

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO

FFCLRP- DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ENTOMOLOGIA

Alguns aspectos do comportamento de oviposição de fêmeas selvagens de *Zabrotes subfasciatus* (Coleoptera, Bruchidae) em condições de privação do hospedeiro.

Luzia Aparecida Alexandre Sperandio

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

RIBEIRÃO PRETO - SP

2001

Alguns aspectos do comportamento de oviposição de *Zabrotes subfasciatus* (Coleoptera, Bruchidae) em condições de privação do hospedeiro.



Fêmea de *Zabrotes subfasciatus* (8 mm de comprimento) sobre grãos de *Phaseolus vulgaris*.

Luzia Aparecida Alexandre Sperandio

Orientador: Prof. Dr. Fernando Sérgio Zucoloto

Ribeirão Preto – SP

2001

Aos meus pais:

José (*in memoriam*) e

Alicia.

Ao meu esposo:

Adilson.

AGRADECIMENTOS

- * Ao Orientador, Prof. Dr. Fernando Sérgio Zucoloto, pela confiança, atenção e amizade.
- * Ao Departamento de Biologia da FFCLRP, pelo apoio e condições de trabalho oferecidas.
- * À minha mãe, pela força e apoio incondicional.
- * Ao Adilson, pelo incentivo e compreensão.
- * Aos meus irmãos: Chico, Zeca, Cláudia, Du e Fê, que sempre me incentivaram.
- * A toda minha família que sempre torceu por mim.
- * À Helen e à Isabel pelas discussões e sugestões sobre o trabalho, também pelo apoio e amizade.
- * Às meninas do Laboratório: Carla, Tânia, Juliana, Rebecca, Rosana e Luanda pelo companheirismo, apoio, amizade e pelos bons momentos que juntas passamos.
- * À Patricia e à Vera (não mais presentes aqui, no Laboratório) que sempre me incentivaram.
- * Aos técnicos, Laércio e Paula, pelo auxílio técnico, apoio e amizade.
- * À secretária do Departamento, Renata, pelo apoio e atenção sempre.
- * À Profa. Dra. Cláudia Benedita dos Santos, da Escola de Enfermagem, pela atenção dispensada e auxílio nos testes estatísticos.
- * Aos funcionários da Biblioteca Central, pela atenção.
- * Aos amigos: Antonio, Adriana, Angel, Ricardo e Alexandre, pela amizade e auxílio.
- * A todas as pessoas que me ajudaram, direta ou indiretamente, na realização deste trabalho.
- * À CAPES, pelo apoio financeiro e oportunidade.

ÍNDICE

RESUMO.....	6
INTRODUÇÃO.....	8
MATERIAL E MÉTODOS.....	16
<i>Fase I.....</i>	<i>17</i>
<i>Fase II.....</i>	<i>17</i>
RESULTADOS.....	21
<i>Fase I.....</i>	<i>22</i>
<i>Fase II.....</i>	<i>42</i>
DISCUSSÃO.....	48
CONCLUSÕES.....	62
ABSTRACT.....	64
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	66

RESUMO

Zabrotes subfasciatus é considerado um dos principais predadores de sementes da espécie *Phaseolus vulgaris*, causando sérios prejuízos para esta espécie em armazenagem. Este trabalho teve como objetivo conhecer alguns dados do comportamento de oviposição das fêmeas de *Z. subfasciatus* (Coleoptera, Bruchidae) que ainda são desconhecidos. Foi estudada a oviposição de *Z. subfasciatus* em *P. vulgaris*, ao longo de toda a vida e em situações de privação do hospedeiro, logo após a emergência dos adultos, por períodos determinados de 1 a 10 dias. Foi utilizada apenas uma variedade de *P. vulgaris*: rosinha. O trabalho foi dividido em 2 fases, realizadas concomitantemente.

Na primeira fase, foi estudada a variação da oviposição, ao longo do tempo de vida total das fêmeas, sem e com privação do hospedeiro, por até 10 dias, bem como a variabilidade entre as fêmeas dentro de cada grupo, observando as estratégias de cada uma delas no interior de cada grupo. Foram analisados vários parâmetros, como: número de ovos colocados diariamente, a longevidade, o período de oviposição e o número de ovos colocados por cada fêmea dentro de cada grupo. O número de ovos depositados por dia variou estatisticamente, sendo que o pico de oviposição na presença do hospedeiro (Grupo Controle) ocorreu entre o 2º e 5º dia de postura. A longevidade média foi de $11,1 \pm 1,8$; o período de oviposição médio foi de $8,7 \pm 1,1$ dias e o número de ovos colocados por cada fêmea ao longo da vida foi de $37,0 \pm 9,3$. Nos Grupos em que houve privação do hospedeiro, também observou-se que o número de ovos colocados por dia foi diferente estatisticamente, sendo que o pico de oviposição ocorreu sempre no 1º dia seguinte à privação, com exceção do nível 1, em que o pico ficou entre os dias 1 e 4 (após a presença do hospedeiro). A fecundidade máxima de cada grupo diminuiu, mas só foi

diferente estatisticamente a partir do nível 6 (6 dias sem o hospedeiro), sendo que a média foi de $13,9 \pm 9,2$ ovos, quando o tempo de espera foi de 10 dias. Isso sugere que em até 5 dias de privação, *Z. subfasciatus* consegue manter sua capacidade de postura, graças a uma boa retenção dos seus ovos e, a partir do 6º dia, há, provavelmente, uma reabsorção. A longevidade foi maior nos Grupos de Privação do hospedeiro a partir do nível 3, em relação ao Grupo Controle, mas o período de oviposição foi menor ($4,3 \pm 4,6$ dias no nível 10) a partir do nível 1, em relação ao Grupo Controle. O número de ovos colocados por todas as fêmeas, tanto no Grupo Controle como nos de Privação, não diferiu, indicando assim que não há variabilidade intraespecífica dentro de cada grupo.

Na segunda fase, o objetivo foi comparar a distribuição dos ovos por grão, no Grupo em que não houve privação do hospedeiro (Controle) e nos Grupos em que houve privação por 2, 5, 8 e 10 dias, respectivamente. Foi constatado que as fêmeas privadas do hospedeiro por 5 e 8 dias apresentaram maior número de grãos com 4 ou mais ovos, no 1º dia de oviposição (1,4 grão em média), em relação ao Grupo Controle e as fêmeas que ficaram privadas do hospedeiro por 2 e 10 dias (0,8 grão em média). Quanto ao número de grãos com 1 ou nenhum ovo, observou-se que o Grupo Controle e os Grupos em que houve privação do hospedeiro por 8 e 10 dias apresentaram um maior número de grãos (3,2 grãos em média) em relação aos demais (2,1 grãos em média), no 1º dia de oviposição. E quanto ao número de ovos no grão com mais ovos, observou-se que ocorreu um maior número de ovos em todos os Grupos Privados (5,1 ovos/ grão em média), em relação ao Grupo Controle (1,9 ovo/ grão, em média).

INTRODUÇÃO

São vários os motivos que levam ao estudo do comportamento em insetos. Os insetos são, atualmente, o grupo dominante de animais na Terra; superam, em número, todos os outros animais terrestres e ocorrem praticamente em todos os lugares (Borror & DeLong, 1988). Uma variedade quase interminável de peculiaridades estruturais e fisiológicas e de adaptações a diferentes condições de vida pode ser encontrada entre esses animais (Borror & DeLong, 1988). Além disso, do ponto de vista prático, são animais de fácil manipulação, pois têm tamanho pequeno e um ciclo de vida curto, permitindo assim trabalhos com maior riqueza de dados (Slansky, 1982).

Segundo Bernays (1998), insetos herbívoros são extraordinariamente diversos e abundantes. Aproximadamente 25% da diversidade de todos os eucariontes podem ser representados por insetos que se alimentam de tecidos de plantas, excluindo aqueles que se nutrem de néctar e pólen. Alguns insetos herbívoros alimentam-se de diversas espécies de plantas de famílias não relacionadas e podem ser considerados generalistas. Muitos deles têm dietas restritas, os quais se alimentam somente de espécies da mesma família, ou grupos de plantas relacionadas e ainda há aqueles que se alimentam apenas de uma espécie de planta e podem ser considerados especialistas (Bernays, 1998). A maioria dos insetos restringe a alimentação a partes particulares da planta, tais como folhas, raízes ou órgãos reprodutores. Insetos menores podem limitar sua alimentação a tecidos específicos, tais como floema, parênquima ou sementes em desenvolvimento. A diversidade de insetos herbívoros é refletida na diversidade de dieta e comportamento alimentar (Bernays, 1998).

O comportamento de oviposição dos insetos tem sido tema de muitos estudos em ecologia e evolução das interações inseto-planta (Thompson & Pellmyr, 1991). Esse

comportamento envolve características dos adultos e dos imaturos que influenciam as mudanças de hospedeiros e, conseqüentemente, a maneira como as espécies de insetos se distribuem entre as espécies de plantas, ao longo da evolução (Thompson, 1988).

A ordem Coleoptera é a maior ordem dos insetos e contém cerca de 40% das espécies conhecidas da classe (Borror & DeLong, 1988). Os besouros variam consideravelmente de hábitos e são encontrados em quase todos os lugares, sendo muitas espécies de grande importância econômica. Uma das características mais típicas dos coleópteros é a estrutura das asas (Borror & DeLong, 1988). A maioria dos besouros possui quatro asas, com o par anterior espessado, coriáceo e brilhante e geralmente tocando-se em linha reta ao longo da porção mediana do dorso, cobrindo as asas posteriores, justificando o nome da ordem. As asas posteriores são membranosas, geralmente mais longas do que as asas anteriores e, quando em repouso, dobram-se sob estas. As asas anteriores dos besouros são chamadas élitros. Os élitros normalmente servem apenas como estojo de proteção; as asas posteriores são as únicas usadas para o vôo (Borror & DeLong, 1988).

Uma estratégia biológica dos coleópteros, compartilhada com outras ordens mais derivadas, é serem holometábolos (Borror & DeLong, 1988). Em insetos holometábolos fitófagos, a seleção de um sítio adequado de oviposição é determinante na escolha da planta hospedeira para os imaturos, pois as larvas recém-eclodidas destes insetos têm, relativamente, pouca mobilidade e dependem, para sua sobrevivência, dos recursos nutritivos selecionados pelas fêmeas adultas, antes de procurarem por outros hospedeiros (Singer, 1986; Renwich, 1989).

Há muitas controvérsias, atualmente, a respeito das fêmeas adultas serem capazes de selecionar o alimento mais adequado para sua prole. É importante enfatizar que preferência de oviposição não nos revela nada acerca do “destino” dos ovos ou larvas no

hospedeiro. As larvas em diferentes plantas, podem sobreviver com possibilidades variadas, e crescer em diferentes taxas de crescimento para produzir adultos com fertilidades e fecundidades variadas (Singer, 1986).

O conhecimento da relação entre preferência de oviposição e performance da prole é crucial para o entendimento de mudanças de hospedeiro. Alguns aspectos da relação entre preferência e performance podem ser uma simples consequência de como estes caracteres estão relacionados geneticamente (Thompson, 1988). Os estudos populacionais têm sido importantes para se testar outros fatores; além das taxas de crescimento larval e massa pupal, podem contribuir para a seleção de preferência de oviposição (Smiley, 1978; Price et al., 1980; Atsatt, 1981 a,b; Courtney, 1981; Rausher, 1981; Singer, 1983, 1984; Williams, 1983). Conforme Via (1986) enfatizou, o problema evolucionário é agora entender como diferentes genes para preferência e performance estão distribuídos entre os indivíduos, e não na proporção populacional.

A seleção pode levar muitas gerações a reduzir a tendência das fêmeas de colocarem ovos em hospedeiros inapropriados ou fatais aos imaturos, como também aumentar a habilidade das larvas de sobreviverem e crescerem nesses hospedeiros. Alguns casos de correspondência não adequada de preferência de oviposição e performance larval podem refletir simplesmente na ausência de tempo para modificar a preferência ou performance. Isso pode tornar-se mais comum quando destruimos as comunidades naturais e as substituímos por uma variedade de espécies introduzidas. Além disso, as taxas de evolução podem diferir entre preferência e performance (Thompson, 1988). Futuyma (1983) argumentou que preferência por um novo hospedeiro pode antes envolver performance, se a uma dada população de insetos for apresentado um novo hospedeiro relativamente abundante.

A existência de uma correlação positiva entre seleção de hospedeiro para

oviposição e performance da prole foi demonstrada em alguns trabalhos (Whitham, 1980; Via, 1986; Price et al., 1987; Damman & Feeny, 1988; Auerbach & Simberloff, 1989; Hamilton & Zalucki, 1993; Kouki, 1993; Barros & Zucoloto, 1999) mas não em outros (Rausher, 1982; Courtney, 1986; Thompson, 1988; Roininen & Tahvanainen, 1989; Valladares & Lawton, 1991; Underwood, 1994; Joaquim-Bravo & Zucoloto, 1997; Teixeira & Zucoloto, no prelo).

Alguns estudos de alimentação de insetos demonstraram que estágios imaturos são capazes de selecionar a dieta ou o hospedeiro que fornecerá a melhor performance (House, 1971; Waldbauer et al., 1984; Cohen et al., 1987 a,b, 1988; Zucoloto, 1987, 1991; Fernandes-da-Silva & Zucoloto, 1993). Por outro lado, os primeiros ínstaros de *Ascia monuste* alimentam-se, na natureza, no local onde sua mãe colocou os seus ovos (Diniz & Zucoloto, 1997). Em experimentos de preferência alimentar, esses imaturos aceitam muito bem o alimento que encontram primeiro, principalmente se este coincide com o anterior, com o qual eles já tinham feito contato anteriormente (indução) (Barros & Zucoloto, 1999).

A espécie *Zabrotes subfasciatus*, estudada no presente trabalho, também não apresenta possibilidades de escolha alimentar para os imaturos, pois todo desenvolvimento destes ocorre dentro de um único grão (sementes de feijão), o qual é, portanto, a única fonte de nutrientes (Credland & Dendy, 1992). Esta espécie pertence à família Bruchidae (Coleoptera), caracterizada por suas larvas que se alimentam de sementes e vagens de plantas em crescimento (Howe & Currie, 1964). A maioria dos bruquídeos encontrados em armazéns são capazes de se 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 ataca 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 atacar as sementes dentro de vagens de 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).

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 dos seus ovos na superfície do grão em grupos de 2, 3, 4 ou mais ovos (Utida, 1967). Este 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 nos lepidópteros e outros insetos (Utida, 1967).

Z. subfasciatus deposita seus ovos arredondados nas superfícies dos grãos de *P. vulgaris* (Carvalho & Rossetto, 1968), sendo que o ovo é protegido por uma substância excretada na hora da postura, que o fixa firmemente ao feijão. 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 não necessitam de alimentação para se reproduzir. 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).

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, atualmente, 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 5 a 10 mm e o diâmetro de 3 a 5 mm (Ferreira,

1960). Esta espécie ocorre em todas as regiões onde se armazenam feijões e outras leguminosas, desde que não haja fatores climáticos limitantes (Ferreira, 1960). O dimorfismo sexual, tanto de tamanho como de padrão dos élitros, é evidente em *Z. subfasciatus* (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 média 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).

A carga de ovos das fêmeas (definida aqui como o número de óvulos maduros nos ovários) é considerada como um fator importante no comportamento de oviposição (Minkenberg et al., 1992). Um número de características comportamentais é influenciada pela carga de ovos, incluindo a persistência com que fêmeas forrageiam sítios de oviposição, a probabilidade de um hospedeiro ser aceito, uma vez encontrado, e ainda, o tamanho do agregado da fêmea (Aluja et al., 2001).

