na escolha do hospedeiro (Mangel, 1987; Minkenberg *et al.*, 1992; Marohary, 1996; Sperandio & Zucoloto, 2004), apresentam maiores taxas de oviposição (Carey *et al.*, 1986; Minkenberg *et al.*, 1992; Fleury & Boulétreau, 1993 e Sperandio & Zucoloto, 2004) e/ou colocam tamanhos maiores de agregados (McDonald, 1986; Rosenheim & Rosen, 1991; Minkenberg *et al.*, 1992 e Sperandio & Zucoloto, 2004).

Essas evidências empíricas correspondem a vários modelos teóricos (Jaenike, 1978a *apud* Mayhew, 1997; Iwasa *et al.*, 1984; Mangel, 1987; Sirot *et al.*, 1997). Esses modelos explicam o fenômeno que se correlaciona com a alta carga de ovos: o curto tempo disponível para a oviposição e a disponibilidade limitada de hospedeiro.

No entanto, em alguns trabalhos de privação o efeito da alta carga de ovos não levou as fêmeas a uma maior disponibilidade para aceitar hospedeiros de baixa qualidade (Tammaru & Javois, 2000; Javois & Tammaru, 2004; Javois & Tammaru, 2006; Asman & Ekblom, 2006). Tammaru & Javois (2000) em experimentos com 3 espécies diferentes de mariposas geometrídias (*Cabera pusaria*, *Scopteryx chenopodiata* e *Semiotisa clathrata*) observaram que o tempo que essas fêmeas levaram para ovipositar (oviposição latente) foi menor apenas na presença de hospedeiros apropriados em toda as espécies. Como também a taxa de oviposição foi menor na ausência de um hospedeiro apropriado e, ainda, não houve evidência de reabsorção de ovos em qualquer uma das espécies, apesar das condições adversas, as mariposas continuaram com a maturação dos ovos na ausência do hospedeiro. Isto aconteceu porque a privação do hospedeiro suprimiu fortemente a oviposição, mas teve um efeito relativamente fraco nas taxas de maturação dos ovos (Tammaru & Javois, 2000).

Esses autores concluíram que a oviposição latente foi a única variável em que as respostas das fêmeas a hospedeiros inapropriados foram suficientemente fortes para ter um significado potencial na dinâmica populacional. Eles acreditam que a latência pode refletir em um mecanismo comportamental capaz de estabilizar a dinâmica da população local.

Javois & Tammaru (2006) observaram em experimentos com a mariposa *S. chenopodiata* que a correlação existente entre a carga de ovos e a “prontidão” em ovipositar depende da idade do inseto adulto, sendo positiva em fêmeas mais jovens, mas insignificante em fêmeas mais velhas.

Essas afirmações coincidem parcialmente com o presente trabalho, em que as fêmeas privadas de *Z. subfasciatus* levaram menos tempo para ovipositar em todas as variedades de feijão (quando ficaram privadas do hospedeiro por 2 dias) mas quando as fêmeas ficaram privadas do hospedeiro por 5 dias, o tempo para a oviposição também foi menor para as variedades rosinha e jalo, com exceção das fêmeas privadas da variedade carioquinha que não tiveram diferenças significantes em relação às controles. Porém, nas fêmeas controles da variedade jalo observou-se um tempo mais longo para a oviposição. Como já citado anteriormente, o baixo valor nutritivo que essa variedade apresenta para a espécie em questão, seria uma das explicações prováveis, como também a idade, essas fêmeas já estão com 6 dias de vida, o que coincide com os experimentos de privação realizados com fêmeas de *Z. subfasciatus* (Sperandio & Zucoloto, 2004) que observaram que as fêmeas controles apresentam o pico de oviposição entre os dias 2 e 5, portanto essas fêmeas não estão mais no pico de oviposição, daí o fato delas não terem tanta “pressa” em ovipositar em relação às controles de dois dias. Sem levar em conta, que 4 fêmeas não ovipositaram nos grupos controles da variedade jalo.

Isso vem ao encontro com as observações de Javois & Tammaru (2004) que observaram que durante a vida de um inseto adulto, a diminuição da carga de ovos é tipicamente acompanhada pela diminuição da expectativa de vida, portanto fêmeas mais velhas apresentam menores cargas de ovos.

Sperandio & Zucoloto (2004) observaram que em períodos curtos de privação, *Z. subfasciatus* é capaz de manter a sua capacidade reprodutiva. Essa habilidade pode ser consequência de uma boa capacidade de retenção de ovos (até 5 dias de privação) e posterior reabsorção dos mesmos (a partir de 6 dias de privação). Isso foi observado no presente estudo, pois as fêmeas privadas do hospedeiro por 5 dias colocaram praticamente a mesma quantidade de ovos que as fêmeas privadas por 2 dias, apesar daquelas levarem mais tempo para ovipositar.

