



UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO PAULO
Instituto de Ciências Ambientais, Químicas e Farmacêuticas
Campus de Diadema



Competição e persistência populacional em *Acanthoscelides macrophthalmus*: uma análise de estrutura populacional

DANIELA MAYUMI IANO

**Diadema, São Paulo, Brasil
Março - 2018**



UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO PAULO
Instituto de Ciências Ambientais, Químicas e Farmacêuticas
Campus de Diadema



Competição e persistência populacional em *Acanthoscelides macrophthalmus*: uma análise de estrutura populacional

DANIELA MAYUMI IANO

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução, da Universidade Federal de São Paulo, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ecologia e Evolução.

ORIENTADOR: Prof. Dr. Marcelo Nogueira Rossi

**Diadema, São Paulo, Brasil
Março – 2018**

Iano, Daniela Mayumi

Competição e persistência populacional em *Acanthoscelides*

macrophthalmus: uma análise de estrutura populacional / Daniela Mayumi Iano. –
– Diadema, 2018.
40 f.

Dissertação (Mestrado em Ecologia e Evolução - Programa de Pós-
Graduação em Ecologia e Evolução) - Universidade Federal de São
Paulo - Campus Diadema, 2018.

Orientador: Prof. Dr. Marcelo Nogueira Rossi

1. Bruchinae. 2. Demografia. 3. Ecologia evolutiva. 4. Dinâmica
estocástica. 5. Persistência populacional. I. Título

CDD.595.7648

AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Dr. Marcelo Nogueira Rossi, meu orientador, por todo o ensinamento, dedicação e paciência. Obrigada por acreditar em mim e me proporcionar o desenvolvimento deste trabalho, mesmo não me conhecendo e sendo uma área totalmente nova para mim.

Ao programa de pós-graduação em Ecologia e Evolução da Unifesp e todos os seus docentes por todo o ensinamento.

Aos companheiros do Laboratório de Ecologia Populacional da Unifesp por toda a conversa e momentos que passamos juntos. Em especial, quero agradecer a Cássia Siqueira Cesar, companheira do mestrado, por toda a amizade, companheirismo e toda ajuda que você me deu, seja com os experimentos, escrita ou com conselhos. Enfim, a trajetória até aqui nem sempre foi fácil, mas com certeza dividir esses momentos com você fez com que tudo se tornasse mais agradável e possível.

A minha família por todo o incentivo e amor que foram fundamentais para o desenvolvimento deste trabalho. A vocês meus sinceros agradecimentos.

Aos colegas do trabalho na E.E. Dr. Carlos Augusto de Freitas Villalva Jr., por todo o apoio que vocês me deram desde o início para a realização deste trabalho e por toda a compreensão nos dias que precisei faltar na escola. Também quero agradecer os alunos por todo o carinho e paciência. O convívio com vocês com certeza foi um incentivo para que eu quisesse me aperfeiçoar cada vez mais.

A todos os colegas que conheci no mestrado, pelas conversas e dicas durante esses anos. Em especial quero agradecer a Adriana Acero por todo o conselho e ajuda.

As minhas amigas Flávia Lenci, Juliana Ravasi, Bianca Gonçalves, Heloísa Imafuku e Fabiana Bomfim pela amizade durante esses anos, por sempre me incentivarem e acreditarem em mim. Em especial quero agradecer a Juliana por todo o conselho e apoio durante o mestrado e a Bianca pela ajuda na hora que mais precisei.

Por fim, agradeço especialmente a Deus, por sempre me acompanhar ao longo deste mestrado, me dando força e esperança.

SUMÁRIO

RESUMO	5
ABSTRACT	6
1. INTRODUÇÃO	7
1.1. Efeito da competição em parâmetros demográficos	7
1.2. Modelo Matricial	9
2. MATERIAL E MÉTODOS	9
2.1 Sistema de estudo.....	9
2.2 Coleta de sementes, estabelecimento das populações controle de <i>A. macrophthalmus</i> e tratamentos experimentais	10
2.3 Medição das larvas, determinação dos instares larvais e estabelecimento da matriz de transição	11
2.4 Fecundidade e sobrevivência	13
2.5 Análise de dados	13
3. RESULTADOS	17
3.1 Determinação dos instares larvais.....	17
3.2 Matriz de transição e distribuição estável dos estágios	18
3.3 Sensibilidade e elasticidade	20
3.4 Crescimento e persistência populacional	21
4. DISCUSSÃO	27
5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	32

RESUMO

Entender como as variações em processos demográficos influenciam diretamente a dinâmica e persistência populacional tem sido o foco da ecologia durante muitos anos. A competição é uma das interações ecológicas que mais interferem nos parâmetros biológicos e na abundância das espécies. Neste estudo, investigou-se como a competição larval pode afetar a estrutura e a persistência populacional do bruquíneo *Acanthoscelides macrophthalmus*, interferindo na taxa finita de crescimento populacional e na contribuição da dispersão para a persistência desta espécie. Foram coletados frutos maduros de *Leucaena leucocephala*, planta hospedeira de *A. macrophthalmus*, de uma população localizada em São Paulo-SP. Os frutos foram levados ao laboratório e então dissecados. As sementes obtidas de cada coleta foram acondicionadas em seis potes plásticos obtendo um montante de aproximadamente 1000 semente. A segunda geração de *A. macrophthalmus* foi estabelecida como população controle. Foram individualizadas sementes com apenas um ovo ou com dois ovos ou mais, formando dois tratamentos: 1) sementes sem competição larval e 2) sementes com competição larval. As sementes contendo ovos foram individualizadas e após cinco dias, 20 sementes por tratamento foram dissecadas a cada dois dias, para a retirada das larvas, medindo-se a cápsula cefálica de cada larva. A estrutura populacional foi determinada através da elaboração de matrizes de projeção e a partir dela foi calculada a taxa finita de crescimento populacional (R), a distribuição estável dos estágios, a sensibilidade e a elasticidade. Também foi observado como a taxa de crescimento variava com o aumento da frequência de competição na população. Considerando uma única população, simulações foram feitas para calcular o tempo de persistência populacional e a proporção de patches ocupados acrescentando 0%, 5% e 10% de migração. A taxa finita de crescimento populacional (R) foi maior na ausência de competição do que com competição. A competição reduziu o tamanho das larvas de terceiro instar e a sensibilidade mostrou que a passagem do terceiro para o quarto instar foi a mais importante para a determinação de R , o que sugere que este estágio foi o mais afetado pela competição. O resultado da distribuição estável dos estágios mostrou que na presença de competição, a probabilidade das populações entrarem em extinção ao longo do tempo é maior. Constatou-se que a competição deveria ocorrer com elevada frequência na população para que uma redução significativa em R fosse observada. Mesmo na presença de competição, foi observado que as populações teriam a capacidade de persistir por até 100 gerações, e que apenas o acréscimo de 5% de migração pode aumentar a persistência das populações.

Palavras-chave: Demografia, bruquíneo, matriz de projeção, crescimento populacional, migração.

ABSTRACT

The understanding of how variations in demographic processes directly influence population dynamics and persistence has been the focus of ecology for many years. It is already known that competition is one of the ecological interactions that most interfere in the biological parameters and in the abundance of the species. In this study, we have investigated how larval competition may affect the structure and population persistence of *Acanthoscelides macrophthalmus*, as well as its interference with the finite rate of population increase and the contribution of dispersion to the persistence of this species. Mature fruits of the host plant *Leucaena leucocephala* were collected from a population located in São Paulo, SP. The fruits were taken to the laboratory where they were dissected. The seeds were conditioned in six transparent plastic containers and the second generation of bruchine was established as a control population. Seeds with one or two eggs were individualized, and two treatments were established: 1) seeds without larval competition and 2) seeds with larval competition. The seeds containing eggs were individualized, and after five days 20 seeds per treatment were dissected every two days to remove the larvae. After that, the cephalic capsule of each larva was measured. The population structure was determined through the elaboration of projection matrices, from which the finite rate of increase (R), the stable distribution of stages, the sensitivity and the elasticity were estimated. Considering a single population, the simulations were done to calculate the population persistence time and the proportion of occupied patches adding 0, 5, and 10% of migration. The finite rate of population growth (R) was higher for the treatment without competition. Competition also reduced the body size of third instar larva and sensitivity results showed that the transition from the third to the fourth instar was the most important for R estimation, suggesting that this stage was mostly affected by competition. The stable stage distribution showed that the probability of populations being extinct is higher when competition is present. It was observed that competition should occur at high rates in populations to produce a significant decrease in R . Populations showed high levels of persistence (for 100 generations), even with competition, and only 5% of migration increased the persistence of populations.

Key words: Demography, bruchine, projection matrix, population growth, migration.

1. INTRODUÇÃO

1.1. Efeito da competição em parâmetros demográficos

Uma questão chave em ecologia é tentar entender como variações em processos demográficos interferem diretamente na dinâmica e persistência populacional dos organismos, sendo de grande relevância para o estudo da história de vida, biologia populacional, manejo e conservação de espécies (Gaillard et al., 1998). Variações demográficas podem ocorrer por processos ecológicos variados, como predação, parasitismo e competição, os quais interferem na abundância populacional, alterando o número de indivíduos que nascem, morrem e migram durante determinado intervalo de tempo (Hanski, 1998). Também pode-se dizer que variações nas taxas demográficas são o resultado da interação entre o fenótipo e certos caracteres de história de vida do organismo com o ambiente, pois seu sucesso reprodutivo e sobrevivência depende em grande parte de sua aptidão, que pode ser estimada de diversas formas (e.g., tamanho corporal) (Coulson & Tuljapurkar, 2008). Por exemplo, por seleção natural o indivíduo que possui o fenótipo mais favorável terá mais condições de sobreviver e deixar descendentes para a próxima geração. A mutação também pode produzir uma característica favorável e a seleção natural beneficiar esta nova condição (Nielsen et al., 2005; Coulson & Tuljapurkar, 2008). Assim, pode-se dizer que processos determinísticos (i.e., seleção natural) ou estocásticos (i.e., mutação) estão correlacionados com alterações demográficas, já que podem provocar mudanças em fenótipos específicos e provocar alterações na estrutura e persistência populacional (Cameron et al., 2013).

Portanto, descobrir como os fatores abióticos (e.g., temperatura, umidade e sazonalidade) e bióticos (e.g., competição predação e parasitismo) influenciam diretamente a dinâmica e persistência populacional tem sido o foco da ecologia durante muito tempo (Atkinson 1994; Laiolo et al. 2013; Eckrich et al., 2018). Entre as interações ecológicas, já é de conhecimento que a competição intra e interespecífica influencia os parâmetros biológicos e a abundância das espécies (Songer et al., 1997; Eckrich et al., 2018; Benton et al., 2011). Quando a competição ocorre durante a fase imatura, determinada pelas condições que os indivíduos se desenvolvem, alterações na aptidão são observadas na fase adulta, influenciando diretamente a sobrevivência e o sucesso reprodutivo (Martinez et al., 2017; Roy et al., 2018; Shelly, 2018). Consequentemente, mudanças na dinâmica e na persistência populacional são esperadas, dependendo do quanto a competição é um processo ecológico importante para certas espécies (Wearing et al., 2004; Liu et al., 2016).