Insetos pró-ovigênicos (é o caso da espécie em estudo, *Z. subfasciatus*) emergem com uma quantidade completa de óvulos maduros e, supostamente, apenas a sua produção deve ser considerada. Para espécies sinovigênicas, a maturação dos óvulos acontece durante toda a vida da fêmea e pode depender do clima, da hora do dia, da idade da fêmea, da experiência de cópula, da contribuição do macho, da capacidade de armazenagem do ovo e da alimentação do adulto (Dunlap-Pianka, 1979 *apud* Minkenberg et al., 1992, Leather, 1984). Desse modo, a privação do hospedeiro no período inicial, isto é, logo após a emergência do adulto, tem conseqüências diferentes para espécies sinovigênicas e pró-ovigênicas porque a reabsorção dos ovos pode ocorrer durante o tempo de privação do hospedeiro (Fleury & Boulétreau, 1993). Como a produção de ovos é contínua nas primeiras espécies, a conseqüência da reabsorção pode ser mais amena

(van Lenteren et al., 1987). Nas pró-ovigênicas, contudo, a reabsorção pode reduzir bruscamente a fecundidade porque não há reposição dos ovos (Fleury & Boulétreau, 1993).

O estudo proposto neste trabalho teve como objetivo geral comparar o comportamento de oviposição de fêmeas selvagens de *Z. subfasciatus* ao longo de toda a vida, na presença e ausência do hospedeiro (privação de 1 a 10 dias), utilizando-se de apenas uma variedade comercial da região. A distribuição de ovos por grão em fêmeas privadas e não privadas foi analisada. Além disso, objetivou-se o estudo da variabilidade de oviposição entre as fêmeas, observando a estratégia de cada uma em condições normais e de privação.

A hipótese do presente trabalho é a de que as fêmeas privadas do hospedeiro têm uma taxa de oviposição alta logo no 1º dia de presença do hospedeiro, agregando mais os seus ovos. Isto pode estar relacionado com a elevada carga de óvulos no interior de cada fêmea (ovário), sendo, nessas situações, fator determinante em seu comportamento de oviposição.

MATERIAL E MÉTODOS

O estudo foi desenvolvido no Laboratório de Nutrição e Comportamento Alimentar de Insetos, do Departamento de Biologia da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, USP, SP. Todo material utilizado faz parte do patrimônio do Departamento e à medida que o método for descrito, esse será citado. A metodologia utilizada foi desenvolvida neste laboratório.

Os feijões infectados trazidos ao laboratório, foram coletados em armazéns de Paineiras (MG) e Ribeirão Preto (SP) e à medida que foram encontrados, colocados em compartimentos fechados de acrílico (11x11x3cm) até a emergência; depois foram transferidos para compartimentos semelhantes com feijões para compor a criação em laboratório (Figura 1). Após passar uma geração em laboratório, os experimentos foram iniciados.

Foi utilizada apenas uma variedade de feijão, a variedade (*P. vulgaris*) rosinha, tanto para a criação em laboratório como para os experimentos. Esta variedade de feijão foi escolhida porque é comum na região onde as populações destes insetos selvagens foram coletadas (Teixeira & Zucoloto, no prelo) e, dessa forma, não haveria problemas de rejeição de hospedeiro. Os animais utilizados nos experimentos (Figura 2) são recém-emergidos (0-24h de idade).

Os experimentos e as criações foram mantidos em estufas de madeira (90x50x30cm), equipadas com termostato e resistência elétrica para a manutenção de uma temperatura constante de $29\pm 2^{\circ}$ C, e umidade relativa de 70-80 % (Figura 3).

Os recipientes utilizados, onde os casais foram isolados em um número de indivíduos e quantidade de feijão pré-estabelecida, são vidros transparentes de formato cilíndrico, de 7,0 cm de comprimento por 2,7 cm de diâmetro. Estes vidros foram

cobertos com gaze presa por elástico (Figura 4).

O trabalho foi dividido em duas fases.

Fase I

Nesta primeira fase, os objetivos específicos foram comparar o número médio de ovos depositados por fêmea e por dia do Grupo que tinha à disposição o hospedeiro ao longo de toda a vida (Grupo Controle), bem como dos Grupos Privados do hospedeiro de 1 a 10 dias após a emergência das fêmeas, observando qual a estratégia de cada uma. Foi objetivo também verificar a longevidade das fêmeas não privadas e privadas de 1 a 10 dias, como também o período de oviposição.

Foram montados 11 grupos, cada um contendo um casal de *Z. subfasciatus* recém-emergido e 5 grãos de feijão rosinha. Apenas o Grupo Controle recebeu o hospedeiro (*P. vulgaris*) todos os dias e os demais ficaram, respectivamente, de 1 a 10 dias sem o hospedeiro (Figura 6). Cada tempo de privação foi denominado de nível 1 a 10, respectivamente. Para cada grupo foram feitas 15 repetições.

Os grãos eram trocados diariamente até a morte de todas as fêmeas. Os feijões eram 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) (Figura 5).

Fase II

Nesta segunda fase, o objetivo específico foi comparar a distribuição de ovos por grão em fêmeas que receberam o hospedeiro todos os dias (Grupo Controle) e em fêmeas que ficaram privadas do hospedeiro. Como será a distribuição de ovos por grão no Grupo

Controle e nos Grupos Privados do hospedeiro? Será que as fêmeas privadas agregam mais os ovos?

Foram montados 5 grupos. No 1º grupo não houve privação de hospedeiro, e nos demais houve ausência do hospedeiro por 2, 5, 8 e 10 dias, respectivamente. Em cada grupo foram feitas 15 repetições com um casal de *Z. subfasciatus* recém-emergido e, após o período de privação, 5 grãos de feijão rosinha foram colocados em vidros idênticos aos da Fase I. O procedimento utilizado foi o mesmo da Fase I, ou seja, os grãos foram trocados diariamente, até todas as fêmeas morrerem e, posteriormente, foram guardados para a contagem dos ovos.

Os dados experimentais foram analisados pelo teste Friedman, com nível de significância de 0,05 para comparação de mais de duas amostras dependentes e pelo teste Kruskal-Wallis com 0,05 para comparação de mais de duas amostras independentes (programa estatístico SigmaStat for Windows, 1994 – Jandel Corporation).



Fig. 1: Caixa de acrílico (11x11x3cm), onde eram colocados os *Z. subfasciatus* para compor a criação em laboratório.



Fig. 2: À esquerda, o macho (5 mm de comprimento) e à direita, a fêmea (8 mm de comprimento) de *Z. subfasciatus*.



Fig. 3: Estufa de madeira (90x50x30cm) com tampa de vidro, onde eram mantidas as criações e os experimentos com *Z. subfasciatus*.



Fig. 4: Recipiente de vidro (7,0 cm de comprimento por 2,7 cm de diâmetro) com hospedeiro (*P. vulgaris*), onde um casal de *Z. subfasciatus* era colocado para obtenção de posturas diárias.



Fig. 5: *P. vulgaris* (variedade rosinha) com ovos de *Z. subfasciatus*.



Fig. 6: Recipiente de vidro (7,0 cm de comprimento por 2,7 cm de diâmetro), onde um casal de *Z. subfasciatus* era colocado, após a emergência, nos experimentos de privação do hospedeiro *P. vulgaris*, por tempo determinado.

RESULTADOS

Fase I

A produção diária de ovos por fêmea no experimento Controle, durante toda a vida das fêmeas, foi analisada pelo teste não-paramétrico Friedman ($\alpha=0,05$). O pico ocorreu entre os dias 2 e 5, sendo que todos os outros dias foram significativamente diferentes entre si. Exceção aos dias 8 e 9 que foram estatisticamente iguais (Figura 7).

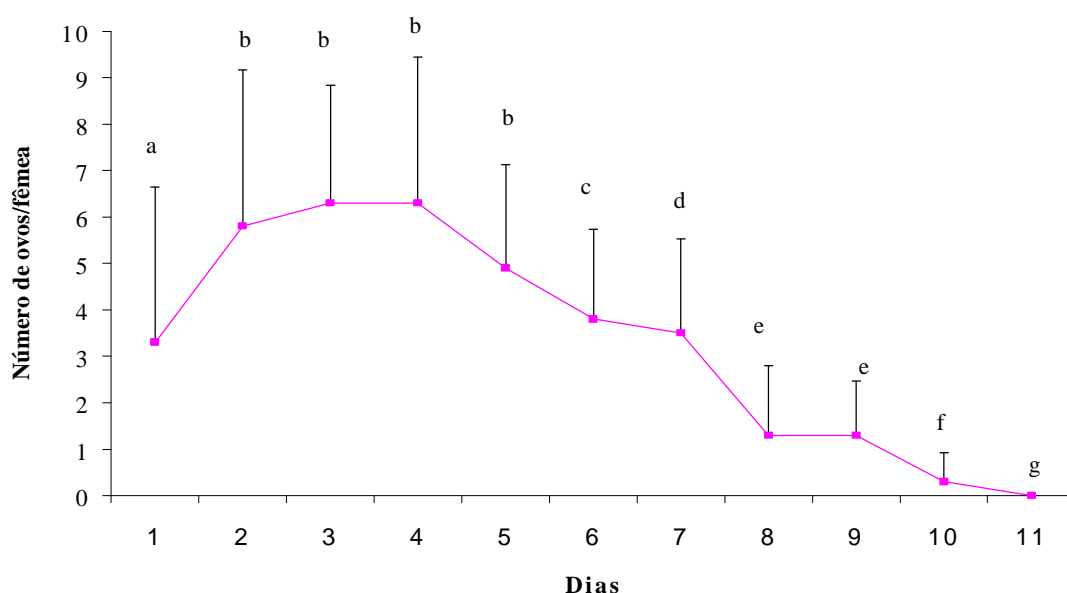


Figura 7: Número de ovos/ fêmea produzidos por dia, durante toda a vida das fêmeas de *Z. subfasciatus*. Os resultados representam a média \pm desvio padrão de 15 repetições. ($P < 0,05$, Teste Friedman, $\alpha = 0,05$). Médias seguidas de letras diferentes são diferentes entre si.

O número de ovos por fêmea, produzidos por dia, durante toda a vida das fêmeas, quando as mesmas ficaram um dia privadas do hospedeiro, foi analisado estatisticamente. O pico ocorreu entre o 1º e o 4º dia de oviposição, sendo que todos os outros dias foram significativamente diferentes entre si, com exceção dos dias 6 e 7; 10, 11 e 12 que foram estatisticamente iguais (Figura 8).

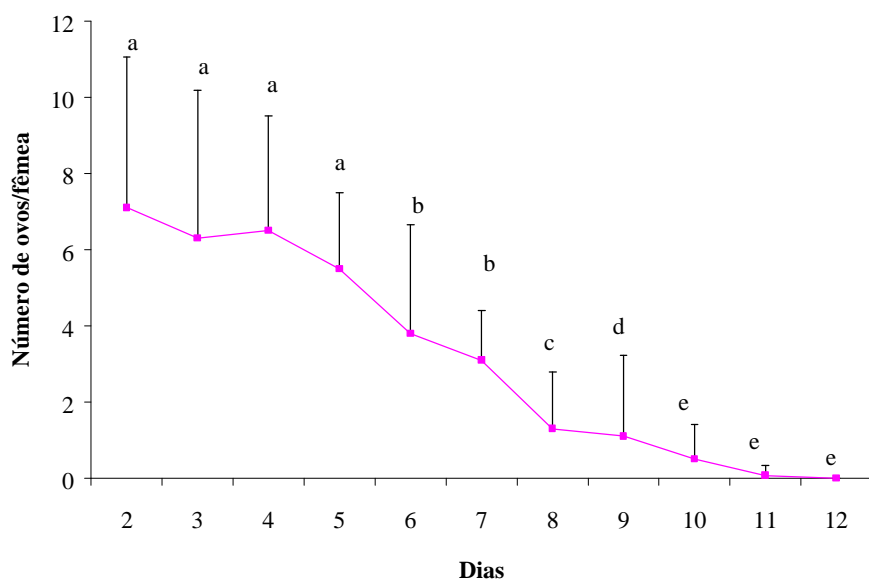


Figura 8: Número de ovos/ fêmea produzidos por dia, quando as fêmeas de *Z. subfasciatus* ficaram um dia privadas do hospedeiro. Os resultados representam a média \pm desvio padrão de 15 repetições ($P < 0,05$, Teste Friedman, $\alpha = 0,05$). Médias seguidas de letras diferentes são diferentes entre si.

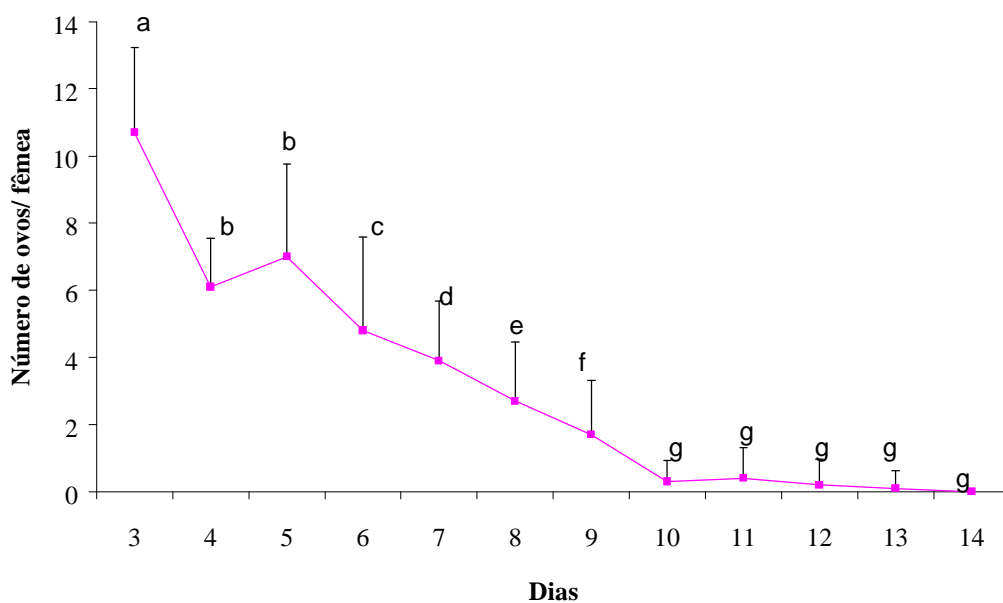


Figura 9: Número de ovos/ fêmea produzidos por dia, quando as fêmeas de *Z. subfasciatus* ficaram dois dias privadas do hospedeiro. Os resultados representam a média \pm desvio padrão de 15 repetições. ($P < 0,05$, Teste Friedman, $\alpha = 0,05$). Médias seguidas de letras diferentes são diferentes entre si.