Modelos dinâmicos de otimização, os quais maximizam o sucesso reprodutivo e empregam variáveis dinâmicas para descrever as mudanças fisiológicas do inseto forrageador, prediz que ótimas decisões podem variar com o tempo em resposta à mudança da carga de ovos, história de encontro com o hospedeiro (experiência) e outras variáveis (Iwasa *et al.*, 1984. Mangel, 1987). Evidências experimentais sugerem que o comportamento de oviposição de um indivíduo pode de fato variar substancialmente com o tempo (Rosenheim & Rosen, 1991). Muitas dessas evidências são derivadas de experimentos de privação de hospedeiro, nos quais o comportamento de indivíduos privados do contato com o hospedeiro é contrastado com aqueles indivíduos mantidos com o hospedeiro (isto é, diferença qualitativa no encontro com o hospedeiro) (Fitt, 1986; Harris & Rose, 1989 & Odendaal & Rausher, 1990).

Os resultados do presente trabalho estão de acordo com essas teorias, pois verificamos mudanças no comportamento de oviposição em fêmeas privadas de hospedeiro

em relação ao tempo de privação para cada variedade, à idade da fêmea, no número de ovos após a privação e a não privação. Dessa forma, observamos que quando comparamos o tempo para postura dentro da mesma variedade, mas em tempos diferentes (2 e 5 dias de privação) as fêmeas ovipositaram mais rapidamente quando eram mais novas e/ou privadas. Isso se deve à, provavelmente uma elevada carga de ovos presente nos ovários dessas fêmeas privadas (Sperandio & Zucoloto, 2004). O aumento da carga de ovos afeta o comportamento de oviposição, por exemplo, reduzindo a seletividade (Papaj, 2000; Aluja, 2001), daí as fêmeas privadas de *Z. subfasciatus* serem mais rápidas para a oviposição, independente da variedade de feijão.

Efeitos da disponibilidade de hospedeiro sobre a carga de ovos e comportamento são tipicamente avaliados pelas fêmeas privadas de hospedeiro, porém em alguns insetos a privação de hospedeiro não tem nenhum efeito detectável sobre a carga de ovos (Papaj, 2000). Por exemplo, nas moscas-das-frutas (*Ceratitis capitata*), fêmeas privadas do hospedeiro por três semanas similarmente não retiveram mais ovos em seus ovários que fêmeas privadas por duas semanas (Papaj *et al.*, 1998). E, ainda em outros grupos de insetos, a privação de hospedeiro está associada com cargas de ovos menores (Papaj, 2000). Por exemplo, é o que acontece com fêmeas de um parasitóide de afídeo, *Monoctonus paulensis*, supridas com afídeos durante um dia após a emergência tiveram carga de ovos maior que fêmeas privadas continuamente do hospedeiro por três dias após a emergência (Michaud & Mackauer, 1995).

A variabilidade desses resultados pode, parcialmente, refletir na escala de tempo em que a resposta da privação de hospedeiro foi avaliada (Papaj, 2000). Em parasitóides sinovigênicos (que maturam os óvulos ao longo da vida), *Brachymeria intermédia*, a carga de ovos aumenta inicialmente com a privação, mas declina subsequente, quando os

ovos são reabsorvidos (Droste & Carde, 1992). Geralmente, a disponibilidade de hospedeiro restaura a maturação de ovos (Droste & Carde, 1992). Se o período de privação continua por um longo período, no entanto, o desenvolvimento ovariano pode não se restabelecer e a fêmea pode não depositar ovos novamente, um fenômeno denominado “castração ecológica” (Flanders, 1950 *apud* Papaj, 2000).

Algumas variações de comportamento de oviposição podem ser refletidas nas diferenças entre as espécies quanto à maturação dos ovários, que pode ser sincrônica ou assincrônica (Papaj, 2000). Segundo Askman & Ekbom (2006) não é surpreendente que as conseqüências do comportamento de oviposição sejam diferentes para insetos pertencentes a ordens diferentes porque eles podem ter mais diferenças no comportamento de procura, mas diferenças na fisiologia também devem ser consideradas.

A produção de ovos das fêmeas privadas do hospedeiro (por 2 e 5 dias) do presente estudo foi alta em relação às controles em todas as variedades, o que coincide com os trabalhos de Sperandio & Zucoloto (2004) que observaram em fêmeas privadas de *Z. subfasciatus* uma maior postura no 1º. dia de oviposição, após a introdução do hospedeiro e Carey *et al.* (1986) com *C. capitata*, van Vienen & van Lenteren (1986) com *Encarsia formosa*, Fleury & Boulétreau (1993) com *Trichogramma brassicae*, Asman & Ekbom (2006) com *Acrolepiopsis assectella*.

É interessante notar que quando comparamos a produção média de ovos dentro de cada variedade, observa-se que o número médio de ovos não varia com o tempo de privação (são bem semelhantes). Esses resultados mostram como a privação influencia na produção de ovos, mesmo em fêmeas mais velhas (6 dias de vida) a produção média de ovos não se altera.

No entanto, quando comparamos os grupos das fêmeas controles verificamos uma queda brusca no número médio de ovos, por exemplo, na variedade rosinha de 8,4 para 3,7 ovos, o que era de se esperar, pois fêmeas controles de 5 dias não estão mais no pico de oviposição e, a partir daí a taxa de postura diminui (Howe & Currie, 1964; Sperandio & Zucoloto, 2004). Isso sugere que há uma tendência das fêmeas de colocarem a maior parte dos seus ovos sempre no início do período de oviposição, já que elas apresentam um ciclo de vida curto e, conseqüentemente, teriam mais probabilidades de sofrer riscos como predação ou competição se a postura fosse colocada mais tarde (Sperandio & Zucoloto, 2004).

