



**TAMIRES CAMILA TALAMONTE DE OLIVEIRA**

**“EFEITO DAS INTERAÇÕES MULTI-TRÓFICAS SOBRE OS  
TRAÇOS MORFOLÓGICOS DE INSETOS CONSUMIDORES  
DE SEMENTE”**

**LAVRAS-MG**

**2018**

**TAMIRES CAMILA TALAMONTE DE OLIVEIRA**

**“EFEITO DAS INTERAÇÕES MULTI-TRÓFICAS SOBRE OS TRAÇOS  
MORFOLÓGICOS DE INSETOS CONSUMIDORES DE SEMENTE”**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aplicada, área de concentração em Ecologia e Conservação de Paisagens e Fragmentadas e Agrossistemas, para obtenção do título de Mestre.

Orientador  
Prof. Dr. Lucas Del Bianco Faria

**LAVRAS-MG  
2018**

Ficha catalográfica elaborada pelo Sistema de Geração de Ficha Catalográfica da Biblioteca Universitária da UFLA, com dados informados pelo(a) próprio(a) autor(a).

Oliveira, Tamires Camila Talamonte de.

Efeito das interações multi-tróficas sobre os traços morfológicos de insetos consumidores de semente. /

Tamires Camila Talamonte de Oliveira. - 2018.

77 p.

Orientador(a): Lucas Del Bianco Faria.

.  
Dissertação (mestrado acadêmico) - Universidade Federal de Lavras, 2018.

Bibliografia.

1. Rede multi-trófica. 2. Morfometria. 3. Insetos. I. Faria, Lucas Del Bianco. . II. Título.

**TAMIRES CAMILA TALAMONTE DE OLIVEIRA**

**“EFEITO DAS INTERAÇÕES MULTI-TRÓFICAS SOBRE OS TRAÇOS  
MORFOLÓGICOS DE INSETOS CONSUMIDORES DE SEMENTE”**

**"EFFECT OF MULTITROPHIC INTERACTIONS ON THE MORPHOLOGICAL  
TRAITS OF SEED-FEEDING INSECTS."**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aplicada, área de concentração em Ecologia e Conservação de Paisagens e Fragmentadas e Agrossistemas, para obtenção do título de Mestre.

APROVADA em 26 de fevereiro de 2018.

Prof<sup>a</sup>. Dra. Tatiana Garabini Cornelissen    UFSJ

Prof. Dr. Júlio Neil Cassa Louzada        UFLA

Prof. Dr. Lucas Del Bianco Faria

Orientador

**LAVRAS – MG**

**2018**

## AGRADECIMENTO

Tem dias que tudo o que a gente mais precisa é olhar o lado bom da vida e ser grato pelas pessoas e as experiências que vivemos. Hoje mais do que nunca, não me faltam motivos para agradecer a dádiva que é ter essas pessoas especiais em minha vida. E eu não poderia começar de outra forma senão agradecendo a minha família. Em especial gostaria de agradecer a minha querida mãe e meu “pai-drasto”, que tem sido meu porto seguro todos esses anos. Agradeço por todo amor, incentivo e dedicação que me foi dado para que eu pudesse chegar até aqui. Por todos os conselhos e frases de motivação nas horas de desânimo, por toda refeição (banquete) deliciosas que preparavam para me receber e por todas aquelas refeições que ainda estão por vir. Agradeço meus irmãos Lucas, Leonardo, Cintia, Cibele, Jacinto e Jair, por terem me ensinado a ter paciência, e por compartilharem suas vidas com a minha, além de sempre acreditarem no meu potencial.

Agradeço também ao professor Lucas Del Bianco Faria, por sempre tentar extrair o máximo de mim e também por todos os conselhos e aprendizados que tem me proporcionado nesses últimos dois anos, em especial por sua orientação que foi crucial para a realização deste trabalho. Agradeço também todos os meus colegas de laboratório: Tiago, Maria, Epifânio, Beatriz, Angelo, Kenedy, Heitor, Bruna e Pedro. Obrigada por fazerem meus dias cinzas mais coloridos, e por serem mais do que colegas, serem amigos extraordinários, cada um de vocês com seu dom especial.

Agradeço aos colegas da Ecologia por todas as experiências compartilhadas, por toda a ajuda nos momentos de “deprê”. Afinal estamos na mesma situação não é memo. Agradeço a todos os funcionários pelas conversas nos corredores em especial a secretária Ellen, que sempre me deu ótimos conselhos e é muito boa no que faz. Agradeço a minha colega de república Silvia, pela adorável companhia nesse último ano e também por todos seus conselhos. E agradeço também o Allison, por ter sido um ótimo companheiro nesses últimos anos e sempre ter acreditado no meu potencial, mesmo quando eu mesma já não acreditava, obrigada por compartilhar todos esses momentos.

Agradeço à Universidade Federal de Lavras, em especial o departamento de Ecologia Aplicada pela oportunidade concedida para realização do Mestrado. Aos professores pelos ensinamentos e a formação que me foi dada. E a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa do Mestrado



*“Por vezes sentimos que aquilo que fazemos não é senão uma gota de água no mar. Mas o mar seria menor se lhe faltasse uma gota”. (Madre Teresa de Calcutá)*

## RESUMO

As espécies estão interconectadas através de múltiplas interações ecológicas formando complexas redes tróficas. A intensidade dessas interações e a estruturas das redes tróficas tem sido recentemente associada ao tamanho corporal dos organismos. Compreender a maneira pelo qual as interações podem afetar os traços morfológicos desses indivíduos podem ser importantes nos estudos ecológicos, pois, os traços morfológicos são relativamente fáceis de se mensurar e relacionam-se a maior parte dos atributos físicos e biológicos das espécies. No primeiro artigo, testamos como as interações ecológicas afetam o tamanho corporal das três espécies mais abundantes da planta *Senegalia tenuifolia* (Fabaceae: Mimosoideae). Estimamos o tamanho corporal de *Merobruchus terani* (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae), *Stator maculatopygus* (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae) e *Allorhogas vulgaris* (Hymenoptera: Braconidae: Doryctinae) através do comprimento de suas tíbias posteriores. Os resultados desse artigo mostram que o tamanho da tíbia de cada espécie responde de forma diferente as interações. *M. terani* é a espécie mais abundante e a que teve maior influência das interações sobre seu tamanho corporal, enquanto que as outras duas espécies foram menos abundantes e demonstraram que as influências dessas interações podem ser mais plásticas, podendo ser negativas ou positivas dependendo da situação. Nós discutimos como essas interações podem causar esses impactos positivos e negativos e concluímos que o tamanho corporal pode oferecer informações biológicas importantes nos estudos de redes tróficas. No segundo capítulo, nós avaliamos como a competição, parasitismo e biomassa da semente afetam o desenvolvimento de *M. terani*, *S. maculatopygus* e *A. vulgaris*. Para isso, criamos categorias de infestação, parasitismo e de tamanho de semente e verificamos como estes fatores afetam os padrões alométricos, a assimetria flutuante (AF) e por último os traços morfológicos destas espécies. Os resultados desse artigo mostram que apesar do padrão alométrico ter se mantido negativo independente da espécie ou das categorias, houveram variação consideráveis nos valores dos ângulos entre as categorias, indicando que as interações podem atuar no desenvolvimento da forma dos organismos. Além disso, observamos que o aumento na taxa de competição e parasitismo ocasionaram maior variação no intervalo de confiança gerando maior variabilidade na relação alométrica nesses casos. E apesar de não termos observados efeito das categorias sobre a assimetria flutuante desses insetos, verificamos mudanças consideráveis nas estruturas morfológicas, evidenciando que esta medida seja mais indicada em estudos focados em interação e morfometria. Por fim, observamos que apesar das espécies desempenharem um mesmo papel ecológico, elas respondem de forma diferente as interações.

**Palavras-chave:** Interações. Alometria. Assimetria flutuante. *Senegalia tenuifolia*. insetos.

## ABSTRACT

The species are interconnected through multiple ecological interactions forming complex trophic networks. The intensity of the interactions and the structures of the trophic networks have been recently associated to the body size of the organisms. Understanding how interactions can affect the morphological traits of these individuals may be important in ecological studies because these morphological features are relatively easy to measure and relate to most of the physical and biological attributes of the species. In the first article, we tested how ecological interactions affect the body size of the three most abundant species of insects of the *Senegalia tenuifolia* plant (Fabaceae: Mimosoideae). We estimated the body size of *Merobruchus terani* (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae), *Stator maculatopygus* (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae), and *Allorhogas vulgaris* (Hymenoptera: Braconidae: Doryctinae) through the length of their posterior tibiae. The results of this article showed that the tibia size of each species responds differently to interactions. *M. terani* is the most abundant species and the one that had the greatest influence of the interactions on its body size, whereas the other two species were less abundant and showed that the influences of these interactions can be more plastic and may be negative or positive depending on the situation. We discuss how these interactions can cause these positive and negative impacts, and concluded that body size can provide important biological information in trophic network studies. In the second article, we evaluated how competition, parasitism and seed biomass affect the development of *M. terani*, *S. maculatopygus*, *A. vulgaris*. For this, we created categories of infestation, parasitism and seed size, and we verified how these factors affect the allometric patterns, the fluctuating asymmetry (FA) and finally the morphological traits of these species. The results of this article show that although the allometric pattern remained negative regardless of the species or categories, there were considerable variations in the values of the allometric angles among the categories, indicating that the interactions can act in the development of an organisms' form. In addition, we observed that the increase in the rate of competition and parasitism caused a greater variation in the confidence interval generating greater variability in the allometric relation in these cases. Moreover, although we did not observe the effect of the categories on FA of these insects, we verified considerable changes in the morphological structures, evidencing that this measurement is the most appropriate in studies focused on interaction and morphometry. Finally, we suggest that although species play the same ecological role, they respond differently to interactions.

**Keywords:** Interactions. Allometry. Fluctuating asymmetry. *Senegalia tenuifolia*. insects.

## LISTA DE FIGURAS

### Artigo 1

**Figura 1:** Rede trófica simplificada dos insetos associados aos frutos de *Senegalia tenuifolia* e respectivas interações. A letra **A** representa o recurso e o primeiro nível trófico, a letra **B** representa o segundo nível trófico e as espécies consumidoras de sementes e a letra **C** os parasitoides e terceiro nível trófico. Fonte: Da autora 2018. ....29

**Figura 2:** Resultado da análise de multimodelos para o *Allorhogas vulgaris* e sua estrutura morfológica tíbia. O valor estimado e do intervalo de confiança mostram a influência das variáveis explicativas no comprimento da tíbia de *A. vulgaris* e a importância relativa da variável mostra a probabilidade de a variável explicativa estar no melhor modelo.....322

**Figura 3:** Resultado da análise de multimodelos para o *Stator maculatopygus* e sua estrutura morfológica tíbia. O valor estimado e do intervalo de confiança mostram a influência das variáveis explicativas no comprimento da tíbia de *S. maculatopygus* e a importância relativa da variável explicativa mostra a probabilidade de a variável explicativa estar no melhor modelo. ....333

**Figura 4:** Resultado da análise de multimodelos para o *Merobruchus terani* e sua estrutura morfológica tíbia. O valor estimado e do intervalo de confiança mostram a influência das variáveis explicativas no comprimento da tíbia de *M. terani* e a importância relativa da variável mostra a probabilidade de a variável explicativa estar no melhor modelo.....34

### Artigo 2

**Figura 1:** Rede trófica simplificada dos insetos associados aos frutos de *Senegalia tenuifolia* e respectivas interações. A letra **A** representa o recurso e o primeiro nível trófico, a letra **B** representa o segundo nível trófico e as espécies consumidoras de sementes utilizadas para mensuração e a letra **C** os parasitoides e terceiro nível trófico. Fonte: Da autora 2018. ....53

**Figura 2:** Obtenção das medidas morfológicas de *M. terani* e *S. maculatopygus*, comprimento do pronoto e comprimento e largura do élitro. Fonte: Da autora. ....55

**Figura 3:** Estruturas morfológicas mensuradas em *A. vulgaris*, na figura (A) as setas indicam as veias utilizadas para a medição do comprimento e a largura da asa e o comprimento da tíbia e na figura (B) mostra como obtemos a medida do comprimento total (tórax + abdômen). Fonte: Da autora. ....55

**Figura 4:** Relações alométricas negativas do élitro e do pronoto de *M. terani*, em relação a sua biomassa corporal, demonstrada através dos valores dos ângulos e intervalos de confiança de 95% entre categorias infestação: baixa (0 %-0,30%), média (0,31%-0,60%) e alta (0,61%-0,93%) e sementes pequenas, médias e grandes. Fonte: Da autora. ....59

**Figura 5:** Relações alométricas negativas do élitro e do pronoto em relação a biomassa de *S. maculatopygus*, demonstrada através dos valores dos ângulos e intervalos de confiança de 95% entre categorias de infestação baixa (0% -0,30%), e categorias de parasitismo baixo (0% - 30%) e entre sementes pequenas, médias e grandes. Fonte: Da autora. ....60

**Figura 6:** Relações alométricas da tíbia e da asa de *A. vulgaris* em relação aos seu comprimento total demonstrada através dos valores dos ângulos e intervalos de confiança de 95% entre categorias de infestação: baixa (0% -0,30%), média (0,31% -0,60%) e alta (0,61%-0,83%) e sementes pequenas, médias e grandes. Fonte: Da autora. ....60

**Figura 7:** Assimetria flutuante e o efeito do tamanho da semente e da taxa de infestação sobre o comprimento do élitro de *M. terani*. O efeito foi estimado usando modelos lineares mistos ajustados pelo método REML, o resultado compara o lado direito e esquerdo do élitro. O eixo Y representa o comprimento do élitro de *M. terani* e o eixo X representa a biomassa da semente: GE (semente grande, élitro esquerdo), GD (Semente grande, élitro direito), ME (Semente média, élitro esquerdo), MD (semente média, élitro direito), PE (semente pequena, élitro esquerdo), PD (semente pequena, élitro direito) e taxa de infestação. Diferentes letras indicam médias estatisticamente diferentes entre as categorias. Fonte: Da autora. ....61

**Figura 8:** Assimetria flutuante e o efeito do tamanho da semente sobre o comprimento da asa de *A. vulgaris*. O efeito foi estimado usando modelos lineares mistos ajustados pelo método REML e o resultado compara o lado direito e esquerdo do élitro. O eixo Y representa o comprimento da asa de *A. vulgaris* e o eixo X representa a biomassa da semente: GE (semente grande, asa esquerda), GD (semente grande, asa direita), ME (semente média, asa esquerda), MD (semente média, asa direita), PE (semente pequena, asa direita), PD (semente pequena, asa direita). A cor vermelha representa o lado esquerdo e a cor azul representa o lado direito. Diferentes letras indicam médias estatisticamente diferentes entre as categorias. Fonte: Da autora. ....62

## LISTA DE TABELAS

### ARTIGO 1

**Tabela 1:** Estrutura geral dos modelos utilizados para cada espécie, onde o melhor modelo foi selecionado através do critério de informação de Akaike. ....30

**Tabela 2:** Número de indivíduos medidos e número de frutos em cada categoria de competição. ....31

### ARTIGO 2

**Tabela 1:** Modelo testando a existência ou não da assimetria flutuante com diferentes combinações de efeitos aleatórios para o intercepto e ângulo, através do teste de modelos mistos com verossimilhança restrita

(REML)..... 57

**Tabela 2:** Abundância total de insetos medidos por espécie e quantidade de indivíduos por categoria de infestação, parasitismo e tamanho da semente.....57

### MATERIAL SUPLEMENTAR -ARTIGO 1

Tabela MS1: Estrutura de modelo selecionado através do critério de informação de Akaike para a espécie *A. vulgaris* e suas estrutura morfológica tíbia. ....44

Tabela MS2: Estrutura de modelo selecionado através do critério de informação de Akaike para a espécie *S. maculatomygus* e a sua estrutura morfológica tíbia.....45

Tabela MS 3: Estrutura de modelo selecionado através do critério de informação de Akaike para a espécie *M. terani* e sua estrutura morfológica tíbia.....45

Tabela MS4: Seleção de modelos através do critério de informação de Akaike corrigido (AICc), para investigar a influência das interações que compõe a rede trófica (baseada no recurso *S. tenuifolia*) sobre o tamanho da estrutura morfológica tíbia do *A. vulgaris*. Para cada modelo informa-se o valor de AICc (quanto menor o valor melhor o modelo); a diferença entre AICc do modelo considerado o melhor ( $\Delta AICc \leq 2$ ) e o peso da evidência (weight). ....46

Tabela MS5: Seleção de modelos através do critério de informação de Akaike corrigido (AICc), para investigar a influência das interações que compõe a rede- trófica (baseada no recurso *S. tenuifolia*) sobre o tamanho da estrutura morfológica tíbia do *S. maculatomygus*. Para cada modelo informa-se o valor de AICc (quanto menor o valor melhor o modelo), a diferença entre o AICc do modelo considerado melhor ( $\Delta AICc \leq 2$ ), e o peso da evidência (weight).....47

Tabela MS6: Seleção de modelos através do critério de informação de Akaike corrigido (AICc), para investigar a influência das interações que compõe a rede- trófica (baseada no recurso *S. tenuifolia*) sobre o tamanho da estrutura morfológica tíbia do *M. terani*. Para cada modelo informa-se o valor de AICc (quanto menor o valor melhor o modelo), a diferença entre o AICc do modelo considerado melhor ( $\Delta AICc \leq 2$ ), e o peso da evidência (weight). ....47

Tabela MS7: Coeficiente alométrico com valor do ângulo, intervalo de confiança de acordo com as categorias e estruturas morfológicas de *M. terani*..... 71

Tabela MS8: Coeficiente alométrico com valor do ângulo, intervalo de confiança de acordo com as categorias e estruturas morfológicas de *S. maculatomygus*. ....71

Tabela MS9: Coeficiente alométrico com valor do ângulo, intervalo de confiança de acordo com as categorias e estruturas morfológicas de *A.vulgaris*. ....72

Tabela MS10- Resultado comparando os modelos da Assimetria flutuante do élitro de *M. terani* e *S. maculatomygus* e da asa e da tíbia de *A. vulgaris*. Todos os modelos possuem mesma estrutura com diferentes fatores aleatórios, onde M1 é o modelo sem diferença dos lados; M2 diferentes ângulos para cada lado; M3 diferentes ângulos para cada lado em categorias de infestação; M4 diferentes ângulos para cada lado categorias parasitismo. ....72

Tabela MS11 - Assimetria flutuante do élitro de <i>M. terani</i> e o efeito das categorias sobre o tamanho da estrutura morfológica do inseto. Os efeitos foram estimados usando Modelos Mistos Lineares ajustados por REML e os resultados estão sendo mostrado em relação. ....	73
Tabela MS12 – Assimetria flutuante da tíbia e da asa <i>A. vulgaris</i> e o efeito das categorias sobre o tamanho do inseto. Os efeitos foram estimados usando Modelos Mistos Lineares ajustados por REML e os resultados estão sendo mostrado em relação a tíbia posterior.....	73
Tabela MS13 – Assimetria flutuante do élitro de <i>S. maculatopygus</i> e o efeito das categorias sobre o tamanho do inseto. Os efeitos foram estimados usando Modelos Mistos Lineares ajustados por REML e os resultados estão sendo mostrado em comparação do élitro esquerdo. ....	74

## SUMÁRIO

<b>PRIMEIRA PARTE</b> .....	15
1INTRODUÇÃO GERAL .....	13
2REFENCIAL TEÓRICO .....	13
REFERÊNCIAS .....	18
<b>SEGUNDA PARTE –ARTIGOS</b> .....	22
<b>ARTIGO 1</b> .....	23
“INFLUÊNCIA DAS INTERAÇÕES ECOLÓGICAS EM UMA REDE MULTI-TRÓFICA SOBRE O TAMANHO CORPORAL DE INSETOS CONSUMIDORES DE SEMENTE” ..	23
RESUMO .....	24
ABSTRACT .....	25
1 INTRODUÇÃO .....	26
2 METODOLOGIA .....	27
2.1Dados e Rede Multi-trófica .....	27
2.2Metodologia de medição dos espécimes. ....	28
2.3 Categorias Competitivas.....	29
2.4Análise dos dados .....	29
2.4.1 Correlações .....	29
2.4.2 Construção de modelos.....	29
3RESULTADOS .....	31
4 DISCUSSÃO .....	34
5 CONCLUSÃO.....	39
REFERÊNCIAS .....	40
MATERIAL SUPLEMENTAR .....	44
<b>ARTIGO 2</b> .....	48
“INFLUÊNCIA DA COMPETIÇÃO, PARASITISMO E RECURSO SOBRE A ALOMETRIA E ASSIMETRIA FLUTUANTE DE INSETOS CONSUMIDORES DE SEMENTE” .....	48
1INTRODUÇÃO.....	51
2 METODOLOGIA.....	52
2.1 Obtenção de Dados .....	52
2.2Medição de estruturas morfológicas.....	54
2.3ANÁLISE DOS DADOS .....	55

2.3.1 Alometria.....	55
2.3.2 Assimetria flutuante.....	56
3 RESULTADOS .....	57
3.1 Categorias .....	57
3.2 Alometria .....	58
3.3 Assimetria Flutuante.....	61
4 DISCUSSÃO .....	62
4.1 Alometria.....	62
4.2 Assimetria flutuante.....	65
5 CONCLUSÃO.....	66
6 REFERÊNCIAS .....	67
MATERIAL SUPLEMENTAR .....	71

## **PRIMEIRA PARTE**

## 1 INTRODUÇÃO GERAL

As comunidades bióticas são formadas por espécies organizadas em redes tróficas, interligadas por meio de interações. A intensidade dessas interações e a estrutura das redes tróficas podem ser relacionadas ao tamanho corporal das espécies que as compõe (WOODWARD et al., 2005). Apesar disso, poucos estudos têm investigado a influência das interações sobre o tamanho corporal e os padrões morfométricos de insetos. Nessa perspectiva, a alometria e assimetria flutuante são parâmetros que podem ser utilizadas na investigação da variação do tamanho corporal de insetos sob pressão de diferentes fatores bióticos e abióticos. Com a alometria é possível avaliar a relação entre o aumento do tamanho do inseto em relação aos seus órgãos (e.g., tíbia, asa) ou entre os órgãos (STERN; EMLEN, 1999). Com a assimetria flutuante é possível avaliar se existe variação na simetria bilateral desses organismos e também inferir sobre a instabilidade no desenvolvimento ocasionado por fatores estressantes (GRAHAM et al., 2010).