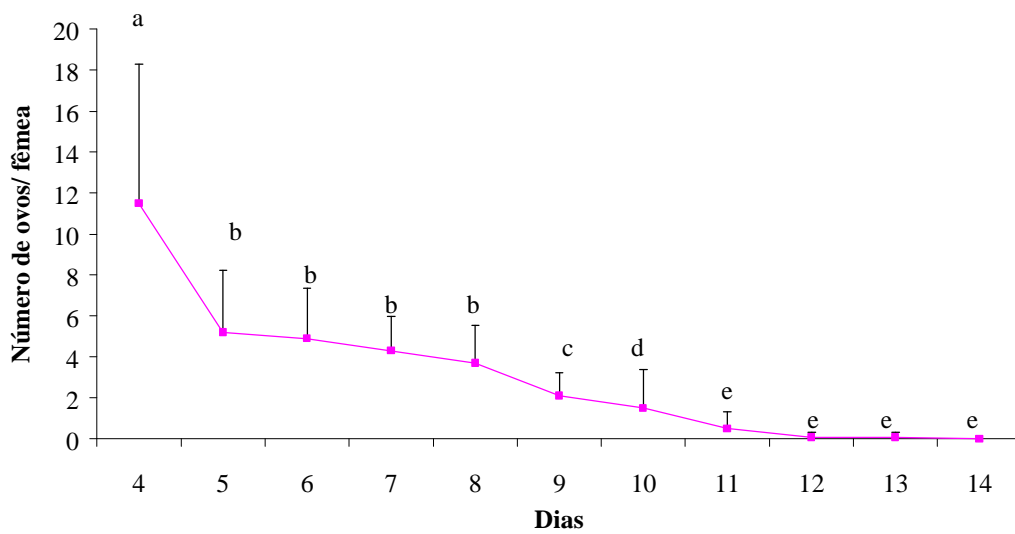


Figura 10: Número de ovos/ fêmea produzidos por dia, quando as fêmeas de *Z. subfasciatus* ficaram três dias privadas do hospedeiro. Os resultados representam a média \pm desvio padrão de 15 repetições. ($P < 0,05$, Teste Friedman, $\alpha = 0,05$). Médias seguidas de letras diferentes são diferentes entre si.

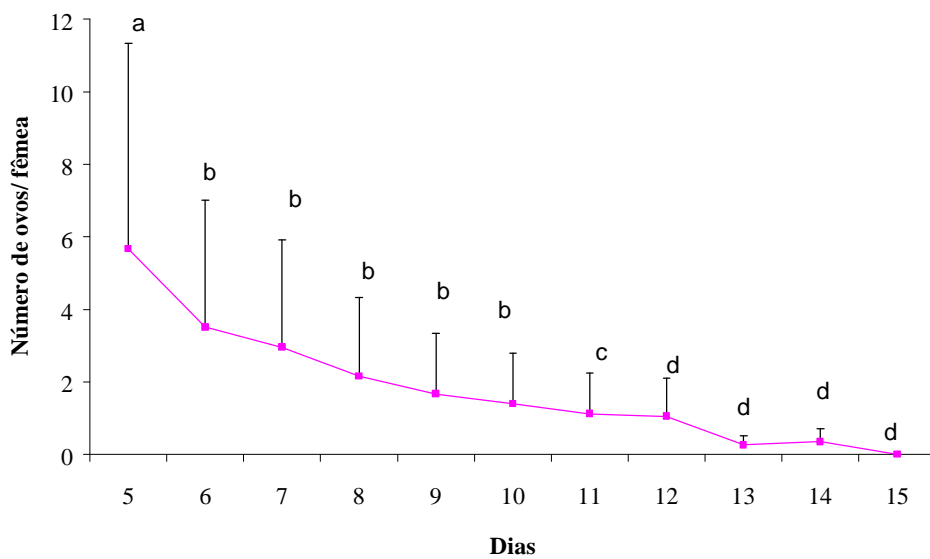


Figura 11: Número de ovos/ fêmea produzidos por dia, quando as fêmeas de *Z. subfasciatus* ficaram quatro dias privadas do hospedeiro. Os resultados representam a média \pm desvio padrão de 15 repetições. ($P < 0,05$, Teste Friedman, $\alpha = 0,05$). Médias seguidas de letras diferentes são diferentes entre si.

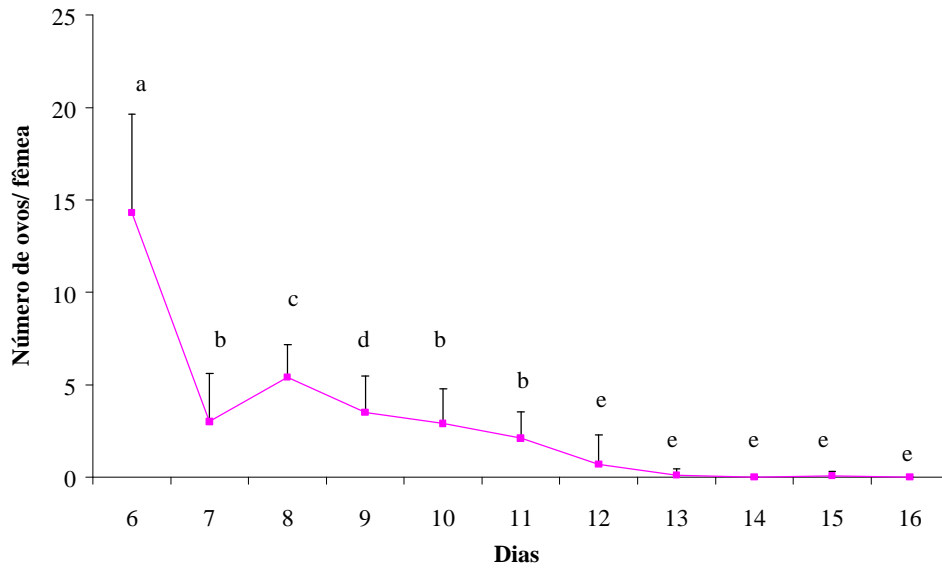


Figura 12: Número de ovos/ fêmea produzidos por dia, quando as fêmeas de *Z. subfasciatus* ficaram cinco dias privadas do hospedeiro. Os resultados representam a média \pm desvio padrão de 15 repetições. ($P < 0,05$, Teste Friedman, $\alpha = 0,05$). Médias seguidas de letras diferentes são diferentes entre si.

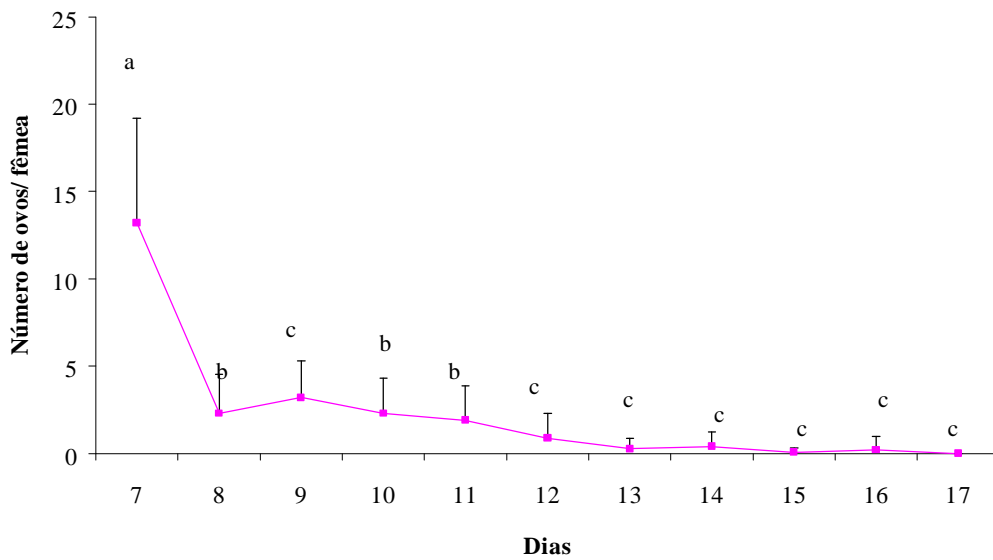


Figura 13: Número de ovos/ fêmea produzidos por dia, quando as fêmeas de *Z. subfasciatus* ficaram seis dias privadas do hospedeiro. Os resultados representam a média \pm desvio padrão de 15 repetições. ($P < 0,05$, Teste Friedman, $\alpha = 0,05$). Médias seguidas de letras diferentes são diferentes entre si.

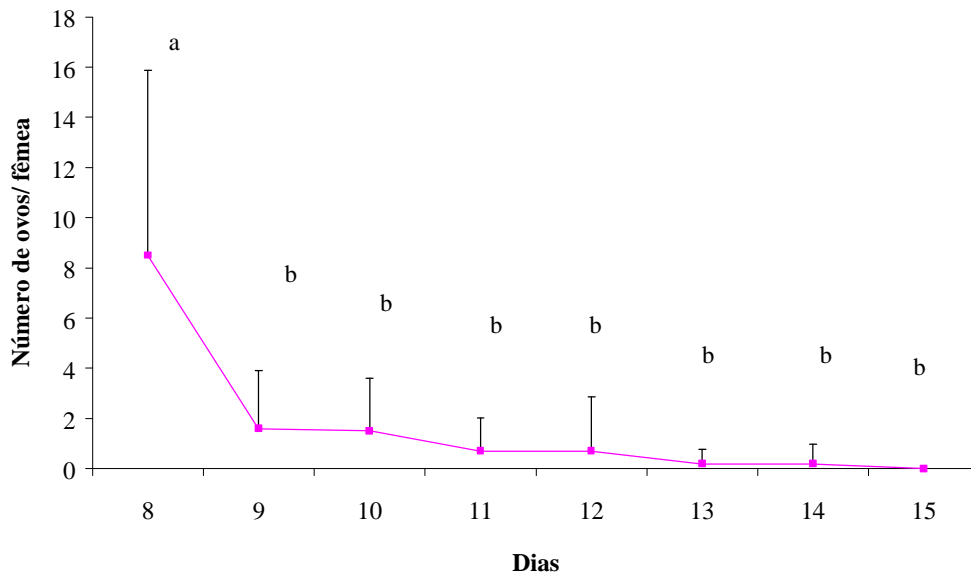


Figura 14: Número de ovos/ fêmea produzidos por dia, quando as fêmeas de *Z. subfasciatus* ficaram sete dias privadas do hospedeiro. Os resultados representam a média \pm desvio padrão de 15 repetições ($P < 0,05$, Teste Friedman, $\alpha = 0,05$). Médias seguidas de letras diferentes são diferentes entre si.

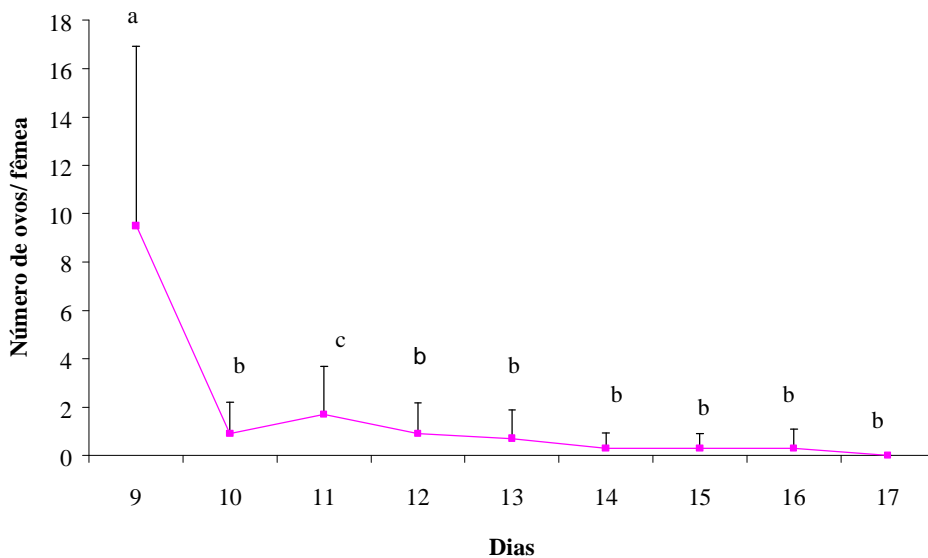


Figura 15: Número de ovos/ fêmea produzidos por dia, quando as fêmeas de *Z. subfasciatus* ficaram oito dias privadas do hospedeiro. Os resultados representam a média \pm desvio padrão de 15 repetições. ($P < 0,05$, Teste Friedman, $\alpha = 0,05$). Médias seguidas de letras diferentes são diferentes entre si.

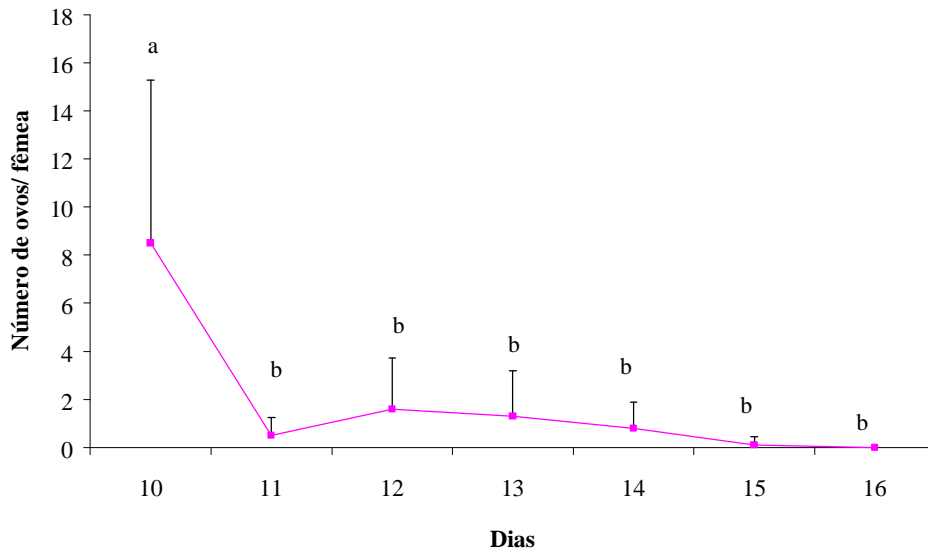


Figura 16: Número de ovos/ fêmea produzidos por dia, quando as fêmeas de *Z. subfasciatus* ficaram nove dias privadas do hospedeiro. Os resultados representam a média \pm desvio padrão de 15 repetições. ($P < 0,05$, Teste Friedman, $\alpha = 0,05$). Médias seguidas de letras diferentes são diferentes entre si.

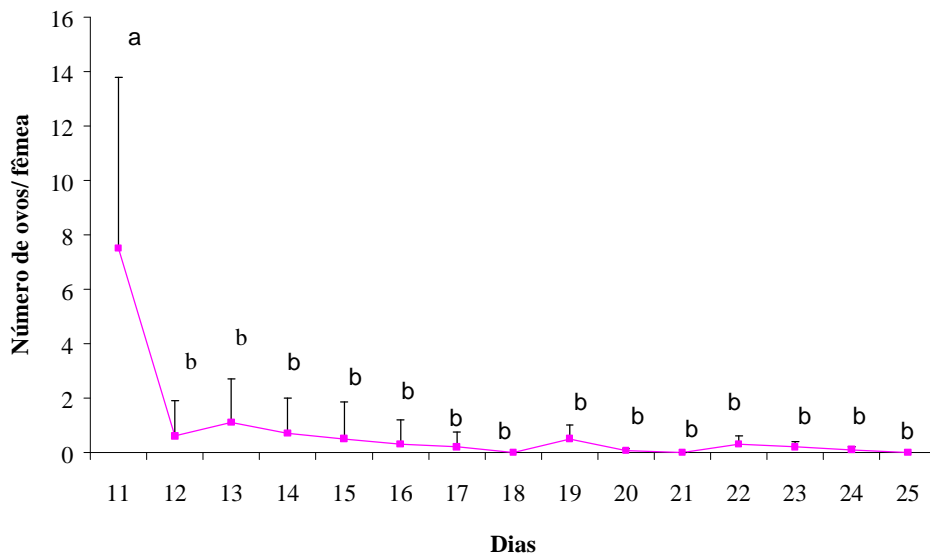


Figura 17: Número de ovos/ fêmea produzidos por dia, quando as fêmeas de *Z. subfasciatus* ficaram dez dias privadas do hospedeiro. Os resultados representam a média \pm desvio padrão de 15 repetições. ($P < 0,05$, Teste Friedman, $\alpha = 0,05$). Médias seguidas de letras diferentes são diferentes entre si.