Quanto ao tempo para aproximação do hospedeiro em fêmeas privadas (por 2 e 5 dias) e controles não houve diferenças significantes, uma das hipóteses, deve-se às variabilidades existentes dentro de cada grupo. Como dito anteriormente, tivemos fêmeas controles (dentro do mesmo grupo) que tiveram uma variação de 24 minuto a 15 horas para ovipositar. O que não coincide com os experimentos de Rosenheim & Rosen (1991) que observaram que a carga de ovos influenciou a intensidade do comportamento de procura no parasitóide *A. lingnanensis*. Parasitóides dessa espécie, com carga de ovos menores, necessitaram de mais tempo dentro de uma arena de forrageamento para descobrir o hospedeiro.

É interessante notar também que na variedade carioquinha o tempo médio para aproximação do hospedeiro foi praticamente igual nas fêmeas privadas e controles de 2 e 5 dias. Como mencionado anteriormente, o que poderia explicar esse fato seria o alto valor nutritivo dessa variedade para a espécie em estudo (Teixeira & Zucoloto, 2003) e, ainda, outra possibilidade seria o fato do feijão carioquinha ser muito comum na região as

amostras dessas populações foram coletadas, portanto as fêmeas de *Z. subfasciatus* estão bem adaptadas a essa variedade.

Infelizmente, há uma carência muito grande na literatura de artigos que tratam do tema “tempo” no comportamento de oviposição de insetos, mais especificamente do tempo para oviposição, tanto na privação de hospedeiro como em condições de não privação.

Verificou-se que o tempo médio para oviposição foi significativamente diferente para as fêmeas que sofreram competição forte (120,2 minutos) em relação às fêmeas que não sofreram competição (200,6 minutos). Portanto, as fêmeas sob competição forte levaram menos tempo para ovipositar. Uma constatação importante que foi observada durante o período em que o experimento foi realizado é que algumas fêmeas (em geral, 2 por caixa) não ovipositaram. Isso também foi observado em experimentos realizados sobre competição com fêmeas de *Ascia monuste* em laboratório (Barros-Bellanda, 2002). Uma das explicações para este fato seria que as outras fêmeas estariam ”dominando” o ambiente, talvez, por serem maiores e ou mais pesadas. Na maioria das vezes, o peso e/ ou tamanho da fêmea está correlacionado positivamente com a produção de ovos (Marshall, 1990 e Tammaru, 1998; Fischer & Fieder, 2001). Essas fêmeas (que foram observadas ovipositando) também eram mais atrativas para os machos, que tentavam copular com as mesmas. Muitas vezes, foram observados dois ou três machos tentando copular com a mesma fêmea. O número de cópulas foi maior nas fêmeas sob competição forte.

Em contraste, com as fêmeas sob competição ausente, que além de demorarem a ovipositar, foi muito comum observar fêmeas que não ovipositaram (em geral, 4 em cada caixa) durante o tempo de observação. Uma das explicações para que essas fêmeas não tivessem “pressa” de ovipositar foi o fato das mesmas terem recursos em quantidade suficiente e isso corrobora com os dados obtidos por Teixeira (2002) que

observou uma população selvagem de *Z. subfasciatus* por 40 gerações em condições de competição forte, moderada e ausente e constatou que a população reagiu diferentemente em cada situação de competição, sendo que a forma de distribuição de ovos foi diferente em cada situação e esta se repetiu ao longo das gerações dentro de um mesmo nível de competição. Essa distribuição de ovos também foi observada no presente trabalho, mas em uma quantidade menor, já que os ovos foram contados em apenas 24 horas. Mesmo assim, o padrão de distribuição se manteve, ou seja, fêmeas sob competição forte colocaram mais ovos por grão (no máximo 12) e fêmeas sob competição ausente colocaram poucos ovos por grão (no máximo 5).

No entanto, a produção de ovos total (durante 24 h) em fêmeas sob competição forte e ausente não foi diferente significativamente, o que não coincide com os experimentos de Teixeira (2002) que observou uma maior produção de ovos (total) na competição ausente em relação à forte. Mas, essas diferenças se devem ao tempo de oviposição observado, pois Teixeira (2002) observou a produção de ovos em por geração e, no presente trabalho foi observado durante 24 horas.

A teoria do ótimo recurso prediz que quando o tamanho deste é limitado, as fêmeas dos besouros das sementes “avaliam” a capacidade do mesmo ao escolher um sítio para a oviposição e o tamanho do agregado de ovos é proporcional ao tamanho do recurso. Portanto, há uma compensação entre a carga de ovos e o *fitness* da fêmea. Isso foi observado com *Callosobruchus maculatus* (Credland, 1986; Credland & Wright, 1989; Cope & Fox, 2003; Wang & Horng, 2004; Huang *et al.*, 2005; Yang *et al.*, 2006). Portanto, a distribuição dos ovos varia de acordo com o ambiente. No presente trabalho, isso também foi verificado, ou seja, as fêmeas apresentaram uma grande flexibilidade nas estratégias de oviposição de acordo com as alterações do ambiente (quantidade de recursos). Segundo

Teixeira (2002) as principais respostas obtidas em cada situação de competição parecem estar relacionadas a uma rápida adaptação aos diferentes ambientes, proporcionada pela plasticidade fenotípica revelada ao observarmos o comportamento da fêmea.