Portanto, este trabalho tem como principal objetivo o entendimento de como as interações ecológicas em uma rede multi-trófica podem influenciar tanto o tamanho corporal, como os padrões alométricos e a assimetria flutuante das espécies de insetos consumidores de semente associadas a planta *Senegalia Tenuifolia* (Fabaceae: Mimosoideae) e seus parasitoides. A dissertação é composta por dois artigos. No primeiro artigo, nós testamos como as interações ecológicas afetam o tamanho corporal, estimado através do comprimento da tíbia de *Merobruchus terani* e *Stator maculatopygus* (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae) e *Allorhogas vulgaris* (Hymenoptera: Braconidae: Doryctinae), três principais insetos herbívoros presentes no sistema em estudo. No segundo capítulo, nós avaliamos como a competição, o parasitismo e biomassa das sementes afetam o desenvolvimento das estruturas morfológicas e tamanho corporal de *M. terani*, *S. maculatopygus* e *A. vulgaris*. Para tanto, nós utilizamos três anos de coletas e criamos categorias de infestação, parasitismo e de tamanho de semente e verificamos como estes fatores afetam os padrões alométricos, a assimetria flutuante e por último os traços morfológicos destas três espécies.

## 2 REFENCIAL TEÓRICO

As comunidades naturais são compostas por diversas espécies que estão conectadas através de interações ecológicas, formando complexas redes (POLIS; STRONG, 1996). Essas interações podem ocorrer de forma direta ou indireta (SCHMITZ; SUTTLE, 2001). Os efeitos diretos são resultados da interação física entre duas espécies e de fácil interpretação (e.g., predação e parasitismo) e os efeitos indiretos necessitam de uma terceira espécie intermediária para que ocorram e diferentemente do anterior são de difícil interpretação (WOOTTON, 1994). Os efeitos indiretos podem ser observados na natureza através dos efeitos de cascata trófica, descrito como o efeito em que uma espécie tem sobre outras de níveis tróficos não adjacentes ao seu (POLIS et al., 2000). Tais efeitos podem influenciar na abundância, riqueza, composição de espécies ou interações entre elas (PAINE, 1980).

A competição é um exemplo de interação ecológica, e pode envolver indivíduos da mesma espécie (intraespecífica) ou indivíduos de espécies diferentes (interespecífica). O papel das interações competitivas como agente estruturador de comunidades de insetos herbívoros vem sendo muito discutido nos últimos 50 anos (KAPLAN; DENNO, 2007) passando de um fator central na organização das comunidades de insetos herbívoros nas décadas de 60 e 70 (DENNO; MCCLURE; OTT, 1995), para um processo fraco e raro na estruturação das comunidades na década de 80 (LAWTON; STRONG, 1981; STRONG; LAWTON; SOUTHWOOD, 1984) e mais recentemente para um processo frequente, onde insetos herbívoros realmente competem (DENNO; MCCLURE; OTT, 1995; KAPLAN; DENNO, 2007). De fato, na revisão feita por Denno, McClure e Ott (1995), dos 193 trabalhos de interações entre espécies de insetos herbívoros analisados, 76% dessas interações eram de competição interespecífica. Essas interações competitivas frequentemente geram efeitos assimétricos para as espécies que estão interagindo, podendo resultar em exclusão em nível populacional e/ou redução do *fitness* do indivíduo, diminuindo as taxas de sobrevivência, fecundidade e tamanho corporal (DENNO; MCCLURE; OTT, 1995; KAPLAN; DENNO, 2007).

O tamanho corporal é um traço quantitativamente muito importante, pois está relacionado à capacidade de locomoção e dispersão dos indivíduos (JETZ et al., 2004; PETERS, 1983), sucesso de acasalamento, fecundidade e sobrevivência (KINGSOLVER; HUEY, 2008). Além disto, o tamanho corporal dos insetos pode ser regulado ao longo do tempo em resposta a fatores ambientais e a disponibilidade de recursos (BRAGANÇA; DESOUSA; ZANUNCIO, 1998). Amarillo-Suárez, Stillwell e Fox (2011) sugerem que existe uma correlação positiva entre o tamanho e disponibilidade do recurso com o tamanho corporal dos insetos associados a

eles e que, com o aumento da densidade desses indivíduos, há uma redução no seu tamanho corporal final.

No entanto, apesar da evidência de que o tamanho corporal varia conforme a disponibilidade do recurso e da competição (AMARILLO-SUÁREZ; STILLWELL; FOX, 2011; BONAL; MUÑOS, 2009) ainda não se sabe como as interações ecológicas, em uma abordagem de redes multi-trófica, influenciam no tamanho corporal dos indivíduos que interagem. Principalmente no que diz respeito a interação entre parasitoide e hospedeiro, pois os parasitoides são comumente ignorados em estudos de redes tróficas, devido dificuldades metodológicas e taxonômicas (HUXHAM; RAFFAELLI; PIKE, 1995).

Os parasitoides são importantes componentes em comunidades terrestres, calcula-se que cerca de 10% das espécies de insetos terrestres sejam parasitoides (HASSEL, 2000). Segundo La Salle e Gauld (1992), os parasitoides participam de cerca de 50% das cadeias alimentares. Além disso, eles são amplamente utilizados no controle biológico de seus hospedeiros (MILLS, 1994). Contudo, apesar de sua importância, e dos inúmeros estudos investigando a relação entre o seu tamanho corporal e *fitness* (KAZMER; LUCK, 1995; WEST; FLANAGAN; GODFRAY, 1996; KOLLIKER-OTT, BLOWS ; HOFFMANN, 2003; BENNETT; HOFFMANN, 1998), a maneira como esses organismos influenciam o tamanho corporal de seus hospedeiros, até onde sabemos não foi explorada. Dessa forma, métodos morfométricos são ferramentas interessantes a serem utilizadas, pois são capazes de estimar traços que são ecologicamente importantes e difíceis de mensurar (CARIVEAU et al., 2016). Nessa dissertação avaliamos métodos morfométricos para investigar o papel das interações tróficas nas características morfológicas dos insetos e da rede trófica: a alometria e assimetria flutuante.

O termo alometria refere-se à relação entre o tamanho de uma estrutura morfológica em relação à outra estrutura morfológica ou ao tamanho corporal do indivíduo em estudo (SHINGLETON; MIRTH; BATES, 2008). A alometria pode ser definida de três maneiras: alometria evolutiva, ontogenética e estática. A alometria evolutiva faz relações de um atributo medidos em diferentes espécies, a alometria ontogenética faz relação entre o desenvolvimento de um órgão e o tamanho do corpo de um mesmo indivíduo ao longo do seu crescimento; a alometria estática, que será avaliada nesse estudo, faz relação entre o tamanho de um órgão e o tamanho total, ou relação de tamanho entre dois órgãos (e.g., asa e tíbia), de indivíduos da mesma espécie em um mesmo estágio de desenvolvimento (COLGONI; VAMOSI, 2006 ; FOX; DUBLIEN; POLLITT, 2003; STERN; EMLLEN, 1999). Existem três coeficientes alométricos: alometria positiva (hiperalometria), alometria negativa (hipoalometria) e isometria. O valor desses três coeficientes é obtido através de análises estatística que resultam

em ângulos (slope), mostrando a taxa de variação entre o crescimento das partes corporais com o tamanho corporal. A alometria positiva ocorre quando o valor do ângulo (slope) é maior do que 1, o que significa que a taxa de crescimento das estruturas morfológicas é maior em relação a do tamanho corporal. Já a alometria negativa ocorre quando a taxa de crescimento das estruturas morfológicas é menor em relação a do tamanho corporal e o valor do ângulo é menor do que 1. A isometria ocorre quando a taxa de crescimento das estruturas corporais e o tamanho corporal ocorrem na mesma proporção com ângulo igual a 1 (SHINGLETON; MIRTH; BATES, 2008). Já a assimetria flutuante (AF) é uma ferramenta que avalia a simetria bilateral dos indivíduos, e através dela é possível identificar instabilidades no desenvolvimento dos organismos e indiretamente medir seu *fitness* (GRAHAM et al., 2010) já que alguns estudos têm demonstrado que estresses bióticos (e.g., competição, doenças e predação) e abióticos (e.g., salinidade, estresse hídrico, limitação de recursos) geram maior instabilidade no desenvolvimento dos indivíduos, refletindo em maiores desvios em sua simetria (GRAHAM et al., 2010; PANKAKOSKI; KOIVISTO; HYVARINEN, 1992). Tal instabilidade é ocasionada devido a inabilidade de um genótipo produzir o mesmo fenótipo em certas condições, uma vez que o desenvolvimento dos caracteres bilaterais para ambos os lados é controlado pelos mesmos genes (MØLLER; SWADDLE, 1997).

O presente estudo é focado nos insetos fitófagos associados aos frutos da planta *Senegalia tenuifolia* (L.) Britton & Rose (Fabaceae: Mimosoideae). *S. tenuifolia* é conhecida popularmente como unha-de-gato e é amplamente distribuída na América do Sul (QUEIROZ, 2009). Essa planta é descrita como liana (BRANDES; BARROS, 2008) e também como arbustiva (LIMA; MANSANO; ARAÚJO, 2012). Porém, a caracterização mais adequada é arbusto escandente, ou seja, essa planta é arbustiva, mas, para que atinja uma maior altura ela é capaz de adquirir o hábito de liana (SILVA; SANTOS; FERNANDES-BULHÃO, 2007). A floração de *S. tenuifolia* ocorre entre os meses de novembro e janeiro, quando os frutos verdes começam a aparecer. A maturação dos frutos acontece entre os meses de janeiro a agosto. Os frutos imaturos possuem uma coloração verde, enquanto os maduros são marrons. Ao final de sua maturação os frutos se abrem fazendo com que as sementes caiam ao chão (TULLER et al., 2015). No estudo de Maia (2016) foram encontradas 27 espécies de insetos associados a semente de *S. tenuifolia*, distribuídas em três níveis tróficos (segundo nível trófico: consumidores de semente; terceiro nível trófico: parasitoides primários e quarto nível trófico: parasitoides secundários). No segundo nível trófico foram encontradas 11 espécies de insetos distribuídas em 6 famílias e 4 ordens. Entre os insetos predadores de semente, os mais abundantes foram os bruquíneos, *Merobruchus terani* (Kingsolver 1980) e *Stator*

*maculatopygus* (Pic 1930), ambos pertencentes a subfamília Bruchinae (Coleoptera: Chrysomelidae) que consomem uma única semente durante seu estágio larval (SOUTHGATE, 1979) e o himenóptero pertencente à família Braconidae *Allorhogas vulgaris* Zaldívar-Riverón & Martínez (no prelo) (Hymenoptera: Braconidae: Doryctinae) que é um consumidor exclusivo de sementes (CHAVARRÍA et al., 2009; MARSH; MACÊDO; PIMENTAL, 2000). Esse inseto possui um comportamento semelhante a insetos galhadores, causando uma hipertrofia dos tecidos nas sementes (MACÊDO; MONTEIRO, 1989; TULLER et al., 2015).

No terceiro nível trófico foram encontradas 13 espécies de parasitoides distribuídas em 6 famílias, sendo a grande maioria representadas pelas famílias Braconidae, Eulophidae, Eupelmidae, Pteromalidae e Bethyidae (TULLER et al., 2015). Já no quarto e último nível trófico foram encontrados 5 indivíduos hiperparasitoides das espécies *Brasema* sp. (Hymenoptera: Eupelmidae) e *Aprostocetus* sp. (Hymenoptera: Eulophidae).

Os besouros bruquíneos são geralmente encontrados em zonas tropicais alimentando-se de sementes das plantas pertencentes ao gênero *Acacia* (Fabaceae) (JOHNSON; ROMERO, 2004; JOHNSON; SIEMENS, 1997) e são comumente parasitadas por uma vasta gama de parasitoides pertencentes às famílias Eulophidae, Eupelmidae e Pteromalidae da ordem himenóptera (SOUTHGATE, 1979; TULLER et al., 2015). Os estágios imaturos desses bruquíneos vivem dentro das sementes alimentando-se da mesma, enquanto os adultos são de vida livre e alimentam-se de pólen e néctar (SOUTHGATE, 1979). Normalmente, insetos consumidores de sementes, minadores e galhadores experimentam altos níveis de competição e parasitismo, uma vez que sua mobilidade é limitada pelo hábito endófago e pelas características de seu recurso (DENNO; MCCLURE; OTT, 1995). No estudo de Maia, Tuller e Faria (2016) foi observado que esses dois coleópteros (*M. terani* e *S. maculatopygus*) respondem de forma diferente à variação do recurso, onde o *M. terani* chega primeiro ao fruto, é mais abundante e demonstra uma relação positiva entre seu tamanho corporal e o tamanho da semente, enquanto que *S. maculatopygus* chega mais tarde aos frutos, é menos abundante e não apresenta relação nenhuma com os traços do recurso. No entanto, apesar dessas informações, pouco se sabe sobre como as interações em uma perspectiva de redes tróficas podem influenciar o tamanho corporal e os padrões morfométricos dos insetos consumidores de semente, incluindo *A. vulgaris*, uma vez que na natureza as interações acontecem simultaneamente e possivelmente são responsáveis por variações no tamanho corporal dos indivíduos em algum nível.

## REFERÊNCIAS

- AMARILLO-SUÁREZ, A. R.; STILLWELL, R. C.; FOX, C. W. **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. v. 1, n. 1, p. 1-14, 2011.
- BENNETT, D. M.; HOFFMANN, A. A. **Effects of size and fluctuating asymmetry on field fitness of the parasitoid *Trichogramma carverae* (Hymenoptera: Trichogrammatidae).** Journal of Animal Ecology. v. 67, p. 580-591, 1998.
- BONAL, R.; MUÑOZ, A. **Seed weevils living on the edge: pressures and conflicts over body size in the endoparasitic *Curculio* larvae.** Ecological Entomology. v. 34, n. 3, p. 304-309, 2009.
- BRAGANÇA, M.; DESOUSA, O.; ZANUNCIO. **Environmental heterogeneity as a strategy for pest management in Eucalyptus plantations.** Forest Ecology and Management. v. 102, n. 1, p. 9-12, 1998.
- BRANDES, A. F. N.; BARROS, C. F. **Anatomia do lenho de oito espécies de lianas da família Leguminosae ocorrentes na Floresta Atlântica.** Acta bot. bras. v. 22, n. 2, p. 465-480, 2008.
- CARIVEAU, D. P.; NAYAK, G.; BARTOMEUS, I.; ZIENTEK, J.; ASCHER, J.; WINFREE, R. **The allometry of bee tongue length and its uses in ecology and evolution.** PLoS One. v.11, n.3, p. e 0151482, 2016.
- CHAVARRÍA, L.; HANSON, P.; MARSH, P.; SHAW, S. **A phytophagous braconid, *Allorhogas conostegia* sp. nov. (Hymenoptera: Braconidae), in the fruits of *Conostegia xalapensis* (Bonpl.) D. Don (Melastomataceae).** Journal of Natural History. v.43, n.43, p. 2677-2689, 2009.
- COLGONI, A.; VAMOSI, S.M. **Sexual dimorphism and allometry in two seed beetles (Coleoptera: Bruchidae).**Entomological Science. v. 9, n. 2, p. 171-179, 2006.
- DENNO, R.F.; MCCLURE, M.S.; OTT, J.R. **Interspecific interactions in phytophagous insects: competition reexamined and resurrected.** Annual review of entomology. v. 40, n. 1, p. 297-331, 1995.
- FOX, C.W.; DUBLIN, L.; POLLITT, S.J. **Gender differences in lifespan and mortality rates in two seed beetle species.** Functional Ecology. v. 17, n. 5, p. 619-626, 2003.
- GRAHAM, J. H.; RAZ, S.; HEL-OR, H. & NEVO, E. **Fluctuating asymmetry: methods, theory, and applications.** Symmetry. v. 2, n. 2, p. 466-540, 2010.
- HASSEL, M.P. **The spatial and temporal dynamics of host-parasitoids interactions.** Oxford. UK: Oxford University Press, 208 p., 2000.

- HUXHAM, M.; RAFFAELLI, D; PIKE A. **Parasites and food web patterns**. J. Anim Ecol. v.64, p.168–176, 1995.
- JETZ, W.; CARBONE, C.; FULFORD, J. E; BROWN, J.H. **The Scaling of Animal Space Use**. Science. n.306, p.266, 2004.
- JOHNSON, C. D.; SIEMENS, H. D. **Oviposition Behaviour, Guilds, Host Relationships and New Host and Distribution Records for the Genus *Merobruchus* Bridwell (Coleoptera: Bruchidae)**. The Coleopterists Bulletin. v.51, n.1, p. 13-12, 1997.
- JOHNSON, C. D; ROMERO, J. **A review of evolution of oviposition guilds in the Bruchidae (Coleoptera)**. Revista Brasileira de Entomologia. v.48, n.3, p. 401-408, 2004.
- KAPLAN, I.; DENNO, R.F. **Interspecific interactions in phytophagous insects revisited: a quantitative assessment of competition theory**. Ecology letters. v. 10, n. 10, p. 977-994, 2007.
- KAZMER, D. J.; LUCK, R. F. **Field test of the size-fitness hypothesis in the egg parasitoid *Trichogramma pretiosum***. Ecological Society of America. v. 76, n. 2, p. 412-425, Mar. 1995.
- KINGSOLVER, J. G.; HUEY, R. B. **Size, temperature, and fitness: three rules**. Evolutionary Ecology Research. v.10, p. 251-268, 2008.
- KOLLIKER-OTT, U. M.; BLOWS, M. W.; HOFFMANN, A. A. **Are wing size, wing shape and asymmetry related to field fitness of *Trichogramma* egg parasitoids?** Oikos. v. 100, n. 3, p. 563-573, Mar. 2003.
- LA SALLE, J.; GAULD, I. D. **Parasitic Hymenoptera and biodiversity crisis**. Redia, Firenze. v. 74, n. 3, p. 315 – 334, 1992.
- LAWTON, J.H.; STRONG, D.R. **Community patterns and competition in folivorous insects**. The American Naturalist. v. 118, n. 3, p. 317-338, 1981.
- LIMA, J. R.; MANSANO, V. F.; ARAÚJO, F. **Coexistence and geographical distribution of Leguminosae in an area of Atlantic forest in the semi-arid region of Brazil**. Journal of Systematics and Evolution. v.50, n.1, p. 25-35, 2012.
- MACÊDO, M. V.; MONTEIRO, R. F. **Seed predation by a braconid wasp, *Allorhogas* sp. (Hymenoptera)**. Journal of the New York Entomological Society, New York, v. 97. n. 3, p. 358-362, 1989.
- MAIA, L. F.; TULLER, J.; FARIA, L. D. B. **Morphological Traits of Two Seed-Feeding Beetle Species and the Relationship to Resource Traits**. Neotropical Entomology. p. 1-9, 2016.
- MAIA, L. F. **Four-year multitrophic food web: source food web description, methodology accuracy and species diversity**. 2016. 91 p. Dissertação (Mestrado em Ecologia Aplicada) -Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2016.