Para insetos da subfamília Bruchinae (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae), que se alimentam exclusivamente de sementes durante o estágio larval, a quantidade de recurso (i.e., sementes) disponível por indivíduo pode variar de forma expressiva (Takakura, 2004; Amarillo-Suárez & Fox, 2006), principalmente quando as larvas se alimentam de uma única semente (Fox & Mousseau, 1996; Silva et al., 2007; Rossi et al., 2011), gerando competição intraespecífica. Por exemplo, experimentos em laboratório com o bruquíneo *Callosobruchus maculatus* (Fabricius), mostraram que as fêmeas que foram submetidas a competição na sua fase larval tiveram tamanho corporal menor e colocaram menos ovos em comparação com as fêmeas da população controle, mostrando como a competição é importante para determinados parâmetros demográficos (Schade & Vamosi, 2012). Desta forma, quando mais de uma larva se desenvolve em cada semente, é esperado que a sobrevivência dos diversos estágios de vida seja afetada. No entanto, em bruquíneos pouco se sabe como a variação no número de larvas por semente influencia o desenvolvimento dos indivíduos (Amarillo-Suárez et al., 2011), acarretando modificações na estrutura, na dinâmica e na persistência populacional. Considerando que o número de ovos depositados por fêmea varia naturalmente, este processo pode ser considerado como probabilístico, ou seja, estocástico (Roughgarden, 1998).

A migração (considerada aqui como sinônimo de dispersão) é outro processo importante para a dinâmica e persistência populacional, uma vez que as populações, na grande maioria dos casos, são estruturadas espacialmente, tendo efeitos relevantes para a estrutura demográfica e genética (Hanski, 1999). As taxas de migração estão diretamente atreladas a densidade populacional nos patches, a idade ou sexo dos indivíduos, a característica da matriz de habitat, a distância entre os patches, a geometria dos patches e a interações ecológicas, como a competição (Clobert et al., 2004). A migração também tem papel relevante em termos evolutivos, uma vez que tem sido sugerido que a estocasticidade ambiental aumenta a dispersão, quando comparada à heterogeneidade espacial isoladamente (McPeck & Holt, 1992). Através da colonização e recolonização de patches via migração, dentro de um contexto metapopulacional, as espécies podem reduzir a probabilidade de extinção a longo prazo, aumentando sua persistência (Amarasekare & Nisbet, 2001). Com relação aos bruquíneos, existem pouquíssimos estudos, tanto teóricos como experimentais, que procuraram relacionar processos ecológicos com dinâmica e persistência metapopulacional (Bonsall et al., 2002; Strevens & Bonsall, 2010). Estudos desta natureza são importantes para se determinar qual a relevância de processos locais e regionais para a dinâmica destas populações.

1.2. Modelo Matricial

Na natureza existem organismos com ciclos de vida variados, com ou sem sobreposição de gerações. Um método eficaz de analisar os padrões de sobrevivência e fecundidade de uma população, independente do ciclo de vida, é por meio de matrizes de projeção, chamada de matriz de Leslie (Gotelli, 2001). A matriz de Leslie é composta por elementos que indicam a fecundidade e a sobrevivência na transição de um estágio para o outro. Portanto, em uma matriz está contida a informação de sobrevivência, crescimento e reprodução da população (Fujiwara & Lopes, 2017). A vantagem de se utilizar um modelo matricial é que o crescimento populacional pode ser descrito por uma simples multiplicação de matrizes:

$$n(t + 1) = A.n(t)$$

Além disso, através da matriz conseguimos obter a taxa finita de crescimento populacional (geralmente representada por R ou λ), prever quando a população irá atingir a distribuição estável dos estágios, a proporção de indivíduo presente em cada estágio e calcular a contribuição de cada estágio sobre a taxa de crescimento (e.g., sensibilidade e elasticidade) (Gotelli, 2001; Steven, 2009).

Utilizando uma espécie de bruquíneo como modelo de estudo, o presente estudo visou investigar como a competição larval pode afetar a estrutura e a persistência populacional. Foi testada a hipótese de que a competição larval reduz a sobrevivência dos indivíduos através dos diferentes estágios de desenvolvimento, reduzindo também a fecundidade no estágio adulto. Conseqüentemente, foi estabelecida a previsão de que o desenvolvimento de mais de uma larva por semente (competição) pode ser determinante, reduzindo a persistência populacional a longo prazo. Também foi investigado, através de simulações, como variações na frequência com que a competição ocorre na população pode afetar a taxa finita de crescimento populacional, e como a migração contribui para a persistência das populações.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Sistema de estudo

Leucaena leucocephala (L.) de Wit, popularmente conhecida como leucena é uma leguminosa arbustiva originária do México bastante cultivada no mundo todo devido ao seu valor nutricional, a sua capacidade de se adaptar em diferentes biomas e por apresentar um

rápido crescimento (Melo-Silva et al., 2014). Devido a estas características, esta espécie é considerada invasora em várias partes do mundo (Rodrigues & Oliveira, 2016), o que levou a sua inclusão na lista das 100 espécies invasoras mais agressivas do planeta (Lowe et al., 2000). No Brasil, ela é cultivada principalmente como planta forrageira e, também, para a recuperação ambiental (Costa & Durigan, 2010). A leucena possui de dois a quatro ciclos de frutificação ao ano (Raghu et al., 2005) e possui uma inflorescência globosa que realiza a autopolinização, resultando em grande quantidade de frutos, tipo vagens (Scherer et al., 2005), que produzem aproximadamente 20 sementes cada um (Stone, 1970; Tuda et al., 2009).

Acanthoscelides macrophthalmus (Schaeffer) (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae) é um bruquíneo de origem neotropical predador de sementes da leucena (Walton, 2003; Tuda et al., 2009), que demonstrou ter o potencial de limitar a dispersão dessa planta em alguns países, como na Austrália (Raghu et al., 2005). As fêmeas colocam os seus ovos sobre as vagens ou diretamente sobre as sementes. A larva, após a eclosão, perfura a semente, consumindo o endosperma e, na maioria das vezes, o embrião (Effowe et al., 2010). No interior da semente, a larva passa por todos os estágios e já emerge como adulto (Walton, 2003; Raghu et al., 2005). *Acanthoscelides macrophthalmus* possui quatro instares larvais e foi observado que o tempo de desenvolvimento do ovo até a fase adulto foi de $33,8 \pm 2,9$ quando o ovo foi depositado diretamente sobre as vagens, e $33,4 \pm 2$ quando foi colocado sobre as sementes (Effowe et al., 2010).

2.2 Coleta de sementes, estabelecimento das populações controle de *A. macrophthalmus* e tratamentos experimentais

Em julho de 2016 foi realizada a coleta de frutos de *L. leucocephala* em populações localizadas nas proximidades de São Paulo – SP. Foram retirados cerca de 300 frutos maduros que foram levados para o Laboratório de Ecologia Populacional (LEPOP) da Unifesp, onde foram dissecados e as sementes removidas. As sementes foram acondicionadas em seis potes plásticos transparentes identificados, cobertos com tecido *voil* para aeração, e foram mantidos em sala climatizada tipo Fitotron ($28^{\circ}\text{C} \pm 1,0^{\circ}\text{C}$; 12 horas de luz). Após a emergência da primeira geração de bruquíneos destes potes, as sementes contendo ovos e com orifícios de emergência dos adultos foram removidas, deixando nos potes apenas as sementes intactas. Através deste procedimento, os insetos foram mantidos nos potes por duas gerações para aclimação, sendo a segunda geração chamada de população controle.

Após o estabelecimento da população controle, os seis potes, considerados aqui como réplicas, foram divididos aleatoriamente em dois tratamentos, sendo três potes por tratamento, um contendo apenas sementes com um ovo (uma larva por semente) e outro contendo sementes com dois ovos ou mais (duas ou mais larvas por semente). Portanto, à medida que os adultos da geração controle foram realizando posturas, estas sementes foram sendo individualizadas em tubo tipo Eppendorf devidamente identificados e foram colocados em câmara tipo BOD (EL202/4) a 28°C ($\pm 1,0^\circ\text{C}$) e 12 horas de luz. De cada tratamento pretendia-se obter aproximadamente 1000 sementes, porém, para um dos tratamentos, obteve-se baixa quantidade de sementes com dois ovos ou mais. Assim, tornou-se necessária a realização de uma nova coleta em janeiro de 2017, para a realização deste tratamento.

A segunda coleta foi realizada nos mesmos indivíduos de *L. leucocephala* e obteve-se aproximadamente 150 frutos. Os frutos foram levados para o Laboratório de Ecologia Populacional (LEPOP), e foram submetidos ao mesmo procedimento descrito acima, acondicionando-se as sementes em três potes plásticos transparentes. As três réplicas do primeiro tratamento foram identificadas como amostra 1.1, amostra 1.2 e amostra 1.3, e as outras três réplicas, do segundo tratamento, identificadas como amostra 2.1, amostra 2.2 e amostra 2.3. No segundo tratamento, para garantir que pelo menos duas larvas tivessem penetrado nas sementes, os ovos foram cuidadosamente retirados das sementes através de raspagem com estilete, observando-se sob estereomicroscópio (Leica M205C), o pequeno orifício característico de penetração da larva após a eclosão (Fig. 1b); quando apenas um orifício de penetração da larva foi observado, a semente não foi considerada.

2.3 Medição das larvas, determinação dos instares larvais e estabelecimento da matriz de transição

As larvas levaram cerca de cinco dias para eclodirem dos ovos, sendo assim, cada tubo Eppendorf contendo as sementes permaneceu na câmara tipo BOD por aproximadamente cinco dias, os quais foram monitorados periodicamente, determinando-se a data mais próxima da eclosão das larvas. A medida que as larvas foram penetrando nas sementes, cerca de 20 sementes de cada réplica foram retiradas e levemente escarificadas mecanicamente, utilizando-se lixa n°80, no lado oposto ao embrião (Scherer et al., 2005). Este procedimento foi realizado a cada dois dias, a partir da data de penetração da larva na semente. Essas sementes foram colocadas em Placa de Petri (100mm x 15mm) sobre duas folhas de Papel Filtro umedecidas com 12 ml de água destilada, e foram mantidas em câmara tipo BOD (28°C $\pm 1,0$; 12 horas de

luz) por 48 horas. Em seguida, as sementes foram dissecadas sob estereomicroscópio (Leica M205C), as larvas retiradas do interior das sementes e transferidas individualmente para tubos plásticos (Eppendorf) contendo álcool 70%, devidamente identificados. Este procedimento seguiu por cerca de 42 dias até a emergência dos adultos (Fig. 1c). As cápsulas cefálicas das larvas foram removidas com o auxílio de estilete, e então individualmente fotografadas com câmera digital acoplada a estereomicroscópio (Leica M205C). De cada cápsula cefálica foram obtidas três medidas correspondentes à largura, através de software de análise de imagem (Leica Image Analysis, versão 4.2.0). Por fim, obteve-se um valor médio, que correspondeu a largura da cápsula cefálica.

Como anteriormente descrito, *A. macrophthalmus* possui quatro instares larvais (Wu et al., 2012). Para determinar exatamente o número de indivíduos encontrados em cada estágio, foi utilizado o software gratuito *Hcap* (Logan et al., 1998), que utiliza a largura da cápsula cefálica para se determinar o número de instares e o número de indivíduo por instar. Portanto, incluindo os estágios de ovo, pupa e adulto, dados relativos a sete estágios foram obtidos. O número de indivíduos sobreviventes em cada estágio foi registrado, bem como a proporção de indivíduos que sobreviveram através dos estágios (e.g., dos ovos até o primeiro instar, do primeiro para o segundo instar, etc.). Assim, para cada tratamento, foi estabelecida uma matriz de transição para cada réplica (i.e., pote), também conhecida como matriz de Leslie (Leslie, 1945; Gotelli, 2001), como se segue:

$$\begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & F_7 \\ P_{21} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & P_{32} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & P_{43} & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & P_{54} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & P_{65} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & P_{76} & P_{77} \end{pmatrix}$$

em que P_{ij} é a probabilidade de que um indivíduo no estágio j passe para o estágio i , ou seja, P_{21} é a probabilidade que os indivíduos do estágio 1 (ovo) passem para o segundo estágio (primeiro instar). Já P_{77} é a taxa de sobrevivência do casal durante o período de acasalamento e postura, e F_e refere-se à fecundidade (sempre na primeira linha), ou seja, o número de ovos depositados em cada estágio (neste caso, somente o estágio adulto (F_7)).