O pico de oviposição para fêmeas privadas do hospedeiro de 2 a 10 dias ocorreu sempre no 1º dia de oviposição após a presença do hospedeiro (Figuras 9 a 17).

Há uma redução na produção total de ovos com o tempo de privação a partir do nível 6 (Figura 18). A duração do período de oviposição foi maior no Grupo Controle que nos Grupos que foram privados do hospedeiro (Figura 19).

A longevidade nos Grupos que foram privados do hospedeiro foi significativamente mais alta que no Grupo Controle do nível 3 ao 10 e, apenas nos níveis 1, 2 e 7 não houve diferença estatística em relação ao Grupo Controle (Figura 20), provavelmente porque nos níveis 1 e 2 o tempo de privação é pequeno em relação ao Controle, e no nível 7 teve 4 fêmeas que morreram antes de ovipositar.

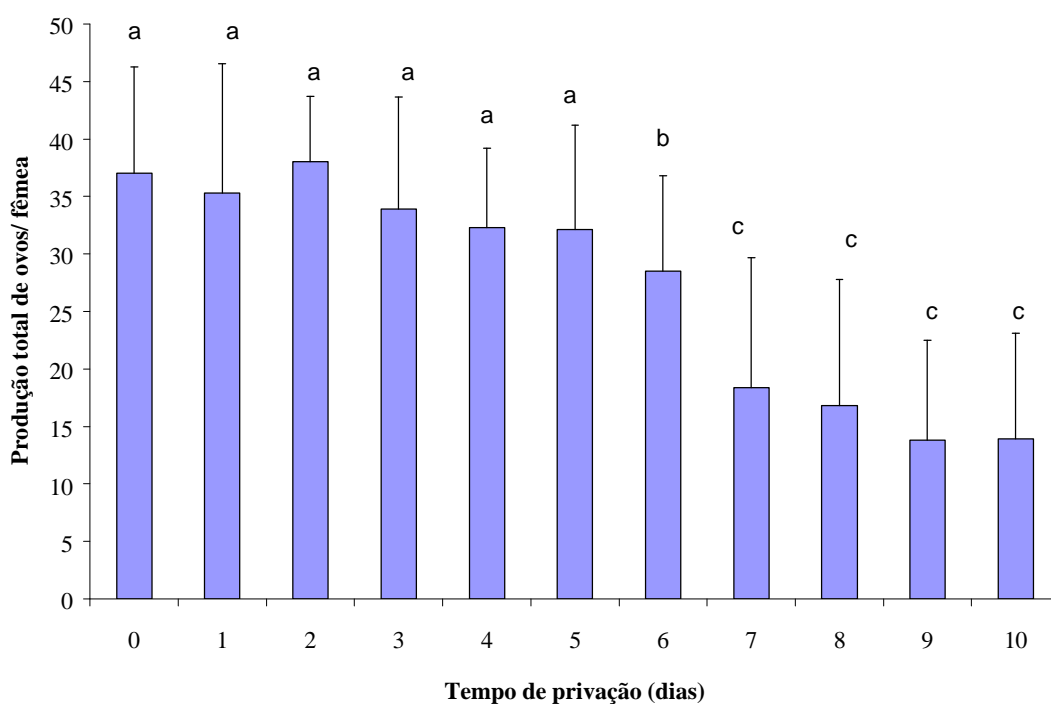


Figura 18: Produção total de ovos das fêmeas de *Z. subfasciatus* nos diferentes tratamentos. Os resultados representam a média \pm desvio padrão de 11 grupos com 15 fêmeas cada um. Médias seguidas de letras diferentes são diferentes entre si ($P < 0,05$, Teste Kruskal- Wallis, $\alpha = 0,05$).

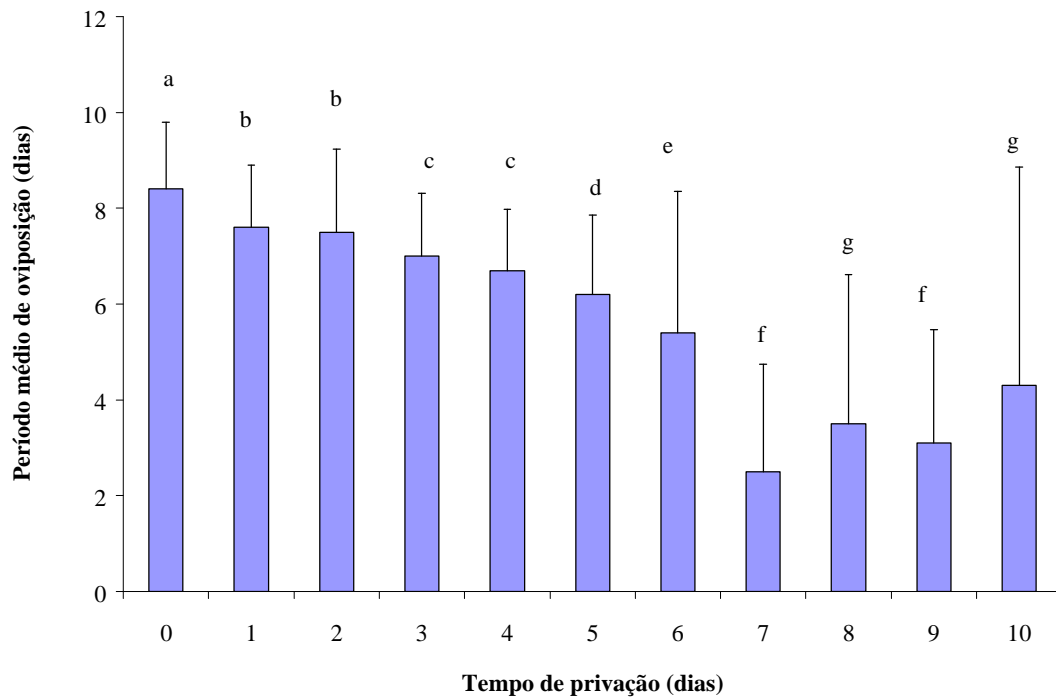


Figura 19: Período médio de oviposição das fêmeas de *Z. subfasciatus* nos diferentes tratamentos. Os resultados representam o tempo médio de oviposição \pm desvio padrão de 11 grupos com 15 repetições cada um. Médias seguidas de letras diferentes são diferentes entre si ($P < 0,05$, Teste Kuskall-Wallis, $\alpha = 0,05$).

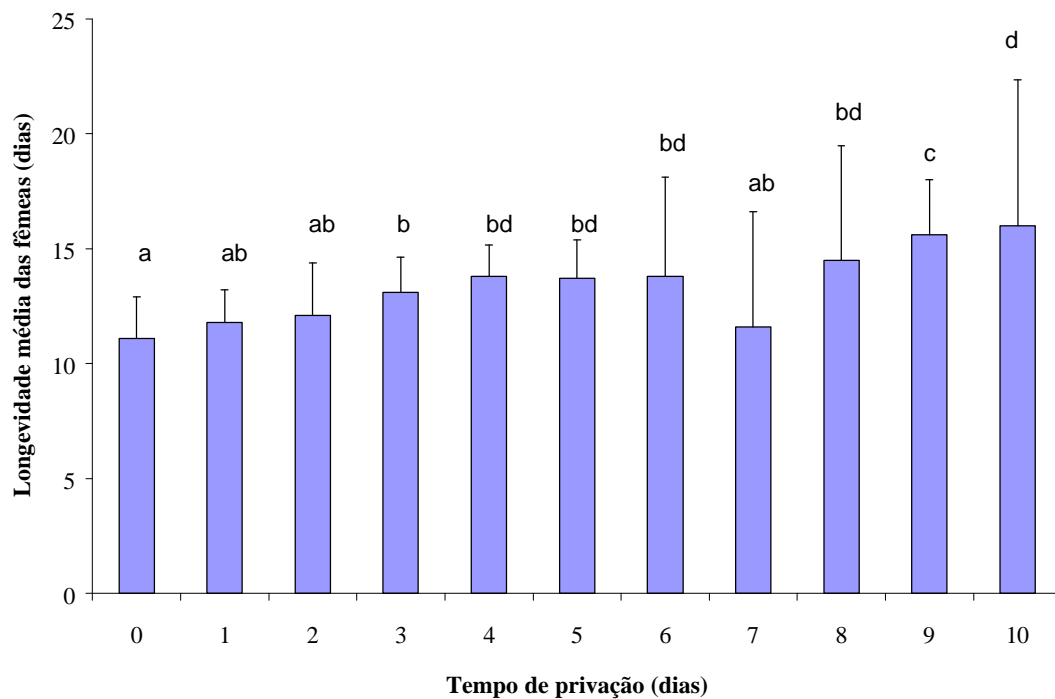


Figura 20: Longevidade média das fêmeas de *Z. subfasciatus* nos diferentes tratamentos. Os resultados representam a média \pm desvio padrão de 11 grupos com 15 repetições cada um. Médias seguidas de letras diferentes são diferentes entre si ($P < 0,05$, Teste Kruskal-Wallis, $\alpha = 0,05$).

Variabilidade das fêmeas individuais

Foi realizado teste estatístico para saber se há variabilidade no comportamento de oviposição entre as fêmeas, dentro de cada grupo (Tabelas I a XI), observando as posturas de cada uma ao longo de toda a vida. Verificou-se que não houve diferenças entre as mesmas, apesar das distintas estratégias utilizadas por cada fêmea, como no Grupo Controle em que uma fêmea colocou um total de 18 ovos, enquanto outra colocou 54 (Tabela I). Não foram feitos testes estatísticos nos parâmetros período de oviposição e longevidade evidenciados nas tabelas.

Durante experimentos, também foram observadas, sob o uso de lupa, algumas fêmeas ovipositando em situações de privação ou não do hospedeiro. Em ambas as situações, as fêmeas de *Z. subfasciatus* apresentaram algumas características semelhantes: primeiro caminharam sobre o grão (como se examinassem o local de oviposição), tocaram-no com suas antenas e palpos labiais, além das pernas e, quando ocorreu a postura propriamente dita, elas deram várias voltas em torno do ovo depositado e puderam colocar outros ovos próximos a este, o que não ocorreu necessariamente de uma só vez, pois muitas vezes, as fêmeas saíram dali, caminharam em torno do feijão e, somente depois, retornaram para colocar outro ovo próximo. As fêmeas que foram privadas diferiram um pouco em relação à postura, pois foram mais rápidas em colocar os seus ovos: começaram a ovipositar e dirigiram-se rapidamente para outras áreas do grão, continuando a postura com menos seletividade. Enquanto as fêmeas do Grupo Controle demoravam cerca de 40 a 50 minutos para realizar as posturas, as fêmeas privadas colocavam um maior número de ovos (sendo a maioria, um seguido do outro) em aproximadamente 10 minutos.

Tabela I: Parâmetros de performance (produção total de ovos, período de oviposição e longevidade) de fêmeas selvagens de *Z. subfasciatus* no Grupo Controle. Os resultados representam a média \pm desvio padrão de 15 repetições ao longo da vida; não houve diferenças estatísticas em nenhuma das fêmeas testadas quanto ao parâmetro produção total de ovos ($P < 0,05$, Teste Kruskal-Wallis, $\alpha = 0,05$).

FÊMEA	PRODUÇÃO TOTAL DE OVOS	PERÍODO DE OVIPOSIÇÃO (Dias)	LONGEVIDADE (Dias)
1	47	9	10
2	44	8	10
3	54	10	11
4	38	8	10
5	46	10	13
6	32	7	10
7	41	8	10
8	25	6	9
9	33	10	12
10	30	9	12
11	18	6	8
12	39	9	15
13	41	10	12
14	30	7	12
15	37	9	13
X \pm DS	37,0\pm9,3	8,4\pm1,4	11,1\pm1,8

Tabela II: Parâmetros de performance de fêmeas selvagens de *Z. subfasciatus* quando há privação do hospedeiro por 1 dia. Os resultados representam a média \pm desvio padrão de 15 repetições ao longo da vida. Não houve diferença estatística em nenhuma das fêmeas testadas quanto ao parâmetro produção total de ovos ($P < 0,05$, Teste Kruskal-Wallis, $\alpha = 0,05$).

FÊMEA	PRODUÇÃO TOTAL DE OVOS	PERÍODO DE OVIPOSIÇÃO (Dias)	LONGEVIDADE (Dias)
1	33	6	11
2	47	8	11
3	48	8	11
4	37	7	9
5	49	9	12
6	43	8	13
7	35	6	9
8	37	7	11
9	18	6	12
10	41	7	13
11	32	9	13
12	6	10	13
13	35	8	13
14	37	9	13
15	32	6	13
X \pm DS	35,3\pm11,2	7,6\pm1,3	11,8\pm1,4

Tabela III: Parâmetros de performance de fêmeas selvagens de *Z. subfasciatus* quando há privação do hospedeiro por 2 dias. Os resultados representam a média \pm desvio padrão de 15 repetições ao longo da vida. Não houve diferença estatística em nenhuma das fêmeas testadas quanto ao parâmetro produção total de ovos ($P < 0,05$, Teste Kruskal-Wallis, $\alpha = 0,05$).

FÊMEA	PRODUÇÃO TOTAL DE OVOS	PERÍODO DE OVIPOSIÇÃO (Dias)	LONGEVIDADE (Dias)
1	47	7	11
2	42	8	11
3	43	6	12
4	46	7	10
5	41	8	12
6	37	5	10
7	27	5	10
8	32	6	12
9	32	7	12
10	39	7	11
11	41	10	15
12	39	7	9
13	31	9	15
14	38	9	16
15	35	11	16
X \pm DS	38,0\pm5,7	7,5\pm1,7	12,1\pm2,3

Tabela IV: Parâmetros de performance de fêmeas selvagens de *Z. subfasciatus* quando há privação do hospedeiro por 3 dias. Os resultados representam a média \pm desvio padrão de 15 repetições ao longo da vida. Não houve diferença estatística em nenhuma das fêmeas testadas quanto ao parâmetro produção total de ovos ($P < 0,05$, Teste Kruskal-Wallis, $\alpha = 0,05$).

FÊMEA	PRODUÇÃO TOTAL DE OVOS	PERÍODO DE OVIPOSIÇÃO (Dias)	LONGEVIDADE (Dias)
1	31	5	12
2	32	6	13
3	25	9	14
4	16	6	12
5	26	6	11
6	49	7	12
7	42	7	12
8	43	6	11
9	18	6	13
10	42	7	13
11	31	7	13
12	40	8	16
13	33	7	16
14	36	10	14
15	44	8	14
X \pm DS	33,9\pm9,7	7,0\pm1,3	13,1\pm1,5

Tabela V: Parâmetros de performance de fêmeas selvagens de *Z. subfasciatus*, quando há privação do hospedeiro por 4 dias. Os resultados representam a média \pm desvio padrão de 15 repetições ao longo da vida. Não houve diferença estatística em nenhuma das fêmeas testadas quanto ao parâmetro produção total de ovos ($P < 0,05$, Teste Kruskal-Wallis, $\alpha = 0,05$).