Muitas espécies de fêmeas de insetos ajustam o tamanho do agregado de ovos ao tamanho do recurso (McDonald & McInnis, 1985; Siemens & Johnson, 1992; Fox & Mousseau, 1995; Szentesi, 2003). No entanto, essas fêmeas “sobrecarregam” as sementes com ovos e isso pode resultar em uma competição larval; assim, enquanto a avaliação do tamanho do recurso e o ajuste de uma grande carga de ovos indicam uma troca entre o uso do recurso e o *fitness* da fêmea, não parece fornecer muitos benefícios para a progênie em grãos armazenados (Szentesi, 2003), pois com o aumento da competição intraespecífica o recurso diminui, ficando mais escasso, o que pode causar redução no tamanho dos indivíduos e, conseqüentemente, a diminuição do *fitness* da progênie.

No presente trabalho, apesar da distribuição, no geral, ser como foi descrita anteriormente, ou seja, as fêmeas colocam mais ovos por grão em situação de competição forte e poucos ovos por grão quando há uma quantidade maior de grãos; entretanto algumas fêmeas colocaram mais ovos (por exemplo, 4 ou 5 ovos) em um mesmo grão em situação de competição ausente, sendo que muitos grãos ficaram sem postura.

Portanto, mais estudos de observação serão necessários, na presente espécie, em situações de competição (por mais tempo), para que se possam obter conclusões mais precisas acerca do comportamento de oviposição.

CONCLUSÕES

As hipóteses propostas na introdução do presente trabalho foram todas confirmadas. O estudo do comportamento de oviposição em fêmeas privadas e não privadas mostrou que as privadas ficaram a maior parte do tempo em contato com o hospedeiro, após a introdução do mesmo, para efetuar a oviposição; já as não privadas ficaram a maior parte do tempo em repouso. Esses dados revelam a necessidade de cada fêmea, deixando claro como reage cada grupo diante das condições impostas pelo ambiente, tais como disponibilidade do hospedeiro, ausência do hospedeiro. As fêmeas privadas tiveram o tempo como fator limitante, daí a necessidade de se manterem em contato com o hospedeiro, em contraste com as controles que tinham os recursos todos os dias, portanto não tiveram “pressa” em ovipositar.

No entanto, fêmeas privadas do hospedeiro não se aproximaram mais rápido do hospedeiro em relação às controles em cada variedade, como era de se esperar. Mas o tempo para postura foi menor em todos os tempos de privação e em todas as variedades em relação aos respectivos controles.

Quando se comparou o tempo para postura em diferentes tempos de privação (2 e 5 dias) para a mesma variedade, verificou-se que as fêmeas privadas levaram menos tempo para ovipositar, com exceção da variedade carioquinha que não teve diferença significativa com a controle (5 dias). Uma das explicações para isso é que essa variedade apresenta um alto valor nutritivo para a presente espécie, o que levaria essas fêmeas controles ovipositarem mais rapidamente em relação às demais.

Com relação à fecundidade, as fêmeas privadas também depositaram uma maior quantidade de ovos em relação às controles (no geral, 2 a 3 vezes mais) em todas as

variedades, como também em todos os tempos de privação. Foi interessante notar que a fecundidade não se alterou para as fêmeas privadas de 2 e 5 dias, em contraste com as controles que tiveram uma queda com a idade. Isso confirma que as fêmeas de *Z. subfasciatus* mantêm em períodos curtos de privação a sua capacidade reprodutiva. Já as controles diminuem a taxa de posturas ao longo da vida. A postura das fêmeas privadas foi mais agregada em relação às controles, mostrando uma das estratégias que essas fêmeas apresentam diante da privação.

Fêmeas sob competição forte foram mais rápidas em efetuar as posturas em relação às fêmeas em competição ausente, mostrando que esta espécie apresenta uma grande flexibilidade nas estratégias de oviposição com as modificações do ambiente, proporcionada por uma plasticidade fenotípica que a mesma apresenta ao se adaptar facilmente aos diferentes tipos de ambientes. Quanto à fecundidade em condições de competição, não houve diferenças significantes no período de tempo observado (24h).

Todas essas condições a que as fêmeas foram submetidas revelam que tanto a privação de hospedeiro como a competição influenciam no comportamento de oviposição da espécie em estudo.

ABSTRACT

The oviposition behavior of insects is essential for research on populational dynamics, life history evolution, insect-plant and parasite-host interactions, and biological control of insect plagues. In this sense, in females of *Zabrotes subfasciatus*, the effects of deprivation of different host varieties on the oviposition behavior, time to oviposit, and possible interactions with competition remain unknown.

The objective of this work was to verify the time wild *Z. subfasciatus* females take to oviposit towards such situations and, the acceptance of new varieties of *P. vulgaris* following host deprivation. We also aimed to describe in detail, the oviposition behavior of *Z. fasciatus*, during the host deprivation. The experiments were divided in 3 phases: **Phase 1:** Detailed study of oviposition behavior of *Z. subfasciatus* females, deprived or not from their hosts for 2, 5 and 8 days; **Phase 2:** Time to oviposit of females, deprived or not from their hosts for 2 and 5 days, in relation to acceptance of the new hosts (carioquinha and jalo) and, **Phase 3:** Time to oviposit of females, with or without, strong competition.