Posteriormente, as cápsulas cefálicas também foram utilizadas para comparar a sua largura entre os tratamentos utilizando o modelo linear de efeito misto.

2.4 Fecundidade e sobrevivência

Para estimar a taxa de fecundidade, uma nova coleta de frutos foi realizada. Inicialmente, casais de *A. macrophthalmus* provenientes de cada réplica seriam formados. No entanto, devido a certa assincronia temporal na emergência dos adultos, e quando emergiam concomitantemente, muitos indivíduos eram do mesmo sexo. Assim, optou-se por outra coleta para a estimativa da fecundidade. A coleta foi realizada na mesma população utilizada anteriormente, obtendo-se aproximadamente 100 frutos. Estes frutos foram levados ao Laboratório de Ecologia Populacional (LEPOP), onde foram dissecados, removendo-se as sementes. As sementes obtidas também foram aleatoriamente acondicionadas em seis potes plásticos transparentes, sendo três para cada tratamento (i.e., uma larva e duas ou mais larvas por semente); os potes foram identificados, cobertos com tecido *voil* para aeração e mantidos em sala climatizada tipo Fitotron ($28^{\circ}\text{C} \pm 1,0^{\circ}\text{C}$; 12 horas de luz). As sementes contendo ovos e com orifícios de emergência dos adultos provenientes da primeira geração foram removidas, deixando-se apenas as sementes intactas nos potes. A medida que os insetos da segunda geração emergiam, foram montados casais provenientes de cada réplica, os quais foram mantidos em placas de Petri (um casal por placa (35mm)) contendo 20 sementes intactas. Estes casais foram monitorados a cada dois dias, durante oito dias. Registrou-se a quantidade de ovos depositados por fêmea e a sobrevivência do casal ao final do período, calculando-se as taxas de fecundidade e de sobrevivência do casal.

2.5 Análise de dados

Comparações do tamanho da cápsula cefálica em cada estágio foram feitas entre os tratamentos através da aplicação de modelos mistos (Crawley, 2007), com os tratamentos como variável de efeito fixo e os recipientes como de efeito randômico; os tratamentos foram aninhados nos recipientes.

A matriz de transição obtida de cada réplica foi multiplicada por um vetor que corresponde ao número de indivíduos sobreviventes em cada estágio (N_0). Considerando que, para que o indivíduo consiga chegar no estágio seguinte ele obrigatoriamente teve que passar por todos os estágios anteriores, a quantidade de indivíduos encontrada em cada estágio foi a soma dos indivíduos registrados nos estágios posteriores. Para o primeiro instar larval (N_{tLI}), por exemplo, registrou-se a soma de todos os indivíduos encontrados nos estágios posteriores (larvas, pupas e adultos). Esta somatória foi adotada porque os indivíduos obtidos de cada

estágio foram mortos, não passando para os próximos estágios e, em alguns casos, principalmente da passagem do primeiro instar larval para o segundo, o número de indivíduos obtidos no estágio seguinte foi maior que o anterior. Multiplicando-se a matriz de transição pelo vetor “número de indivíduos”, é possível obter uma projeção da abundância populacional na geração seguinte (N_t), considerando cada estágio (Stevens, 2009):

$$\begin{pmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & F_7 \\ P_{21} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & P_{32} & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & P_{43} & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & P_{54} & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & P_{65} & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & P_{76} & P_{77} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} NO_{Ov} \\ NO_{L1} \\ NO_{L2} \\ NO_{L3} \\ NO_{L4} \\ NO_{Pu} \\ NO_{Ad} \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} Nt_{Ov} \\ Nt_{L1} \\ Nt_{L2} \\ Nt_{L3} \\ Nt_{L4} \\ Nt_{Pu} \\ Nt_{Ad} \end{pmatrix}$$

Multiplicando-se a matriz de transição continuamente pela projeção populacional resultante, obtêm-se as projeções esperadas para as gerações seguintes. Quando as taxas demográficas passam não mais a exibir alterações, assumi-se que a abundância relativa de cada estágio é constante, o que é conhecido como “Distribuição Estável dos Estágios” (Stevens, 2009). Portanto, mesmo que a população cresça, a abundância relativa de cada estágio permanecerá a mesma. Em seguida, foi realizada a autoanálise (*eigenanalysis*) para a obtenção dos autovetores (*eigenvectors*) e autovalores (*eigenvalues*). Em demografia, os autovalores e autovetores dominantes são os mais importantes. Portanto, foi calculado o autovalor dominante (o primeiro autovalor), que corresponde a taxa finita de crescimento populacional (R). Por este procedimento, foram calculadas a sensibilidade e a elasticidade, que estimam a importância relativa de cada transição para a composição da taxa de crescimento (R).

E para melhor estimar a taxa de crescimento populacional (R), foi realizada uma amostragem dos dados obtidos de cada réplica através de *bootstap*, com 10000 repetições, estimando-se o respectivo intervalo de confiança, o qual fornece uma estimativa da incerteza (Crawley, 2007). Partindo da premissa de que existe uma grande abundância de sementes no campo, foi considerado que as populações não atingem a capacidade de suporte (K). Assim, a dinâmica populacional para cada tratamento foi projetada segundo o modelo de crescimento geométrico (tempo discreto) com estocasticidade ambiental:

$$\bar{N}_{t+1} = \bar{R}N_t$$

em que N_{t+1} é o número de indivíduos na geração futura, N_t o número de indivíduos no tempo atual e R a taxa finita de crescimento populacional (Gotelli, 2001).

Durante as simulações (10000 repetições), as taxas de crescimento variaram, de forma que o maior valor de R representou, teoricamente, “gerações em condições favoráveis”, e o menor valor de R , “gerações em condições desfavoráveis” (estocasticidade). Para cada intervalo de tempo nas simulações, um valor de R foi obtido ao acaso, com reposição (Stevens, 2009). Desta forma, foi possível verificar o quanto a competição pode afetar a estabilidade das populações de *A. macrophthalmus*.

Em seguida, todos os indivíduos encontrados de cada estágio em cada réplica foram somados, obtendo-se duas amostras, uma para cada tratamento. Para cada amostra, uma nova matriz de transição foi calculada, obtendo-se as probabilidades de sobrevivência através dos estágios. Considerando que essa probabilidade de transição é sempre constante, estipulamos um valor inicial de 500 ovos, somando-se a quantidade de ovos depositados em ambos os tratamentos. Partindo da premissa de que em condições naturais as proporções de sementes com e sem competição devem variar, simulou-se a quantidade de indivíduos em cada instar caso houvesse uma variação gradual na quantidade de sementes com e sem competição em uma dada população. Mantendo-se as taxas de sobrevivência de cada tratamento constantes (via matriz de transição), a quantidade de ovos foi iniciada com 475 e 25 ovos para os tratamentos sem e com competição, respectivamente (total = 500 ovos). Após a obtenção do número de indivíduos em cada estágio, fez-se o somatório, obtendo-se o número total de indivíduos de cada estágio na população. Novas estimativas do número de indivíduos por estágio foi realizada com 450 e 50 ovos para as sementes sem e com competição, respectivamente (total = 500 ovos), e assim sucessivamente, de forma que a quantidade de sementes sem competição diminuísse a taxas constantes de 5%, e a quantidade de sementes com competição aumentasse nesta mesma taxa. O mesmo foi feito os casos de apenas existirem sementes com ou sem competição na população. Conseqüentemente, foi possível calcular a taxa de crescimento populacional e o respectivo intervalo de confiança, a partir dos vários cenários descritos acima.

Através dos resultados das simulações descritas acima, novas simulações com variações estocásticas foram realizadas, fazendo com que os valores de R variassem entre os valores máximos e mínimos obtidos dos dados experimentais. Para tanto, foi realizada a geração de valores aleatórios, organizados na forma de matriz, em que cada novo valor de R foi gerado a cada geração (Roff, 2010). Primeiramente as simulações foram realizadas considerando uma única população, elaborando-se gráficos de distribuição de frequência do tamanho populacional, do tempo de persistência populacional (em gerações) e do número de populações não extintas. Após isso, as simulações foram realizadas com 0%, 5% e 10% de migração. No caso da inclusão da migração, foi estimada a proporção de patches ocupados quando o número

de patches variou de 10 a 200. Todas as simulações foram realizadas com o máximo de 100 gerações, com N inicial de 200 indivíduos, 10000 repetições e com probabilidade de sobrevivência durante a migração de 95%. Além disso, os migrantes se distribuem em números iguais entre os patches e a reprodução ocorre após a migração. A seguinte equação recursiva representa o tamanho populacional no patch i -ésimo patch na geração $t+1$ (n = número de patches):

$$N_{t+1,i} = \lambda_{t,i} \left[N_{t,i}(1 - P_{mig}) + \frac{P_{sobr}P_{mig} \sum_{j=1}^n N_{t,j}}{n} \right]$$

Todas as análises foram feitas utilizando-se o Sistema *R* para Windows (R Development Core Team, versão 3.4.1). As simulações foram realizadas utilizando-se protocolos e scripts já existentes para dinâmicas com estrutura populacional (Stevens, 2009; Roff, 2010) e com migração (Roff, 2010).

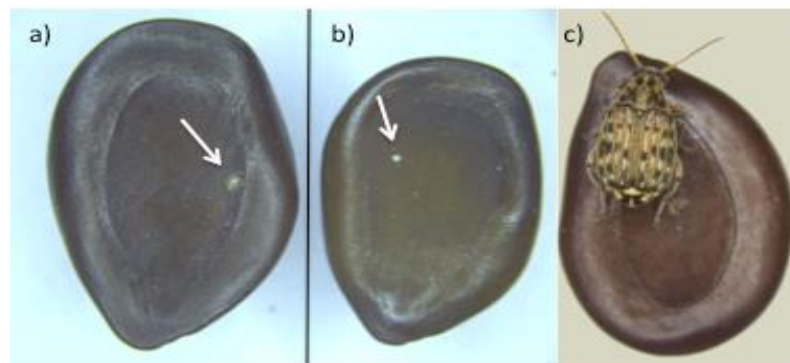


Fig. 1. Sementes de *L. leucocephala* contendo ovo de *A. macrophthalmus* recém depositado (a), orifício de penetração da larva (b) e fêmea adulta (c).

3. RESULTADOS

3.1 Determinação dos instares larvais

A largura da cápsula cefálica de *A. macrophthalmus* variou entre 0,074 e 0,534 e os resultados obtidos pelo programa *Hcap* originaram curvas multimodais, contendo quatro picos em todas as réplicas, o que confirma a existência de quatro instares nesta espécie (Fig. 2).