- MARSH, P. M.; MACÊDO, M. V.; PIMENTAL, M. C. P. **Descriptions and biological notes on two new phytophagous species of the genus *Allorhogas* from Brazil (Hymenoptera: Braconidae: Doryctinae)**. Journal of Hymenopteran Research. v.9, n.20, p. 292-297, 2000.
- MILLS, N. J. In **Individuals, Populations and Patterns in Ecology**, eds. Leather, S. A., Watt, A. D., Mills, N. J.; Walters, K. F. A. (Intercept, Andover, U.K.), p. 213-222, 1994.
- MØLLER, A.P.; SWADDLE, J.P. **Asymmetry, Developmental Stability, and Evolution**; Oxford University Press: Oxford, UK, 1997.
- PAINE, R. T. **Food webs: linkage, interaction strength and community infrastructure**. Journal of animal ecology, v. 49. n.3, p. 667-685, 1980.
- PANKAKOSKI, E; KOIVISTO, I; HYVARINEN, H. **Reduced developmental stability as an indicator of heavy metal pollution in the common shrew, *Sorex araneus***. Acta Zool. Fenn., v. 191. P.137-144, 1992.
- PETERS, R.H. **The ecological implications of body size**. Cambridge, England: Cambridge University Press, p.329, 1983.
- POLIS, G.A.; STRONG, D.R. **Food web complexity and community dynamics**. The American Naturalist. v.147, p. 812-846, 1996.
- POLIS, G.A; SEARS, A.L.W; HUXEL, G.R, STRONG, D.R, MARON, J. **When is a trophic cascade a trophic cascade?** Trends in Ecol Evol. v.15, n.11, p.473-475, 2000.
- QUEIROZ, L.P. **Leguminosas da Caatinga**. Universidade Estadual de Feira de Santana: Feira de Santana. p.914, 2009.
- SCHMITZ, O. J.; SUTTLE, K. **Effects of top predator species on direct and indirect interactions in a food web**. Ecology. v. 82, n.7, p. 2072-2081, 2001.
- SHINGLETON, A.W.; MIRTH, C.K.; BATES, P.W. **Developmental model of static allometry in holometabolous insects**. Proc. R. Soc. Lond. B. v.275, p.1875–1885, 2008.
- SILVA, E. F.; SANTOS, T. R. R.; FERNANDES-BULHÃO, C. **Levantamento florístico das lianas lenhosas, arbustos e subarbustos do Cerrado do Parque do Bacaba, Nova Xavantina-MT**. Revista Brasileira de Biociências. v.5, n.2, p.948-950, 2007.
- SOUTHGATE, B. J. **Biology of the Bruchidae**. Annual Review of Entomology, v.24, p.449-473, 1979.
- STERN, D.N.; EMLÉN, D.J. **The development basis for allometry in insects**. Development, Cambridge. v. 126, p. 1091-1101, 1999.
- STRONG, D.R.; LAWTON, J.H.; SOUTHWOOD, R. **Insects on Plants: Community Patterns and Mechanisms**. Harvard University Press, Cambridge, MA. 1984.
- TULLER, J.; DE PAULA, E. L.; MAIA, L.F.; MORAES, R.A. **Seed predation, food web, nutrient availability, and impact on the seed germination of *Senegalia tenuifolia* (Fabaceae)**. Revista de biologia tropical. v. 63, n. December, p. 1149–1159, 2015.

WEST, S. A.; FLANAGAN, K. E.; GODFRAY, H. C. **The relationship between parasitoid size and fitness in the field, a study of *Achrysocharoides zwoelferi*** (Hymenoptera: Eulophidae). *Journal of Animal Ecology*. v. 65, p. 631-639, 1996.

WOODWARD,G; EBENMAN,B.; EMMERSON,M; MONTOYA,J.M; OLESEN,J.M; VALIDO,A.; WARREN,P.H.**Body size in ecological networks**. *Trends Ecol Evol*. v.20, p. 402-409, 2005.

WOOTTON, J. T. **The nature and consequences of indirect effects in ecological communities**. *Annual review of ecology and systematics*. v. 25, n. 1, p. 443-466, 1994.

## **SEGUNDA PARTE –ARTIGOS**

## **ARTIGO 1**

# **“INFLUÊNCIA DAS INTERAÇÕES ECOLÓGICAS EM UMA REDE MULTI-TRÓFICA SOBRE O TAMANHO CORPORAL DE INSETOS CONSUMIDORES DE SEMENTE”.**

Artigo redigido conforme a norma para publicação periódica científica NBR 6022 (ABNT,2003a).

## RESUMO

As espécies estão interconectadas através de múltiplas interações ecológicas formando complexas redes tróficas. A intensidade dessas interações e a estruturas das redes tróficas tem sido recentemente associada ao tamanho corporal dos organismos. No entanto, pouco se sabe sobre como as interações em uma rede multi-trófica podem afetar o tamanho corporal de indivíduos que exploram um mesmo recurso. Dessa forma, nesse estudo, nós exploramos a influência das interações ecológicas sobre o tamanho corporal de indivíduos que exploram um mesmo recurso. Nós estimamos o tamanho corporal através do comprimento da tíbia das três principais espécies de insetos consumidores de semente de *Senegalia tenuifolia* (Fabaceae: Mimosoideae) representados: pelos coleópteros bruquíneos *Merobruchus terani* (Chrysomelidae: Bruchinae) e *Sator maculatopycus* (Chrysomelidae: Bruchinae), e o braconídeo *Allorhogas vulgaris* (Hymenoptera: Braconidae: Doryctinae). Nós encontramos diferenças na forma como o tamanho da tíbia de cada espécie responde as diferentes interações presentes na rede trófica, evidenciando que o tamanho da tíbia pode ser reflexo tanto da abundância, como da intensidade com que essas interações acontecem. *M. terani* é a espécie mais abundante na rede trófica e também apresentou uma maior influência das interações, enquanto que as outras duas espécies foram menos abundantes e a maioria das interações demonstraram que dependendo da situação a sua influência pode ser positiva ou negativa. Por último, discutimos como as interações podem causar esses impactos (positivos ou negativos) sobre o tamanho corporal dessas espécies, mesmo que elas desempenhem papéis funcionais similares na exploração do recurso. Concluimos que o tamanho corporal pode oferecer informações biológicas importantes nos estudos de redes tróficas.

**Palavras-Chave:** Força de interações, *Senegalia tenuifolia*, abundância, Coleóptera, Hymenoptera.

## ABSTRACT

Species are interconnected by multiple ecological interactions forming complex trophic networks. The intensity of these interactions and the structure of the trophic networks have been recently associated to the body size of organisms. However, little is known about how interactions in a multi-trophic can affect the body size of individuals exploring the same resource. Thus, in this study, we evaluate the influence of the ecological interactions on the body size of individuals exploring the same resource. The body size was estimated through the tibia length of the three main species of seed insects associated to *Senegalia tenuifolia* (Fabaceae: Mimosoideae) represented by the seed-feeding beetles *Merobruchus terani* (Chrysomelidae: Bruchinae) and *Stator maculatopygus* (Chrysomelidae: Bruchinae) and the braconid *Allorhogas vulgaris* (Hymenoptera: Braconidae: Doryctinae). We found differences in the way the tibia size of each species responded to the different interactions present in the trophic network, evidencing that the size of the tibia may be a reflection of both the abundance and the intensity with which these interactions occur. *M. terani* is the most abundant species in the trophic network, and the one that had a greater influence of the interactions, whereas the other two species were less abundant and most of the interactions showed that depending on the situation its influence could be positive or negative. Finally, we discuss how the interactions can cause these different impacts (positive or negative) on the body size of these species, even if they play similar functional roles in the exploitation of the resource. We conclude that body size can provide important biological information in trophic network studies.

**Keywords:** Strength of interactions, *Senegalia tenuifolia*, Abundance, Coleoptera, Hymenoptera.

# 1 INTRODUÇÃO

As comunidades são compostas por espécies que estão interconectadas através de inúmeras interações ecológicas, formando complexas redes tróficas (POLIS; STRONG, 1996). A maneira como essas interações ocorrem e o papel dessas interações sobre a estruturação das comunidades são temas relevantes em ecologia, pois permitem um melhor entendimento das propriedades que atuam sobre a complexidade dos ecossistemas. Nesse aspecto, os estudos de redes tróficas assumem um papel central em ecologia, pois permitem a abstração da grande complexidade e interconectividade das comunidades naturais (BERLOW et al., 2004).

As interações ecológicas podem ocorrer de forma direta ou indireta e podem ser caracterizadas pela intensidade com que ocorrem nos sistemas (PAINE et al., 1980). A intensidade dessas interações e a estrutura das redes tróficas tem sido recentemente associada ao tamanho corporal dos indivíduos presentes em comunidades naturais (COHEN; JONSSON; CARPENTER, 2003; COHEN et al., 2005; HATTON et al., 2015, WOODWARD et al., 2005). Tais associações podem ser estabelecidas devido à importância atribuída ao tamanho corporal dos indivíduos, que além de ser um atributo presente em todos os organismos é também um atributo intimamente correlacionado à aspectos de vida como locomoção e dispersão (JETZ et al., 2004; PETERS, 1983), natalidade e mortalidade (BROWN et al., 2004; PETERS, 1983), reprodução e sobrevivência (BLANCKENHORN, 2000), abundância e nível trófico (COHEN; JONSSON; CARPENTER, 2003) e o uso de recurso (AMARILLO-SUÁREZ; STILLWELL; FOX, 2011).

O tamanho corporal dos organismos pode variar entre as espécies e também entre populações (BLANCKENHORN et al., 2006; PETERS, 1983). Embora algumas dessas variações possam ser atribuídas a fatores aleatórios, como a deriva genética, alguns exemplos de divergência desses traços são devido a adaptações locais, como risco de predação, estabilidade do habitat ou disponibilidade do recurso (HAIRSTON; WALTON, 1986; MOUSSEAU; ROFF, 1989; REZNICK; ENDLER, 1982). De fato, variações no tamanho corporal dos organismos têm sido frequentemente relacionadas ao tamanho do recurso e à competição (intraespecífica e interespecífica) e isso é especialmente verdadeiro quando a capacidade de dispersão desses indivíduos é limitada, como no caso dos parasitoides que utilizam uma única larva hospedeira, ou insetos que se alimentam de semente e não conseguem se mover entre elas (BONAL; MUÑOZ, 2009; MACKAUER; CHAU, 2001; MAIA; TULLER; FARIA, 2017; SILVA et al., 2017; TRAYNOR; MAYHEW, 2005).

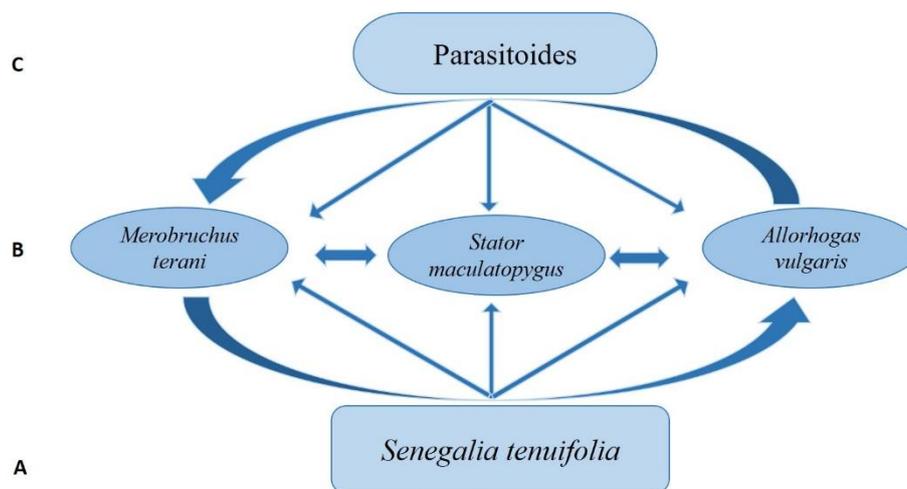
Amarillo-Suárez, Stillwell e Fox (2011) mostraram que o tamanho corporal de uma espécie de bruquíneo é influenciado por múltiplas interações, como o tamanho do recurso e a competição larval. Contudo, apesar da clara evidência de que múltiplas interações ecológicas podem influenciar simultaneamente o tamanho corporal dos indivíduos, não existem estudos dentro do nosso conhecimento que avaliaram a influência das diversas interações presentes em uma rede multi-trófica sobre o tamanho corporal de indivíduos que compartilham um mesmo recurso. Dessa forma, nós utilizamos como modelo de estudo a planta *Senegalia tenuifolia* (L.) Britton & Rose (Fabaceae: Mimosoideae) e os insetos associados a ela, e avaliamos o efeito da biomassa das sementes da planta *S. tenuifolia*, a abundância de parasitoides e a competição intraespecífica e interespecífica sobre o tamanho da tíbia de três espécies de herbívoros consumidores de sementes mais abundante no sistema: *Merobruchus terani* Kingsolver, 1980 (Chrysomelidae: Bruchinae), *Stator maculatopygus* (Pic, 1930) (Chrysomelidae: Bruchinae) e *Allorhogas vulgaris* Zaldívar-Riverón & Martínez (no prelo) (Hymenoptera: Braconidae: Doryctinae). Para testarmos os efeitos das interações sobre o tamanho corporal desses insetos nós elaboramos a seguinte pergunta: As interações presentes na rede trófica afetam o tamanho do comprimento da tíbia das três espécies de herbívoros de forma similar? Nós hipotetizamos que pelo fato dessas três espécies de herbívoros, possuírem papéis ecológicos similares (consumidores de sementes) e compartilharem um mesmo recurso, o tamanho da sua tíbia irá responder de forma similar as interações presentes na rede trófica.

## 2 METODOLOGIA

### 2.1 Dados e Rede Multi-trófica

Para testarmos como a competição, parasitismo e tamanho do recurso afetam o tamanho da tíbia dos insetos em estudo, selecionamos as espécies de insetos consumidoras de sementes mais abundantes no sistema da planta *Senegalia tenuifolia*: *Merobruchus terani* Kingsolver, 1980, *Stator maculatopygus* (Pic, 1930) (Chrysomelidae: Bruchinae) e o himenóptero *Allorhogas vulgaris* Zaldívar-Riverón & Martínez (no prelo) (Hymenoptera: Braconidae: Doryctinae). Utilizamos os dados de Maia, Tuller e Faria (2017), onde selecionamos as variáveis explicativas: biomassa das sementes de *S. tenuifolia*, a abundância de *M. terani* e *S. maculatopygus* e a de seus parasitoides (aqui chamados de parasitoides de coleópteros). Como variável resposta, selecionamos o comprimento da tíbia das duas espécies

bruquíneas. Além disso, medimos o comprimento da tíbia de *A. vulgaris* e selecionamos a abundância desta espécie assim como a de seus parasitoides como variáveis explicativas (para maiores informações sobre a localização da área, coleta dos insetos e dos frutos favor consultar MAIA; TULLER; FARIA, 2017). Dessa forma, foram medidos 347 indivíduos da espécie *M. terani*, 38 indivíduos da espécie *S. maculatomygus* e 146 indivíduos da espécie *A. vulgaris*. A estrutura da rede trófica se encontra na **figura 1**.



**Figura 1:** Rede trófica simplificada dos insetos associados aos frutos de *Senegalia tenuifolia* e respectivas interações. A letra **A** representa o recurso e o primeiro nível trófico, a letra **B** representa o segundo nível trófico e as espécies consumidoras de sementes e a letra **C** os parasitoides e terceiro nível trófico. Fonte: Da autora 2018.

## 2.2 Metodologia de medição dos espécimes.

O comprimento da tíbia posterior de *Stator maculatomygus*, *Merobruchus terani* e *Allorhogas vulgaris* foram medidos a partir da junção do fêmur com a tíbia, até a junção da tíbia com o tarso. As tíbias foram dissecadas do corpo dos insetos com auxílio de bisturi e pincel e posicionadas na posição dorso-ventral em lâminas, para diminuir possíveis erros de mensuração. Todos os insetos foram fotografados utilizando o microscópio da marca Leica M205A, acoplado com uma câmera digital Leica DFC295. Posteriormente, as estruturas fotografadas foram mensuradas utilizando o software Leica Application suite V3.7.

## 2.3 Categorias Competitivas

Utilizamos categorias de competições para acessar a frequência com que as três espécies consumidoras de semente coexistem em um mesmo fruto. Para isso, criamos 7 categorias de competição. As categorias C1, C2 e C3 representam respectivamente apenas a presença de *M. terani*, *S. maculatomygus* e *A. vulgaris* nos frutos, a categoria C4 representa a presença de *M. terani* e *S. maculatomygus*, a categoria C5- *M. terani* e *A. vulgaris*, a categoria C6 - *A. vulgaris* e *S. maculatomygus* e C7 as três espécies juntas.

## 2.4 Análise dos dados

### 2.4.1 Correlações

Para avaliarmos o efeito das interações da rede trófica no tamanho das estruturas morfológicas das três espécies de insetos, primeiramente realizamos análises de correlações para diminuir o número de variáveis explicativas. As variáveis explicativas submetidas a análise de correlações foram abundância de *S. maculatomygus*, abundância de *M. terani*, abundância de *A. vulgaris*, abundância de parasitoides de coleóptero, abundância de parasitoides de himenópteros e biomassa de semente. Não houveram correlações significativa entre as variáveis explicativas.

### 2. 4.2 Construção de modelos

Construímos modelos lineares para avaliar os efeitos da abundância das três espécies de herbívoros (*S. maculatomygus*, *M. terani* e *A. vulgaris*), abundância de parasitoides de coleópteros, abundância de parasitoides de himenópteros e biomassa da semente nas estruturas morfológicas de cada espécie. Em um primeiro momento, seguindo o protocolo do Zuur et al. (2009) avaliamos diferentes estruturas para o modelo global (aquele que considera todas as variáveis explicativas na sua formulação), comparando modelos de efeito misto com diferentes fatores aleatórios. O primeiro modelo assumia apenas a relação linear entre as variáveis explicativa e a variável resposta, e foi estimado através do método GLS (Generalized Least Squares). Os outros três modelos assumiram efeitos mistos com diferentes fatores aleatórios: subárea, coleta e subárea /coleta. A estimativa dos modelos foi realizada por método ML (Maximum Likelihood), de forma a permitir a seleção de variáveis posteriormente (**Tabela 1**).

O melhor modelo foi selecionado através do critério de informação de Akaike corrigido para amostras pequenas (AICc), onde o menor valor de AICc representa o modelo com melhor ajuste, e o peso de Akaike ( $w$ ) estima a probabilidade de cada modelo ser selecionado como melhor, caso o procedimento fosse repetido várias vezes (BURNHAM; ANDERSON; HUYVAERT, 2011).

**Tabela 1:** Estrutura geral dos modelos utilizados para cada espécie, onde o melhor modelo foi selecionado através do critério de informação de Akaike.

Estrutura dos modelos
M1=glS(tt~am+aa+as+pc+ph+sb, method="ML")
M2=lme(tt~am+aa+as+pc+ph+sb, random= local, method="ML")
M3=lme(tt~am+aa+as+pc+ph+sb, random= coleta, method="ML")
M4=lme(tt~am+aa+as+pc+ph+sb, random= local/coleta, method="ML")

tt- tamanho da tábua, aa- abundância de *A. vulgaris*, as- abundância de *S. maculatopygus*, am- abundância de *M. terani*, pc-abundância de parasitoides de coleópteros, ph-abundância de parasitoide de himenópteros, sb-biomassa da semente. Fonte: Da autora (2017).

Os melhores modelos selecionados para *A. vulgaris* e *S. maculatopygus* foram aqueles sem variável aleatória, dessa forma como as variáveis respostas possuem distribuição normal, foram construídos modelos lineares através do método GLS (Generalized Least Squares) utilizando a distribuição de erros *Gaussian* (ver **Tabelas MS1 e MS2** no material suplementar). Para *M. terani* o melhor modelo selecionado foi aquele que possuía a coleta como variável aleatória (ver **Tabela MS3** no material Suplementar). Com isso, construímos modelos lineares generalizados mistos (GLMM), considerando a coleta (tempo de desenvolvimento do fruto) como fator aleatório e utilizando a distribuição dos erros *Gaussian*.

O critério de informação de Akaike selecionou mais de um modelo com valor de  $\Delta AICc$  menor do que 2 para as três espécies de consumidores de sementes (ver **Tabela MS4, Tabela MS5 e Tabela MS6** no material suplementar). Então assumindo a melhor estrutura para o modelo global, realizamos uma seleção de variáveis novamente, através do AICc e  $w$  (peso de Akaike). Consideramos que modelos com diferença de AIC menor do que 2 têm igual ajuste aos dados. Nesse caso, fizemos uma inferência multimodelos, estimando o efeito médio das variáveis nos melhores modelos, ponderada pelo valor de  $w$  dos modelos em que ocorreram. Avaliamos a importância de cada variável contabilizando o número de vezes que cada variável ocorreu na comparação de melhores modelos, novamente ponderada pelo valor de  $w$  dos modelos em que ocorreram (BURNHAM; ANDERSON; HUYVAERT, 2011). Todas as análises foram realizadas no software R (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2016). As

análises de GLS foram realizadas através do pacote ‘nmls’ (PINHEIRO et al., 2017), as análises de efeito misto foram realizadas através do pacote ‘lme4’ (BATES; MAECHLER; DAI, 2008), e a seleção de modelo feita através do pacote ‘MuMIn’ (BARTONÍ, 2016).