In Phase 1, we verified that deprived females spent most of their time in contact with the host to perform oviposition, whereas non-deprived females (control) spent most of their time resting, independent from the deprivation period.

In Phase 2, we observed that deprived females took a shorter time to oviposit when compared to the control ones of all varieties. However, there were no significant differences in the latency to approach the host. On the first day the host was available, we observed that the number of eggs laid by deprived females was 2 or 3 higher than control females, regardless the variety. Moreover, the amount of eggs did not change, when

females were deprived from their host for 5 days. Deprived females laid a bigger amount of egg aggregation.

In Phase 3, females under strong competition took shorter to oviposit when compared to the ones without it, but the number of eggs was not significantly different during the observation period (24 h).

The present results indicate that not only host deprivation, but also competition affect the oviposition behavior in the species studied, and reveal the flexibility of strategies to oviposit that these females present, according to environmental changes (amount of resources).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALUJA, M.; DÍAZ- FLEISCHER, F.; PAPA, D. R.; LAGUNES, G.; SIVINSK, J. Effects of age, diet, female density, and the host resource on egg load in *Anastrepha ludens* and *Anastrepha obliqua* (Diptera: Tephritidae). **Journal of Insect Physiology**, v.47, p. 975-988, 2001.
- ASMAN, K.; EKBOM, B. Responses of ovipositing moths to host plant deprivation: life history aspects and implications for intercropping. **Agricultural and Forest Entomology**, v. 8, p. 213-219, 2006.
- BARROS- BELLANDA, H. C. H. **Influência da quantidade de recursos alimentares no comportamento de oviposição e na performance dos imaturos de *Ascia monuste* (Lepidoptera, Pieridae)**. 2002. 96f. Tese (Doutorado em Entomologia) – Faculdade de Filosofia Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto.
- BARROS, H. C. H.; ZUCOLOTO, F. S. Performance and host preference of *Ascia monuste* (Lepidoptera, Pieridae). **Journal of Insect Physiology**, v. 45, p.7-14, 1999.
- BELL, W. J.; BOHM, M. K. Oosorption in insects. **Biological Review**, v. 50, p. 373-396, 1975.
- BERNAYS, E. A.; GRAHAM, M. On the evolution of host specificity in phytophagous arthropods. **Ecology**, v. 69, p. 886-891, 1988.
- BERNAYS, E. A.; WOODS, H. A. Foraging in nature by larvae of *Manduca sexta* – influenced by an endogenous oscillation. **Journal of Insect Physiology**, v. 46, p.825-836, 2000.

- BONET, A.; LEROI, B.; BIEMONT, J. C.; PEREZ, G.; PICHARD, B. Has the *Acanthoscelides obtectus* group evolved in the original zone of its host plant (*Phaseolus lunatus*)? In: LABEYRIE, V.; FABRES, G.; LACHAISE, D.(Ed.). **Insects-plants**. Dordrecht: Junk Publishers, 1987. 378 p.
- CAREY, J. R.; KRAINACKER, D. A.; VARGAS, R. I. Life history response of female Mediterranean fruit flies, *Ceratitidis capitata*, to periods of host deprivation. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v. 42, p.159-167, 1986.
- CARVALHO, R. P. L.; ROSSETTO, J. C. Biologia de *Zabrotes subfasciatus* (Bohemann) (Coleoptera, Bruchidae). **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 13, p. 105-117, 1968.
- CHAPMAN, R. F. **The insect structure and function**. American Elsevier Publishing Company, New York, 1971. p. 70-82.
- COPE, J.; FOX, C.W. Oviposition decisions in the seed beetle, *Callosobruchus maculatus* (Coleoptera, Bruchidae): effects of seed size on superparasitism. **Journal of Stored Products Research**, v. 39, p.355-365, 2003.
- COURTNEY, S. P. Coevolution of pierid butterflies and their cruciferous foodplants. III. *Anthocaris cardamines* (L.). Survival, development and oviposition on different hostplants. **Oecologia**, v. 51, p. 91-96, 1981.
- COURTNEY, S. P. Coevolution of pierid butterflies and their cruciferous foodplants. V. Habitat selection, community structure and speciation. **Oecologia**, v. 54, p. 101-107, 1982.
- COURTNEY, S. P.; CHEN, G. K.; GARDNER, A. A general model for individual host selection. **Oikos**, v. 55, p. 55-65, 1989.