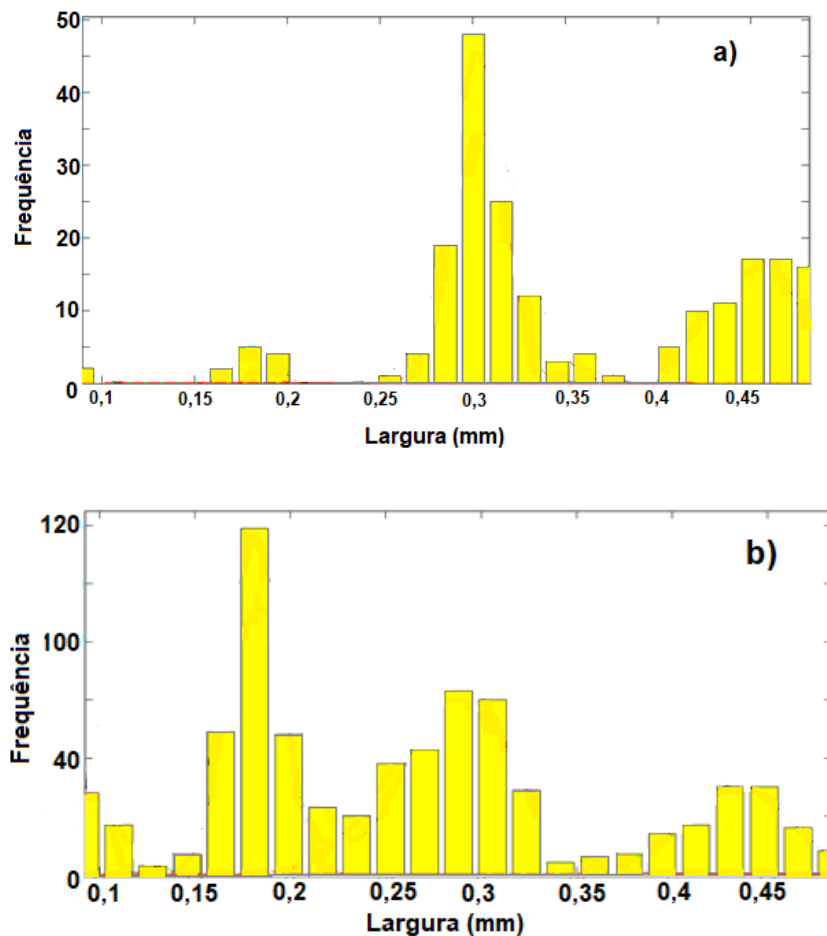


Fig. 2. Distribuição da largura da cápsula cefálica dos estágios larvais de *A. macrophthalmus*. Os gráficos acima representam a distribuição dos estágios em duas réplicas, uma do tratamento sem competição (a), a outra do tratamento com competição (b).

O número de indivíduos encontrados em cada estágio está representado na Tabela 1. A distribuição larval entre os instares gerado pelo *Hcap*, obteve uma probabilidade de erro associada a esta frequência de menos de 0,005% em todos os estágios de todas as réplicas, segundo o mesmo programa.

Tabela 1. Quantidade de indivíduos em cada estágio.

Tratamento	Repetições	Ovo	1°In	2°In	3°In	4°In	Pupa	Adulto	Adulto*
Sem competição	1.1	219	1	12	111	82	10	25	20
	1.2	281	8	10	158	86	20	25	21
	1.3	305	9	14	179	85	12	22	17
Com competição	2.1	744	48	235	275	121	21	28	20
	2.2	736	46	198	288	114	12	35	33
	2.3	738	42	198	277	97	9	41	34

*Adultos que sobreviveram após a reprodução; In = instar.

As comparações feitas com a largura da cápsula cefálica entre os tratamentos mostraram que houve diferença apenas para o terceiro instar, com as larvas na ausência de competição sendo maiores do que as que sofreram competição (Tabela 2).

Tabela 2. Resultados dos modelos lineares de efeito misto, comparando o tamanho das cápsulas cefálicas das larvas de *Acanthoscelides macrophthalmus* entre os tratamentos (com e sem competição), considerando cada instar.

Instar	Média (\pm DP)*					
	SC	CC	EP	Gl	t	P
1	0,099 (\pm 0,002)	0,102 (\pm 0,001)	0,002	3	-0,859	0,454
2	0,186 (\pm 0,012)	0,187 (\pm 0,005)	0,007	4	-0,065	0,951
3	0,306 (\pm 0,006)	0,289 (\pm 0,004)	0,004	4	4,205	0,014
4	0,443 (\pm 0,005)	0,437 (\pm 0,004)	0,004	4	1,975	0,120

*As médias foram calculadas primeiramente para cada recipiente e, em seguida, para cada tratamento; SC = Sem Competição, CC = Com Competição.

Os recipientes plásticos foram considerados como efeito randômico, e os tratamentos como efeito fixo.

3.2 Matriz de transição e distribuição estável dos estágios

Analisando as probabilidades de transição obtidas pela matriz de Leslie, de indivíduos passaram de um estágio para outro, observamos que a transição do 1° instar para o 2° instar sempre apresentou os maiores valores, exceto para uma das repetições, na qual o maior valor foi observado na transição do estágio pupal para o adulto (Tabela 3).

Tabela 3. Resultado da matriz de Leslie das populações de *A. macrophthalmus* entre os tratamentos sem competição e com competição.

Tratamento	Repetição	Ovo/	1°In/	2°In/	3°In/	4°In/	Pupa/	Adulto/	Fecundidade
		1°In	2°In	3°In	4°In	Pupa	Adulto	Adulto	
Sem competição	1	0,54	0,99	0,95	0,55	0,40	0,81	0,44	8,06
	2	0,54	0,97	0,96	0,49	0,43	0,69	0,45	7,2
	3	0,52	0,97	0,95	0,43	0,37	0,76	0,43	7,8
Com competição	1	0,50	0,93	0,66	0,40	0,36	0,69	0,41	3,5
	2	0,49	0,75	0,70	0,40	0,41	0,85	0,48	5,25
	3	0,48	0,93	0,69	0,39	0,46	0,89	0,45	6,56

In = instar.

A distribuição estável dos estágios (DEE) demonstrou valores similares em todas as réplicas, sendo os estágios de ovo e pupa os que apresentaram os maiores e menores valores, respectivamente (Tabela 4). Ao multiplicar as matrizes continuamente, foi estimada a distribuição estável dos estágios ao longo das gerações. Observando a DEE durante 20 gerações em cada repetição, constatou-se que as populações na ausência de competição apresentaram crescimento populacional constante entre os estágios, com exceção de uma das repetições (Fig. 3); já para as populações experimentais na presença de competição, todas as réplicas tenderam à extinção (Fig. 4).

Tabela 4. Distribuição estável dos estágios entre os tratamentos sem competição e com competição de *A. macrophthalmus*.

Tratamento	Repetição	Ovo	1°In	2°In	3°In	4°In	Pupa	Adulto
Sem competição	1	0,339	0,177	0,169	0,155	0,082	0,031	0,043
	2	0,325	0,175	0,171	0,165	0,081	0,035	0,045
	3	0,328	0,176	0,175	0,172	0,076	0,029	0,041
Com competição	1	0,281	0,173	0,199	0,163	0,082	0,036	0,064
	2	0,334	0,182	0,187	0,145	0,064	0,029	0,058
	3	0,359	0,185	0,183	0,135	0,056	0,028	0,051

In = instar.

3.3 Sensibilidade e elasticidade

As análises de sensibilidade indicaram que as taxas mais importantes para a determinação da taxa de crescimento ocorreram da transição do quarto instar para pupa no tratamento sem competição (Tabela 5). No caso do tratamento com competição, as taxas mais importantes ocorreram na transição do terceiro para o quarto instar, com exceção de uma das réplicas, na qual a taxa mais importante ocorreu na passagem do quarto instar para pupa (Tabela 5). Os menores valores de sensibilidade foram observados na transição do primeiro para o segundo instar em todas as réplicas (Tabela 5). Em relação a elasticidade foi observado, os resultados indicam que mudanças proporcionais em qualquer um dos elementos de transição, resultariam, provavelmente, na mesma alteração na taxa de crescimento (Stevens, 2009). Isso ocorre porque todos os valores de elasticidade foram similares (Tabela 6).

Tabela 5. Resultados das análises de sensibilidade das populações de *A. macrophthalmus* nos tratamentos sem e com competição. Em destaque as transições com maiores sensibilidades.

Tratamento	Repetição	Ovo/	1°In/	2°In/	3°In/	4°In/	Pupa/	Adulto/	Fecund
		1°In	2°In	3°In	4°In	Pupa	Adulto	Adulto	
Sem competição	1	0,247	0,134	0,140	0,243	0,334	0,164	0,225	0,016
	2	0,236	0,130	0,132	0,260	0,293	0,183	0,234	0,017
	3	0,238	0,128	0,130	0,290	0,334	0,163	0,231	0,016
Com competição	1	0,201	0,107	0,152	0,247	0,278	0,145	0,254	0,028
	2	0,225	0,119	0,158	0,278	0,271	0,131	0,262	0,021
	3	0,244	0,127	0,170	0,302	0,253	0,133	0,243	0,018

In = instar; Fecund = fecundidade.

Tabela 6. Resultados das análises de elasticidade das populações de *A. macrophthalmus* nos tratamentos sem e com competição.

Tratamento	Repetição	Ovo/	1°In/	2°In/	3°In/	4°In/	Pupa/	Adulto/	Fecund
		1°In	2°In	3°In	4°In	Pupa	Adulto	Adulto	
Sem competição	1	0,129	0,129	0,129	0,129	0,129	0,129	0,096	0,129
	2	0,127	0,127	0,127	0,127	0,127	0,127	0,107	0,127
	3	0,128	0,128	0,128	0,128	0,128	0,128	0,103	0,128
Com competição	1	0,124	0,124	0,124	0,124	0,124	0,124	0,130	0,124
	2	0,122	0,122	0,122	0,122	0,122	0,122	0,139	0,122
	3	0,126	0,126	0,126	0,126	0,126	0,126	0,116	0,126

In = instar; Fecund = fecundidade.

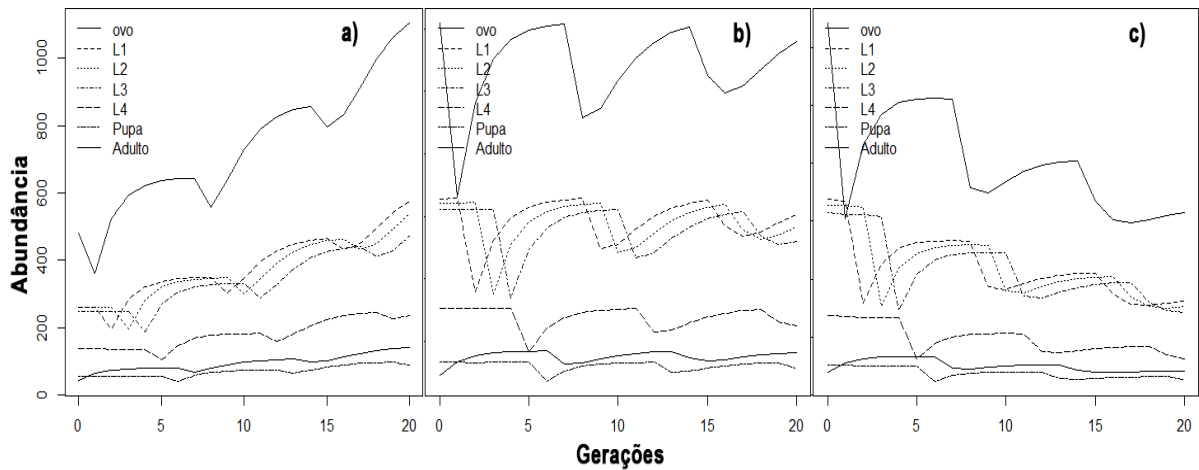


Fig. 3. Dinâmica populacional de *A. macrophthalmus* no tratamento sem competição, considerando cada réplica (a, b, c), ao longo de 20 gerações.