FÊMEA	PRODUÇÃO TOTAL DE OVOS	PERÍODO DE OVIPOSIÇÃO (Dias)	LONGEVIDADE (Dias)
1	38	7	13
2	37	6	12
3	37	7	14
4	37	7	14
5	37	6	14
6	32	7	13
7	27	6	14
8	11	5	15
9	36	7	14
10	33	5	11
11	32	8	15
12	31	8	15
13	27	6	12
14	36	10	16
15	34	6	15
X \pm DS	32,3\pm6,9	6,7\pm1,3	13,8\pm1,4

Tabela VI: Parâmetros de performance de fêmeas selvagens de *Z. subfasciatus* quando há privação do hospedeiro por 5 dias. Os resultados representam a média \pm desvio padrão de 15 repetições ao longo da vida. Não houve diferença estatística em nenhuma das fêmeas testadas quanto ao parâmetro produção total de ovos ($P < 0,05$, Teste Kruskal-Wallis, $\alpha = 0,05$).

FÊMEA	PRODUÇÃO TOTAL DE OVOS	PERÍODO DE OVIPOSIÇÃO (Dias)	LONGEVIDADE (Dias)
1	32	6	12
2	35	7	15
3	40	6	13
4	33	10	16
5	35	8	16
6	37	5	11
7	45	7	15
8	32	5	13
9	15	3	14
10	39	7	16
11	36	7	14
12	32	6	14
13	32	6	12
14	9	4	12
15	30	6	12
X \pm DS	32,1\pm9,1	6,2\pm1,7	13,7\pm1,7

Tabela VII: Parâmetros de performance de fêmeas selvagens de *Z. subfasciatus* quando há privação do hospedeiro por 6 dias. Os resultados representam a média \pm desvio padrão de 15 repetições ao longo da vida. Não houve diferença estatística em nenhuma das fêmeas testadas quanto ao parâmetro produção total de ovos ($P < 0,05$, Teste Kruskal-Wallis, $\alpha = 0,05$).

FÊMEA	PRODUÇÃO TOTAL DE OVOS	PERÍODO DE OVIPOSIÇÃO (Dias)	LONGEVIDADE (Dias)
1	35	6	14
2	36	8	21
3	32	7	15
4	29	6	15
5	33	6	16
6	33	8	15
7	32	10	18
8	32	5	17
9	39	9	18
10	21	5	13
11	16	3	11
12	13	3	9
13	19	5	13
14	0*	0*	6
15	0*	0*	6
X \pm DS	24,7 \pm 12,6	5,4 \pm 2,9	13,8 \pm 4,3

* Fêmeas que morreram antes de ovipositar.

Tabela VIII: Parâmetros de performance de fêmeas selvagens de *Z. subfasciatus* quando há privação do hospedeiro por 7 dias. Os resultados representam a média \pm desvio padrão de 15 repetições ao longo da vida. Não houve diferença estatística em nenhuma das fêmeas testadas quanto ao parâmetro produção total de ovos ($P < 0,05$, Teste Kruskal-Wallis, $\alpha = 0,05$).

FÊMEA	PRODUÇÃO TOTAL DE OVOS	PERÍODO DE OVIPOSIÇÃO (Dias)	LONGEVIDADE (Dias)
1	4	3	17
2	25	7	23
3	25	5	15
4	22	6	17
5	21	2	10
6	8	1	8
7	22	3	15
8	39	5	12
9	12	1	9
10	24	4	13
11	0*	0*	6
12	0*	0*	7
13	0*	0*	6
14	0*	0*	6
15	0	0	10
X \pm DS	13,5\pm12,7	2,5\pm2,4	11,6\pm5,0

* Fêmeas que morreram antes de ovipositar.

Tabela IX: Parâmetros de performance de fêmeas selvagens de *Z. subfasciatus*, quando há privação do hospedeiro por 8 dias. Os resultados representam a média \pm desvio padrão de 15 repetições ao longo da vida. Não houve diferença estatística em nenhuma das fêmeas testadas quanto ao parâmetro produção total de ovos ($P < 0,05$, Teste Kruskal-Wallis, $\alpha = 0,05$).

FÊMEA	PRODUÇÃO TOTAL DE OVOS	PERÍODO DE OVIPOSIÇÃO (Dias)	LONGEVIDADE (Dias)
1	0	0	20
2	19	7	19
3	25	5	15
4	27	8	19
5	31	7	17
6	32	6	16
7	7	7	24
8	25	4	16
9	0	0	10
10	18	5	16
11	15	1	9
12	8	1	9
13	12	1	12
14	0*	0*	8
15	0*	0*	8
X \pm DS	14,6 \pm 11,7	3,5 \pm 3,1	14,5 \pm 5,0

*Fêmeas que morreram antes de ovipositar.

Tabela X: Parâmetros de performance de fêmeas selvagens de *Z. subfasciatus* quando há privação do hospedeiro por 9 dias. Os resultados representam a média \pm desvio padrão de 15 repetições ao longo da vida. Não houve diferença estatística em nenhuma das fêmeas testadas quanto ao parâmetro produção total de ovos ($P < 0,05$, Teste Kruskal-Wallis, $\alpha = 0,05$).

FÊMEA	PRODUÇÃO TOTAL DE OVOS	PERÍODO DE OVIPOSIÇÃO (Dias)	LONGEVIDADE (Dias)
1	18	4	16
2	0	0	19
3	9	4	16
4	27	5	15
5	0	0	15
6	13	5	15
7	21	1	18
8	0*	0*	9
9	0	0	13
10	15	2	15
11	16	6	18
12	16	6	18
13	19	5	16
14	24	5	15
15	15	4	16
X \pm DS	12,9 \pm 9,1	3,1 \pm 2,4	15,6 \pm 2,4

*Fêmea que morreu antes de ovipositar.

Tabela XI: Parâmetros de performance de fêmeas selvagens de *Z. subfasciatus* quando há privação do hospedeiro por 10 dias. Os resultados representam a média \pm desvio padrão de 15 repetições ao longo da vida. Não houve diferença estatística em nenhuma das fêmeas testadas quanto ao parâmetro produção total de ovos ($P < 0,05$, Teste Kruskal-Wallis, $\alpha = 0,05$).

FÊMEA	PRODUÇÃO TOTAL DE OVOS	PERÍODO DE OVIPOSIÇÃO (Dias)	LONGEVIDADE (Dias)
1	21	4	18
2	9	1	15
3	16	3	19
4	25	9	23
5	18	14	28
6	16	3	16
7	22	5	17
8	20	4	16
9	0	0	12
10	6	13	23
11	25	7	19
12	2	1	11
13	1	1	11
14	0*	0*	10
15	0*	0*	2
X \pm DS	12,1 \pm 9,8	4,3 \pm 4,6	16,0 \pm 6,4

*Fêmeas que morreram antes de ovipositar.

Fase II

Quanto à distribuição do maior número de ovos por grão no Grupo Controle e nos Grupos onde houve privação do hospedeiro por 2, 5, 8 e 10 dias, verificou-se que houve em todos os grupos de privação uma maior agregação de ovos que no Grupo Controle (Tabela XII).

Tabela XII: Comparação do número total de ovos no grão contendo mais ovos no Grupo Controle e em Grupos de Privação de hospedeiro. Os resultados foram testados individualmente (15 repetições). Médias seguidas de letras diferentes são diferentes entre si ($P < 0,05$, Teste Anova, $\alpha = 0,05$).

Fêmea	Número total de ovos no grão com mais ovos*				
	Controle	2 dias sem hospedeiro	5 dias sem hospedeiro	8 dias sem hospedeiro	10 dias sem hospedeiro
1	0	4	8	6	4
2	2	3	6	7	4
3	1	4	4	1	6
4	0	6	5	9	7
5	5	9	3	0	6
6	3	3	5	0	0
7	0	6	6	6	6
8	2	4	5	4	4
9	1	4	0	10	7
10	4	6	6	3	2
11	4	7	12	6	2
12	3	7	5	7	5
13	0	3	8	5	1
14	1	5	10	**	**
15	3	4	12	**	**
X ± DS	1,9±1,7 a	5,0±1,8b	6,3±3,2b	4,9±3,2b	4,1±2,3b

* No 1º dia na presença do hospedeiro (*P. vulgaris*).

** Fêmeas que morreram antes de ovipositar.

Quando os grupos citados acima foram comparados quanto ao número de grãos com 4 ou mais ovos no 1º dia de oviposição, observou-se que os Grupos Privados por 5 e 8 dias confirmam que a privação do hospedeiro leva a uma agregação de ovos maior que

no Grupo Controle e nos demais (Tabela XIII).

Tabela XIII: Comparação do número de grãos com 4 ou mais ovos no Grupo Controle e em Grupos de Privação de hospedeiro. Os resultados foram testados individualmente (15 repetições). Médias seguidas de letras diferentes são diferentes entre si ($P < 0,05$, Teste Kruskal-Wallis, $\alpha = 0,05$).

Fêmea	Número de grãos com 4 ou mais ovos*				
	Controle	2 dias sem hospedeiro	5 dias sem hospedeiro	8 dias sem hospedeiro	10 dias sem hospedeiro
1	0	1	2	1	2
2	0	0	3	2	2
3	0	1	1	0	1
4	0	2	1	3	1
5	1	1	0	0	1
6	0	0	3	0	0
7	0	1	1	1	2
8	0	1	1	2	2
9	0	1	0	2	1
10	1	1	1	0	0
11	1	2	2	1	0
12	0	1	3	2	2
13	0	0	3	2	0
14	0	1	2	**	**
15	0	2	1	**	**
X ± DS	0,2±0,4a	1,0±0,6ab	1,6±1,0b	1,2±1,0b	1,1±0,9ab

* No 1º dia na presença do hospedeiro.

** Fêmeas que morreram antes de ovipositar.

Quando esses mesmos grupos foram observados quanto ao número de grãos com 1 ou nenhum ovo no 1º dia de oviposição, observou-se que o maior número de grãos ocorreu no Grupo Controle e em Grupos onde houve privação intensa (8 e 10 dias) (Tabela XIV).

Dessa forma, pode-se verificar que quando houve privação de hospedeiro, a distribuição dos ovos foi agregada, e quando houve a presença diária do hospedeiro, as fêmeas distribuíram os grãos mais uniformemente.

Tabela XIV: Comparação do número de grãos com 1 ou nenhum ovo no grupo Controle e em grupos privados de hospedeiro. Os resultados foram testados individualmente (15 repetições). Médias seguidas de letras diferentes são diferentes entre si ($P < 0,05$, Teste Kruskal-Wallis, $\alpha = 0,05$).

Fêmea	Número de grãos com 1 ou nenhum ovo*				
	Controle	2 dias sem hospedeiro	5 dias sem hospedeiro	8 dias sem hospedeiro	10 dias sem hospedeiro
1	5	2	1	0	0
2	4	0	0	1	3
3	5	1	0	5	1
4	5	2	2	2	4
5	4	4	2	5	4
6	4	2	1	5	5
7	5	3	2	3	2
8	4	2	1	0	1
9	5	0	5	3	1
10	4	4	3	1	4
11	3	2	3	4	4
12	1	3	1	2	1
13	5	3	2	3	5
14	5	1	3	**	**
15	4	2	2	**	**
X ± DS	4,2±1,1a	2,1±1,2b	1,9±1,3b	2,6±1,9ab	2,7±1,7ab

* No 1º dia na presença do hospedeiro.

** Fêmeas que morreram antes de ovipositar.

Tabela XV: Frequência e número de ovos depositados em 5 grãos de *P. vulgaris*, ao longo da vida de 15 fêmeas de *Z. subfasciatus* (Grupo Controle).

Idade das fêmeas (dias)	1	2	3	4	5	6	7	8
No. de ovos	No. de grãos							
0	49	36	24	27	34	37	37	58
1	14	10	22	17	25	25	26	15
2	4	17	17	19	8	8	9	1
3	5	5	10	9	4	4	3	1
4	2	7	1	3	1	1	0	0
5	1	0	1	0	0	0	0	0
No. total de ovos	50	89	95	94	74	57	53	20
No. total de ovos agregados	36	79	73	77	57	32	27	5
% de ovos agregados	72	88,8	77	82	77	56,1	51	25

Esta tabela mostra que as maiores porcentagens de agregação no Grupo Controle ocorrem nos primeiros dias de vida das fêmeas e, principalmente, no pico de oviposição (2^o ao 5^o dia). Grupos de ovos acima de 4 foram observados somente no início da fase adulta das fêmeas.

Tabela XVI: Frequência e número de ovos depositados em 5 grãos de *P. vulgaris*, quando 15 fêmeas de *Z. subfasciatus* ficaram privadas do hospedeiro por 5 dias.

Idade das fêmeas (dias)	6	7	8	9	10	11	12	13
No. de ovos	No. de grãos							
0	15	50	30	48	44	54	62	47
1	13	12	20	10	21	13	5	2
2	9	9	14	10	8	6	3	0
3	14	1	11	6	1	2	0	0
4	6	3	0	1	1	0	0	0
5	10	0	0	0	0	0	0	0
6	3	0	0	0	0	0	0	0
7	0	0	0	0	0	0	0	0
8	2	0	0	0	0	0	0	0
9	0	0	0	0	0	0	0	0
10	1	0	0	0	0	0	0	0
11	0	0	0	0	0	0	0	0
12	2	0	0	0	0	0	0	0
No. total de ovos	215	45	81	52	44	31	11	2
No. total de ovos agregados	202	33	61	42	23	18	6	0
% de ovos agregados	94	73,3	75,3	81	52,3	58,1	54,5	0

Tabela XVII: Frequência e número de ovos depositados em 5 grãos de *P. vulgaris*, quando 15 fêmeas de *Z. subfasciatus* ficaram privadas do hospedeiro por 10 dias.

Idade das fêmeas (dias)	11	12	13	14	15	16	17	18
No. de ovos	No. de grãos							
0	31	49	38	42	46	42	33	30
1	4	5	8	6	2	2	1	0
2	9	0	3	2	1	0	1	0
3	7	0	0	0	1	1	0	0
4	8	0	0	0	0	0	0	0
5	1	0	0	0	0	0	0	0
6	3	0	0	0	0	0	0	0
7	2	0	0	0	0	0	0	0
No. total de ovos	112	5	14	10	7	5	3	0
No. total de ovos agregados	108	0	6	4	5	3	2	0
% de ovos agregados	96,4	0	43	40	71,4	60	66,7	0

Através das tabelas acima (XVI e XVII) verifica-se que os ovos agregados estão em maior número no 1º dia de oviposição, depois ocorre uma diminuição em sua frequência. Observa-se que grupos acima de 4 ovos estão presentes apenas no primeiro dia de oviposição.

Verifica-se também que o número total de ovos depositados é maior no Grupo onde houve privação do hospedeiro por 5 dias, em relação ao Grupo em que a privação foi de 10 dias.

DISCUSSÃO

À primeira vista, a capacidade reprodutiva de uma dada espécie parece ser facilmente determinada (Matthews & Matthews, 1978). No entanto, registros de posturas ou produção total de ovos raramente dão uma verdadeira descrição do potencial reprodutivo de qualquer espécie. Uma variedade de fatores, tanto internos como externos, influencia a produção total de ovos (Matthews & Matthews, 1978).