### 3 RESULTADOS

Para a obtenção do comprimento da tíbia de *M. terani*, *S. maculatopygus* e *A. vulgaris* foram mensurados 531 insetos no total. Entre as categorias de competição as que tiveram maior número de indivíduos respectivamente foram as categorias: C1, C4, C3 e C5, ao passo que poucos indivíduos estavam na categoria C2, C6 e C7. (**Tabela 2**).

**Tabela 2:** Número de indivíduos medidos e número de frutos em cada categoria de competição.

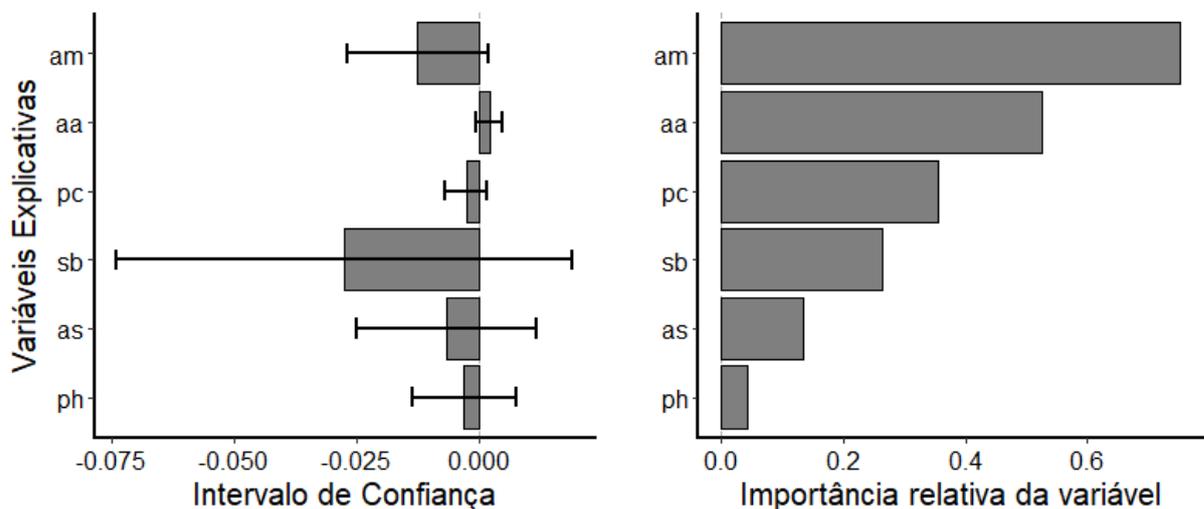
Categorias	Espécies	Número de indivíduos	Número de Frutos	% média de indivíduos / fruto
C1	<i>M. terani</i>	252	127	1,98
C2	<i>S. maculatopygus</i>	8	7	1,14
C3	<i>A. vulgaris</i>	78	26	3
C4	<i>M. terani</i> e <i>S. maculatopygus</i>	112	44	2,54
C5	<i>M. terani</i> e <i>A. vulgaris</i>	67	21	3,19
C6	<i>A. vulgaris</i> e <i>S. maculatopygus</i>	3	2	1,5
C7	<i>M. terani</i> , <i>S. maculatopygus</i> e <i>A. vulgaris</i>	11	3	3,66
Total		531	230	

Fonte: Da autora (2017).

Os resultados mostraram que o tamanho do comprimento da tíbia de *A. vulgaris* é influenciada por todas as variáveis explicativas com diferentes graus de importância. Seguindo a ordem de maior importância para menor importância das variáveis, temos a abundância do *M. terani* com valor de importância 0,75 (75% de probabilidade de estar no melhor modelo) diminuindo o tamanho da tíbia de *A. vulgaris*. A abundância do próprio *A. vulgaris* com valor de importância de 0,52 (52%) aumentando o tamanho de sua tíbia, a abundância de parasitoides de coleópteros com valor de importância de 0,35 (35%) diminuindo o tamanho da tíbia do *A. vulgaris*, a biomassa da semente com valor de importância de 0,26 (26%), diminuindo o tamanho da tíbia, a abundância do *S. maculatopygus* com valor de importância de 0,13 (13%)

diminuindo o tamanho da tíbia de *A. vulgaris* e por último a abundância de parasitoides de himenópteras com importância de 0,04 (4%) diminuindo o tamanho da tíbia do *A. vulgaris* (**Figura 2**). No entanto, todos os valores estimados para *A. vulgaris* tiveram o intervalo de confiança passando pelo zero, o que indica que existe pouca evidência de que os efeitos estimados sejam positivos ou negativos exclusivamente.

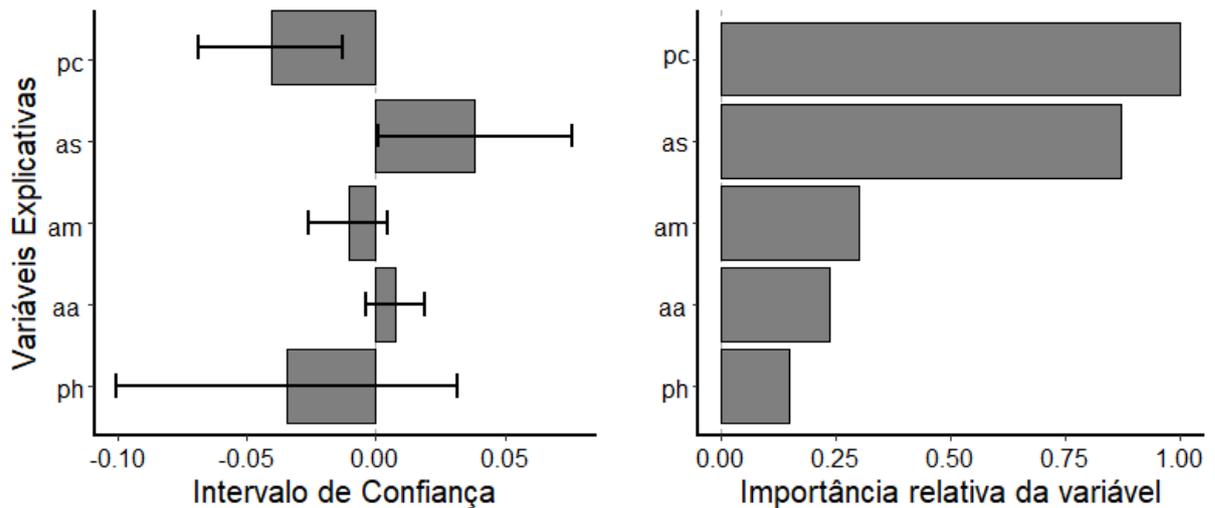
**Figura 2:** Resultado da análise de multimodelos para o *Allorhogas vulgaris* e sua estrutura morfológica tíbia. O valor estimado e do intervalo de confiança mostram a influência das variáveis explicativas no comprimento da tíbia de *A. vulgaris* e a importância relativa da variável mostra a probabilidade de a variável explicativa estar no melhor modelo.



aa-abundância de *Allorhogas vulgaris*, am-abundância de *Merobruchus terani*, as-abundância de *Stator maculatopygus*, pc-abundância de parasitoides de coleóptero e ph-abundância de parasitoides de himenóptero, sb-biomassa da semente. Fonte: Da autora (2017).

O tamanho da tíbia do *S. maculatopygus* foi influenciado por cinco variáveis explicativas com diferentes graus de importância. A abundância de parasitoides de coleópteros teve o maior valor de importância 1 (100%), influenciando negativamente o tamanho da tíbia do *S. maculatopygus*. Posteriormente, a sua própria abundância apareceu em segundo lugar com a importância de 0,87 (87%), influenciando positivamente no tamanho de sua tíbia. A abundância de *M. terani* teve importância de 0,30 (30%) e efeito positivo no tamanho da tíbia a abundância do *A. vulgaris* teve uma importância de 0,24 (24%) com efeito negativo no tamanho da tíbia e por último a abundância de parasitoides de himenóptero teve a importância de 0,15 (15%), influenciando o tamanho da tíbia negativamente (**Figura 3**). No entanto, o intervalo de confiança permitiu estimar com certeza somente o efeito da abundância de parasitoides de coleópteros sobre o tamanho da tíbia de *S. maculatopygus*.

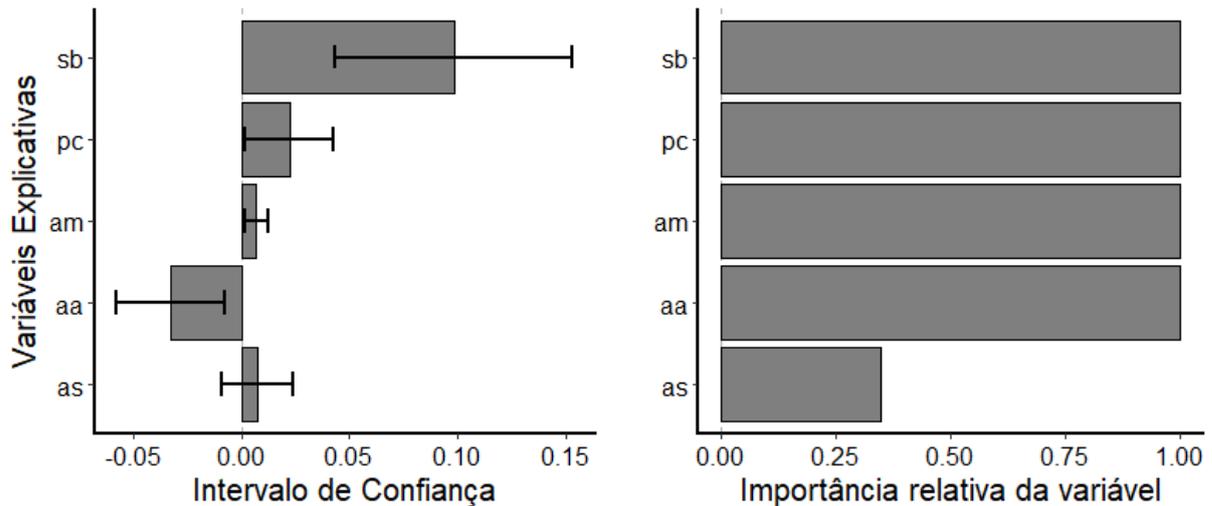
**Figura 3:** Resultado da análise de multimodelos para o *Stator maculatopygus* e sua estrutura morfológica tíbia. O valor estimado e do intervalo de confiança mostram a influência das variáveis explicativas no comprimento da tíbia de *S. maculatopygus* e a importância relativa da variável mostra a probabilidade de a variável explicativa estar no melhor modelo.



aa-abundância de *Allorhogas vulgaris*, am-abundância de *Merobruchus terani*, as-abundância de *Stator maculatopygus*, pc-abundância de parasitoides de coleóptero e ph-abundância de parasitoides de himenóptero, sb-biomassa da semente. Fonte: Da autora (2017).

O tamanho da tíbia do *M. terani* foi influenciado por cinco variáveis explicativas. Entre elas a abundância de *A. vulgaris* com valor de importância 1 (100%), diminuiu o tamanho da tíbia de *M. terani*. A sua própria abundância (*M. terani*) com valor de importância de 1 (100%) aumentou o tamanho da sua tíbia. A abundância de parasitoides de coleópteros com importância de 1 (100%) aumentou o tamanho da sua tíbia. A biomassa da semente teve importância de 1 (100%) influenciando positivamente o tamanho da tíbia e por último a abundância do *S. maculatopygus* teve importância de 0,35 (35%) e teve um efeito positivo sobre o tamanho da tíbia de *M. terani* (**Figura 4**). Diferentemente das duas outras espécies, com exceção da influência da abundância do *S. maculatopygus* sobre o tamanho do comprimento da tíbia, todas as outras variáveis tiveram valores estimados mais consistente (intervalo de confiança) em relação a influência positiva ou negativa sobre o tamanho da tíbia das outras espécies.

**Figura 4:** Resultado da análise de multimodelos para o *Merobruchus terani* e sua estrutura morfológica tíbia. O valor estimado e do intervalo de confiança mostram a influência das variáveis explicativas no comprimento da tíbia de *M. terani* e a importância relativa da variável mostra a probabilidade de a variável explicativa estar no melhor modelo.



aa-abundância de *Allorhogas vulgaris*, am-abundância de *Merobruchus terani*, as-abundância de *Stator maculatopygus*, pc-abundância de parasitoides de coleóptero e sb –biomassa da semente. Fonte: Da autora (2017).

## 4 DISCUSSÃO

Através da mensuração do comprimento da tíbia dos três principais insetos consumidores de sementes associados aos frutos de *S. tenuifolia* nossos resultados evidenciam que a seleção do tamanho do comprimento da tíbia desses insetos é reflexo de múltiplos fatores de interação. Em que cada espécie possui mecanismos e respostas diferentes ao parasitismo, a biomassa do recurso e a competição, que ao final podem ocasionar em um aumento ou diminuição de seu tamanho corporal aqui estimada pelo comprimento da tíbia.

Grande parte da variação no tamanho corporal de insetos que utilizam um único recurso durante seu desenvolvimento (e.g., parasitoides e insetos consumidores de sementes) é associado ao tamanho do seu hospedeiro (AMARILLO-SUÁREZ; FOX, 2006; STILWELL et al., 2007b) e, pelo menos fenotipicamente, pode ser influenciado pela competição larval (AMARILLO-SUÁREZ; STILLWELL; FOX, 2011; FOX et al., 1996). Alguns estudos sugerem que com o aumento da disponibilidade do recurso alimentar, há também um aumento no tamanho corporal dos indivíduos que o consomem (AMARILLO-SUÁREZ; STILLWELL; FOX, 2011; BONAL; MONÑOS, 2009; HUGHES; VOGLER, 2004; MAIA; TULLER; FARIA,

2017). O nosso resultado mostrou, que em um sistema em que existem múltiplas interações, a influência da biomassa da semente sobre o tamanho da tíbia dos herbívoros pode ser variável, uma vez que observamos três relações diferentes: uma relação positiva entre o tamanho da tíbia de *M. terani* e a biomassa da semente, uma relação negativa entre o tamanho da tíbia de *A. vulgaris* e a biomassa da semente e nenhuma relação entre o tamanho da tíbia *S. maculatomygus* e o tamanho do recurso. Nós acreditamos que essas diferenças da influência da biomassa da semente sobre o tamanho corporal das espécies *M. terani*, *S. maculatomygus* e *A. vulgaris* possam ser tanto reflexo da intensidade com que ocorrem essas interações (determinada pela abundância) como também do comportamento de oviposição das fêmeas. As fêmeas precisam otimizar o *fitness* da sua prole decidindo qual o melhor local para depositar os seus ovos e a quantidade. Uma vez que tanto o tamanho da semente como a competição entre as larvas podem impactar na sobrevivência, fecundidade e tamanho corporal de sua prole (AMARILLO-SUÁREZ; STILLWELL; CAMPBELL, 2002; FOX, 2011; FOX; MOUSSEAU, 1995; MITCHELL, 1975; MESSINA; RENWICK, 1985; MESSINA; MITCHELL, 1989). E isso é ainda mais evidente quando consideramos a coexistência dessas espécies, que ocorreu apenas em uma parcela pequena de frutos coletados e sempre com a dominância de *M. terani*, uma vez que sua abundância foi dez vezes maior do que a de *S. maculatomygus* e três vezes maior do que a abundância de *A. vulgaris* nos frutos coletados.

Estudos anteriores sugeriram que *M. terani* é dominante em relação a *S. maculatomygus*, tanto em sua abundância como em seu tamanho (MAIA; TULLER; FARIA, 2017; SILVA et al., 2017; TULLER et al., 2015). Além disso, ele chega primeiro ao recurso e tem o hábito de ovipositar em frutos ainda ligados a planta mãe, enquanto que *S. maculatomygus* apesar de ter sido encontrado em frutos ainda verdes, tem o hábito de ovipositar em sementes pós-dispersas caídas ao chão, o que poderia explicar tanto sua baixa abundância na rede multi-trófica como seu tamanho reduzido (KINGSOLVER; JOHN, 2004; MAIA; TULLER; FARIA, 2017; TULLER et al., 2015). Além disso, o resultado encontrado para *A. vulgaris* (quanto maior a biomassa da semente menor é o tamanho da sua tíbia), reforça a ideia de que existe uma diferenciação na exploração dos recursos entre as três espécies, sugerindo que maiores recursos oferecem vantagem para o aumento corporal de *M. terani*, enquanto que outros mecanismos seriam mais relevantes para as outras duas espécies.

No estudo de Tuller (2017), por exemplo, foi observado que a espécie *Allorhogas minero* Zaldívar-Riverón & Martínez (no prelo) não tem preferência por recursos maiores e é mais afetado pela qualidade nutricional do recurso do que a quantidade do mesmo. Contudo,

essa relação entre o *Allorhogas* spp. e a qualidade nutricional do recurso ainda é pouco esclarecida, uma vez que alguns insetos galhadores podem desviar os recursos nutricionais da planta em seu próprio benefício, modificando a alocação de recurso (MARINI-FILHO; FERNANDES, 2012). Esse tipo de comportamento de desvio, poderia explicar o porquê de o tamanho da semente não ter influência positiva sobre o tamanho da tíbia de *A. vulgaris*. Além disso, esse mecanismo poderia reduzir a competição com as outras espécies como *M. terani* que demonstrou ter preferência por recursos maiores e influenciou negativamente o tamanho a tíbia de *A. vulgaris*.

Além do tamanho do recurso, a intensidade com que ocorre a competição intraespecífica e interespecífica pode ser um fator limitante para o desenvolvimento dos indivíduos e indiretamente podem influenciar o tamanho corporal dos indivíduos que competem por um mesmo recurso (AMARILLO-SUÁREZ; STILLWELL; FOX, 2011; ELLERS; VAN; SEVENTER, 1998; HIRSCHBERGER, 1999; MESSINA, 2004; WILSON, 1994). Nossos resultados mostraram que o tamanho da tíbia de *M. terani* e *S. maculatopygus* é influenciado positivamente tanto pela própria abundância como a abundância da outra espécie de bruquíneo, e negativamente pela abundância de *A. vulgaris*. Esses resultados sugerem que a abundância dos bruquíneos (competição intraespecífica e competição interespecífica entre *M. terani* e *S. maculatopygus*) não seja um fator limitante para o crescimento do tamanho das tíbias dos mesmos, evidenciando que a diferenciação no comportamento de oviposição destas espécies (MAIA; TULLER; FARIA, 2017; TULLER et al., 2015) possa desempenhar um papel importante tanto na coexistência como também na diminuição da competição entre eles. Silva et al. (2017), demonstraram que *S. maculatopygus* não estava presente na categoria mais alta de infestação dos frutos e sugeriram que *S. maculatopygus* poderia ter um mecanismo de evitar frutos com altos níveis de infestação ou até mesmo não sobreviver quando exposto a esse tipo de condição.

Em contrapartida, a abundância de *A. vulgaris* parece ser um fator limitante no tamanho corporal (tíbia) de *M. terani* e *S. maculatopygus*, uma vez que um aumento na sua abundância levou a uma diminuição no tamanho da tíbia das duas espécies, indicando a ocorrência de competição interespecífica entre *A. vulgaris* e os bruquíneos (*M. terani* e *S. maculatopygus*), que também tiveram um efeito negativo sobre o tamanho da tíbia de *A. vulgaris*. A competição interespecífica nesse caso ocorre indiretamente (competição por exploração), uma vez que não observamos a coexistência dessas espécies em uma mesma semente, mas sim em um mesmo fruto (TULLER et al., 2015). Por outro lado, a abundância de *A. vulgaris* influenciou

positivamente no tamanho de sua tíbia, indicando que a sua abundância (ou competição intraespecífica) não é um fator limitante para o tamanho de sua tíbia. Além disso, essa espécie é galhadora e tem o hábito de formar expansões isoladas permitindo a exploração de mais de um indivíduo por semente (MÂCEDO; MONTEIRO, 1989; TULLER et al., 2015), a aquisição de recursos com maior qualidade (ocasionada pelo desvio de nutrientes), poderia explicar essa relação positiva entre o aumento da abundância de *A. vulgaris* e o aumento do tamanho de sua tíbia (MARINI-FILHO; FERNANDES, 2012).