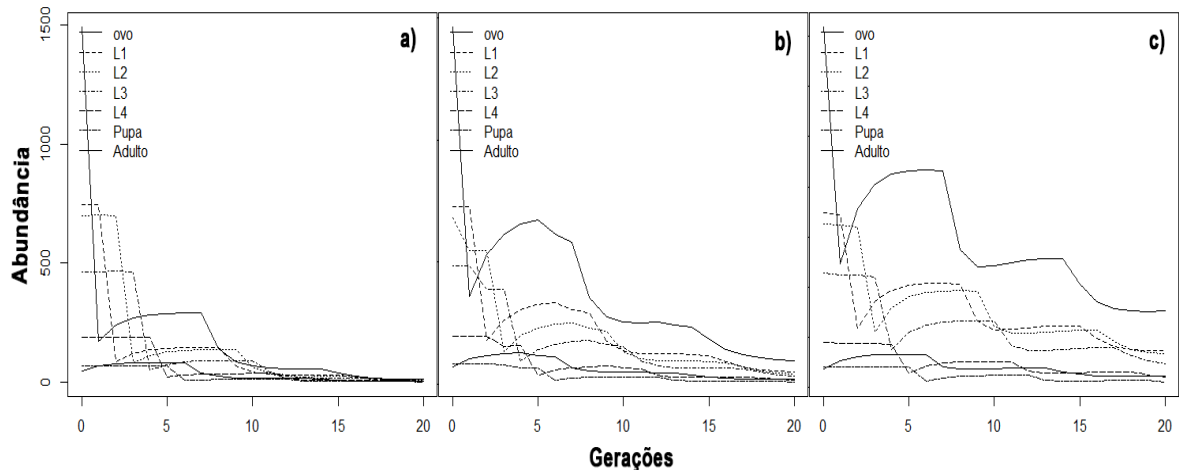


Fig. 4. Dinâmica populacional de *A. macrophthalmus* no tratamento com competição, considerando cada réplica (a, b, c), ao longo de 20 gerações.

3.4 Crescimento e persistência populacional

A taxa finita de crescimento populacional encontrada para a primeira réplica (a ordenação das réplicas ocorreu de forma arbitrária), no tratamento sem competição, foi de 1,04 (Fig. 5a). Este resultado mostra que a população está em crescimento ($\lambda > 1,0$), porém, este resultado só se refere a uma amostra da população. Após a realização da reamostragem via *bootstrap*, o intervalo de confiança entre 0,9118 e 1,147 foi obtido, mostrando assim que esta população provavelmente está crescendo (Fig. 5b).

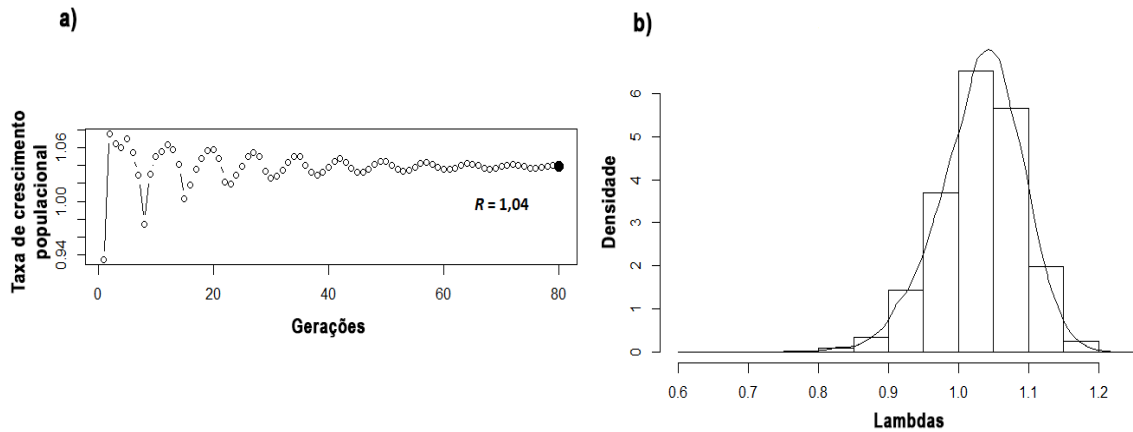


Fig. 5. Taxa de crescimento populacional da primeira repetição, calculada ao longo de 80 gerações (a), e a distribuição de frequência após reamostragem com 10000 repetições (lambdas = taxas de crescimento) (b).

A taxa finita de crescimento populacional encontrada para a segunda réplica, no tratamento sem competição, foi exatamente igual 1,00 (Fig. 6a) com intervalo de confiança variando de 0,8907 a 1,091, indicando que esta população provavelmente se estabilizará num ponto de equilíbrio (Fig. 6b).

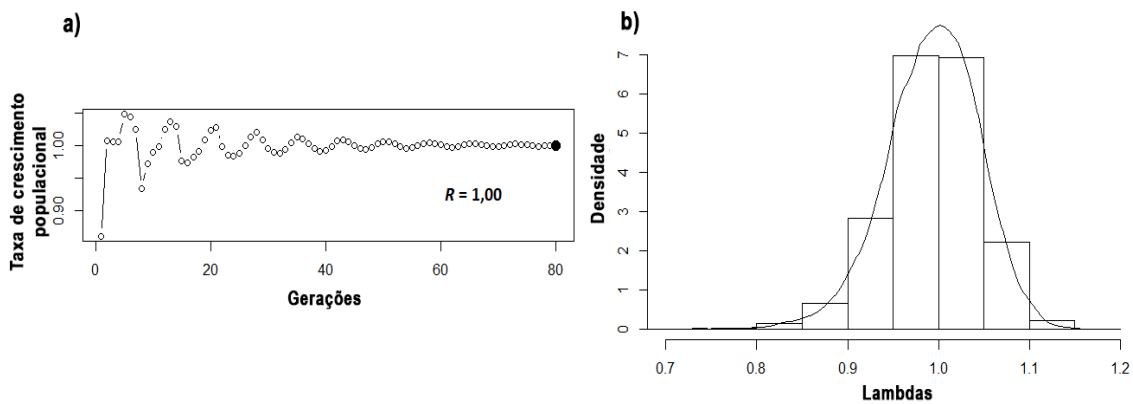


Fig.6. Taxa de crescimento populacional da segunda repetição, calculada ao longo de 80 gerações (a) e a distribuição de frequência após reamostragem com 10000 repetições (lambdas = taxas de crescimento) (b).

No caso da terceira réplica no tratamento sem competição, obteve-se uma taxa de crescimento populacional de 0,977 (Fig. 7a), representando um decréscimo na população ($\lambda < 1,0$). No entanto, apesar do valor estar abaixo de 1,0, quando o intervalo de confiança foi gerado, valores entre 0,858 e 1,082 foram obtidos, indicando que, embora em menor proporção, a população cresceu em algumas das simulações (Fig. 7b).

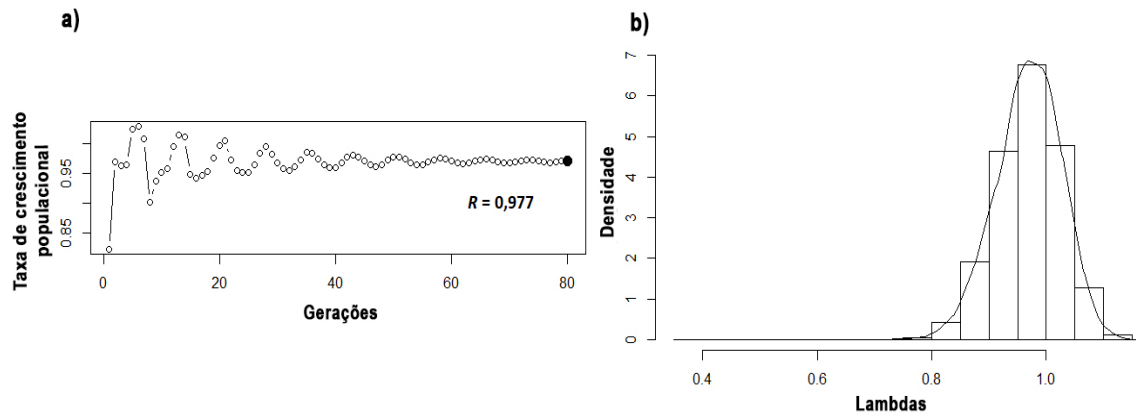


Fig. 7. Taxa de crescimento populacional da terceira repetição, calculada ao longo de 80 gerações (a) e a distribuição de frequência após reamostragem com 10000 repetições (lambdas = taxas de crescimento) (b).

No caso do tratamento com competição, na primeira réplica (como acima, a ordenação das réplicas ocorreu de forma arbitrária) obteve-se uma taxa de crescimento populacional de 0,812 (Fig. 8a), o que indica que a população está decrescendo ($\lambda < 0$). Neste caso, gerou-se o intervalo de confiança com valores entre 0,696 e 0,899, mostrando, de fato, que a população está em decréscimo, até atingir a extinção (Fig. 8b).

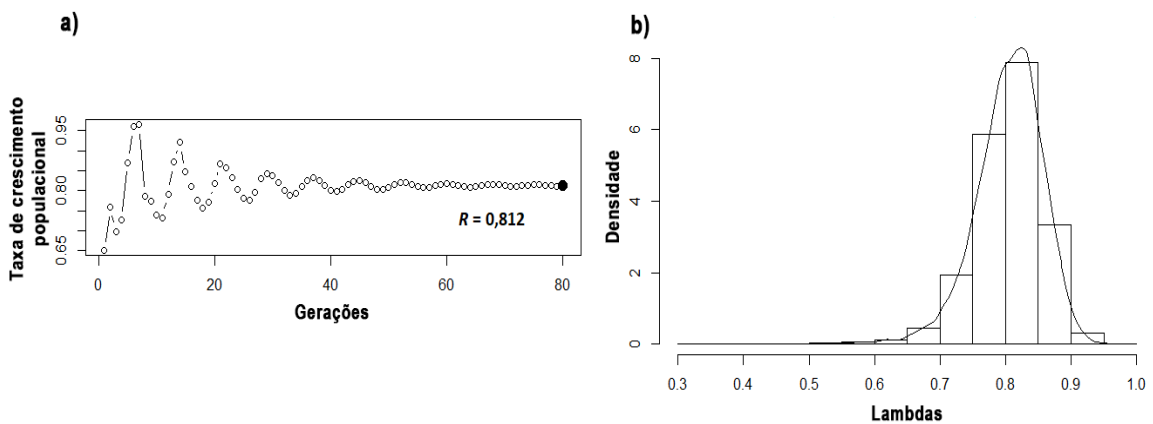


Fig. 8. Taxa de crescimento populacional da primeira repetição, calculada ao longo de 80 gerações (a) e a distribuição de frequência após reamostragem com 10000 repetições (lambdas = taxas de crescimento) (b).

A taxa de crescimento populacional encontrada para a segunda réplica, no tratamento com competição, foi de 0,911 (Fig. 9a), porém, o intervalo de confiança ficou entre 0,765 a 1,01, indicando que em algumas poucas simulações a população apresentou crescimento (Fig. 9b).

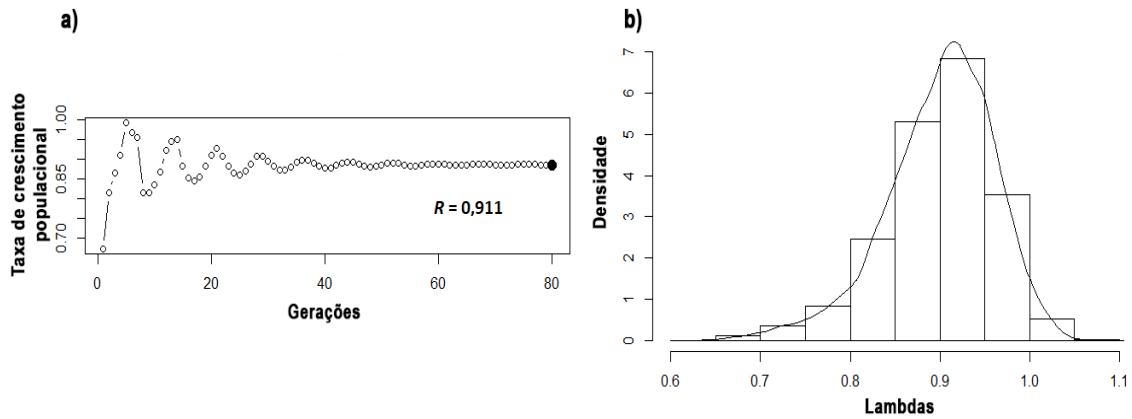


Fig. 9. Taxa de crescimento populacional na segunda réplica no tratamento com competição, calculada ao longo de 80 gerações (a) e a distribuição de frequência após reamostragem com 10000 repetições (lambdas = taxas de crescimento) (b).