Atualmente, os bruquídeos têm sido usados para estudar a influência da reprodução sobre a vida média e senescência, incluindo tanto análises genéticas (Moller et al., 1989 a, c; Tucic et al., 1990; Tanaka, 1991) como experimentos de manipulação (Moller et al., 1989 b; Smith, 1991; Tatar et al., 1993).

Z. subfasciatus, na presença do hospedeiro, é o menor e o menos fecundo das espécies de bruquídeos que infestam sementes de leguminosas armazenadas (Howe & Currie, 1964; Dendy & Credland, 1991). Os resultados deste trabalho mostraram que a produção de ovos total por fêmea, ao longo de toda a vida, foi, em média de 37,0 ovos, sendo similar à obtida por alguns autores, como Howe & Currie, 1964; Utida 1967; Meik & Dobie, 1986; Sari & Ribeiro-Costa, 2000, que obtiveram uma média de 30 a 40 ovos por fêmea. Mas para Cardona et al (1989), a fecundidade máxima foi de quase 60 ovos.

O pico de oviposição ocorreu entre os dias 2 e 5, quando as sementes hospedeiras estavam disponíveis continuamente. Esse resultado é semelhante aos apontados por Howe & Currie, 1964 e Meik & Dobie, 1986, que obtiveram o pico de oviposição no 2º e 3º dias após a emergência dos adultos; Sari & Ribeiro-Costa (2000), que obtiveram o pico no 3º e 4º. dias e Carvalho & Rossetto (1968) que encontraram o pico de oviposição no 5º dia. Entretanto, diferem de Utida (1967) que encontrou o pico de oviposição no 1º dia de vida do adulto. Contudo, as observações anteriores são mais compatíveis com o

trabalho de Pimbert & Pouzat (1988) que aponta que as fêmeas de *Z. subfasciatus* somente liberam o feromônio atrativo sexual (o qual só é percebido pelas antenas do macho) quando apresentam mais que 2 dias de idade, na presença do hospedeiro *P. vulgaris*. E, segundo estes mesmos autores, na ausência do hospedeiro, elas só eliminam esse feromônio a partir dos seis dias de idade, o que não coincide com os experimentos de privação realizados neste trabalho, em que o pico de oviposição ocorreu sempre no 1º dia após a presença do hospedeiro e foi seguido de uma brusca redução nos dias subsequentes.

Os resultados acima estão de acordo com os experimentos realizados por Carey et al (1986) com *Ceratitidis capitata*, que constataram haver um grande aumento na produção de ovos no 1º dia depois da privação, nos tratamentos pós-eclosão, seguido de uma reduzida produção nos dias posteriores. Observaram, assim, que apenas um dia de privação é suficiente para produzir este aumento e sugeriram que isso ocorre devido, provavelmente, à presença de ovos armazenados nos ovariolos. Além destes experimentos, eles realizaram tratamentos de privação que ocorreram no meio do período de oviposição, e observaram que o pico de oviposição também ocorreu no 1º dia após a privação, mas a taxa de fecundidade foi 1,7 maior que nos experimentos pós-eclosão. Isso torna claro que a idade na qual as fêmeas são privadas do hospedeiro tem uma importante relação na produção total de ovos.

Fleury & Boulétreau (1993), também observaram que houve um máximo número de posturas no 1º dia após a presença do hospedeiro, seguido por uma brusca redução em experimentos de privação do hospedeiro com o parasitóide *Trichogramma brassicae*. van Vianen & van Lenteren (1986) concluíram que em parasitas privados do hospedeiro, a 1ª postura, após a presença do mesmo, é enorme. Uma das explicações para isso é o fato de

que a maturação dos ovos (oogênese) continua a ocorrer em animais sem possibilidade de oviposição.

O pico de oviposição ocorreu sempre nos primeiros dias da presença do hospedeiro, tanto no Grupo Controle como nos de Privação, confirmando as observações de Howe & Currie (1964) que constataram que os adultos são sexualmente maduros, estando prontos para copular logo após a emergência, normalmente os ovos são colocados no início da vida adulta das fêmeas, alcançando seu pico de oviposição dentro de poucos dias, depois do qual a taxa de posturas diminui. Isso sugere que há uma tendência das fêmeas de *Z. subfasciatus* 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.

A produção total de ovos nos experimentos de Privação em relação ao Grupo Controle foi reduzida em quase todos os níveis de privação, com exceção do nível 2 (2 dias de privação do hospedeiro), em que a fecundidade foi maior. Mas só houve diferença estatística a partir do 6^o dia de privação. Ocorreu uma diminuição de 67% dos ovos no nível 10 em relação ao Grupo Controle. Estes resultados coincidem com os seguintes: Carey et al, 1986, nos estudos com *C. capitata*; Fleury & Boulétreau, 1993, com *T. brassicae*; Foster & Howard, 1998, com *Epiphyas postvittana*; Greenberg et al., 1995; com *Catolaccus grandis*; Romeis et al., 2000, com *Gryon clavigrallae* que obtiveram uma diminuição na produção de ovos em todos os experimentos de privação em relação ao Grupo Controle. King (1963) observou que quando as fêmeas *Nasonia vitripennis* são privadas do hospedeiro, a reabsorção dos ovos começa no 2^o dia de ausência dos mesmos, e cada ovo leva de 1 a 2 dias para ser reabsorvido. Esses dados sugerem que o tempo de privação tem uma relação direta com a produção total de ovos.

Os dados obtidos demonstram que em períodos curtos de privação, *Z. subfasciatus* é capaz de manter sua capacidade reprodutiva. Essa habilidade pode ser conseqüência 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 sugerido por Lyon, 1965 *apud* Bell & Bohm (1975); Robert, 1969 *apud* Bell & Bohm (1975); Matthews & Matthews, 1978; Fleury & Boulétreau, 1993; Greenberg et al., 1995 e por Romeis et al., 2000 nos experimentos de privação do hospedeiro, em que para verificar a capacidade reprodutiva de qualquer espécie deve-se levar em conta o fato de que ovos maduros simplesmente podem não ser depositados. É o caso de algumas fêmeas das quais, quando o hospedeiro específico não está disponível, os ovos podem ser retidos e mais tarde reabsorvidos. Mas o fornecimento de um hospedeiro leva à retomada da oviposição, presumivelmente como resultado da diminuição da reabsorção (Lyon, 1965 *apud* Bell & Bohm, 1975; van Vianen & van Lenteren, 1986).

Teixeira Constantino (1956) *apud* Howe & Currie (1964) observou que *Acanthoscelides obtectus* pode reter seus ovos até o hospedeiro apropriado ser encontrado, quando, embora o período de oviposição e número de ovos colocados sejam reduzidos, a taxa de postura pode aumentar. O mesmo foi observado nesses experimentos com *Z. subfasciatus*, em que o pico de oviposição foi maior nos Grupos de Privação que no Grupo Controle.

Outro ponto a se considerar é que em fêmeas mais velhas, a reabsorção é maior (Bell & Bohm, 1975; Fleury & Boulétreau 1993; Greenberg, 1995; Foster & Howard, 1998), o que coincide com os resultados desses experimentos de privação, em que a produção de ovos só foi estatisticamente significativa a partir do nível 6 (quando as fêmeas ficaram 6 dias sem o hospedeiro); portanto, a partir desse nível, pode ter começado a haver reabsorção, quando as fêmeas já estão mais velhas.

A reabsorção de oócitos, segundo Bell & Bohm (1975), é um tipo de estratégia reprodutiva nos insetos, na qual os oócitos, ao invés de serem colocados, são degenerados em resposta a fatores comportamentais, ecológicos ou fisiológicos. Na maioria dos exemplos de reabsorção, a estratégia parece fornecer tanto a conservação de recursos metabólicos de alto custo, como possibilidades para que ovos colocados eclodam larvas que sobreviverão.

Pesquisas histoquímicas realizadas por Hopkins & King (1964), sobre a reabsorção do ovo em fêmeas parasitas *N. vitripennis*, mostram uma ampla indicação de como os nutrientes armazenados no vitelo de ovos maduros podem ser utilizados como reserva alimentar por essas fêmeas, quando se encontram em inanição.

Comparada a outros sistemas bem estudados, a reabsorção não parece ser programada. É um fenômeno transitório, que ocorre em alguns ou todos os folículos, em resposta a fatores internos ou externos (Bell & Bohm, 1975). Quando a influência dos mesmos é minorada, a reabsorção pode cessar e o ovário torna-se novamente produtivo. Portanto, este fenômeno é um excelente exemplo de como fatores internos e externos regulam a oviposição potencialmente viável (Bell & Bohm, 1975).

A taxa de oviposição pode variar em decorrência de muitos fatores externos, tais como qualidade, densidade e distribuição do hospedeiro; temperatura e riscos de predação (Minkenberg et al., 1992). A reabsorção também reduz a quantidade de oócitos maduros e ocorre sob casos de privação de hospedeiro ou alimento em vários taxa (Bell & Bohm, 1975).

Tanto no Grupo Controle como nos experimentos de Privação, ocorreu uma diminuição gradual de posturas com o aumento de idade das fêmeas. Isso também foi observado nos trabalhos de Utida (1967) sobre *Z. subfasciatus*, bem como nos de Carey et al, 1986, nos estudos com *C. capitata*; Fox, 1993, com *Callosobruchus maculatus*;

Fleury & Boulétreau, 1993, com *T. brassicae*; Foster & Howard, 1998; com *E. postvittana* e Romeis et al., 2000, com *G. clavigrallae*.

Segundo Carey et al (1986), o efeito imediato da privação é interromper o ciclo reprodutivo. A ausência do hospedeiro por um longo tempo tem como consequência o adiamento da senescência, como forma de aumentar a reprodução e a sobrevivência de fêmeas mais velhas (Carey et al., 1986). Isso foi observado neste trabalho, no qual fêmeas de *Z. subfasciatus*, que normalmente não produziriam mais ovos ou não sobreviveriam num ciclo normal, sobreviveram e ovipositaram mais em relação às fêmeas da mesma idade do Grupo Controle.

A longevidade das fêmeas foi maior nos experimentos de Privação em relação ao Grupo Controle, o que coincide com as características da história de vida das fêmeas de *Z. subfasciatus*, pois segundo Southgate (1979), as sementes armazenadas fornecem um habitat que é prontamente utilizado pelas espécies capazes de se reproduzir continuamente, e estas freqüentemente se multiplicam até que as reservas alimentares estejam esgotadas. Antes do armazenamento de sementes pelo homem, o estoque de alimentos era escasso, então *Z. subfasciatus* adultos que normalmente não vivem muito tempo, necessitavam sobreviver até que o alimento pudesse ser encontrado (Southgate, 1979). Estes resultados também corroboram com os de Carey et al., 1986; Fox & Tatar, 1994; Romeis et al., 2000. Segundo Carey et al (1986), a grande consequência deste resultado é o fato de que qualquer nível de privação do hospedeiro, aumenta a sobrevivência pela redução dos esforços reprodutivos nas idades mais jovens das fêmeas.

Os aumentos observados na longevidade são consistentes com as descobertas de outros pesquisadores que têm demonstrado que a supressão da função gonadal em consequência tanto da ausência de cópulas (Karnavar, 1984) como da esterilidade (Comfort, 1979), assim como uma menor produção de ovos ao longo da vida (Carvalho

& Rossetto, 1968), levam ao aumento do tempo de vida das fêmeas de insetos. Discordam van Lenterem et al., 1987; Fleury & Boulétreau, 1993; para os quais a longevidade não foi diferente nos experimentos controle e de privação com *Encarsia formosa* e *T. brassicae*, respectivamente. Sugerem que a presença do hospedeiro não afeta a longevidade da fêmea se o alimento estiver disponível.

Para Fox & Tatar (1994), a presença da semente hospedeira, independente da reprodução, resulta no aumento da mortalidade de fêmeas de *C. maculatus*. Foram feitos experimentos de comparação da influência de sementes hospedeiras (feijão azuki e grão-de-bico) em fêmeas adultas virgens em relação ao Grupo Controle (sem sementes), onde a vida média sem a presença de sementes foi de 28,9 dias, comparados aos 18,5 dias no feijão azuki e 15,7 dias no grão-de-bico. Segundo esses pesquisadores, as diferenças na sobrevivência entre estes besouros adultos, expostos a essas duas espécies de sementes, sugerem que aleloquímicos ou custos energéticos associados ao comportamento contribuem para a mortalidade. Mas custos energéticos associados ao comportamento, tais como energia dispendida para procurar hospedeiros, podem variar com a presença ou ausência dos mesmos. Este efeito foi verificado por Roitberg (1989), na examinação do custo de reprodução em *Rhagoletis basiola*, mas não foi examinado em besouros bruquídeos.

Para *C. maculatus*, a redução da vida média na presença de sementes hospedeiras, em relação à ausência, foi interpretada como um custo fisiológico da reprodução (Moller et al., 1989 b; Smith, 1991). No entanto, a influência de sementes na sobrevivência, independente da reprodução, confunde esta interpretação (Fox & Tatar, 1994). A mortalidade devido aos custos de reprodução, deve ser avaliada quando os tratamentos não produzem diferenças na ausência de postura, como foi constatado nos experimentos

de Fox & Tatar (1994), em que as poucas fêmeas que ovipositaram, não apresentaram diferenças entre os tratamentos (sem sementes, feijão azuki e grão-de-bico).

Quanto à fecundidade total das fêmeas em cada experimento, não houve diferença estatística entre as mesmas dentro de cada grupo. Isso sugere que as fêmeas não apresentam variabilidade intraespecífica em relação a este parâmetro. Isso pode ser explicado em virtude de, provavelmente, essas populações procederem de locais próximos e apresentarem, portanto, as mesmas adaptações à variedade do feijão *P. vulgaris*, estudada aqui (rosinha). Ou ainda, segundo Dendy & Credland (1992), pode ser explicado em decorrência, provavelmente, das amostras de populações que testadas não apresentarem os valores extremos de variação. Esses resultados foram diferentes dos obtidos por esses mesmos autores, em que as variações de fecundidades em relação as 5 populações de *Z. subfasciatus*, mantidas sob as mesmas condições e agrupadas com diferentes hospedeiros, podem ser atribuídas a diferenças entre os insetos explorados. Isto pode ser resultado de uma variação intraespecífica significativa em *Z. subfasciatus*, segundo esses autores.

Quanto à distribuição dos ovos por grão de *Z. subfasciatus* em condições de ausência ou presença do hospedeiro, os resultados obtidos no presente trabalho confirmam a hipótese inicial, na qual os grãos ficaram mais agregados com o tempo de privação, a não ser quando a privação foi muito acentuada, como com 10 dias de privação, em que, provavelmente, já há reabsorção e o pico de oviposição ocorreu sempre no 1º dia, na presença do hospedeiro. Dados disponíveis da distribuição dos ovos de *Z. subfasciatus* na literatura são contraditórios (Pimbert & Jarry, 1988). De acordo com Umeya (1966), a distribuição dos ovos seguiriam um padrão de Poisson (ao acaso); enquanto Utida (1967) observou que 30 a 40% de todos os ovos seriam colocados em grupos, ou seja, teriam uma leve tendência em direção à distribuição dos ovos de forma

agregada. Ambos os estudos foram realizados sob condições laboratoriais constantes e o comportamento de oviposição dos insetos foi estudado oferecendo-lhes apenas sementes, sem a presença de vagens que as envolvessem.