No que se refere a influência dos inimigos naturais sobre o tamanho corporal dos insetos, observamos dois resultados diferentes: o primeiro resultado foi um aumento do tamanho da tíbia de *M. terani* com o aumento da abundância de parasitoides de coleópteros e o segundo resultado foi uma diminuição do tamanho das tíbias de *A. vulgaris* e *S. maculatopygus* com o aumento da abundância dos parasitoides de coleópteros e dos parasitoides de himenópteros. Duas considerações precisam ser levadas em conta para um melhor entendimento dos mecanismos que podem ter ocasionado esses resultados. A primeira consideração é em relação a abundância dessas três espécies, *M. terani* é a espécie mais abundante representando quase 80% dos indivíduos que foram coletados e está presente em todo período de coleta, enquanto que o *A. vulgaris* tem uma abundância intermediária e *S. maculatopygus* possui uma abundância muito baixa e aparecem com mais frequência quando os frutos estão mais maduros. A segunda consideração é que os parasitoides não necessariamente exercem influência direta sobre as espécies de herbívoros, uma vez que as larvas dos parasitoides utilizam um único hospedeiro (como fonte de alimento) para completar seu desenvolvimento, e obrigatoriamente esse tipo de interação (hospedeiro-parasitoide) implicará na morte do seu hospedeiro (QUICKE, 1997).

Dessa forma, podemos inferir que devido à alta abundância de *M. terani* o efeito positivo ocasionado pelo aumento da abundância de parasitoides de coleópteros sobre o tamanho de sua tíbia, seja consequência do efeito indireto do controle populacional realizados pelos parasitoides, que ao reduzir o tamanho populacional dos coleópteros contribuíram para uma redução na pressão competitiva entre os coleópteros sobre o recurso. No estudo de Silva et al., 2017, foi observado que frutos com maiores infestações de bruquíneos produziam um aumento considerável no tamanho da tíbia de *M. terani* indicando que a população ainda não tenha atingido a capacidade suporte. Em contrapartida, *A. vulgaris* e *S. maculatopygus* mostraram uma redução no tamanho de suas tíbias com a presença dos parasitoides de coleópteros e himenópteros o que pode ser consequência indireta da competição aparente, uma vez que essas espécies possuem parasitoides em comum com *M. terani* (e.g., *Lyrcus* sp., *Horismenus* sp., *Heterospilus* sp. e *Paracrias* sp.; para maiores detalhes ver Maia et al., (2018)), que por chegar

anteriormente estaria propiciando um aumento no número de predadores no ambiente, aumentando a taxa de parasitismo e consequentemente prejudicando o desenvolvimento dos indivíduos que sobreviveram (HOLT; BONSALL, 2017; MORRIS et al., 2004).

Em um outro estudo foi observado uma tendência similar, em que houve uma diminuição do tamanho de insetos hospedeiros bruquíneos em decorrência do aumento da densidade do seu parasitoide. Esse resultado foi atribuído a uma mudança causada no comportamento de alimentação das larvas hospedeiras na presença dos parasitoides (ZAUGG BENEREY; BACHER, 2013). Segundo esses pesquisadores, as larvas desse inseto são capazes de detectar as vibrações emitidas pelo seu inimigo natural (parasitoides) quando eles inserem o seu ovipositor no fruto em busca de hospedeiro (BACHER et al., 1997). E da mesma forma, os parasitoides são capazes de localizar o seu hospedeiro através das vibrações emitidas pelo movimento das larvas enquanto se alimentam. Em decorrência disso, para prevenir a emissão de vibrações que possam denunciar sua localização aos parasitoides, as larvas desses insetos param de se alimentar ou alimentam-se menos e aceleram o seu desenvolvimento para evitarem serem parasitados (MEYHÖFER; CASAS; DORN, 1994). Esse mecanismo de mudança do comportamento da alimentação das larvas na presença de seus parasitoides, poderia também estar ocorrendo em nosso sistema, no entanto, como *M. terani* é mais abundante e chega primeiro ao fruto os parasitoides estariam contribuindo mais positivamente do que negativamente no seu tamanho corporal, diminuindo a competição intraespecífica e aumentando a disponibilidade de recurso em um primeiro momento, enquanto que o *S. maculatopygus* e o *A. vulgaris* estariam experimentando um efeito negativo, em decorrência do aumento no número de parasitoides e também a sua baixa abundância. Contudo, ainda é necessário maiores investigações e evidências experimentais, que levem em consideração o comportamento alimentar do hospedeiro na presença dos parasitoides para um melhor entendimento dessa relação.

Em uma perspectiva de redes tróficas nossos resultados demonstram que a espécie mais abundante no sistema *M. terani*, tem o tamanho da sua tíbia mais fortemente afetada pelas interações na rede trófica do que as outras duas espécies menos abundantes (*A. vulgaris* e *S. maculatopygus*), que apesar de também terem sido afetadas pelas interações ecológicas tiveram a maioria dos valores de intervalo de confiança passando pelo zero (podendo ser positiva ou negativa a influência das variáveis sobre o tamanho da tíbia), o que indica que essa relação entre as interações e o tamanho de suas tíbias possam responder de forma diferente dependendo das situações e a força com que as interações ocorrem em cada fruto.

## 5 CONCLUSÃO

Demonstramos que o tamanho do comprimento da tíbia das três espécies de consumidores de semente presentes nos frutos de *S. tenuifolia*, é reflexo das diferentes interações presentes na rede trófica e ao contrário da nossa hipótese cada espécie foi influenciada diferentemente pelas interações presentes na rede trófica. *M. terani* foi a espécie mais abundante no sistema e também a mais fortemente afetada pelas interações na rede trófica (valores estimados e intervalo de confiança sem passar pelo zero), enquanto que as outras duas espécies (*S. maculatopygus* e *A. vulgaris*) tiveram uma menor influência das interações sobre o tamanho de suas tíbias com valores estimados menores e com indícios de que dependendo da intensidade e do tipo de interação que está ocorrendo no sistema ( e.g., parasitoide- hospedeiro ou recurso-consumidor), a influência sobre o seu tamanho corporal pode ser positiva ou negativa dependendo da situação. Nessa perspectiva, a abundância parece ser um fator importante na determinação da intensidade com que essas interações ocorrem e na maneira como elas podem afetar o tamanho corporal dos insetos que compartilham um mesmo recurso. Essa diferença no modo como o tamanho da tíbia dessas espécies respondem as diferentes interações na rede trófica podem ser atribuídas a história de vida de cada espécie e a utilização de diferentes estratégias e mecanismos que permitem que os mesmos coexistam e obtenham sucesso na exploração de um mesmo recurso. Por último, concluímos que a mensuração do tamanho corporal nos estudos de redes tróficas podem ser uma ferramenta importante na abstração de uma grande quantidade de informação biológicas em resposta as interações ecológicas em uma rede multi-trófica. E sugerimos que outros estudos desse tipo sejam realizados em outros sistemas para a busca de padrões e de um maior entendimento da maneira como as comunidades estão interligadas e como o tamanho corporal está associado a essas interações.

## REFERÊNCIAS

- AMARILLO-SUÁREZ, A. R.; FOX, C.W. **Population differences in host use by a seed-beetle-local adaptation, phenotypic plasticity and maternal effects.** *Oecologia*. v.150, p.247-258, 2006.
- AMARILLO-SUÁREZ, A. R.; STILLWELL, R. C.; FOX, C.W. **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*. v. 1, n. 1, p. 1-14, 2011.
- BACHER, S.; CASAS, J.; WÄCKERS, F.L.; DORN, S. **Substrate vibrations elicit defensive behaviour in leaf miner pupae.** *J Insect Physiol*. v.43, p.945–952, 1997.
- BARTOŃ, K. **Mumin:** Community Ecology Package. R package version 1.15.6. 2015.
- BATES, D.; MAECHLER, M.; DAI, B. **lme4:** Linear Mixed-Effects Models Using S4 Classes. R Development Core Team, Vienna, Austria, 2008.
- BERLOW, E.L.; NEUTEL, A.; COHEN, J.E.; DE RUITER, P.C.; EBENMAN, B.; EMMERSON, M.; FOX, J.W.; JANSEN, V.A.A.; JONES, J.I.; KOKKORIS, G.D.; LOGOFET, D.O.; MCKANE, A.J.; MONTOYA, J.M.;PETCHEY, O. **Interaction strengths in food webs: issues and opportunities.** *Journal of Animal Ecology*. v.73, p.585-598, 2004.
- BLANCKENHORN, W. U. **The evolution of body size: what keeps organisms small?** *Quarterly Review of Biology*. v.75, p.385–407, 2000.
- BLANCKENHORN, W. U.; STILLWELL, R. C.; YOUNG, K. A.; FOX, C.W.; ASHTON, K. **When Rensch meets Bergmann: does sexual size dimorphism change systematically with latitude?** *Evolution*. v.60, p.2004-2011, 2006.
- BROWN, J.H.; GOLLOOLY, J.F.; ALLEN, A.P.; SAVAGE, V.M.; WEST, G.B. **Toward a metabolic theory of ecology.** *Ecology*. v.85, pp.1771-1789, 2004.
- BURNHAM, K.P; ANDERSON, D.R; HUYVAERT, K.P. **AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: some background, observations, and comparisons.** *Behavioral Ecology and Sociobiology*. v. 65, p.23–35, 2011.
- BONAL, R.; MUÑOZ, A. **Seed weevils living on the edge: pressures and conflicts over body size in the endoparasitic *Curculio* larvae.** *Ecol. Ent.* v.34, p.304-309, 2009.
- CAMPBELL, J. F. **Influence of seed size on exploitation by the rice weevil, *Sitophilus oryzae*.** *Journal of Insect Behavior*. v.15, p. 429-445, 2002.
- COHEN, J. E.; JONSSON, T.; CARPENTER, S.R. **Ecological community description using the food web, species abundance, and body size.** *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)*. v.100, p.1781-1786, 2003.
- COHEN, J.E; JONSSON, T.; MULLER, C.B; GODFRAY, H.C.J; SAVAGE, V. **Body sizes of hosts and parasitoids in individual feeding relationships.** *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* v.102, p. 684–689, 2005.

- ELLERS, J., VAN ALPHEN, J.J.M.; SEVENSTER, J.G. **A field study of size–fitness relationships in the parasitoid *Asobara tabida***. *Journal of Animal Ecology*. v. 67, p. 318–324, 1998.
- FOX, C. W.; MOUSSEAU, T. A. **Determinants of clutch size and seed preference in a seed beetle, *Stator beali* (Coleoptera: Bruchidae)**. *Environ. Entomol.* v.24, p. 1557–1561, 1995.
- FOX, C.W., MARTIN, J.D., THAKAR, M.S. & MOUSSEAU, T.A. **Clutch size manipulations in two seed beetles: consequences for progeny fitness**. *Oecologia*. v.108, p.88–94, 1996.
- HATTON, I.A; MCCANN, K.S; FRYXELL, J.M.; DAVIES, T.J., SMERLAK, M.; SINCLAIR, A.R., LOREAU, M. **The predator-prey power law: Biomass scaling across terrestrial and aquatic biomes**. *Science (New York, N.Y.)*. v.349: aac6284, 2015.
- HAIRSTON Jr., N.G; WALTON, W.E. **Rapid evolution of a life history trait**. *Proc Natl Acad Sci* .v.83, p.4831-4833, 1986.
- HIRSCHBERGER, P. **Larval population density affects female weight and fecundity in the dung beetle *Aphodius ater***. *Ecological Entomology*. v.24, p.316–322, 1999.
- HOLT, R. D.; BONSALE, M.B. **Apparent Competition**. *Annual Rev. Of Ecology, Evolution and Systematics*. v.48, p. 447-471, 2017.
- HUGHES, J; VOGLER, A.P. **Ecomorphological adaptation of acorn weevils to their oviposition site**. *Evolution*. v.58, p.1971–1983, 2004.
- JETZ, W.; CARBONE, C.; FULFORD, J. E; BROWN, J.H. **The Scaling of Animal Space Use**. *Science*. v.306, p.266, 2004.
- KINGSOLVER, J.G.; JOHN, M. **Handbook of the Bruchidae of the United States and Canada (Insecta, Coleoptera)**. U. S. Depart. Agric. Tech. Bull. v.1912, p. 1–636, 2004.
- MACÊDO, M. V. DE; MONTEIRO. R. T. **Seed predation by a Braconidae wasp, *Allorhogas vulgaris* (Hymenoptera)**. *Journal of the New York Entomological Society*. v.97, p. 358–362, 1989.
- MACKAUER, M.; CHAU, A. **Adaptive self superparasitism in a solitary parasitoid wasp: the influence of clutch size on offspring size**. *Funct. Ecol.* v.15, p.335-343, 2001.
- MAIA, L.F, TULLER, J.; FARIA, L.D.B. **Morphological traits of two seed-feeding beetle species and the relationship to resource traits** *Neotrop. Entomol.* v.46, pp. 36-44, 2017.
- MAIA, L.F., NASCIMENTO, A.R.; FARIA, L.D.B. **Four years host-parasitoid food web: testing sampling effort on trophic levels**, *Studies on Neotropical Fauna and Environment*. v.0, n.0, p.1-11, 2018.
- MARINI-FILHO, O.J., FERNANDES, G.W. **Stem galls drain nutrients and decrease shoot performance in *Diplusodon orbicularis* (Lythraceae)**. *Arthropod-Plant Interactions*. v.6, p.121-128, 2012.

- MESSINA, F. J.; RENWICK, J. A. A. **Ability of ovipositing seed beetles to discriminate between seeds with differing egg loads.** *Ecol. Entomol.* v.10, p. 225–230, 1985.
- MESSINA, F. J.; MITCHELL, R. **Intraspecific variation in the egg-spacing behavior of the seed beetle *Callosobruchus maculatus*.** *J. Insect Behav.* v.2, p. 727–742, 1989.
- MESSINA, F. J. **Predictable modification of body size and competitive ability following a host shift by a seed beetle.** *Evolution.* v.58, p.2788-2797, 2004
- MEYHÖFER, R.; CASAS, J.; DORN, S. **Host location by a parasitoid using leaf miner vibrations: characterizing the vibrational signals produced by the leaf mining host.** *Physiol Entomol.*v. 19, p. 349–359, 1994.
- MITCHELL, R. **The evolution of oviposition tactics in the bean weevil, *Callosobruchus maculatus* (F.).** *Ecology.* v.56, p. 696–702, 1975.
- MORRIS, R.J.; LEWIS, O.T.; GODFRAY, H.C.J. **Apparent competition and insect community structure: towards a spatial perspective.** *Ann. Zool. Fennici.*42, p.449–62, 2005.
- MOUSSEAU, T. A.; ROFF, D. A. **Adaptation to seasonality in a cricket:** patterns of phenotypic and genotypic variation in body size and diapause expression along a cline in season length. *Evolution.* v.43, p.1483–1496, 1989.
- PAINE, R. T. **Food webs:** linkage, interaction strength and community infrastructure. *Journal of animal ecology.* v. 49, n.3, p. 667-685, 1980.
- PETERS, R.H. **The ecological implications of body size.** Cambridge, England: Cambridge University Press. p.329, 1983.
- PINHEIRO, J; BATES, D.; DEBROY, S.; SARKAR, D. AND R CORE TEAM. **nlme:** Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-131, <https://CRAN.R-project.org/package=nlme>. 2017.
- POLIS, G.A.; STRONG, D.R. **Food web complexity and community dynamics.** *The American Naturalist.* v.147, p. 812-846, 1996.
- QUICKE, D.L. **Parasitic Wasps.** Chapman and Hall, London, 1997.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM **R a Language and Environment for Statistical Computing.** R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2016.
- REZNICK, D.; ENDLER, J. A. **The impact of predation on life history evolution in Trinidadian guppies (*Poecilia reticulata*).** *Evolution.* v.36, p.160-177, 1982.
- SILVA, J.A; MONTEIRO, A.B.; MAIA, L.F., FARIA, L.D.B. **Morphological traits, allometric relationship and competition of two seed-feeding species of beetles in infested pods.** *Rev. Brasileira de Entomologia.* v.61, n.3, p.243-247, 2017.

STILLWELL R. C.; WALLIN W. G.; HITCHCOCK L. J.; FOX C. W. **Phenotypic plasticity in a complex world: interactive effects of food and temperature on fitness components of a seed beetle.** *Oecologia*.v.153, p.309–321, 2007b.

TRAYNOR, R. E.; MAYHEW, P.J. **A comparative study of body size and clutch size across the parasitoid Hymenoptera.** *Oikos*. v.109, p.305-316, 2005.

TULLER, J.; DE PAULA, E. L.; MAIA, L.F.; MORAES, R.A. **Seed predation food web, nutrient availability, and impact on the seed germination of *Senegalia tenuifolia* (Fabaceae).** *Revista de biologia tropical*. v. 63, n. December, p. 1149–1159, 2015.

TULLER, J. **Trade-off entre crescer, reproduzir e defender: uma análise experimental do barbatimão e os insetos associados aos seus frutos.**2017.93p. Tese (Doutorado em Ecologia Aplicada) Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2017.

WILSON, K. **Evolution of clutch size in insects. II. A test of static optimality models using the beetle *Callosobruchus maculatus* (Coleoptera: Bruchidae).** *Journal of Evolutionary Biology*.v.7, p. 365–386, 1994.

WOODWARD,G;EBENMAN,B.;EMMERSON,M;MONTROYA,J.M;OLESEN,J.M;VALIDO ,A.;WARREN,P.H.**Body size in ecological networks.** *Trends Ecol Evol*. v.20, p. 402-409, 2005.

ZAUGG, I.; BENREY, B.; BACHER, S. **Bottom-up and top-down effects influence bruchid beetle individual performance but not population densities in the field.** *PLoS One*. Public Library of Science. v.8, n.1, e55317, 2013.

ZUUR, A.F.; IENO, E.N.; WALKER, N.J.; SAVELIEV, A.A.; SMITH, G.M. **Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R.** Springer. New York. P.136-153, 2009.

## MATERIAL SUPLEMENTAR

### 1º PASSO:

#### Seleção de modelos: comparando modelos com mesmas variáveis respostas e explicativas e com diferentes estruturas.

Em um primeiro momento, a seleção de modelos foi realizada através da construção de quatro modelos com diferentes estruturas (**Tabela 1**). O modelo 1 (M1) assumia relação linear entre as variáveis explicativas e respostas. Os modelos 2, 3 e 4 (M2, M3 e M4) assumiram efeitos mistos com diferentes fatores aleatórios: subárea, coleta e subárea/coleta respectivamente. A variável resposta utilizada foi o comprimento da tíbia para as três espécies: *S. maculatopygus*, *M. terani* e *A. vulgaris*

#### Tabelas com os resultados do primeiro passo da seleção de modelos:

Como é possível observar nos resultados da primeira seleção, o melhor modelo para a espécie *A. vulgaris* (**Tabela MS1**) e *S. maculatopygus* (**Tabela MS2**) assume uma relação linear entre as variáveis respostas (medidas das estruturas morfológicas) e variáveis explicativas. Enquanto que para estrutura morfológica de *M. terani* o melhor modelo tem coleta como fator aleatório (**Tabela MS3**).

**Tabela MS1:** Estrutura de modelo selecionado através do critério de informação de Akaike para a espécie *A. vulgaris* e suas estrutura morfológica tíbia.

<i>A. vulgaris</i> x Tíbia (mm)									
Modelos	aa	As	am	ap	aph	bs	AIC <sub>c</sub>	$\Delta$ AIC <sub>c</sub>	weight
M1*	0,0017	-0,0017	-0,0101	-0,002	-0,002	-0,021	-367,9	0,00	0,587
M2	0,0017	-0,0017	-0,0101	-0,002	-0,002	-0,021	-365,5	2,37	0,180
M3	0,0017	-0,0017	-0,0101	-0,002	-0,002	-0,021	-365,5	2,37	0,180
M4	0,0017	-0,0017	-0,0101	-0,002	-0,002	-0,021	-363,1	4,79	0,054

tt- tamanho da tíbia, aa- abundância de *A. vulgaris*, as- abundância de *S. maculatopygus*, am- abundância de *M. terani*, ap-abundância de parasitoides de coleópteros, aph-abundância de parasitoide de himenópteros, sb-biomassa da semente,\*melhor modelo. Fonte: Da autora (2017).

**Tabela MS2:** Estrutura de modelo selecionado através do critério de informação de Akaike para a espécie *S. maculatopygus* e a sua estrutura morfológica tíbia.

<i>S. maculatopygus</i> x Tíbia (mm)									
Modelos	aa	as	am	ap	aph	bs	AIC <sub>c</sub>	Δ AIC <sub>c</sub>	weight
M1*	-0,0326	0,0289	0,0062	-0,0334	0,0981	-0,035	-77,3	0,00	0,692
M3	-0,0220	0,0234	0,0065	-0,0343	0,0507	-0,043	-74,7	2,61	0,187
M2	-0,0326	0,0289	0,0062	-0,0334	0,0981	-0,035	-73,6	3,74	0,107
M4	-0,0326	0,0289	0,0062	-0,0334	0,0981	-0,035	-69,5	7,81	0,014

tt- tamanho da tíbia, aa- abundância de *A. vulgaris*, as- abundância de *S. maculatopygus*, am- abundância de *M. terani*, ap-abundância de parasitoides de coleópteros, aph-abundância de parasitoide de himenópteros, sb-biomassa da semente,\*melhor modelo. Fonte: Da autora (2017).