- CREDLAND, P. F. Effect of host availability on reproductive performance in *Callosobruchus maculatus* (F.) (Coleoptera, Bruchidae) **Journal of Stored Products Research**, v. 23, p. 91-98, 1986.
- CREDLAND, P. F.; DENDY, J. Intraespecific variation in bionomic characteres of the Mexican bean weevil, *Zabrotes subfasciatus*. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v. 65, p. 39-47, 1992.
- CREDLAND, P. F.; WRIGHT, A. W. Factors affecting female fecundity in the cowpea seed beetle, *Callosobruchus maculatus* (Coleoptera: Bruchidae). **Journal of Stored Products Research**, v. 25, p. 125-136, 1989.
- DADD, R. H. Nutrition: Organisms. In: KERKUT, G. A.; GILBERT, L. I. (Ed.) **Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology IV**. Oxford: Pergamon: Press, 1985. p. 313-389.
- DENDY, J.; CREDLAND, P. F. Development, fecundity and egg dispersion of *Zabrotes subfasciatus*. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v. 59, p. 9-17, 1991.
- DROSTE, Y. C.; CARDE, R. T. Influence of host deprivation on egg load and oviposition behaviour of *Brachymeria intermedia* a parasitoid of gypsy moth. **Physiological Entomology**, v.17, p. 230-234, 1992.
- van EMDEN, H. F. Insects and mites of legume e crops. In: SUMMERFIELD, R. J.; BUNTING, A. H (Ed.) **Advances in legume science**. Kew: Royal Botanic Gardens, 1980. p. 107-192.
- FERREIRA, A. M. Subsídios para o estudo de uma praga de feijão (*Zabrotes subfasciatus* Boh. -Coleoptera, Bruchidae) dos climas tropicais. **Garcia de Orta**, v. 8, n. 3, v. 8, p. 559-581, 1960.

- FISCHER, K.; FIEDER, K. Egg weight variation in the butterfly *Lycaena hippothoe*: more small or fewer large eggs? **Population Ecological**, v. 43, p. 105-109, 2001.
- FITT, G. P. The influence of a shortage of hosts on the specificity of oviposition behaviour in species of *Dacus* (Diptera, Tephritidae). **Physiological Entomology**, v. 11, p. 133-143, 1986.
- FLEURY, F.; BOULÉTREAU, M. Effects of temporary host deprivation on the reproductive potential of *Trichogramma brassicae*. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v. 68, p. 203-210, 1993.
- FOSTER, S. P.; HOWARD, A. J. The effects of mating, age at mating, and plant stimuli, on the lifetime fecundity and fertility of the generalist herbivore *Epiphyas postvittana*. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v. 91, p. 287-295, 1998.
- FOX, C. W.; MOUSSEAU, T. A. Determinants of clutch size and seed preference in a seed beetle, *Stator beali* (Coleoptera: Bruchidae). **Environmental Entomology**, v. 24, p. 1557-1561, 1995.
- GREENBERG, S. M.; MORALES-RAMOS, J. A.; KING, E. G.; SUMMY, K. R.; ROJAS, M. G. Biological Parameters for mass propagation of *Catolaccus grandis* (Hymenoptera: Pteromalidae). **Environmental Entomology**, v. 24, n. 5, p. 1322-1327, 1995.
- HAGEN, K. S.; DADD, R. H.; REESE, J. The food of insects. In: HUFFAKER, C. B & RABB, R. L. (Ed.). **Ecological Entomology**. New York: John Wiley and Sons, Inc., 1984. p. 79-112.
- HARRIS; M. O.; MILLER, J. R. Host-acceptance behaviour in an herbivorous fly, *Delia antiqua*. **Journal of Insect Physiology**, v. 34, p. 179-190, 1988.

- HARRIS, M. O.; ROSE, S. Temporal changes in the egg-laying behaviour of the Hessian fly. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v. 53, p. 17-29, 1989.
- HOPKINS, M. J. G. Unusual diversities of seed beetles (Coleoptera, Bruchidae) on *Parkia* (Leguminosae, Mimosoideae) in Brazil. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 19, p. 329-338, 1983.
- HOWE, R. W.; CURRIE, J. E. Some observations on the rates of development, mortality and oviposition of several species of Bruchidas breeding in stored pulses. **Bulletin of Entomological Research**, v. 55, p.437-477, 1964.
- HSIAO T. H. Feeding behavior. In: KERKUL, G. A.; GILBERT, L. I. (Ed.). **Comprehensive Insect Physiology, Biochemisty and Pharmacology IV**. Oxford: Pergamon Press., 1985. v. 9, p.471-512.
- 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**, v. 30, p. 381-387, 2005.
- IWASA, Y.; SUZUKI, Y; MATSUDA, H. Theory of ovipositioning strateg of parasitoids. 1. Effect of mortality and limited egg number. **Theoretical Population Biology**, v.26, p. 205-227, 1984.
- JANZ, N.; NYLIN, S. The role of female search behaviour in determining host plant range in plant feeding insects: a test of the information processing hypoyhesis. **Proceedings of the Entomological Society of London**, v. 264, p. 701-707, 1997.
- JAVOIS, J.; TAMMARU, T. Reproductive decisions are sensitive to cues of life expectancy: the case of a moth. **Animal Behavior**, v. 68, p. 249-255, 2004.