Da última réplica do tratamento com competição, obteve-se uma taxa finita de crescimento populacional de 0,942 (Fig. 10a), com intervalo de confiança entre 0,798 e 1,043. Portanto, semelhante a réplica anterior, apesar da taxa de crescimento ter sido menor que um ($\lambda < 1$), algumas trajetórias mostraram crescimento populacional (Fig. 10b).

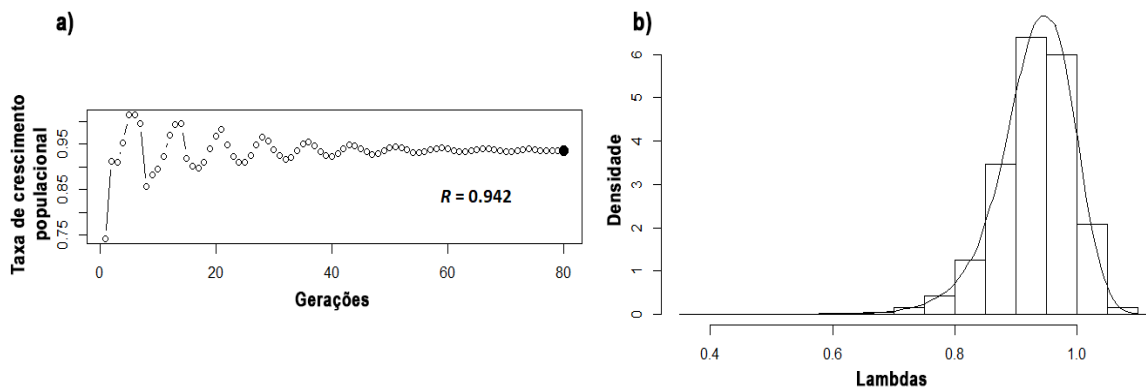


Fig.10. Taxa de crescimento populacional na terceira réplica do tratamento com competição, calculada ao longo de 80 gerações (a) e a distribuição de frequência após reamostragem com 10000 repetições (lambdas = taxas de crescimento) (b).

A média da taxa de crescimento populacional dos tratamentos sem e com competição foram, respectivamente, 1,006 e 0,8889. Além disso, todas as taxas de crescimento no tratamento com competição foram menores que 1,0. Estes resultados mostram que na presença de competição as populações tendem à extinção, ocorrendo o contrário na ausência de competição larval. Quando as simulações foram realizadas variando-se a proporção de sementes com duas ou mais larvas na população, constatou-se uma queda gradual na taxa de

crescimento com o aumento da competição, o que sugere que de fato a competição reduz a taxa de crescimento (Fig. 11). No entanto, a maioria dos respectivos intervalos de confiança estimados para cada taxa de crescimento não diferiram de 1,0, com exceção dos casos em que as populações continham 60%, 65%, 75% e 100% de competição (sementes com duas ou mais larvas) (Fig. 11).

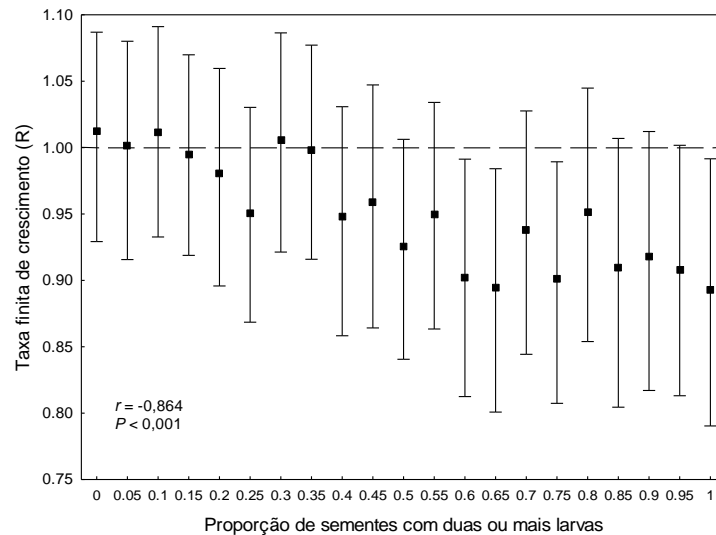


Fig. 11. Resultados da variação da taxa de crescimento em função da proporção de sementes com duas ou mais larvas na população. As linhas transversais indicam os respectivos intervalos de confiança.

Foi observado que a grande maioria das populações apresentou um elevado nível de persistência, uma vez que das 10000 populações simuladas, aproximadamente 9000 chegaram ao final das 100 gerações. O tamanho populacional das populações que chegaram a 100ª geração, variou de zero a quatro indivíduos, concentrando-se principalmente entre um e dois (Fig. 12).

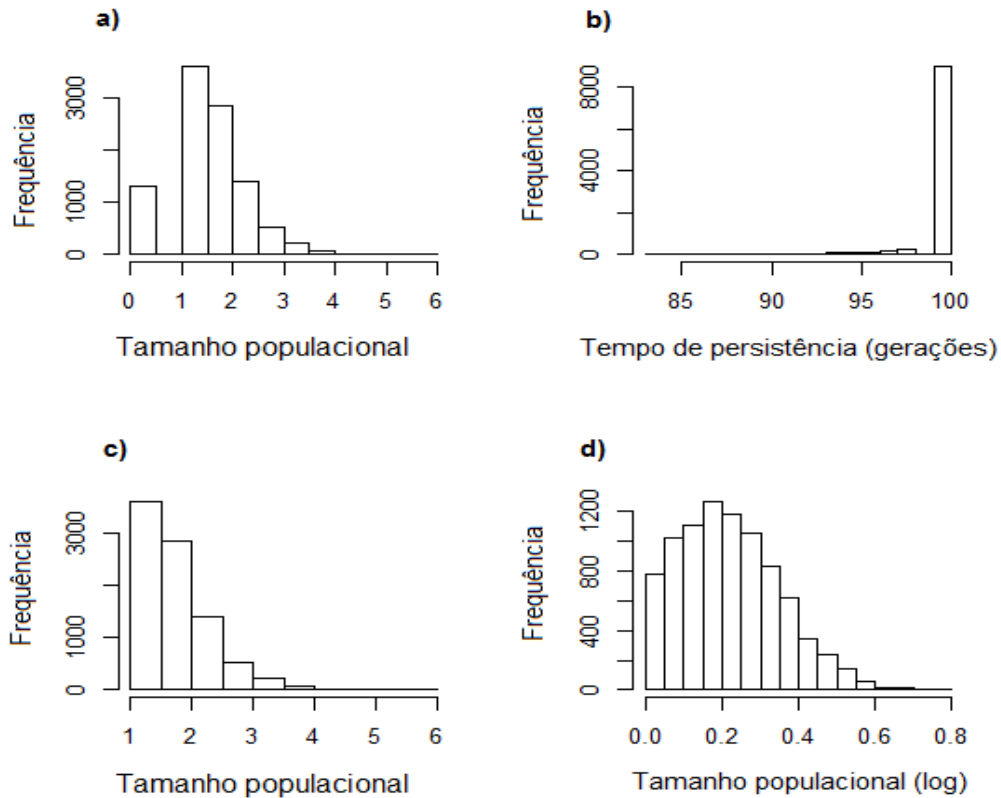


Fig. 12. Histogramas apresentando o tamanho e a persistência populacional de *A. macrophthalmus*. (a) Tamanho populacional das 10000 populações de *A. macrophthalmus* ao final de 100 gerações; (b) persistência populacional de *A. macrophthalmus* ao final de 100 gerações; (c) tamanho populacional das populações não extintas de *A. macrophthalmus* ao final de 100 gerações; (d) o mesmo apresentado em (c), mas em escala logarítmica.

As simulações com inclusão de populações distribuídas em patches, revelaram que as populações de *A. macrophthalmus* apresentaram alta persistência na ausência de migração e quando acrescentou-se 5% de migração, sendo que a maior persistência foi obtida neste último caso, com praticamente 100% dos patches ocupados independentemente do número de patches (Fig. 13). Já quando a taxa de migração foi aumentada para 10%, a proporção de patches ocupados caiu com o aumento no número de patches, reduzindo a persistência de *A. macrophthalmus* (Fig. 13).

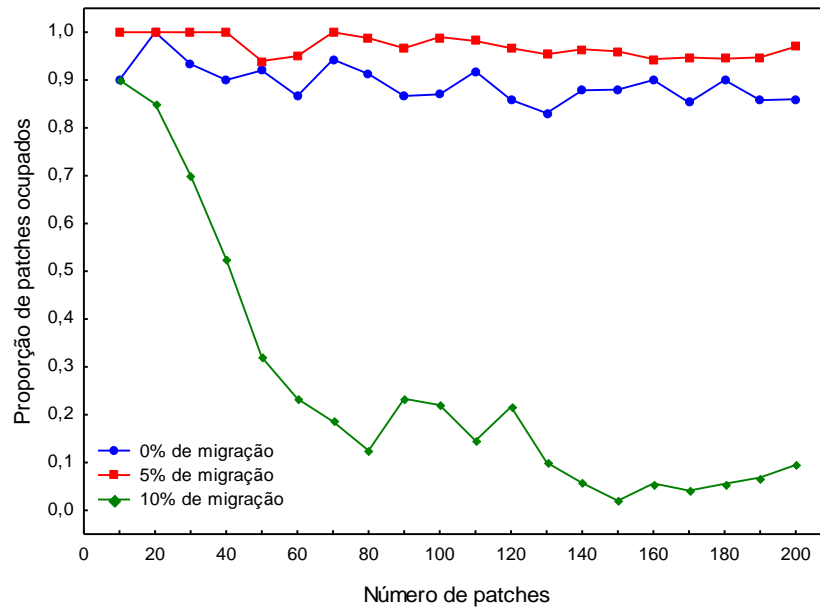


Fig. 13. Proporção de patches ocupados em função do número de patches, em simulações sem migração (0%) e com 5% e 10% de migração de *A. macrophthalmus*.

4. DISCUSSÃO

No presente estudo, constatou-se que a competição larval afetou alguns parâmetros demográficos de *A. macrophthalmus*, como a taxa de crescimento populacional e a sensibilidade, além de ter reduzido o tamanho das larvas de terceiro instar. Apesar de a taxa de crescimento populacional ter diminuído nos grupos submetidos a competição (através de experimentação e simulação), isso não impediu que as populações apresentassem alta persistência populacional durante muitas gerações. E a dispersão contribuiu pouco para a persistência em termos metapopulacionais, uma vez que, com mais de 5% de migração, não houve aumento na persistência das populações.

Sabe-se que a competição pode interferir no tamanho corporal (Vamosi, 2005), na taxa de crescimento, na fecundidade e em outros parâmetros ligados a aptidão do indivíduo (Peckarsky & Cowan, 1991; Schade & Vamosi, 2012). Porém, neste estudo, com exceção das larvas do terceiro instar, não foram observadas diferenças significativas entre as cápsulas cefálicas das larvas pertencentes ao grupo sem e com competição. Na literatura são poucos os estudos que investigam o efeito da competição sobre o tamanho corporal das larvas, existindo um maior foco de como a competição sofrida durante a fase larval reflete no tamanho corporal e na fecundidade e sobrevivência dos adultos, (Peckarsky & Cowan, 1991; Ribeiro-Costa & Almeida, 2012), existindo, inclusive, trabalhos feitos com outras espécies de bruquíneos

(Vamosi, 2005; Schade & Vamosi, 2012). No entanto, é possível que a diferença observada no terceiro instar, com larvas maiores na ausência de competição, ocorreu por se tratar do estágio onde existe maior disputa por recursos, uma vez que as larvas já estão maiores e consumiram boa parte das sementes (Ernst, 1992). Observando as taxas de sobrevivência entre os estágios, verifica-se que as médias para os indivíduos que passaram do terceiro para o quarto instar são de 0,49 e 0,40 para os tratamentos sem e com competição, respectivamente (Tabela 3). Assim, foi possível observar uma menor sobrevivência das larvas nesta transição de estágios, sugerindo um efeito competitivo importante.