**Tabela MS 3:** Estrutura de modelo selecionado através do critério de informação de Akaike para a espécie *M. terani* e sua estrutura morfológica tíbia.

<i>M. terani</i> x Tíbia (mm)									
Modelos	aa	as	am	ap	aph	bs	AIC <sub>c</sub>	Δ AIC <sub>c</sub>	weight
M3*	-0,0331	0,007	0,006	0,0213	-0,0027	0,100	-647,6	0,00	1
M4	-0,0265	0,005	0,004	0,0215	0,0005	0,104	-631,4	16,2	0,00
M1	-0,0445	0,016	0,005	0,0185	0,0218	0,132	-595,2	52,39	0,00
M2	-0,0445	0,016	0,005	0,0185	0,0218	0,132	-593,1	54,50	0,00

tt-Tamanho da tíbia, aa- abundância de *A. vulgaris*, as- abundância de *S. maculatopygus*, am- abundância de *M. terani*, ap-abundância de parasitoides de coleópteros, aph-abundância de parasitoide de himenópteros, bs-biomassa da semente. \*- melhor modelo, com menor valor de AIC<sub>c</sub> e menor valor de Δ AIC<sub>c</sub>. Fonte: Da autora (2017).

## 2º PASSO

### Seleção de modelos: Melhor modelo para explicar quais as interações presentes na rede trófica podem influenciar no tamanho das estruturas morfológicas das três espécies de herbívoros.

Com o intuito de investigar a influência das interações presentes na rede trófica em estudo (competição, predação e parasitismo) nos traços morfológicos das três espécies de insetos consumidores de semente (*A. vulgaris*, *S. maculatopygus* e *M. terani*), foram selecionados os melhores modelos através do critério de informação de Akaike (AICc). Em que o melhor modelo é aquele que tem menor valor de AICc e menor valor de  $\Delta AICc$  (com valor < 2). Abaixo segue a relação de modelos selecionados para cada espécie e estrutura morfológica.

**Tabela MS4:** Seleção de modelos através do critério de informação de Akaike corrigido (AICc), para investigar a influência das interações que compõe a rede trófica (baseada no recurso *S. tenuifolia*) sobre o tamanho da estrutura morfológica tibia do *A. vulgaris*. Para cada modelo informa-se o valor de AICc (quanto menor o valor melhor o modelo); a diferença entre AICc do modelo considerado o melhor ( $\Delta AICc \leq 2$ ) e o peso da evidência (weight).

<i>A. vulgaris</i> x Tibia (mm)									
Modelo global: gls (tt~ aa + as + am + ap + aph + sb), method= "ML"									
Modelos	aa	as	am	ap	aph	bs	AICc	$\Delta AICc$	weight
M1*			-0,0145				-374,4	0,00	0,056
M2	0,0018		-0,0116				-374,3	0,08	0,054
M3			-0,0132	-0,0027			-373,9	0,46	0,045
M4			-0,0138			-0,029	-373,8	0,54	0,043
M5	0,0024						-373,8	0,56	0,042
M6	0,0017		-0,0112			-0,026	-373,4	0,97	0,035
M7	0,0016		-0,0108	-0,0023			-373,3	1,04	0,033
M8	0,0021			-0,0026			-373,2	1,12	0,032
M9	0,0022					-0,027	-373,1	1,26	0,030
M10			-0,0127	-0,0024		-0,025	-373,0	1,38	0,028
M11		-0,007	-0,0134				-373,9	1,48	0,027
M12				-0,0033			-373,5	1,86	0,022
M13	0,0021		-0,0114		-3,149e-03		-372,4	1,91	0,022
M14		-0,007	-0,0120	-0,0027			-372,4	1,93	0,021
M15	0,0017	-0,004	-0,0111				-372,4	2,00	0,021

tt-Tamanho da tibia, aa- abundância de *A. vulgaris*, as- abundância de *S. maculatopygus*, am- abundância de *M. terani*, ap-abundância de parasitoides de coleópteros, aph-abundância de parasitoide de himenópteros, bs-biomassa da semente. \*- melhor modelo, com menor valor de AICc e menor valor de  $\Delta AICc$ . Fonte: Da autora (2017).

**Tabela MS5:** Seleção de modelos através do critério de informação de Akaike corrigido (AICc), para investigar a influência das interações que compõe a rede-trófica (baseada no recurso *S. tenuifolia*) sobre o tamanho da estrutura morfológica tíbia do *S. maculopygus*. Para cada modelo informa-se o valor de AICc (quanto menor o valor melhor o modelo), a diferença entre o AICc do modelo considerado melhor ( $\Delta AICc \leq 2$ ), e o peso da evidência (weight)

<i>S. maculopygus</i> x Tíbia (mm)									
Modelo global: gls (tt~ am + aa + as + ap + aph + sb), method="ML"									
Modelos	Aa	as	am	ap	aph	Bs	AICc	$\Delta AICc$	weight
M1*		0,04085		-0,04087			-84,6	0,00	0,130
M2	-0,107	0,04085		-0,03969			-84,1	0,57	0,098
M3		0,03814	0,0063	-0,04168			-83,4	1,23	0,070
M4		0,03814		-0,04192	-0,03423		-83,1	1,52	0,061
M5		0,03336	0,0095	-0,03864			-82,9	1,76	0,054

tt-Tamanho da tíbia, aa- Abundância de *A. vulgaris*, as- abundância de *S. maculopygus*, am-abundância de *M. terani*, ap-abundância de parasitoides de coleópteros, aph-abundância de parasitoides de himenópteros, bs-biomassa da semente. \*- melhor modelo, com menor valor de AICc e menor valor de  $\Delta AICc$ . Fonte: Da autora (2017).

**Tabela MS6:** Seleção de modelos através do critério de informação de Akaike corrigido (AICc), para investigar a influência das interações que compõe a rede-trófica (baseada no recurso *S. tenuifolia*) sobre o tamanho da estrutura morfológica tíbia do *M. terani*. Para cada modelo informa-se o valor de AICc (quanto menor o valor melhor o modelo), a diferença entre o AICc do modelo considerado melhor ( $\Delta AICc \leq 2$ ), e o peso da evidência (weight).

<i>M. terani</i> x Tíbia (mm)									
Modelo global: lmer (tt~ +aa+as+am+ap+aph+ bs, random=coleta, method = "ML")									
Modelos	Aa	As	Am	Ap	aph	bs	AICc	$\Delta AICc$	weight
M1*	-0,0320		0,0071	0,0226		0,097	-651,0	0,00	0,309
M2	-0,0334	0,0075	0,0069	0,0226		0,100	-649,7	1,27	0,164

tt- tamanho da tíbia, aa- Abundância de *A. vulgaris*, as- abundância de *S. maculopygus*, am-abundância de *M. terani*, ap-abundância de parasitoides de coleópteros, aph-abundância de parasitoides de himenópteros, bs-biomassa da semente. \*- melhor modelo, com menor valor de AICc e menor valor de  $\Delta AICc$ . Fonte: Da autora (2017).

## **ARTIGO 2**

### **“INFLUÊNCIA DA COMPETIÇÃO, PARASITISMO E RECURSO SOBRE A ALOMETRIA E ASSIMETRIA FLUTUANTE DE INSETOS CONSUMIDORES DE SEMENTE”**

Artigo redigido conforme a norma para publicação periódica científica NBR 6022 (ABNT,2003a).

## RESUMO

Os organismos são expostos a diversos fatores estressantes durante seu desenvolvimento, que podem afetar diretamente o seu tamanho corporal. Quando esses organismos sofrem estresses acima de sua tolerância, podem produzir distorções no seu desenvolvimento, tamanho corporal e simetria. O tamanho corporal é comumente associado à capacidade reprodutiva, competição e aquisição de recursos, por essa razão pode oferecer informações biológicas importantes e difíceis de se mensurar. Apesar disso, pouco se sabe sobre o efeito da competição, parasitismo e disponibilidade do recurso sobre os padrões morfométricos de populações naturais de insetos que compartilham um mesmo recurso. Dessa forma, nós examinamos como essas interações afetam o desenvolvimento de *Merobruchus terani* (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae, *Stator maculatopygus* (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae e *Allorhogas vulgaris* (Hymenoptera: Braconidae: Doryctinae), três espécies de insetos consumidores de semente de *Senegalia tenuifolia*. Para isso nós avaliamos categorias de infestação, parasitismo e tamanho da semente e verificamos como essas categorias afetam os padrões alométricos, a assimetria flutuante e por último as estruturas morfológicas destas três espécies. Nós encontramos um padrão alométrico negativo independente da espécie e categoria, contudo, observamos variações consideráveis entre as categorias, indicando que as interações influenciam no desenvolvimento desses insetos. Além disso, observamos que maiores estresses ocasionam maiores valores de intervalo de confiança, gerando uma maior variabilidade na relação alométrica nesses casos. E apesar de não observamos efeito das categorias sobre a assimetria flutuante desses insetos, verificamos mudanças consideráveis nas estruturas morfológicas, evidenciando que além da alometria a mensuração dos traços morfológicos seja mais indicada em estudos focados em interações e morfometria. Por fim, nós demonstramos que cada espécie e estrutura morfológica respondem de forma diferente as interações, mesmo que esses indivíduos desempenhem um mesmo papel ecológico, em decorrência de sua história de vida.

**Palavras-chave:** Tamanho corporal, Morfometria, *Senegalia tenuifolia*, Alometria estática, insetos.

## ABSTRACT

The organisms are exposed to several stressors during their development, which can directly affect their body size. When these organisms undergo stress above their tolerance, they can produce distortions in their development, body size and symmetry. Body size is commonly associated with reproductive capacity, competition, and acquisition of resources. Thus, it may offer important biological information that is difficult to measure. Despite this, little is known about the effects of competition, parasitism and availability of resources on the morphometric patterns of natural populations of insects that share the same resource. Thus, we examined how these interactions affect the development of *Merobruchus terani* (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae), *Stator maculatopygus* (Coleoptera: Chrysomelidae: Bruchinae), and *Allorhogas vulgaris* (Hymenoptera: Braconidae: Doryctinae), three species of seed feeding insects of *Senegalia tenuifolia*. For this, we evaluate categories of infestation, parasitism and seed size and we examined how these categories affect the allometric patterns, the fluctuating asymmetry and finally the morphological structures of these three species. We found a negative allometric pattern independent of the species and category; however, we observed considerable variation between the categories, indicating that the interactions influence the development of these insects. In addition, we observed that higher stresses give higher values of confidence interval, generating a greater variability in the allometric relation in these cases. Moreover, although we did not observe the effect of the categories on the fluctuating asymmetry of these insects, we verified considerable changes in the morphological structures, evidencing that besides the allometry the measurement of the morphological traits are more reliable in studies focused on interactions and morphometry. Finally, we show that each species and morphological structure respond differently to interactions, even if these individuals play the same ecological role as a result of their life history.

**Keywords:** Body size, Morphometry, *Senegalia tenuifolia*, Static Allometry, Insects.

## 1 INTRODUÇÃO

Durante o desenvolvimento, os organismos são expostos a inúmeros estresses, como condições climáticas extremas (VALKAMA; KOZLOV, 2001), poluição (KOZVOV et al., 1996), deficiência ou excesso de nutrientes (MØLLER, 1995) competição (RETTIG et al., 1997), predação e parasitismo (HUNT; ALLEN, 1998; REIMCHEN, 1997). Esses estresses podem afetar diretamente o tamanho corporal dos organismos, que por sua vez podem refletir em mudanças na sua fecundidade, sobrevivência e dispersão (BROWN et al., 2004; KINGSOLVER; HUEY, 2008; JETZ et al., 2004; PETERS, 1983). Quando os organismos sofrem estresses acima da sua tolerância, necessitam compensar a perda de energia, reduzindo a quantidade de energia destinada ao crescimento, manutenção e desenvolvimento das estruturas morfológicas, produzindo, por sua vez, distorções no desenvolvimento, tamanho corporal e simetria (KOEHN; BAYNE, 1989; MØLLER, 1997; SOMMER, 1996; THORNHILL; MØLLER 1998). Por outro lado, alguns organismos são capazes de resistir a estresses através de mecanismos “tamponantes”, produzindo características fenotípicas pré-determinadas, as quais limitam a variação do fenótipo e reduzem os efeitos do estresse sobre seu desenvolvimento (LERNER, 1954).

O tamanho corporal está diretamente relacionado à capacidade reprodutiva, competição e aquisição de recursos (CARIVEAU et al., 2016; KUNTE, 2007; SILVA et al., 2017). Nessa perspectiva, análises alométricas têm sido utilizadas na avaliação dos mecanismos que influenciam as variações no crescimento de indivíduos coespecíficos em um mesmo estágio de vida. Avaliando a relação do desenvolvimento entre o tamanho corporal e os seus órgãos, ou entre dois órgãos (CARIVEAU et al., 2016; COLGOLNI; VALMOSI, 2006; FOX; DUBLIN; POLLITT, 2003; SHINGLETON; MIRTH; BATES, 2008; SILVA et al., 2017; STERN; EMLLEN, 1999). A assimetria flutuante (AF), por outro lado, refere-se à pequenas variações aleatórias na simetria de caracteres bilaterais e é usada como um indicador da incapacidade do indivíduo em manter um desenvolvimento simétrico diante de distúrbios biótico e abióticos (GRAHAM et al., 2010; PALMER; STROBECK, 2003).

No entanto, apesar do crescente aumento das investigações morfométricas em insetos, e da contribuição de diversos trabalhos para o entendimento da influência de fatores abióticos e bióticos sobre aspectos morfológicos desses indivíduos (e.g., alometria e AF) (EMLLEN; NIJHOUT; 2000; GRAHAM et al., 2010), pouca atenção tem sido dada aos efeitos da competição, parasitismo e disponibilidade do recurso sobre os padrões alométricos e assimetria flutuante (AF) de insetos que compartilham um mesmo recurso, sobretudo em ambientes naturais (COLGOLNI; VALMOSI, 2006; CORNELISSEN; STILING; DRAKE, 2003; EMLLEN; NIJHOUT, 2000; GRAHAM et al., 2010; SILVA et al., 2017). Essa escassez de estudos se deve principalmente à dificuldade de se interpretar e descrever as relações ecológicas na

natureza (principalmente a relação hospedeiro- parasitoide), e à ausência de controle ou manipulação dos fatores abióticos e bióticos que influenciam no desenvolvimento dos organismos.

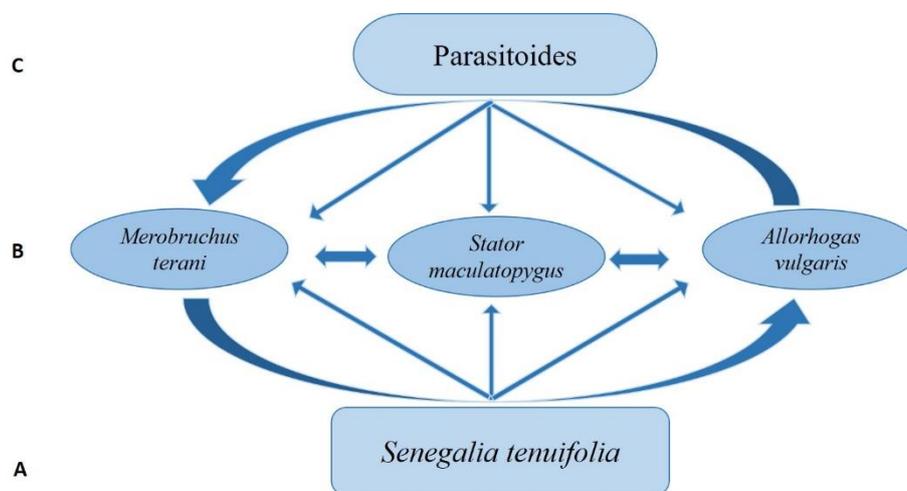
Dessa forma, o presente estudo avalia a alometria e assimetria flutuante de *Merobruchus terani* Kingsolver, 1980, *Stator maculatopygus* (Pic, 1930) (Chrysomelidae: Bruchinae) e *Allorhogas vulgaris* Zaldívar-Riverón e Martínez (no prelo) (Hymenoptera: Braconidae: Doryctinae) espécies de insetos consumidores de sementes, associados aos frutos da planta *Senegalia tenuifolia* (L.) Britton & Rose (Fabaceae: Mimosoideae). Esses insetos podem experimentar altos níveis de competição e parasitismo, por passarem boa parte da sua vida dentro da semente, e ter sua mobilidade limitada pela sua história de vida. Além disso, suas características morfológicas são intimamente relacionadas as características do seu recurso (DENNO; MCCLURE; OTT, 1995). Esses aspectos biológicos fazem desse sistema um interessante modelo de estudo para o entendimento de como as interações podem afetar os padrões morfométricos de insetos em um sistema natural. Nossas hipóteses são de que um aumento nas taxas de competição e parasitismo e uma redução na biomassa da semente ocasionam (i) mudanças nos padrões alométricos, (ii) maiores níveis de assimetria flutuante dessas espécies; (iii) e redução no tamanho de suas estruturas morfológicas. Para testarmos essas hipóteses, medimos pronoto, élitro direito, élitro esquerdo e biomassa de *M. terani* e *S. maculatopygus*; e a asa direita, asa esquerda, tibia direita, tibia esquerda e o comprimento total do corpo de *A. vulgaris*. Avaliamos as relações alométricas e a assimetria flutuante desses traços morfológicos de acordo com diferentes categorias de infestação, taxa de parasitismo e biomassa da semente de forma a investigar a influência dessas variáveis sobre as estruturas morfológicas dessas espécies.

## 2 METODOLOGIA

### 2.1 Obtenção de Dados

Para a obtenção das medidas dos insetos consumidores de semente, utilizamos indivíduos previamente coletados durante os anos de 2012, 2013 e 2014. Os insetos foram conservados em álcool 70%, devidamente identificados e depositados na coleção entomológica do LEC (Laboratório de Ecologia e Complexidade) na UFPA (Universidade Federal de Lavras) e posteriormente foram selecionados para mensuração. Informações sobre a metodologia estão disponíveis em Maia, Nascimento e Faria (2018). Para avaliarmos como a taxa de infestação, parasitismo e o tamanho do recurso afetam os padrões alométricos e assimetria flutuante de

indivíduos que compartilham um mesmo recurso, selecionamos os insetos consumidores de semente mais abundantes na rede trófica (baseada no recurso *Senegalia tenuifolia*). Sendo essas espécies, os coleópteros *Merobruchus terani* Kingsolver, 1980, *Stator maculatomygus* (Pic, 1930) (Chrysomelidae: Bruchinae) e o himenóptero *Allorhogas vulgaris* Zaldívar-Riverón e Martínez (no prelo) (Hymenoptera: Braconidae: Doryctinae). (**Figura 1**). O nível de predação foi estimada usando a fórmula:  $PT/HM+PT$ , onde PT é o número total de parasitoides presentes no fruto (parasitoides de coleópteros + parasitoides de himenópteros) e HM é o número total de herbívoros mensurados no fruto (*Merobruchus terani* + *Stator maculatomygus* + *Allorhogas vulgaris*). Para obtenção da estimativa do nível de infestação foi usada a fórmula:  $HT/ST$ , onde HT é a abundância dos herbívoros totais presentes no fruto e ST é o número de sementes totais por fruto; o tamanho do recurso foi categorizado em três tamanhos: pequeno (0,025mg-0,2663mg), médio (0,2717 mg- 0,4543 mg) e grande (0,4544 mg-1,9939 mg). Além disso, foram definidas três categorias de infestações e parasitismo: baixa (variando de 0 % a 30%); média (variando de 31% a 60 %) e alta (variando de 61% a 100%).