Pimbert & Jarry (1988) verificaram o padrão de oviposição de *Z. subfasciatus* dentro de vagens contaminadas e constataram que em vagens de *P. lunatus* selvagens, os ovos desses bruquídeos tendem a se distribuir uniformemente entre as sementes. Há, contudo, uma leve tendência da semente mais distante do pedúnculo da vagem ser menos atacada por este bruquídeo. Mas, dentro de vagens cultivadas de *P. vulgaris*, o padrão de distribuição dos ovos é mais variável, sendo que para vagens contendo 4 ou 5 sementes, estes autores observaram uma distribuição ao acaso; enquanto para vagens com 6 ou 7 sementes, os ovos foram distribuídos de maneira agregada. O que pode explicar esta variação no comportamento de oviposição são, ainda, segundo Pimbert & Jarry (1988), as diferenças entre a morfologia interna das vagens das plantas hospedeiras. As sementes das vagens de *P. lunatus* tanto parcial como totalmente deiscentes, são completamente acessíveis às fêmeas grávidas, exceto para a semente mais distante do pedúnculo. Por outro lado, as vagens de *P. vulgaris* apresentam paredes internas com parênquima, que, às vezes, separam as sementes dentro das vagens. Este tecido parenquimático interfere nos movimentos livres dos bruquídeos dentro da vagem. Nos experimentos realizados, em 82% das vagens de *P. vulgaris*, nenhum ovo foi colocado na semente mais distante do pedúnculo, enquanto apenas 35% das vagens de *P. lunatus* não tiveram nenhum ovo colocado nesta posição.

Considerando o comportamento de oviposição do bruquídeo na planta hospedeira selvagem (*P. lunatus*), como ponto de referência, parece que *Z. subfasciatus* tende a distribuir seus ovos uniformemente nas sementes disponíveis dentro das vagens (Pimbert & Jarry, 1988). Comportamento de oviposição similar tem sido descrito por outros

bruquídeos como *Bruchus analis* e *C. chinensis*, por exemplo, que depositam um único ovo nas sementes da planta hospedeira (Pimbert & Jarry, 1988). Segundo Pimbert (1985), a frequência de vagens com sementes atacadas por fêmeas de bruquídeos foi maior entre as vagens coletadas em plantas de feijão sem raízes que naquelas coletadas em plantas enraizadas. Nenhum ovo foi encontrado na superfície da vagem e testes estatísticos demonstraram que os ovos foram distribuídos ao acaso, entre as sementes, dentro das vagens de *P. vulgaris*.

Segundo Utida (1967), ovos colocados de forma agregada ocorreram durante a vida inteira das fêmeas, em populações de *Z. subfasciatus* que atacaram feijões azuki armazenados. Cerca de 30 a 40% do número total de ovos foram depositados em grupos de 2 ou mais ovos, mas sua frequência foi diferente a cada dia. Essa frequência diminuiu quando as fêmeas ficaram mais velhas e grupos acima de 4 ovos foram observados somente na fase inicial da vida adulta (Utida, 1967). Estes resultados estão de acordo com os obtidos neste trabalho, pois foi observado que 48% do número total de ovos do Grupo Controle foram colocados em grupos de 2 ou mais ovos, embora predominassem 2 ovos por grão. Mas, nos Grupos onde houve privação do hospedeiro, a quantidade de ovos distribuídos por grão foi bem maior, ou seja, houve uma distribuição agregada. O número de ovos por grão foi maior no Grupo onde houve privação por 5 dias, provavelmente porque nesse tempo de privação ainda não ocorreu reabsorção, portanto as fêmeas ainda se encontravam repletas de ovos maduros em seus ovários. Nos Grupos em que houve privação do hospedeiro por 8 e 10 dias, foi menor a quantidade de ovos por grão, provavelmente porque já houve reabsorção dos oócitos.

Certamente, a ausência do hospedeiro por um tempo pode alterar o comportamento da fêmea, influenciando a distribuição de seus ovos. Tendo menos tempo de vida para ovipositar, a agregação seria mais vantajosa, já que as fêmeas poupariam

tempo, dispensando o reconhecimento de cada grão, individualmente. Além dessa economia de tempo, a chance de aumentar a sobrevivência de sua prole é maior, pois é mais provável encontrarmos uma maior porcentagem de larvas sobreviventes de ovos agregados que de ovos isolados nos grãos. Foram feitas observações em experimentos de competição de *Z. subfasciatus* por hospedeiro (*P. vulgaris*) e foi verificado que emergem cerca de 90% de adultos em grãos com ovos em distribuição agregada (Teixeira, dados não publicados). Utida (1967) também observou que a mortalidade em *Z. subfasciatus* é mais baixa em larvas que eclodem de ovos agregados que de um único ovo. A porcentagem de emergência é de 91% para 6 ovos agregados contra 80,3% proveniente de um só ovo. Utida (1967) verificou também que o hábito de oviposição agregada é peculiar a esta espécie da família Bruchidae, pois foi constatado que o conteúdo de água do corpo adulto de *Z. subfasciatus* é o mais alto dentre as várias espécies pertencentes a essa família, o que é considerado uma adaptação à vida em grãos armazenados de baixo índice de umidade, já que aumenta a taxa de sobrevivência da prole.

Essas constatações estão de acordo com as observações de posturas das fêmeas realizadas neste trabalho, pois sugerem o porquê das fêmeas privadas serem mais rápidas nas suas posturas provavelmente para aumentar a sobrevivência da prole, já que as mesmas ficaram privadas quando apresentaram maior fecundidade e grande carga de ovos em seus ovários, o que também pode estar atuando como certa pressão sobre as fêmeas, tornando-as menos seletivas, depositando assim, a maior parte dos ovos no mesmo grão.

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 uma 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 avança. Isto pode explicar porque as fêmeas de *Z. subfasciatus* apresentaram uma tendência de agregar mais os ovos em todos os níveis de privação no 1º dia de oviposição. É claro que elas não encontraram um hospedeiro de baixa qualidade, mas as mesmas tiveram o tempo como fator limitante para suas posturas. Por isso, assim que encontraram o hospedeiro *P. vulgaris*, não tiveram tempo de selecionar os grãos e efetuar as posturas de maneira equilibrada. Elas simplesmente concentraram as posturas no 1º grão que encontraram.

Courtney (1982) observou que quando o tempo de procura é curto, ou seja, o inseto tem um tempo limitado, as estratégias mais variáveis são as mais bem sucedidas, porque nenhuma oportunidade pode ser perdida. 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).

As principais predições qualitativas acerca da seleção do hospedeiro são aquelas quando a idade ou quantidade de oócitos maduros aumentam, ou ainda, quando as fêmeas são privadas dos hospedeiros. Nesse momento, elas tornam-se menos seletivas, quanto ao local de oviposição, porque o custo da rejeição do hospedeiro em relação ao sucesso reprodutivo esperado ao longo da vida aumenta (Mangel, 1987).

Iwasa et al.(1984), aplicando modelos de otimização dinâmica, mostraram que a variação ótima do hospedeiro e o tamanho do agregado podem ser funções da quantidade da “carga de ovos” disponíveis nos ovaríolos e dos riscos de mortalidade de insetos fêmeas. Mangel (1987) desenvolveu um modelo para seleção do hospedeiro e tamanho do agregado, em que a quantidade de oócitos maduros disponíveis e a idade da fêmea são explicitamente variáveis dinâmicas temporárias. Seu modelo prediz que a aceitação de hospedeiros de posições hierarquicamente inferiores, aumenta em função da carga de

ovos e da idade. Portanto, o tamanho do agregado pode estar correlacionado positivamente com a quantidade de oócitos maduros, sua taxa de maturação, capacidade dos ovos e a probabilidade de mortalidade dos adultos entre as oviposições (Minkenberg et al., 1992). O mesmo autor ainda observou que a quantidade de oócitos maduros aumenta, potencialmente, durante o período de privação.

Segundo McDonald (1986), fêmeas de *C. capitata* mantidas sem acesso ao hospedeiro (sítio de oviposição) por 7 dias, quando apresentadas a ele, colocaram os ovos agregados em um número maior no 1º dia de oviposição, em relação ao grupo que foi exposto ao hospedeiro o tempo todo. Oviposições subseqüentes resultaram em agregados do mesmo tamanho que aquelas expostas o tempo todo. Observou-se também que a história de exposição do hospedeiro pela fêmea foi mais importante que o número de oócitos maduros no ovário, na determinação do tamanho do agregado. Esses resultados coincidem com os apresentados neste trabalho, no qual quanto maior o tempo de privação (sem a ocorrência, provavelmente, de reabsorção dos oócitos), o número de ovos por grão foi maior no 1º dia de oviposição e, nos dias posteriores, em todos os níveis de privação, a quantidade de ovos por grão foi igual a do Grupo Controle.

Segundo Minkenberg et al., (1992), a interpretação de muitos estudos da influência da quantidade de ovos maduros no comportamento de oviposição é complexo pela presença de variáveis que podem confundir. O problema mais comum, em experimentos de privação do hospedeiro, é confundir a quantidade de ovos maduros com a história de oviposição ou “experiência”. Experiências com hospedeiros podem influenciar o comportamento, tanto com efeitos positivos como negativos, na quantidade de ovos maduros disponíveis, ou seja, no acúmulo de ovos e reabsorção, através de modificações diretas de recursos de percepção disponíveis e através de efeitos no sistema nervoso. Do mesmo modo, o tamanho da fêmea pode estar correlacionado com a

quantidade de ovos maduros disponíveis, o que apresenta efeitos adicionais independentes na taxa de procura, escolha do hospedeiro, e, talvez, em outros aspectos do comportamento. A influência do hospedeiro no comportamento de oviposição pode ser complexa, tanto através de efeitos da maturação do ovo quanto de processos independentes da quantidade de ovos maduros, tais como “status” nutricional somático do adulto ou seleção de habitat. Teoricamente, a idade da fêmea, independente de experiências do hospedeiro, pode influenciar a quantidade de ovos maduros e comportamentos, tais como tamanho do agregado e aceitação do hospedeiro. Finalmente, a temperatura pode aumentar a produção total de ovos, pela aceleração da maturação do ovo e tem efeito direto na oviposição, pela aceleração das taxas de procura. Um entendimento mais completo da influência da quantidade de oócitos maduros no comportamento requer, se possível, o uso de experimentos de manipulação que isolem o efeito da quantidade de oócitos maduros dos efeitos de outros importantes fatores (Minkenberg et al., 1992).

Estudos de comportamento de oviposição de insetos têm começado a demonstrar a importância da quantidade de oócitos maduros como fator próximo na variação da intensidade de procura, taxa de oviposição, aceitação do hospedeiro, tempo de manipulação e tamanho do agregado. Considerações da função da quantidade de oócitos maduros e sua dinâmica levarão a um entendimento mais completo da variação no comportamento de oviposição (Minkenberg et al., 1992).

Portanto, realizar mais observações de posturas nesta espécie, como também em outras, para que se possa caracterizar detalhadamente o comportamento de oviposição, o qual apresenta muitas variáveis (externas e internas), seria relevante.

CONCLUSÕES

O pico de oviposição das fêmeas de *Z. subfasciatus* ocorreu do 2º ao 5º dia no Grupo Controle. Enquanto nos experimentos de Privação, o pico ocorreu sempre no 1º dia após a presença do hospedeiro.

A fecundidade nos experimentos de privação só foi significativamente diferente a partir do nível 6, em relação ao Grupo Controle, sendo que o número de ovos diminuiu de uma média de 37 ovos/ fêmea (CONTROLE) para a média de 13,9, quando o tempo de privação foi de 10 dias.

A longevidade foi maior nos experimentos de Privação em relação ao Grupo Controle. Houve o aumento de uma média de 11,1 dias (CONTROLE) para uma média de 16,0 dias, quando o tempo de espera pelo hospedeiro foi de 10 dias.

O período de oviposição foi menor nos experimentos de Privação em relação ao Grupo Controle, sendo que o número de dias diminuiu de 8,7 dias, quando o hospedeiro era fornecido após a emergência, para 4,3 dias, quando o tempo de privação foi de 10 dias.

O número de ovos colocados por todas as fêmeas, tanto no Grupo Controle como nos de Privação, não diferiu, indicando assim que não há variabilidade intraespecífica dentro de cada grupo.

A distribuição do número de grãos com 4 ou mais ovos, no 1º dia de oviposição, foi maior nos Grupos de Privação (em que houve 5 e 8 dias de ausência do hospedeiro), que no Grupo Controle. A média foi de 1,6 e 1,2 grão respectivamente, contra 0,2 grão do Grupo Controle.

A distribuição do número de ovos no grão com mais ovos, no 1º dia de oviposição, foi maior em todos os Grupos de Privação (2, 5, 8 e 10 dias), em relação ao Grupo Controle.

O número de grãos com 1 ou nenhum ovo (no 1º dia na presença do hospedeiro) foi maior no Grupo Controle e nos Grupos em que houve ausência do hospedeiro por 8 e 10 dias, em relação aos Grupos em que ocorreu privação do hospedeiro por 2 e 5 dias.

ABSTRACT

Zabrotes subfasciatus is considered to be one of the main predators of *Phaseolus vulgaris* seeds, causing severe damage to this species during storage. The aim of the present study was to investigate some aspects of the oviposition behavior of *Z. subfasciatus* (Coleoptera, Bruchidae) females that are still unknown. The oviposition of *Z. subfasciatus* on *P. vulgaris* was studied along the entire life cycle of the parasite and in situations of host privation, right after the emergence of the adults, for periods of time ranging from one to ten days. Only one variety of *P. vulgaris* (“rosinha”) was used. The study was divided into two parts carried out concomitantly.

In the first part, the variation of oviposition along the total lifetime of the females was studied, with and without host privation up to ten days, as well as the variability among the females inside each group, with individual observation of the strategies of each insect. Several parameters were analyzed: number of eggs laid daily, longevity, oviposition period and number of eggs laid per female inside each group. The number of eggs laid per day varied significantly and the peak oviposition in the presence of the host (Control Group) occurred between the second and the fifth day after deposition. The mean longevity was 11.1 ± 1.8 days, the mean oviposition period was 8.7 ± 1.1 days and the number of eggs laid by each female along their lives was 37.0 ± 9.3 . In the groups submitted to host privation the number of eggs deposited per day was significantly different, with peak oviposition occurring always on the first day after privation, except for level 1 where the peak was observed between the first and fourth days (after the presence of the host). The maximum fecundity of each group has reduced, but the difference was statistically significant only when level 6 (six days without the host) and higher levels were reached, the average being 13.9 ± 9.2 eggs when the waiting time was

ten days. This suggests that, for up to five days of privation, *Z. subfasciatus* is able to maintain its oviposition capacity thanks to the good retention of its eggs. After the sixth day, however, reabsorption is likely to occur. The longevity of the groups submitted to host privation from level 3 to higher levels was longer than the longevity of the Control Group, but the oviposition period from level 1 to higher levels (4.3 ± 4.6 days at level 10) was lower than in the Control Group. The number of eggs laid by all females in the Control and Privation Groups did not differ, thus indicating that there is no intraspecific variability inside each group.

In the second part of the experiment, the aim was to compare the distribution of eggs per grain in the group where there was no host privation (Control) and in the groups where privations of 2, 5, 8 and 10 days were imposed. The females kept under host privation for 5 and 8 days presented a larger number of grains with four or more eggs on the first day of oviposition (average of 1.4 grains) compared with the Control Group and with the females that were kept under host privation for 2 and 10 days (average of 0.8 grains). As regards the number of grains with one or no egg, the Control Group and the groups submitted to host privation for 2 and 10 days presented a larger number of grains (average of 3.2 grains) in relation to the others (average of 2.1 grains) on the first day of oviposition. As regards the number of eggs on the grains with a larger content of eggs, the number of eggs was larger in all the Privation Groups (average of 5.1 eggs/grain) in relation to the Control Group (average of 1.9 eggs/grain).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALUJA, M.; DÍAZ- FLEISCHER, F.; PAPAJ, 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.