Analisando os valores das taxas de crescimento populacional obtidos de cada tratamento, fica nítido que as amostras provenientes do tratamento com competição tiveram valores inferiores comparando-se com o tratamento sem competição, apresentando assim tendência maior para a extinção. No tratamento sem competição, as taxas de crescimento populacional foram de 1,04, 1,00 e 0,977 para as respectivas réplicas; assim, por todas estarem próximas de 1,0 (média = 1,006), indica que a população está em crescimento, mas bem próxima do ponto de equilíbrio (e.g., estabilizada) (Abreu, 2008; Baldoni, 2010; Gamba-Trimíño, et al., 2011). Já para o tratamento com competição, as taxas de crescimento populacional foram de 0,812, 0,911 e 0,942 (média = 0,8883), mostrando que existe um efeito negativo da competição sobre esta população. Estes resultados estão de acordo com os encontrados por Hamdi et al. (2017) que constataram que a taxa de crescimento populacional do bruquíneo *Callosobruchus maculatus* era correlacionada com o suprimento alimentar, apresentando uma queda demográfica conforme ocorria limitação do recurso. É importante ressaltar que o modelo utilizado para as estimativas das taxas de crescimento é o modelo geométrico, bem simples em sua estrutura (Stevens 2009; Roff, 2010). No entanto, foi útil para previsões comparativas entre os tratamentos e para a determinação da variação do parâmetro taxa de crescimento, utilizada nas simulações subsequentes.

A sensibilidade e a elasticidade permitem avaliar como o efeito de perturbações sobre os elementos da matriz de projeção afetam a taxa de crescimento populacional (Dauer et al., 2012; Stott, 2016). A diferença dos dois consiste que a sensibilidade quantifica a variação absoluta que as perturbações vão produzir na taxa de crescimento (R), enquanto que a elasticidade corresponde a mudanças proporcionais que cada elemento da matriz (a_{ij}) tem sobre R (de Kroon et al., 2000). Segundo de Kroon et al. (1986), uma pequena mudança que ocorre no elemento a_{ij} que possui sensibilidade alta, irá provocar grandes alterações em R . Neste contexto, a análise de sensibilidade nas populações experimentais de *A. macrophthalmus*, indicaram que para as populações provenientes do tratamento sem competição, a transição do quarto instar para a pupa

foi a fase que mais influenciou o R . É interessante notar que no tratamento com competição foi constatada maior sensibilidade em estágio anterior, para as transições do terceiro para o quarto instar (em duas das três réplicas). Este resultado novamente sugere que a passagem do terceiro para o quarto instar foi onde a competição foi mais intensa, pois afetou de forma mais expressiva as estimativas das taxas de crescimento (Tabela 5).

Porém, a sensibilidade não informa qual elemento a_{ij} irá contribuir mais para R , sendo este fato uma das desvantagens da análise de sensibilidade (Reed et al., 2009). Isso ocorre porque os elementos da matriz estão em escalas diferentes (i.e., transição entre os estágios/permanência na fase adulta/fecundidade), assim é difícil comparar qual dos parâmetros irá contribuir mais para R (de Kroon et al., 1986). Por esta razão foi desenvolvida a análise de elasticidade, que pode ser entendida como sendo uma “sensibilidade proporcional” (Fisch, 1998). A análise de elasticidade de *A. macrophthalmus* apresentou valores muito similares, tanto na presença como na ausência de competição. Isso indica que alterações proporcionais em qualquer elemento a_{ij} resultarão na mesma mudança em R (Stevens, 2009). Diante destas análises conclui-se que apesar dos dois tratamentos apresentarem taxas de crescimento populacional diferentes, existe certa similaridade no que diz respeito ao investimento em crescimento devido aos maiores valores de sensibilidade, existindo um menor investimento em fecundidade, pois foram observados os menores valores de transição.

É de conhecimento geral que a persistência local e regional de uma dada espécie através do tempo, varia entre populações e está diretamente relacionada com a história de vida do organismo (Weinberg, 1985), e que diversos processos ecológicos, como a competição por recursos, são determinantes para a persistência da espécie nesse ambiente (Jones et al., 2009). Em relação aos bruquíneos, estudo feito com *Callosobruchus maculatus* e *C. phaseoli* em interação com o parasitóide *Heterospilus prosopidis*, mostrou que os bruquíneos apresentaram maior persistência populacional conforme compartilhavam menos recurso alimentar e interagiam menos com outra espécie (Tuda, 1996). Esperava-se que as populações de *A. macrophthalmus* apresentassem baixa persistência populacional devido a competição intraespecífica. Porém, apesar de a taxa de crescimento populacional e a distribuição estável dos estágios terem mostrado que a competição afeta a estrutura populacional de *A. macrophthalmus*, bem como o tamanho das larvas de terceiro instar, efeitos expressivos na persistência populacional não foram constatados, já que nas simulações que incluíram ambas as populações, na ausência de migração, mostraram que de 10000 réplicas simuladas, 9000 tiveram a capacidade de chegar até a 100^o geração, embora as densidades populacionais tenham sido baixas no final do período. Além disso, é interessante notar que apesar de a taxa de

crescimento decrescer com o aumento da frequência de competição na população, uma redução significativa ocorreu apenas a partir de 60% de competição, quando os intervalos de confiança diferiram de 1,0 em três ocasiões (Fig. 11). Observações prévias em laboratório, mostram que muito provavelmente esta frequência é elevada, pouco provável de ocorrer em condições naturais (M. N. Rossi, comunicação pessoal).

Quando a migração foi adicionada, supondo que as populações estivessem distribuídas entre diferentes patches, apenas com 5% de migração a persistência foi aumentada, indiferente da quantidade de patches. Aumentando-se a taxa de migração (e.g., 10%), a persistência de *A. macrophthalmus* caiu a medida que o número de patches aumentou, observada pelo decréscimo de patches ocupados. Alguns estudos mostram que existe uma relação entre migração, persistência populacional e o grau de sincronia na flutuação ambiental (correlação), de forma que a migração só vai reduzir a probabilidade de extinção quando os patches envolvidos apresentarem grau de similaridade ambiental distintos entre si (Akgakaya & Baur, 1996; Zion et al., 2011). Este fenômeno seria possível porque caso as populações respondam às variações ambientais de forma similar, a chance das populações diminuírem simultaneamente aumenta, no que diz respeito ao número de indivíduos, reduzindo a probabilidade de colonizarem um novo patch (Akgakaya & Baur, 1996). No entanto, se as populações não estão em sincronia (não correlacionadas), quando uma das populações diminuir de tamanho ou se extinguir, indivíduos provenientes de outros patches poderão recolonizá-la, funcionando como um efeito resgate (Hanski, 1999; Zion et al., 2011). Por exemplo, Dey & Joshi (2006) demonstraram que ao se acrescentar 10% e 30% de migração sobre populações experimentais de *Drosophila melanogaster*, a dispersão só se tornou eficiente até não existir correlação entre as populações envolvidas. No caso de bruquíneos, Bonsall et al. (2002) demonstraram que a persistência de *Callosobruchus chinensis* variou dependendo de processos demográficos intrapatch, bem como de características do patch, como área, isolamento e qualidade. Já com *C. maculatus*, Strevens & Bonsall (2011) mostraram a importância da dependência de densidade para a dispersão. Considerando que no presente estudo as simulações foram feitas considerando patches homogêneos, é possível que a alta sincronia entre as populações locais provocou baixa persistência quando a taxa de migração aumentou para 10%. Porém, como 5% de migração foi o melhor cenário para a persistência, é possível que uma estrutura metapopulacional seja importante para a manutenção das populações de *A. macrophthalmus*, uma vez que a teoria de metapopulações prediz que as populações locais são conectadas por migração de indivíduos, e que esta dispersão deve ser limitada (Hanski & Gilpin, 1997; Hanski, 1999).

Neste estudo, constatou-se que o tamanho da cápsula cefálica nas larvas de terceiro instar foram menores na presença de competição e os maiores valores de sensibilidade ocorreram do terceiro para o quarto instar, sugerindo que a competição é mais relevante nesta transição. No entanto, a competição seria mais relevante apenas se ocorresse com elevada frequência em populações naturais de *A. macrophthalmus*. Apesar de a persistência ter sido maior com 5% de migração, esta também foi alta na ausência de migração. Estudos futuros que investigam o quão frequente a competição ocorre em condições naturais, bem como o quanto a migração é importante para a persistência destas populações, serão importantes para um melhor entendimento da ecologia populacional destes organismos.

5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abreu, R. C. R. 2008. Dinâmica de populações da espécie exótica invasora *Artocarpus heterophyllus* L. (Moraceae) no Parque Nacional da Tijuca – Rio de Janeiro. Dissertação (Mestrado em Botânica) – Escola Nacional de Botânica, Rio de Janeiro. 91p.
- Akçakaya, H. R.; Baur, B. 1996. Effects of population subdivision and catastrophes on the persistence of a land snail metapopulation. *Oecologia*, 105: 475–483.
- Amarasekare, P.; Nisbet, R. M. 2001. Spatial heterogeneity, source-sink dynamics, and local coexistence of competing species. *American Naturalist*, 158: 572–584.
- Amarillo-Suárez, A. R.; Fox, C. W. 2006. Population differences in host use by a seed-beetle: local adaptation, phenotypic plasticity and maternal effects. *Oecologia*, 150: 247–258.
- Amarillo-Suárez, A. R.; Stillwell, R. C.; Fox, C. W. 2011. Natural selection on body size is mediated by multiple interacting factors: a comparison of beetle populations varying naturally and experimentally in body size. *Ecology and Evolution*, 1: 1–14.
- Atkinson, D. 1994. Temperature and organism size: a biological law for ectotherms? *Advances in Ecological Research*, 25: 1–58.
- Baldoni, R. N. 2010. *Dinâmica de populações de Tapirira guianensis* Aubl. (Anacardiaceae), em áreas de restinga e cerrado do estado de São Paulo. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Recursos Naturais) – Universidade Federal de São Carlos, São Carlos. 97 p.
- Benton, T. G.; Ranta, E.; Kaitala, V.; Beckerman, A. P. 2001. Maternal effects and the stability of population dynamics in noisy environments. *Journal of Animal Ecology*, 70: 590–599.
- Bonsall, M. B.; French, D. R.; Hassell, M. P. 2002. Metapopulation structures affect persistence of predator-prey interactions. *Journal of Animal Ecology*, 71: 1075–1084.