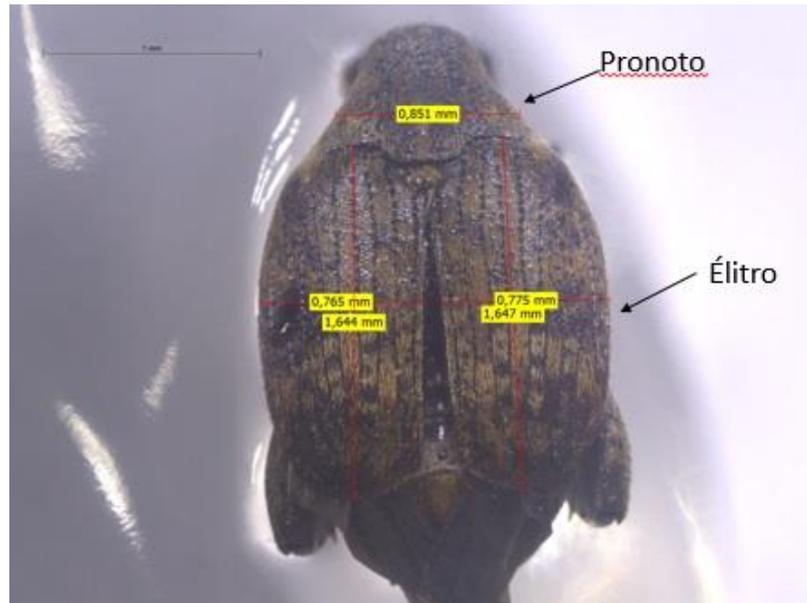


**Figura 1:** Rede trófica simplificada dos insetos associados ao fruto *Senegalia tenuifolia* e respectivas interações. A letra **A** representa o recurso e o primeiro nível trófico, a letra **B** representa o segundo nível trófico tendo as espécies consumidoras de sementes utilizadas para mensuração e a letra **C** os parasitoides e terceiro nível trófico. Fonte: Da autora 2018.

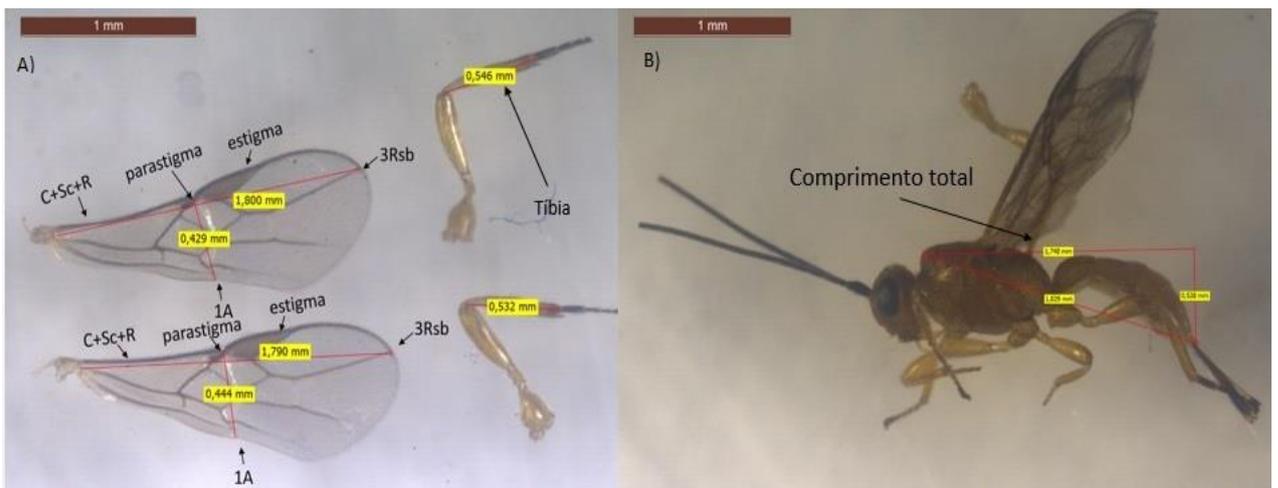
## 2.2 Medição de estruturas morfológicas.

Para estimar o efeito da taxa de infestação do fruto, taxa de parasitismo e tamanho do recurso sobre os padrões alométricos e assimetria flutuante das três espécies de herbívoros, medimos o comprimento e a largura do élitro direito e esquerdo e o comprimento do pronoto para o *Stator maculatopygus* e *Merobruchus terani*, que foram apontados por Colgoni e Vamosi (2006) como os traços morfológicos que melhor explicam a variação do tamanho corporal de algumas espécies de coleópteros bruquíneos (**Figura 2**). Além disso, para obtenção dos traços morfológicos do *Allorhogas vulgaris*, baseado no estudo realizado por Bennet e Hoffmann (1998) com himenópteros e adaptando as características morfológicas da espécie, medimos o comprimento e a largura das asas posteriores direita e esquerda, o comprimento das tíbias posteriores direita e esquerda e o comprimento total do corpo (tórax + abdômen), a pesagem individual desses indivíduos foi inviável por isso utilizamos o comprimento total como estimativa do seu tamanho corporal.

Todas as estruturas do *A. vulgaris* foram dissecadas com a ajuda de um bisturi a fim de diminuir possíveis erros de mensuração. O comprimento das asas posteriores foi medido da junção da asa no início da veia C+Sc+R até o final da veia 3 RSb e a largura foi medida a partir do espaço entre o parastigma e estigma até o final da veia 1A. O comprimento da tíbia posterior foi medido da junção do fêmur com a tíbia, até a junção da tíbia com o tarso e o comprimento total foi medido do final do abdômen até o início do pronoto (**Figura 3**). Todas as estruturas foram mensuradas três vezes para calcular o erro de mensuração nas análises e os indivíduos foram fotografados utilizando o microscópio da marca Leica M205A, acoplada com uma câmera digital da marca Leica DFC295. Posteriormente, essas fotografias foram mensuradas utilizando o software Leica Application suite V3.7.



**Figura 2:** Obtenção das medidas morfológicas de *M. terani* e *S. maculatopygus*, comprimento do pronoto e comprimento e largura do élitro. Fonte: Da autora.



**Figura 3:** Estruturas morfológicas mensuradas em *A. vulgaris*, na figura (A) as setas indicam as veias utilizadas para a medição do comprimento e a largura da asa e o comprimento da tíbia e na figura (B) mostra como obtivemos a medida do comprimento total (tórax + abdômen). Fonte: Da autora.

## 2.3 ANÁLISE DOS DADOS

### 2.3.1 Alometria

Avaliamos as relações alométricas de acordo com as categorias de infestação, categorias de parasitismo e da biomassa da semente, estimando a taxa da variação do pronoto e élitro (média do lado direito e esquerdo) de *M. terani* e *S. maculatopygus* em relação à biomassa

corporal de cada indivíduo. Para as relações alométricas de *A. vulgaris*, estimamos a taxa de variação da asa e da tíbia (média do lado direito e esquerdo) em relação ao tamanho corporal total de cada indivíduo. Utilizamos regressões de médias geométricas (major axis), considerado mais adequado quando ambas as variáveis explicativas e resposta são medidas com erro (SOKAL; ROHLF, 1995). Os valores dos ângulos e os intervalos de confiança das análises foram plotadas em um único gráfico para comparação.

### 2.3.2 Assimetria flutuante

Avaliamos os padrões de assimetria flutuante (AF) das espécies de acordo com as categorias de infestação, categorias de parasitismo e da biomassa da semente. Para isso, selecionamos as variáveis: comprimento dos élitros (direito e esquerdo) de *M. terani* e *S. maculatopygus* e comprimento das asas e tíbias (direita e esquerda) de *A. vulgaris*. Utilizamos a análise de modelos mistos com verossimilhança restrita (REML), que produz estimativas não enviesadas para os valores de assimetria flutuante, através de diversas estruturas para os termos aleatórios, considerando possíveis erros de mensuração entre os indivíduos (**Tabela 1**) (VAN DONGEN; MOLENBERGHS; MATTHYSEN, 1999). Os efeitos fixos avaliam assimetria direcional (AD), enquanto os efeitos aleatórios avaliam assimetria flutuante (AF). Todos os modelos consideraram termos aleatórios para o intercepto, o qual estima um valor médio entre as três medições individuais. Além disso, a estrutura do efeito aleatório para o ângulo avalia AF, estimando uma mesma taxa de crescimento entre os lados (M1), ou diferentes taxas de crescimento entre os lados (M2). Consideramos também variações no ângulo entre os lados associados às categorias de taxa de infestação (M3) e parasitismo (M4). Selecionamos o melhor modelo através do teste razão de verossimilhança (**Tabela 1**). Considerando o melhor modelo para a estrutura dos efeitos aleatórios (AF), avaliamos a variação no tamanho das estruturas entre as categorias de infestação, parasitismo e biomassa da semente. Consideramos as variáveis tendo influência significativa com nível de significância de 0,05. Todas as análises foram realizadas no software R (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2016). As análises de médias geométricas foram realizadas utilizando o pacote 'lmodel2' (LEGENDRE, 2014). As análises de REML foram realizadas utilizando os pacotes 'lme4' (BATES; MAECHLER; DAI, 2015) e 'lmeTest' (KUZNETSOVA; BROCKHOFF; CHRISTENSEN, 2016).

**Tabela 1:** Modelo testando a existência ou não da assimetria flutuante com diferentes combinações de efeitos aleatórios para o intercepto e ângulo, através do teste de modelos mistos com verossimilhança restrita (REML).

<b>M1= medida~ lado * (BS + TI +CP) + (1 ind)</b>
<b>M2= medida~ lado * (BS + TI +CP) + (lado  ind)</b>
<b>M3= medida~ lado * (BS + TI +CP) + (lado:TI ind)</b>
<b>M4= medida~ lado * (BS + TI +CP) + (lado:TP ind)</b>

ind = erro de mensuração, M1= sem assimetria, M2= diferentes ângulos para cada lado , M3= diferentes ângulos para cada lado em cada categoria de infestação, M4= diferentes ângulos para cada lado em categorias de parasitismo. BS=biomassa da semente; TI =Taxa de infestação, TP= Taxa de parasitismo. Da autora.

### 3 RESULTADOS

#### 3.1 Categorias

Mensuramos 750 insetos, sendo 534 *M. terani*, 146 *A. vulgaris* e 70 *S. maculatopygus*, distribuídos conforme as categorias presentes na **Tabela 2**. O número de insetos presentes nas categorias mais altas de infestação e de parasitismo foi menor em relação as categorias médias e baixas para quase todas espécies avaliadas, com exceção de *A. vulgaris*, que foi mais abundante em frutos com alta taxa de infestação. Não observamos a presença nem de *M. terani* nem de *S. maculatopygus* em frutos com alta infestação, e não observamos *A. vulgaris* na categoria alta de parasitismo (**Tabela 2**).

**Tabela 2:** Abundância total de insetos medidos por espécie e quantidade de indivíduos por categoria de infestação, parasitismo e tamanho da semente.

<b>CATEGORIAS</b>	<b><i>M. terani</i></b>	<b><i>S. maculatopygus</i></b>	<b><i>A. vulgaris</i></b>
Infestação baixa	323	45	34
Infestação média	191	4	51
Infestação alta	0	0	61
Parasitismo baixo	432	43	114
Parasitismo médio	71	4	28
Parasitismo alto	15	3	0
Semente pequena (0,025mg-0,2663mg)	183	8	61
Semente média (0,2717 mg- 0,4543 mg)	181	11	62
Semente grande (0,4544 mg-1,9939 mg)	154	31	23
<b>Abundância total por espécie</b>	<b>534</b>	<b>70</b>	<b>146</b>

\*A taxa de Infestação foi calculada pela fórmula HT/ST, onde HT é a abundância dos herbívoros totais presentes no fruto e ST é o número de sementes totais por fruto; a taxa de parasitismo foi calculado pela fórmula PT/HM+PT, onde PT é o número total de parasitoides presentes no fruto e HM é o número total de herbívoros mensurados no fruto: as categorias foram divididas em baixa (0-30%), média (31% -60%) e alta (61% -100%). E as sementes foram separadas de acordo com as suas biomassas. Fonte: Da autora.

Análises prévias de correlações foram realizadas para diminuir o número de variáveis respostas. O comprimento e a largura do élitro de *M. terani* (correlação de 0,88), e de *S. maculatopygus* (correlação de 0,77) e o comprimento e a largura da asa de *A. vulgaris* foram correlacionados (correlação de 0,89). Por isso utilizamos somente o comprimento das estruturas morfológicas nas análises posteriores.

### 3.2 Alometria

Em relação as análises alométricas, observamos valores menor do que 1, o que sugere padrões alométricos negativos para todas as espécies (**Figura 4, 5 e 6**). Entretanto, levando em conta o intervalo de confiança dos valores obtidos e dos valores estimados, observamos pequenas variações entre as categorias testadas e entre as três espécies. (Ver no material suplementar, **Tabela MS1, Tabela MS2, Tabela MS3**).

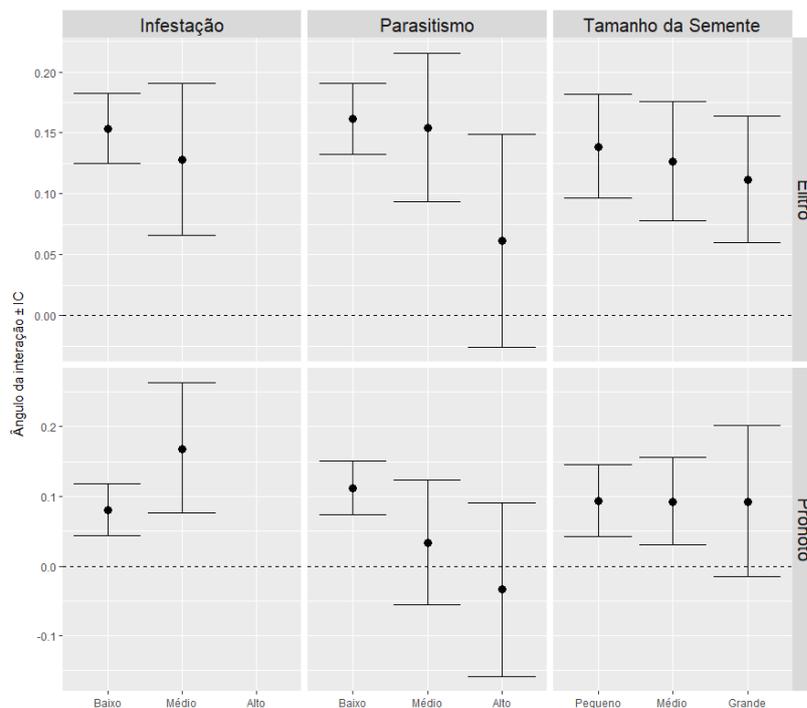
Dessa forma encontramos um efeito positivo da infestação do fruto sobre a alometria do pronoto de *M. terani* (valores do ângulo para as categorias baixa: 0,08; média: 0,16) (**Figura 4**), e também sobre a alometria da asa (valores do ângulo para categoria baixa: 0,45; média: 0,55; alta: 0,71) e da tíbia (valores do ângulo para categoria baixa: 0,45; média: 0,49; alta: 0,76) de *A. vulgaris* (**Figura 6**). Por outro lado, encontramos um efeito negativo da infestação do fruto sobre a alometria do élitro de *M. terani* (valores do ângulo para categoria baixa: 0,15; média: 0,12) (**Figura 4**).

A taxa de parasitismo influenciou negativamente a alometria do pronoto (valores do ângulo para categoria baixa: 0,07; média: 0,03; alta: -0,03) e do élitro (valores do ângulo para categoria baixa: 0,16; média: 0,15; alta: 0,06) de *M. terani* e a alometria da asa (valores do ângulo para categoria baixa: 0,60; média: 0,46) e tíbia (valores do ângulo para categoria baixa: 0,57; média: 0,49) de *A. vulgares*.

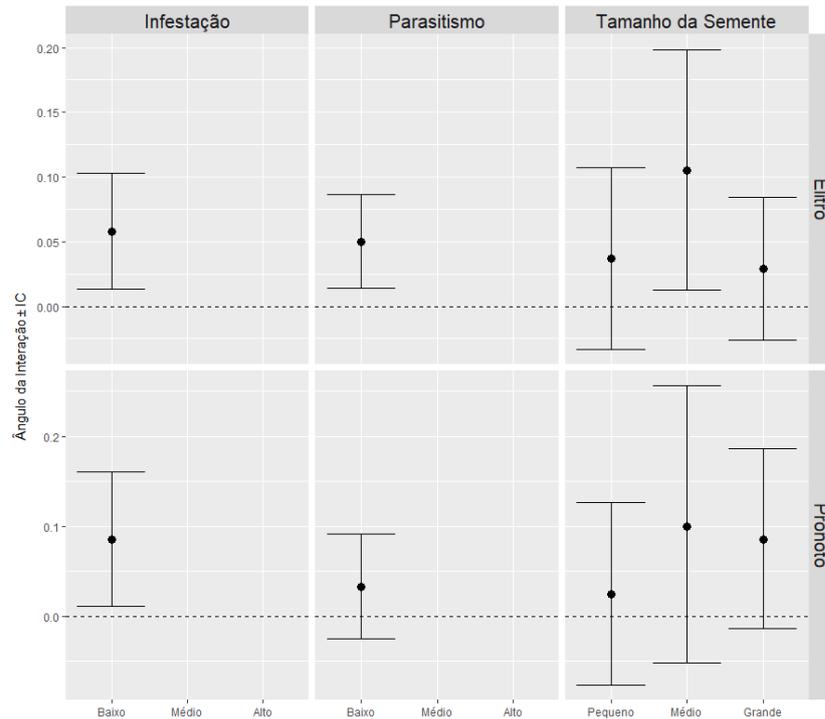
Em relação as categorias de tamanho da semente, observamos uma pequena variação negativa na alometria do élitro de *M. terani* (valores do ângulo para sementes pequena: 0,13; média: 0,12; grande: 0,11) e ausência de variação da alometria do seu pronoto (valores do ângulo para sementes pequena: 0,09; média: 0,09; grande: 0,09) (**Figura 4**). Por outro lado, para *A. vulgaris* observamos uma variação positiva na alometria da asa (valores do ângulo para sementes pequena: 0,60; média: 0,50; grande: 0,70) e da sua tíbia (valores do ângulo para sementes pequena: 0,64; média: 0,46; grande: 0,61) (**Figura 6**). Para *S. maculatopygus* observamos maiores valores alométricos em tamanhos médios de semente tanto para o seu élitro (valores do ângulo para sementes pequeno: 0,03; médio: 0,10; grande: 0,03) como para seu

pronoto (valores do ângulo para sementes pequena:0,03; média: 0,10; grande:0,08) (**Figura 5**). *A. vulgaris* apresentou uma tendência a isometria em altas taxas de infestação, de parasitismo e em sementes grandes (ângulo  $\geq 1$ ) (**Figura 6**).

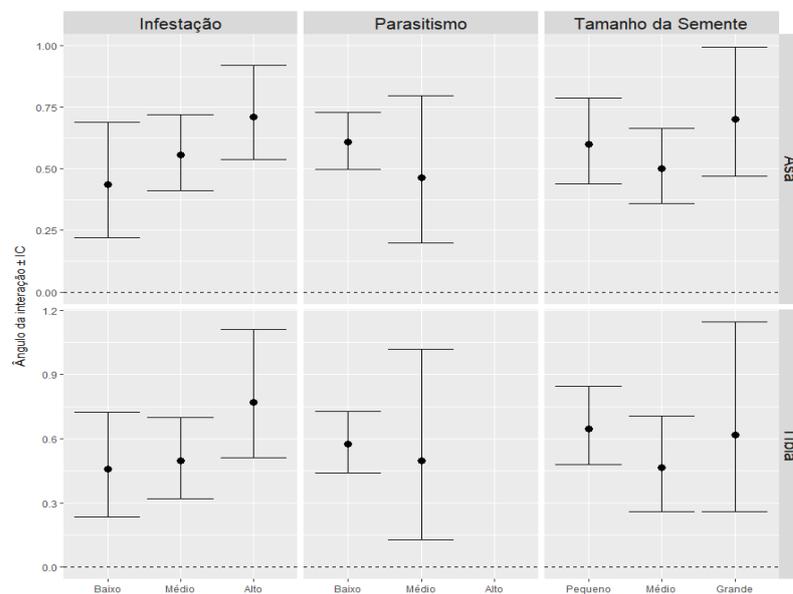
Não conseguimos estimar o efeito das categorias sobre o padrão alométrico de *S. maculatopygus*, devido sua ausência ou sua baixa abundância nas categorias médias e altas de infestação e de parasitismo. Em baixas taxas de infestação encontramos um ângulo alométrico de 0,05 para o élitro e 0,08 para o pronoto e de parasitismo 0,05 para o élitro e 0,03 para o pronoto (Figura 5).



**Figura 4:** Relações alométricas negativas do élitro e do pronoto de *M. terani*, em relação a sua biomassa corporal, demonstrada através dos valores dos ângulos e intervalos de confiança de 95% entre categorias infestação: baixa (0 %-0,30%), média (0,31%-0,60%) e alta (0,61%-0,93%) e sementes pequenas, médias e grandes. Fonte: Da autora.