- JAVOIS, J.; TAMMARU, T. The effect of egg load on readiness to accept a low-quality host plant is weak and age dependent in a geometrid moth. **Ecological Entomology**, v. 31, p. 597-600, 2006.
- JOHNSON, C. D. Biosystematics of the Arizona, California and Oregon species of seed beetle genus *Acanthoscelides* (Coleoptera, Bruchidae). **University of California Publications in Entomology**, v. 59, p. 1-116, 1970.
- JOHNSON, C.; KISTLER, R. A. Nutritional ecology of bruchid beetles. In: SLANSKY JR., F.; RODRIGUES, J. G. (Ed.). **Nutritional Ecology of Insects, Mites, Spiders and Related Invertebrates**. New York: John Wiley, 1987. p. 259-276.
- KAPLAN, L. Archeology and domestication in American *Phaseolus* beans. **Economic Botany**, v. 19, p. 358-368, 1965.
- KREBS, J. R.; DAVIES, N. B. Competindo por recurso. In: **Introdução à Ecologia Comportamental**. São Paulo: Atheneu Editora, 1996.p. 102-111.
- LABEYRIE, V. Ecological problems arising from weevil infestation of food legumes. In: LABEYRIE, V. (Ed.). **The ecology of bruchids attacking legumes (pulses)**. The Hague: Junk, 1981. p. 1-15.
- LEATHER, S. R. The effect of adult feeding on the fecundity, weight loss and survival of the pine beauty moth, *Panolis flammea*. **Oecologia**, v. 65, p.70-74, 1984.
- MANGEL, M. Oviposition site selection and clutch size in insects. **Journal of Mathematical Biology**, v.25, p. 1-22, 1987.
- MARSHALL, L. D. Regulation of meal size and growth of fifth instar nymphs of *Locusta migratoria* (Orthoptera, Acrididae) in different conditions of starvation and temperature. **Ann. Nutr. Alim.** v. 31, p. 85-91, 1990.

- MAROHASY, J. Host shifts in biological weed control: real problems, semantic difficulties or poor science? **International Journal of Pest Management**, v. 42, p. 71-75, 1996.
- MAYHEW, P. J. Adaptive patterns of host-plant selection by phytophagous insects. **Oikos**, v. 79, p. 417-428, 1997.
- McDONALD, P. T. Larger eggs clutches following host deprivation in colonized *Ceratitis capitata*. **Journal of Economic Entomology**, v. 79, p.392-394, 1986.
- McDONALD, P. T.; McINNIS, D. O. *Ceratitis capitata*: effect of host fruit size on the number of eggs per clutch. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v.37, p. 207-211, 1985.
- MEIK, J.; DOBIE, P. The ability of *Zabrotes subfasciatus* to attack cowpeas. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v. 42, p.151-158, 1986.
- MICHAUD, J. P.; MACKAUER, M. Oviposition behavior of *Monoctonus paulensis* (Hymenoptera, Aphididae): factors influencing reproductive allocation to hosts and host patches. **Annual of Entomology Society of American**, v. 88, p.220-226,1995.
- MINKENBERG, O. P. J. M.; TATAR, M.; ROSENHEIM, J. A. Egg load as a major source of variability in insect foraging and oviposition behavior. **Oikos**, v. 65, p. 134-142, 1992.
- ODENDAAL, F. J.; RAUSHER, M. D. Egg load influences search intensity, host selectivity, and clutch size in *Battus philenor* butterflies. **Journal of Insect Behavior**, v.3, p. 183-193, 1990.
- PAPAJ, D. R; MESSING, R. Asymmetries in dynamical state as an explanation for resident

- advantage in contests. **Behaviour**, v. 135, p. 1013-1030, 1998.
- PAPAJ, D. R. Ovarian dynamics and host use. **Annual Review of Entomology**, v.45, p. 423-448, 2000.
- PIANKA, E. R. In: HARPER & ROW (Ed.). **Evolutionary Ecology**. New York: Publishers, 1983, p. 416.
- PIMBERT, M. A model of host plant change of *Zabrotes subfasciatus* Boh. (Coleoptera: Bruchidae) in a traditional bean cropping system in Costa Rica. **Biological Agriculture and Horticulture**, v.3, p.39-54, 1985.
- PIMBERT, M. P.; JARRY, M. A non-parametric description of the oviposition pattern of *Zabrotes subfasciatus* inside pods of a wild, *Phaseolus lunatus*, and a cultivated host plant, *Phaseolus vulgaris*. **Insect Science and its Application**, v.9, n.1, p. 113-116, 1988.
- PIMBERT, M. P.; PIERRE, D. Ecophysiological aspects of bruchid reproduction. I. The influence of pod maturity and seeds of *Phaseolus vulgaris* and the influence of insemination on the reproductive activity of *Zabrotes subfasciatus*. **Ecological Entomology**, v.8, p.87-94, 1983.
- REMMERT, H. **Ecologia**. São Paulo: Springer, Ed. USP, 1982.
- RENWICK, J. A. A. Chemical ecology of oviposition in phytophagous insects. **Experientia**, v. 45, p. 223-228, 1989.
- ROOT, R. B.; KAREIVA, P. M. The search for resources by cabbage butterflies (*Pieris rapa*): ecological consequences and adaptive significance of Markovian movements in a patchy environment. **Ecology**, v. 65, p. 147-165, 1984.