- Cameron, T. C.; O'Sullivan, D.; Reynolds, A.; Piertney, S. B.; Benton, T. G. 2013. Eco-evolutionary dynamics in response to selection on life-history. *Ecology Letters*, 16: 754–763.
- Clobert, J.; Ims, R. A.; Rousset, F. 2004. Causes, mechanisms and consequences of dispersal. *In: Hanski, I.; Gaggiotti, O. E. Ecology, Genetics and Evolution of Metapopulations.* Elsevier Academic Press, San Diego, p. 307–336.
- Costa, J. N. M.; Durigan, G. 2010. *Leucaena leucocephala* (Lam.) de Wit (Fabaceae): invasora ou ruderal? *Revista Árvore*, 34: 825–833.
- Coulson, T.; Tuljapurkar, S. 2008. The dynamics of a quantitative trait in an age-structured population living in a variable environment. *American Naturalist*, 172: 599–612.
- Crawley, M. J. 2007. *The R book*. John Wiley & Sons, Chichester, UK.
- Dauer, J. T.; McEvoy, P. B.; Sickle, J. V. 2012. Controlling a plant invader by targeted disruption of its life cycle. *Journal of Applied Ecology*, 49: 322–330.
- de Kroon, H.; Groenendaal, J. van; Caswell, H. 1986. Elasticity: The Relative Contribution of Demographic Parameters to Population Growth Rate. *Ecological Society of America*, 67: 1427–1421.
- de Kroon, H.; Groenendaal, J. van; Ehrlén, J. 2000. Elasticities: A review of methods and model limitations. *Ecology*, 81: 607–618.
- Dey, S.; Joshi, A. 2006. Stability via asynchrony in drosophila metapopulations with low migration rates. *Science*, 312: 434–436.
- Eckrich C. A.; Flahery, E. A.; David, M. B. 2018. Functional and numerical responses of shrews to competition vary with mouse density. *Plos one*, 13: 1–21.
- Effowe, T. Q.; Amevo, K.; Nuto, Y.; Mondedji, D.; Glitho, I. A. 2010. Reproductive capacities and development of a seed bruchid beetle, *Acanthoscelides macrophthalmus*,

- a potential host for the mass rearing of the parasitoid, *Dinarmus basalis*. *Journal of Insect Science*, 10: 1–14.
- Ernst, W. H. O. 1992. Nutritional aspects in the development of *Bruchidius sahlbergi* (Coleoptera: Bruchidae) in seeds of *Acacia erioloba*. *Journal of Insect Physiology*, 38: 831–8.
- Fisch, S. T. V. *Dinâmica de Euterpe edulis Mart. Na floresta ombrófila densa atlântica em Pindamonhangaba – SP*. 1998. Tese (Doutorado em Ecologia) – Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo. 147 p.
- Fox, C. W.; Mousseau, T. A. 1996. Larval host plant affects fitness consequences of egg size variation on the seed beetle *Stator limbatus*. *Oecologia*, 107: 541–548.
- Fujiwara, M.; Lopez, J.D. 2017. Constructing stage-structured matrix population models from life tables: comparison of methods. *Peer J*, 5: 1–27.
- Gaillard, J. M.; Bianchet, M. F.; Yoccoz, N.G. 1998. Population dynamics of large herbivores: variable recruitment with constant adult survival. *Tree*, 13: 58–63.
- Gamba-Trimiño, C.; Bernal, R.; Bittner, J. 2011. Demography of the clonal palm *Prestoea acuminata* in the Colombian Andes: sustainable household extraction of palm hearts. *Tropical Conservation Science*, 4: 386–404.
- Gotelli, N. J. 2001. *A primer of ecology*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, MA.
- Hamdi, S. H.; Abidi, S.; Sfayhi, D.; Dhraief, M. Z.; Amri, M.; Boishin, E.; Chebheb., M. H.; Larbi, K. M.; Jemaa, J. M. B. 2017. Nutritional alterations and damages to stored chickpea in relation with the Pest status of *Callosobruchus maculatus* (Chrysomelidae). *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 20: 1067–1076.
- Hanski, I.; Gilpin, M. E. 1997. *Metapopulation Dynamics: ecology, genetics and evolution*. Academic Press, LDN.

- Hanski, I. 1998. Metapopulation dynamic. *Nature*, 396: 41–49.
- Hanski, I. 1999. *Metapopulation ecology*. Oxford University Press, Oxford.
- Jones, T. S.; Godfray, H. C. J.; Veen, F. J. F. 2009. Resource competition and shared natural enemies in experimental insect communities. *Oecologia*, 159: 627–635.
- Laiolo, P.; Illera, J. C.; Obeso, J. R. 2013. Local climate determines intra- and interspecific variation in sexual size dimorphism in mountain grasshopper communities. *Journal of Evolutionary Biology*, 26: 2171–2183
- Leslie, P. H. 1945. On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika*, 33: 183–212.
- Liu, R.; Rost, G.; Gourley, S. A. 2016. Age-dependent intra-specific competition in pre-adult life stages and its effects on adult population dynamics. *European Journal of Applied Mathematics*, 27: 131–156.
- Logan, J. A.; Bentz, B. J.; Vandygriff, J. C.; Turner, D. L. 1998. General program for determining instar distribution from head capsule width: example analysis of mountain pine beetle (Coleoptera: Scolytidae) data. *Environmental Entomology*, 27: 555–563.
- Lowe, S.; Browne M.; Boudjelas, S.; de Pooter M. 2000. *100 of the World's worst invasive alien species: a selection from the global invasive species database*. Invasive Species Specialist Group, a specialist group of the Species Survival Commission of the World Conservation Union. 12 p.
- Martinez, G. A.; Castelo, M. K.; Crespo, J. E. 2017. Behavioural plasticity induced by intraspecific competition in host orientation in a parasitoid. *Ecological Entomology*, 42: 484–491.
- McPeck, M. A.; Holt, R. D. 1992. The evolution of dispersal in spatially and temporally varying environments. *American Naturalist*, 140: 1010–1027.

- Melo–Silva, C.; Peres, M. P.; Neto, J. N. M.; Gonsalves, B. B.; Leal, I. A. B. 2014. Reproductive biology of *L. leucocephala* (Lam.) R. de Wit (Fabaceae: Mimosoideae): success of an invasive species. *Neotropical Biology and Conservation*, 9: 91–97
- Nielsen, R.; Williamson, S.; Kim, Y.; Hubisz, M. J.; Clark, A. G.; Bustamante, C. 2005. Genomic scans for selective sweeps using SNP data. *Genome Research*, 15: 1566–1575.
- Pecharsky, B. I.; Cowan, C. A. 1991. Consequences of larval intraspecific competition to stonefly growth and fecundity. *Oecologia*, 88: 277–288.
- Raghu, S.; Wiltshire, C.; Dhileepan, K. 2005. Intensity of pre-dispersal seed predation in the invasive legume *Leucaena leucocephala* is limited by the duration of pod retention. *Austral Ecology*, 30: 310–318.
- Reed, J. M.; Fefferman, N.; Averill-Murray, R. C. 2009. Vital rate sensitivity analysis as a tool for assessing management actions for the desert tortoise. *Biological Conservation*, 142: 2710–2717.
- Ribeiro–Costa, C. S.; Almeida, L. M. 2012, Seed-Chewing beetles (Coleoptera: Chrysomelidae, Bruchinae). In: Panizi, A. R.; Parra, J. R. Insect bioecology and nutrition for integrated pest management. CRC Press, Florida, p. 325–352.
- Rodrigues, J. F. M.; Oliveira, S. P. 2016. Can tortoises facilitate the germination of plants with dry fruits? A simulation of the effects of *Chelonoidis carbonarius* (Testudines:Testudinidae) on the germination of *Leucaena leucocephala* (Fabaceae). *Rodriguésia* 67: 661–666.
- Roff, D. A. 2010. *Modeling evolution: an introduction to numerical methods*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Rossi, M. N.; Rodrigues, L. M. S.; Ishino, M. N.; Kestring, D. 2011. Oviposition pattern and within-season spatial and temporal variation of pre-dispersal seed predation in a population of *Mimosa bimucronata* trees. *Arthropod-Plant Interactions*, 5: 209–217.

- Roughgarden, J. 1998. *Primer of ecological theory*. Prentice-Hall, Upper Saddle River, NJ.
- Roy, S. S.; Aditya, G.; Ghosh., S. 2018. Impact of density and sex-dependent larval competition on selected life history traits of *Drosophila melanogaster* (Diptera: Drosophilidae) *Canadian Entomologist*, 150: 87–99.
- Schade, D. J.; Vamosi, S. M. 2012. Larval competition reduces body condition in the female seed beetle, *Callosobruchus maculatus*. *Journal of Insect Science*, 12: 35.
- Scherer, L. M.; Zucareli, V.; Zucareli, C. A.; Fortes, A. M. T. 2005. Efeito alelopático do extrato aquoso de folha e de fruto de leucena (*Leucaena leucocephala* Wit) sobre a germinação e crescimento de raiz da canafístula (*Peltophorum dubium* Spreng.). *Semina: Ciências Agrárias*, 26: 161–166.
- Shelly, T. E. 2018. Larval host plant influences male body size and mating success in a tephritid fruit fly. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 166: 41–52.
- Silva, L. A.; Maimoni-Rodella, R. C. S.; Rossi, M. N. 2007. A preliminary investigation of pre-dispersal seed predation by *Acanthoscelides schrankiae* Horn (Coleoptera: Bruchidae) in *Mimosa bimucronata* (D.C.) Kuntze trees. *Neotropical Entomology*, 36: 197–202.
- Songer, M. A.; Lomolino, M. V.; Perault, D. R. 1997. Niche dynamics of deer mice in a fragmented, old-growth-forest landscape. *Journal of Mammalogy*, 78: 1027–1039.
- Stevens, M. H. H. 2009. *A primer of ecology with R*. Springer, New York, NY.
- Stone, B. C. 1970. The flora of Guam. *Micronesica*, 6: 1–659.
- Stott, I. 2016. Perturbation analysis of transient population dynamics using matrix projection models. *Methods in Ecology and Evolution*, 7: 666–678.
- Stevens, C.; Bonsall, M.B. 2010. Regional and local scale metapopulation dynamics in the interaction between *Callosobruchus maculatus* and *Anisopteromalus calandrae*. *Oikos*, 119: 1735–1744

- Stevens, C. M. J.; Bonsall, M. B. 2011. Density-dependent population dynamics and dispersal in heterogeneous metapopulations. *Journal of Animal Ecology*, 80: 282–293.
- Takakura, K. 2004. Variation in egg size within and among generations of the bean weevil, *Bruchidius dorsalis* (Coleoptera: Bruchidae): effects of host plant quality and paternal nutritional investment. *Annals of the Entomological Society of America*, 97: 346–352.
- Tuda, M. 1996. Temporal/Spatial Structure and the Dynamical Property of Laboratory Host-Parasitoid Systems. *Researches on Population Ecology*, 38: 133–140.
- Tuda, M.; Wu, L-H.; Tateishi, Y.; Niyomdham, C.; Buranapanichpan, S.; Morimoto, K.; Wu, W-J.; Wang, C-P.; Chen, Z-Q.; Zhu, H-Y.; Zhang, Y-C.; Murugan, K.; Chou, L-Y.; Johnson, C.D. 2009. A novel host shift and invaded range of a seed predator, *Acanthoscelides macrophthalmus* (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae), of an invasive weed, *Leucaena leucocephala*. *Entomological Science*, 12: 1–8.
- Vamosi, S. M. 2005. Interactive effects of larval host and competition on adult fitness: an experimental test with seed beetles (Coleoptera: Bruchidae). *Functional Ecology*, 19: 859–864.
- Walton, C. S. 2003. *Leucaena (Leucaena leucocephala) in Queensland: Pest Status Review Series- Land Protection*. Department of Natural Resources and Mines, Qld, Brisbane. p. 55.
- Wearing, H. J.; Sait, S. M.; Cameron, T. C.; Rohani, P. 2004. Stage-structured competition and the cyclic dynamics of host-parasitoid populations. *Journal of Animal Ecology*, 73: 706–722.
- Weinberg, J. R. 1985. Factors regulating population dynamics of the marine bivalve *Gemma gemma*: intraspecific competition and salinity. *Marine Biology*, 86: 173–182.

- Wu, L-H.; Wang, C-P.; Wu, W-J. 2012. Description and differentiation of the four larval instars of *Acanthoscelides macrophthalmus* (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae). *Annals of the Entomological Society of America*, 105: 259–267.
- Zion, Y. B.; Fried, Y.; Shnerb, N. M. 2011. Migration, coherence and persistence in a fragmented landscape. *Theoretical Ecology*, 5: 481–493