ATSATT, P.R. Ant-dependent food plant selection by the mistletoe butterfly *Ogyris amryllis* (Lycaenidae). **Oecologia**, v. 48, p. 60-63, 1981 a.

ATSATT, P. R. Lycaenid butterflies and ants: selection for enemy-free space. **Amenagement et Nature**, v. 188, p. 638-654, 1981 b.

AUERBACH, M.; SIMBERLOFF, D. Oviposition site preference and mortality in a leaf mining moth. **Ecological Entomology**, v. 14, p. 131-40, 1989.

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. Evolution of feeding behavior in insect herbivores. **BioScience**, v. 48, p. 35-44, 1998.

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.

BORROR, D. J.; DELONG, M. .D. (Ed.) **Introdução ao Estudo dos Insetos**. São Paulo: Edgard Blücher Ltda, 1988. 653 p.

CARDONA, C.; POSSO, C. E.; KORNEGAY, J.; VALOR, J.; SERRANO, M. Antibiosis effects of wild dry bean accessions on the Mexican bean weevil and the bean weevil (Coleoptera: Bruchidae). **Journal of Economic Entomology**, v. 82, p. 310-315, 1989.

CAREY, J.R.; KRAINACKER, D. A.; VARGAS, R. I. Life history response of female Mediterranean fruit flies, *Ceratitis 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.

COHEN, R. W.; HEYDON, S. L.; WALDBAUER, G. P.; FRIEDMAN, S. Nutrient self-selection by the omnivorous cockroach *Supella longipalpa*. **Journal of Insect Physiology**, v. 33, p. 77-82, 1987 a.

COHEN, R. W.; WALDBAUER, G. P.; FRIEDMAN, S.; SCHIFF, N. M. Nutrient self-selection by *Heliothis zea* larvae: a time-lapse film study. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v. 44, n. 65-73, 1987 b.

COHEN, R. W.; WALDBAUER, G.P.; FRIEDMAN, S. Natural diets and self-selection: *Heliothis zea* larvae and maize. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v. 46, p. 161-171, 1988.

COMFORT, A. **The biology of senescence**. New York: Elsevier, 1979. 914 p.

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. The ecology of pierid butterflies: dynamics and interactions. **Advances in Ecology Research**, v. 15, p. 51-131, 1986.

CRAIG, T. P.; ITAMI, J. K.; PRICE, P. W. A strong relationship between oviposition preference and larval performance in a shoot-galling sawfly. **Ecology**, v. 70, p. 1691-1699, 1989.

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.

DAMMAN, H.; FEENY, P. Mechanisms and consequences of selective oviposition by the zebra swallowtail butterfly. **Animal Behaviour**, v. 36, p. 563-573, 1988.

DENDY, J.; CREDLAND, P. F. Development, fecundity and egg dispersion of *Zabrotes subfasciatus*. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v. 59, p. 9-17, 1991.

DINIZ, P. P.; ZUCOLOTO, F. S. Comportamento Alimentar de *Ascia monuste* (Lepidoptera, Pieridae) em condições de campo: padrões migratórios nos primeiros ínstares. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE ENTOMOLOGIA, 16, 1997, Salvador. **Resumos do 16^o Congresso Brasileiro de Entomologia**. Salvador: Sociedade Entomológica do Brasil, 1997. p. 72.

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.

FERNANDES-DA-SILVA, P. G.; ZUCOLOTO, F. S. The influence of host nutritive value on the performance and food selection in *Ceratitis capitata* (Diptera, Tephritidae). **Journal of Insect Physiology**, v.39, p. 883-887, 1993.

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.

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. Multiple mating, lifetime fecundity and female mortality of the bruchid beetle, *Callosobruchus maculatus* (Coleoptera, Bruchidae). **Functional Ecology**, v. 7, p. 203-208, 1993.

FOX, C. W.; TATAR, M. Oviposition substrate affects adult mortality, independent of reproduction, in the seed beetle *Callosobruchus maculatus*. **Ecological Entomology**, v. 19, p. 108-110, 1994.

FUTUYMA, D. J. Selective factors in the evolution of host choice by phytophagous insects. In: AHMAD, S. (Ed.). **Herbivorous insects: host-seeking behavior and mechanisms**. New York: Academic Press, 1983. p. 227-244.

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.

HAMILTON, J. G.; ZALUCKI, M. P. Interactions between a specialist herbivore, *Corcidosema plebejana*, and its host plants *Malva parviflora* and cotton, *Gossypium hirsutum*: oviposition preference. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v. 66, p. 207-212, 1993.

HIGHANAN, K. C.; HILL, M. W. The endocrine system frontal ganglion, and feeding during maturation in the female desert locust. **Journal of Insect Physiology**, v. 12, p. 197-208, 1969.

HOPKINS, C. R.; KING, P. E. Egg resorption in *Nasonia vitripennis* (Walker) (Hymenoptera: Pteromalidae) deprived of hosts. **Proceedings of the Royal Entomological Society of London**, v. 39, p. 101-107, 1964.

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.

HOUSE, H. L. Relations between dietary proportions of nutrients, growth rate, and choice of food in the fly larva *Agria affinis*. **Journal of Insect Physiology**, v. 17, p. 1225-1238, 1971.

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.

IWASA, U.; SUZUZI, Y.; MATSUDA, H. Theory of oviposition strategy of parasitoids. I. Effect of mortality and limited egg number. **Theoretical Population Biology**, v.26, p.205-277, 1984.

JOACHIM-BRAVO, I. A.; ZUCOLOTO, F. S. Oviposition preference in *Ceratitidis capitata* (Diptera, Tephritidae): Influence of rearing diet. **Iheringia Serie Zoologia**, n. 82, p. 133-140, 1997.

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. D. Interactions between bruchid (Coleoptera) feeding guilds and behavioral patterns of pods of the Leguminosae. **Environmental Entomology**, v. 10, p. 249-253, 1981.

KAPLAN, L. Archeology and domestication in American *Phaseolus* beans. **Economic Botany**, v. 19, p. 358-368, 1965.

KARNAVAR, G. K. Studies of the influence of larval treatment on the fecundity of the stored grain pest, *Trogoderma granarium* Everts. **Journal of the Entomological Society of Southern Africa**, v. 47, p. 67-73, 1984.

KING, P. E. The rate of egg resorption in *Nasonia vitripennis* (Walker) (Hymenoptera: Pteromalidae) deprived of hosts. **Proceedings of the Entomological Society of London**, v. 38, p.98-100, 1963.

KOUKI, J. Female's preference for oviposition site and larval performance in the water-lily beetle, *Galerucella nymphaceae* (Coleoptera: Chrysomelidae). **Oecologia**, v. 93, p. 42-47, 1993.

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.

van LENTEREN, J. C.; van VIANEN, A.; GAST, H. F.; KORTENHOFF, A. The parasite-host relationship between *Encarsia formosa* Gahan (Hymenoptera: Aphelinidae) and *Trialeurodes vaporariorum* (Westwood) (Homoptera: Aleyrodidae). XVI Food effects on oogenesis, oviposition, lifespan and fecundity of *Encarsia formosa* and other hymenopterus parasites. **Journal of Applied Entomology**, v. 103, p. 69-84, 1987.

MANGEL, M. Oviposition site selection and clutch size in insects. **Journal of Mathematical Biology**, v.25, p. 1-22, 1987.

MAYHEW, P. J. Adaptive patterns of host-plant selection by phytophagous insects. **Oikos**, v. 79, p. 417-428, 1997.

MATTHEWS, R. W.; MATTHEWS, J. R. (Ed.). **Insect Behavior**. New York: John Wiley & Sons, 1978. 507 p.

Mc DONALD, P. T. Larger egg clutches following host deprivation in colonized *Ceratitis capitata*. **Journal of Economic Entomology**, v. 79, p. 392-394, 1986.

MEIK, J.; DOBIE, P. The ability of *Zabrotes subfasciatus* to attack cowpeas. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v. 42, p.151-158, 1986.

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.

MOLLER, H.; SMITH, R. H.; SIBLY, R.M. Evolutionary demography of a bruchid beetle. I. Quantitative genetical analysis of the female life history. **Functional Ecology**, v. 3, p. 673-681. 1989 a.

MOLLER, H.; SMITH, R. H.; SIBLY, R.M. Evolutionary demography of a bruchid beetle. II. Physiological manipulations. **Functional Ecology**, v. 3, p. 683-691, 1989 b.

MOLLER, H.; SMITH, R.H.; SIBLY, R.M. Evolutionary demography of a bruchid beetle. III. Correlated responses to selection and phenotypic plasticity. **Functional Ecology**, v. 4, p. 489-493, 1989c.

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.

PIMBERT, M.; POUZAT, J. Electroantennogram responses of *Zabrotes subfasciatus* to odours of the sexual partner. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v. 47, p. 49-53, 1988.

PRICE, P.W.; BOUTON, C.E.; GROSS, P.; MCPHERSON, B.A.; THOMPSON, J. N.; WEIS, A. E. Interactions among three trophic levels: influence on plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. **Annual Review of Ecology Systematics**, v. 11, p. 41-65, 1980.

PRICE, P. W.; ROININEN, H.; TAHVANAINEN, J. Plant age and attack by the bud galler, *Euura mucronata*. **Oecologia**, v. 73, p. 334-337, 1987.

RAUSHER, M. D. Host plant selection by *Battus philenor* butterflies: the roles of predation, nutrition, and plant chemistry. **Ecology**, v. 51, p. 1-20, 1981.

RAUSHER, M. D. Population differentiation in *Euphydryas editha* butterflies: larvas adaptation to different host. **Evolution**, v. 36, n. 3, p. 581-590, 1982.

RENWICK, J. A. A. Chemical ecology of oviposition in phytophagous insects. **Experientia**, v. 45, p. 223-228, 1989.

ROININEN, H.; TAHVANAINEN, J. Host selection and larval performance of two wilow feeding sawflies. **Ecology**, v. 70, p. 129-136, 1989.

ROITBERG, B.D. The cost of reproduction in rosehipflies, *Rhagoletis basiola*: eggs are time. **Evolutionary Ecology**, v. 3, p. 183-188, 1989.

ROMEIS, J.; SHANOWER, T. G.; MADHURI, K. Biology and field performance of *Gryon clavigrallae* (Hymenoptera: Scelionidae), an egg parasitoid of *Clavigralla* spp. (Hemiptera: Coreidae) in India. **Bulletin of Entomological Research**, v. 90, p. 253-263, 2000.

SARI, L. T.; RIBEIRO- COSTA, C. S. Biologia de *Zabrotes subfasciatus* (Boheman, 1833) (COLEOPTERA: BRUCHIDAE), em *Phaseolus vulgaris* L., variedade carioquinha. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE ZOOLOGIA, 23, 2000, Cuiabá. **Resumos do XXIII Congresso Brasileiro de Zoologia**. Cuiabá: Sociedade Brasileira de Zoologia, 2000. p. 328.

SINGER, M. C. Determinants of multiple host use by a phytophagous insect population. **Evolution**, v. 37, p. 389-403, 1983.

SINGER, M. C. Butterfly-hostplant relationships: host quality, adult choice, and larval success. In: VANE-WRIGHT, R.; ACKERY, P. R. (Ed.). **The biology of butterflies**. New York: Academic Press, 1984. p. 82-88.

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.

SLANSKY, F. Insect nutrition: An adaptationist's perspective. **Florida Entomologist**, v. 65, p. 45-71, 1982.

SMILEY, J. T. Plant chemistry and the evolution of host specificity: new evidence from *Heliconius* and *Passiflora*. **Science**, v. 201, p. 745-747, 1978.

SMITH, R. H. Genetic and phenotypic aspects of life-history evolution in animals. **Advances in Ecology Research**, v. 21, p. 63-120, 1991.

SOUTHGATE, B. J. Biology of the Bruchidae. **Review of Entomology**, v. 24, p. 449-473, 1979.

TANAKA, Y. Genetic variation in age-specific fecundity of the azuki bean weevil, *Callosobruchus chinensis* (Coleoptera: Bruchidae). **Applied Entomology and Zoology**, v. 26, 263-265, 1991.

TATAR, M.; CAREY, J.R.; VAUPEL, J.W. Long-term cost of reproduction with and without accelerated senescence in *Callosobruchus maculatus*: Analysis of age-specific mortality. **Evolution**, v. 47, n.5, p. 1302-1312, 1993.

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**, in press.

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.

TUCIC, N.; CVETKOVIC, D.; STOJILKOVIC, V.; BEJAKOVIC, D. The effect of selection for early and late reproduction on fecundity in the bean weevil, *Acanthoscelides obtectus*. **Genetica**, v. 80, p. 221-227, 1990.

UMEYA, K. Studies on the comparative ecology of bean weevils. I. On the egg distribution and the oviposition behaviors of three species of bean weevils infesting azuki bean. **Research Bulletin Plant Protection Service Japan**, v. 3, p. 1-11, 1966.

UNDERWOOD, D. L. A. Intraspecific variability in host plant quality and ovipositional preferences in *Eucheria socialis* (Lepidoptera: Pieridae). **Ecological Entomology**, v. 19, p. 245-256, 1994.

UTIDA, S. Collective oviposition and larval aggregation in *Zabrotes subfasciatus* (Boh.) (Coleoptera, Bruchidae). **Journal of Stored Products Research**, v. 2, p. 315-322, 1967.

VALLADARES, G.; LAWTON, J. H. Host-plant selection in the holly leaf-miner: Does mother know best? **Journal of Animal Ecology**, v. 60, p. 227-240, 1991.

VIA, S. Genetic covariance between oviposition preference and larval performance in an

insect herbivore. **Evolution**, v. 40, p. 778-785, 1986.

van VIANEN A.; van LENTEREN, C. The parasite-host relationship between *Encarsia formosa* (Hymenoptera, Aphelinidae) and *Trialeurodes vaporariorum* (Homoptera, Aleyrodidae). XV. Oogenesis and oviposition of *Encarsia formosa*. **Journal of Applied Entomology**, v. 102, p. 130-139, 1986.

WALDBAUER, G. P.; COHEN, R. W.; FRIEDMAN, S. Self-selection of an optimal nutrient mix from defined diets by larvae of the corn earworm, *Heliothis zea* (Boddie). **Physiological Zoology**, v. 57, 590-597, 1984.

WHITHAM, T. G. The theory of habitat selection: examined and extended using *Pemphigus aphids*. **Amenagement et Nature**, v. 115, p. 449-456, 1980.

WILLIAMS, K. S. The coevolution of *Euphydryas chalcedona* butterflies and their larval host plants. III. Oviposition behavior and host plant quality. **Oecologia**, v. 56, p. 336-340, 1983.

ZUCOLOTO, F. S. Feeding habits of *Ceratitis capitata* (Diptera: Tephritidae): can larvae recognize a nutritionally effective diet? **Journal of Insect Physiology**, v. 33, p. 349-353, 1987.

ZUCOLOTO, F. S. Effects of flavour and nutritional value on a diet selection by *Ceratitis capitata* larvae (Diptera, Tephritidae). **Journal of Insect Physiology**, v. 37, p. 21-25, 1991.