- ROSENHEIM, J. A.; ROSEN, D. Foraging and oviposition decisions in the parasitoid *Aphytis lingnanensis*: distinguishing the influences of egg load and experience. **Journal of Animal Ecology**, v. 60, p.873-893, 1991.
- SADEGHI, H.; GILBERT, F. The effect of egg load and host deprivation on oviposition behaviour in aphidophagous hoverflies. **Ecological Entomology**, v. 25, p. 101-108, 2000.
- SIEMENS, D. H.; JOHNSON, C. D. Density-dependent egg parasitism as a determinant of clutch size in bruchid beetles (Coleoptera: Bruchidae). **Environmental Entomology**, v. 21, p. 610-619, 1992.
- SIEMENS, D. H.; JOHNSON, C. D.; WOODMAN, R. L. Determinants of host range in Bruchidae. **Ecology**, v. 72, p. 1560-1566, 1991.
- SINGER, M. C. The definition and measurement of oviposition preference in plant-feeding insects. In: MILLER, J.P.; MILLER, T. A. (Ed.). **Insect-Plant Interactions**. New York: Springer, 1986. p. 65-94.
- SIROT, E.; PLOYE, H.; BERNSTEIN, C. State dependent superparasitism in a solitary parasitoid: egg load and survival. **Behavioural Ecology**, v. 8, p. 226-232, 1997.
- SLANSKY, F. Insect Nutrition: An adaptationist's perspective. **The Florid Entomologist**, v. 65, p. 45-71, 1982.
- SLANSKY, F; SCRIBER, J. M. Food consumption and utilization. In: KERKUT, G. A.; GILBERT, L. I. (Ed.). **Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology IV**. Oxford: Pergamon Press, 1985. p. 87-163.
- SOUTHGATE, B. J. Biology of the Bruchidae. **Review of Entomology**, v. 24, p. 449-473, 1979.

- SPERANDIO, L. A. A.; ZUCOLOTO, F. S. Oviposition behavior of *Zabrotes subfasciatus* females (Coleoptera, Bruchidae) under conditions of host deprivation. **Iheringia**, v 94, p. 315-319, 2004.
- SZENTESI, A. Resource assessment and clutch size in the bean weevil, *Acanthoscelides obtectus*. **Pest Management Science**, v. 59, p.431-436, 2003.
- TAMMARU, T. Determination of adult size in a folivorous moth: constraints at instar level? **Ecological Entomology**, v. 23, p. 80-89, 1998.
- TAMMARU, T.; JAVOIS, J. Responses of ovipositing moths (Lepidoptera: Geometridae) to host plant deprivation: life-history aspects and implications for population dynamics. **Environmental Entomology**, v. 29, p.1002-1010, 2000.
- TEIXEIRA, I. R. V. **Efeitos de diferentes níveis de competição através das gerações em uma população de *Zabrotes subfasciatus* (Coleoptera, Bruchidae)**. 2002. 87f. Tese (Doutorado em Entomologia) – Faculdade de Filosofia Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto.
- 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**, v. 39, p.131-140, 2003.
- THOMAS, C. D. Behavioural determination of diet breadth in insect herbivores: the effect of leaf age on choice of host species by beetles feeding on *Passiflora vines*. **Oikos**, v. 48, p.211-216, 1987.
- THOMPSON, J. N. Evolutionary ecology of the relationship between oviposition preference and performance of offspring in phytophagous insects. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v. 47, p. 3-14, 1988.

- THOMPSON, J. N.; PELLMYR, O. Evolution of oviposition behaviour and host preference in Lepidoptera. **Annual Review of Entomology**, v. 36, p. 65-89, 1991.
- UTIDA, S. Collective oviposition and larval aggregation in *Zabrotes subfasciatus* (Boh.) (Coleoptera, Bruchidae). **Journal of Stored Products Research**, v. 2, p. 315-322, 1967.
- van LOON, J. J. A.; DICKE, M. Sensory ecology of arthropods utilizing plant infochemicals. In: Barth, F. G.; Schmidt, A. (Ed.) **Ecology of Sensing**. Berlin: Springer- Verlag, 2001. p. 253-270.
- WANG, M. H; HORNG, S.B. Egg dumping and life history strategy of *Callosobruchus maculatus*. **Physiological Entomology**, v. 29, p 26-31, 2004.
- WASSERMAN, S. S.; FUTUYMA, D. J. Evolution of host plant utilization in laboratory populations of Southern cowpea weevil, *Callosobruchus maculatus* (Fabricius) (Coleoptera, Bruchidae). **Evolution**, v. 34, p.605-617, 1981.
- WHITMAN W. D.; BLUM M.; SLANSKY, F. Carnivory in Phytophagous Insect. In: ANANTHAKRISHNAN (Ed.) **Functional Dynamics of Phytophagous Insect**. Oxford: IBH Publ. CO.PVT. LTD., 1994. p.160-205.
- YANG, R. L; FUSHING, H.; HORNG, S. B. Effects of search experience in a resource-heterogeneous environment on the oviposition decisions of the seed beetle, *Callosobruchus maculatus* (F.). **Ecological Entomology**, v. 31, p. 285-293, 2006.
- YANG , R. L.; HORNG, S. B. Host size discrimination and oviposition behavior of the seed beetle, *Callosobruchus maculates*. **Formosan Entomologist**, v. 22, p.343-357, 2002.

Livros Grátis

(<http://www.livrosgratis.com.br>)

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)
[Baixar livros de Matemática](#)
[Baixar livros de Medicina](#)
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)
[Baixar livros de Meteorologia](#)
[Baixar Monografias e TCC](#)
[Baixar livros Multidisciplinar](#)
[Baixar livros de Música](#)
[Baixar livros de Psicologia](#)
[Baixar livros de Química](#)
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)
[Baixar livros de Serviço Social](#)
[Baixar livros de Sociologia](#)
[Baixar livros de Teologia](#)
[Baixar livros de Trabalho](#)
[Baixar livros de Turismo](#)