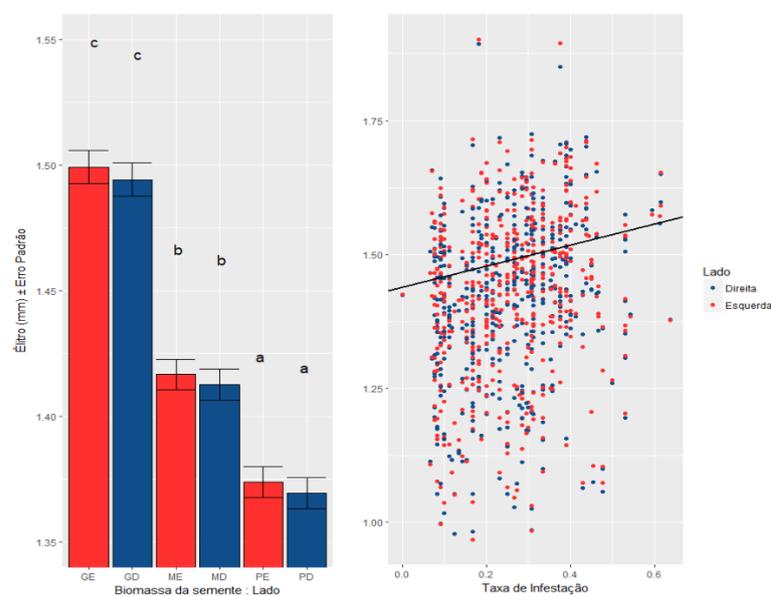
**Figura 5:** Relações alométricas negativas do élitro e do pronoto em relação a biomassa de *S. maculatygyus*, demonstrada através dos valores dos ângulos e intervalos de confiança de 95% entre categorias de infestação baixa (0% -0,30%), e categorias de parasitismo baixo (0% - 30%) e entre sementes pequenas, médias e grandes. Fonte: Da autora.



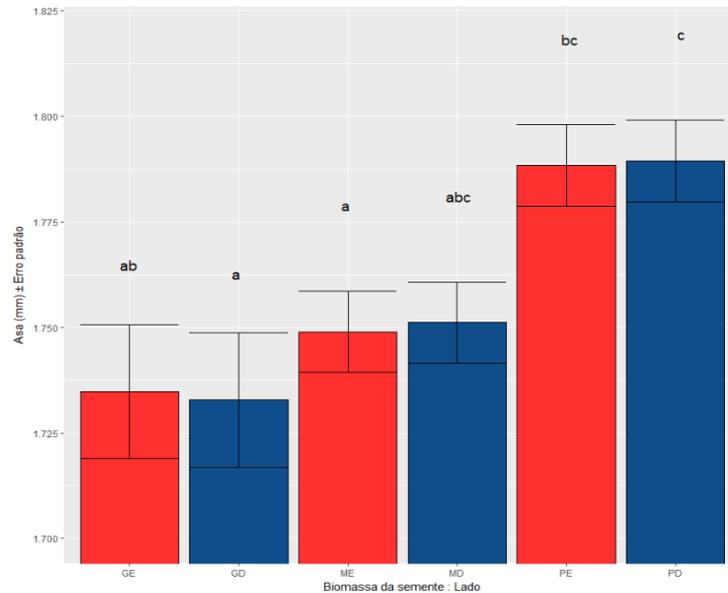
**Figura 6:** Relações alométricas da tíbia e da asa de *A. vulgaris* em relação aos eu comprimento total demonstrada através dos valores dos ângulos e intervalos de confiança de 95% entre categorias de infestação: baixa (0% -0,30%), média (0,31% -0,60%) e alta (0,61%-0,83%) e sementes pequenas, médias e grandes. Fonte: Da autora.

### 3.3 Assimetria Flutuante

Os resultados obtidos pela seleção de modelos não sugerem diferenças significativas entre os modelos testados para todas as espécies (ver no material suplementar **Tabela MS4**). Desta forma, em todos os casos, consideramos o modelo mais simples (M1), o qual não distingue efeitos aleatórios para o ângulo entre o lado direito e esquerdo (i.e., ausência de AF). Verificamos um aumento significativo no comprimento do élitro de *M. terani* com o aumento da biomassa da semente e da taxa de infestação. O efeito da biomassa da semente foi significativamente dependente da categoria, mas não do lado o que sugere que não há nem assimetria flutuante nem assimetria direcional (**Figura 7**). Para *A. vulgaris*, também observamos um efeito significativo do tamanho da sua asa em relação à biomassa da semente independente do lado: sementes menores causaram um aumento maior no tamanho da asa de *A. vulgaris* (ver no material suplementar **Tabela MS6**) (**Figura 8**). Não observamos nenhuma relação da biomassa da semente, taxa de parasitismo e taxa de infestação sobre o comprimento do élitro de *S. maculatopygus* (ver no material suplementar, **Tabela MS7**), e sobre o comprimento do pronoto de *M. terani* (ver no material suplementar **Tabela MS5**) e o comprimento da tíbia de *A. vulgaris* (ver no material suplementar **Tabela MS6**).



**Figura 7:** Assimetria flutuante e o efeito do tamanho da semente e da taxa de infestação sobre o comprimento do élitro de *M. terani*. O efeito foi estimado usando modelos lineares mistos ajustados pelo método REML, o resultado compara o lado direito e esquerdo do élitro. O eixo Y representa o comprimento do élitro de *M. terani* e o eixo X representa a biomassa da semente: GE (semente grande, élitro esquerdo), GD (Semente grande, élitro direito), ME (Semente média, élitro esquerdo), MD (semente média, élitro direito), PE (semente pequena, élitro esquerdo), PD (semente pequena, élitro direito) e taxa de infestação. Diferentes letras indicam médias estatisticamente diferentes entre as categorias. Fonte: Da autora.



**Figura 8:** Assimetria flutuante e o efeito do tamanho da semente sobre o comprimento da asa de *A. vulgaris*. O efeito foi estimado usando modelos lineares mistos ajustados pelo método REML e o resultado compara o lado direito e esquerdo do élitro. O eixo Y representa o comprimento da asa de *A. vulgaris* e o eixo X representa a biomassa da semente: GE (semente grande, asa esquerda), GD (semente grande, asa direita), ME (semente média, asa esquerda), MD (semente média, asa direita), PE (semente pequena, asa direita), PD (semente pequena, asa direita). A cor vermelha representa o lado esquerdo e a cor azul representa o lado direito. Diferentes letras indicam médias estatisticamente diferentes entre as categorias. Fonte: Da autora.

## 4 DISCUSSÃO

### 4.1 Alometria

No grupo dos insetos, o tamanho corporal e de suas estruturas locomotoras (e.g., asa e pernas) são essenciais para dispersão, habilidade competitiva e fuga de predadores (KINGSOVER; HUEY, 2008). A relação entre o tamanho corporal e as estruturas morfológicas desses organismos estão sujeitas a fortes pressões ambientais e genéticas durante o seu desenvolvimento (MØLLER; SWADDLE, 1996; SHINGLETON et al., 2007). Apesar da forte pressão desses fatores sobre as características morfológicas, existe uma certa flexibilidade para que a proporção do tamanho final desses organismos, não gerem prejuízos na sua performance (TOBLER; NIJHOUT, 2010). Essa flexibilização pôde ser constatada nos nossos resultados, já que independente das categorias e das espécies avaliadas foi mantido um mesmo padrão alométrico (e.g., estruturas morfológicas mensuradas crescem em uma menor proporção em relação ao seu tamanho corporal), por outro lado, parece claro que as relações alométricas foram influenciadas pelos fatores analisados (aumentando ou diminuindo o ângulo) corroborando com nossa hipótese de que maiores estresses ocasionados pelo aumento da competição e

parasitismos, e menores recursos ocasionariam mudanças nos padrões alométricos. Além disso, o aumento do intervalo de confiança nos níveis mais elevados de competição e parasitismo, sugerem que há uma maior variação do tamanho corporal e nos traços morfológicos desses indivíduos, o que poderia estar relacionado a esses fatores estressantes.

A taxa de infestação, parasitismo e o tamanho do recurso influenciaram o desenvolvimento das três espécies avaliadas, tanto na sua alometria como em sua abundância. As categorias de competição e de biomassa da semente ocasionaram uma variação positiva na alometria do pronoto de *M. terani* e nas asas e tibia de *A. vulgaris*. Estudos tem demonstrado que a quantidade de recurso disponível durante a fase larval afeta a relação entre o tamanho corporal e o tamanho das estruturas morfológicas (EMLEN,1994; HUNT; SIMONS,1997; MINER; ROSENBERG; NIJHOUT, 2000; NIJHOUT; GRUNERT, 2002; NIJHOUT et al., 2007; TOBLER; NIJHOUT, 2010). Tobler e Nijout (2010), por exemplo, mostraram que insetos que não tiveram alimento suficiente durante o seu estágio larval, tiveram uma redução no tamanho corporal e asas proporcionalmente maiores. Com a falta de alimento os tamanhos corporais desses indivíduos pararam de crescer, mas como as asas crescem exponencialmente isso acarretou em um aumento do coeficiente alométrico dessa estrutura (MINER; ROSENBERG; NIJHOUT, 2000; NIJHOUT et al., 2007). Essa evidencia é reforçada pelo fato de que há um contínuo crescimento dos apêndices de insetos holometábolos mesmo que o crescimento do tamanho corporal tenha cessado (EMLEN; ALLEN, 2004). Dessa forma, a competição e, conseqüentemente, a disponibilidade de recurso estariam afetando o peso corporal dessas espécies sem necessariamente levar a uma diminuição das suas estruturas morfológicas, refletindo em um aumento do ângulo alométrico das estruturas analisadas, como observado.

Por outro lado, ainda que fracamente, as categorias de infestação e a biomassa da semente influenciaram negativamente o élitro de *M. terani*, reforçando o resultado encontrado por outro estudo, em que foi constatado que diferentes órgãos em um mesmo indivíduo podem responder de forma autônoma a fatores ambientais que regulam o tamanho (e.g., temperatura, recurso e densidade), por apresentarem diferentes plasticidade frente a fatores bióticos e abióticos (SHINGLETON et al., 2009). Portanto, a variação do tamanho dos traços morfológicos não é apenas consequência da variação no tamanho corporal dos indivíduos e sim de diferenças na plasticidade dos órgãos avaliados e também dos fatores pelos quais os organismos são expostos. De modo que um mesmo fator, pode gerar diferentes respostas em cada órgão, mesmo que mensuradas em um mesmo organismo. Por isso, destacamos a

importância de se avaliar mais de uma estrutura morfológica em um mesmo indivíduo, visto que a mensuração de apenas um órgão pode ocasionar resultados enviesados.

Além da competição e da disponibilidade de recurso, outro fator que pode mudar o comportamento de insetos e indiretamente influenciar os padrões alométricos é o parasitismo. Insetos expostos a presença de parasitoides tendem a diminuir o tempo de desenvolvimento, ou se alimentar menos (DJEMAI; MEYÖFER; CASAS, 2000). Como benefício, esses insetos podem diminuir o risco de ser parasitados, mas por outro lado, o custo dessa mudança de comportamento seria uma menor aquisição de recursos, resultando em indivíduos com menor tamanho corporal (LIMA, 1998; ZAUGG; BENREY; BACHER, 2013). O tamanho corporal e as estruturas morfológicas de insetos holometábolos possuem diferentes tempos de desenvolvimento. Em um primeiro momento ocorre o crescimento do tamanho corporal, que é diretamente afetado pela disponibilidade de recurso disponível durante a fase larval. Após isso, os indivíduos param de se alimentar e entram na fase pupal, quando então suas estruturas corporais começam o processo de desenvolvimento (NIJHOUT; WHELLER, 1996). O crescimento dessas estruturas depende do tamanho corporal total dos indivíduos na fase pré-pupal e pupal. De modo que, se os nutrientes foram limitados durante o início do seu desenvolvimento, isso irá acarretar em uma diminuição no tamanho corporal final, e conseqüentemente uma diminuição do tamanho de suas estruturas corporais, provocando mudanças nos padrões alométricos desses indivíduos (NIJHOUT; WHELLER, 1996). Nossos resultados, confirmam esse padrão uma vez que observamos uma diminuição nos ângulos alométricos das estruturas morfológicas de *M. terani* e *A. vulgaris* com o aumento da taxa de parasitismo, evidenciando que o parasitismo é um fator que pode afetar o desenvolvimento da forma desses insetos em maior proporção do que a competição. No entanto, para um melhor entendimento dos mecanismos que geram essas mudanças são necessários estudos que considerem o comportamento alimentar desses indivíduos na presença de parasitoides.

Por último, não conseguimos observar o efeito do aumento da taxa de infestação e de parasitismo sobre a alometria das estruturas de *S. maculatopygus*, pois, estes estavam ausentes ou em baixa abundância nas categorias médias e altas, evidenciando a baixa tolerância dessa espécie em situações de estresses biológicos causado pela competição e parasitismo, algo já sugerido em outros trabalhos (MAIA; TULLER; FARIA, 2017; SILVA et al., 2017). Além disso, os valores da alometria do élitro e do pronoto de *S. maculatopygus* foram próximo de zero indicando que a alometria de *S. maculatopygus* não seja um parâmetro muito sensível às mudanças no tamanho de seu recurso, o que pode ser reforçado pelos resultados de Maia, Tuller

e Faria, (2017), onde o tamanho corporal de *S. maculatopygus* não teve relação com tamanho do recurso.

## 4.2 Assimetria flutuante

Além da alometria, outra abordagem utilizada nos estudos morfométricos é a assimetria flutuante (AF). Alguns trabalhos consideram a AF um bom indicador da instabilidade no desenvolvimento dos indivíduos sobre situações de estresse (LEARY; ALLENDORF, 1989; LEUNG; FORBES, 1996; MØLLER; SWADDLE, 1997; VALKAMA; KOZLOV, 2001; WELLS; GANZHOR, 2004). No entanto, nós não encontramos relação entre a AF dos indivíduos mensurados e o estresse ocasionado pela competição, parasitismo e biomassa da semente, rejeitando nossa hipótese de que maiores estresses ocasionariam maiores desvios na simetria dos insetos avaliados. Outros estudos que mediram o efeito do estresse ocasionado pela densidade larval de insetos (DAVID et al., 1998) ou estresses ocasionados pela disponibilidade de recursos alimentares sobre a AF (ARNGVIST; THORNHILL, 1998; BJORKSTEN; FOWLER; POMIANKOWSKI, 2000) também não encontraram essa relação. Apesar disso, alguns pesquisadores apontam que o tamanho corporal é mais sensível a distúrbios ambientais do que a AF propriamente dita (BJORKSTEIN; FOWLER; POMIANKOWSKI, 2000; KANEGAE; LOMONACO, 2003; LOMONACO; GERMANOS, 2001), por apresentar maior potencial plástico do que a AF, e dessa forma tamponar os efeitos advindo das condições estressantes que os indivíduos são submetidos, permitindo assim a manutenção do seu desenvolvimento, sem alterações em sua simetria.

Nossos resultados confirmam isso, já que verificamos algumas relações significativas entre as estruturas corporais mensuradas e as categorias (competição e tamanho do recurso), independente do lado avaliado. A biomassa da semente mostrou uma relação positiva com o tamanho do élitro de *M. terani* e negativa para as asas de *A. vulgaris*. Além disso, houve um aumento do tamanho do élitro de *M. terani* com o aumento da competição. Reforçando os dados de Silva et al. (2017), em que foi constatado que o aumento da competição gera também um aumento no tamanho das estruturas morfológicas e do corpo de *M. terani*. Esses resultados indicam que o tamanho de *M. terani* não seja limitado pela competição até níveis intermediários, e que nesse tipo de situação essa espécie possui vantagens sobre as outras na aquisição de recursos, por isso o aumento de suas estruturas morfológicas.

Por outro lado, os resultados obtidos para *A. vulgaris*, indicam que frutos maiores causam uma diminuição no tamanho de suas asas. Todavia, esse resultado pode ser reflexo da característica dessa espécie de se alimentar das extremidades da semente, permitindo a exploração do recurso por mais de um indivíduo (MACÊDO; MONTEIRO, 1989). Além dessa característica, observamos em laboratório que as sementes predadas por esses indivíduos são quase que completamente consumidas, o que explicaria essa relação negativa como o tamanho corporal de *A. vulgaris*. Não encontramos influências significativas da competição e parasitismo sobre os traços morfológicos de nenhuma das três espécies, refutando nossa hipótese de que maiores níveis de competição e parasitismo ocasionariam uma diminuição das estruturas morfológicas dessas espécies. Além disso, a hipótese de que uma diminuição na quantidade de recursos traria um decréscimo no crescimento das estruturas morfológicas só foi corroborado para *M. terani*. Esses resultados mostram que apesar da competição e do parasitismo serem um fator importante sobre a abundância desses indivíduos em taxas mais elevadas, ela não é necessariamente refletida em mudanças na assimetria, mas podem sim ocasionar mudanças no tamanho das estruturas morfológicas, indicando que essa abordagem seria mais interessante em estudos com foco em interação e morfometria.

## 5 CONCLUSÃO

Concluimos que apesar da alometria de *M. terani*, *S. maculatopygus* e *A. vulgaris* ter mantido um padrão negativo, as variações encontradas para os ângulos alométricos nas diferentes categorias, sugerem que as interações testadas estão influenciando o desenvolvimento desses insetos. Além disso, o aumento do intervalo de confiança nos maiores níveis de competição e parasitismo sugerem que um aumento do estresse pode ocasionar maiores variações no tamanho corporal desses indivíduos nessas situações. E apesar de não termos observado AF, o tamanho das estruturas morfológicas foram relacionadas as categorias, demonstrando que ela é mais indicada para estudos focados em interações e morfometria. Por fim, evidenciamos que cada estrutura morfológica e espécies podem responder de forma diferentes as interações, mesmo que esses indivíduos desempenhem um mesmo papel ecológico, devido suas diferentes histórias de vida.

## 6 REFERÊNCIAS

- ARNQVIST, G.; THORNHILL, R. **Evolution of animal genitalia**: patterns of phenotypic and genotypic variation and condition dependence of genital and non-genital morphology in water strider (Heteroptera: Gerridae: Insecta). *Genet. Res. Camb.* v.71, p.193-212, 1998.
- BATES, D.; MAECHLER, M.; DAI, B. **lme4**: Linear Mixed-Effects Models Using Eigen and S4 Classes. R Development Core Team, Vienna, Austria, 2015.
- BJORKSTEN, T. A.; FOWLER, K.; POMIANKOWSKI, A. **What does sexual trait FA tell us about stress?** *Trends Ecol. Evol.* v. 15, p. 163-166, 2000.
- BENNETT, D. M.; HOFFMANN, A. A. **Effects of size and fluctuating asymmetry on field fitness of the parasitoid *Trichogramma carverae* (Hymenoptera: Trichogrammatidae)**. *Journal of Animal Ecology.* p. 580-591, 1998.
- BROWN, J.H.; GOLLOOLY, J.F.; ALLEN, A.P.; SAVAGE, V.M.; WEST, G.B. **Toward a metabolic theory of ecology**. *Ecology.* v.85, pp.1771-1789, 2004.
- CARIVEAU, D.P.; NAYAK, G.K.; BARTOMEUS, I.; ZIENTEK, J.; ASCHER, J.S.; GIBBS, J.; WINFREE, R. **The allometry of bee proboscis length and its uses in ecology**. *PLoS ONE* 11 (3), e0151482, 2016.
- COLGONI, A.; VAMOSI, S.M. **Sexual dimorphism and allometry in two seed beetles (Coleoptera: Bruchidae)**. *Entomol. Sci.* v.9, p. 171–179, 2006.
- CORNELISSEN, T.; STILING, P.; DRAKE, B. **Elevated CO<sub>2</sub> decreases leaf fluctuating asymmetry and herbivory by leaf miners on two oak species**. *Global Change Biol.* v.10, p.27-36, 2003.
- DAVID, P.; HINGLE, A.; GREIG, D.; RUTHERFORD, A.; POMIANKOWSKI, A. FOWLER, K. **Male sexual ornament size but not asymmetry reflects condition in stalk eyed flies**. *Proc. R. Soc.Lond. B.* v.265, p 1-6, 1998.
- DENNO, R.F.; MCCLURE, M.S.; OTT, J.R. **Interspecific interactions in phytophagous insects – competition reexamined and resurrected**. *Annu. Rev. Entomol.* v. 40, p. 297–331, 1995.
- DJEMAI, I; MEYHÖFER, R.; CASAS, J. **Geometric games between a host and a parasitoid**. *Am. Nat.* v.156, p. 257–65, 2000.
- EMLÉN, D.J. **Environmental control of horn length dimorphism in the beetle *Onthophagus acuminatus* (Coleoptera: Scarabaeidae)**. *Proceedings of the Royal Society of London Series B.* v.256, p. 131-136, 1994.
- EMLÉN, D.J.; NIJHOUT, H.F. **The development and evolution of exaggerated morphologies in insects**. *Annu. Rev. Entomol.* v.45, p. 661–708, 2000.
- EMLÉN, D.J.; ALLEN, C.E. **Genotype to phenotype: physiological control of trait size and scaling in insects**. *Integr. Comp. Biol.* v.43, p.617–634, 2004.

FOX, C.W.; DUBLIN, L.; POLLITT, S.J. **Gender differences in lifespan and mortality rates in two seed beetle species.** *Funct. Ecol.* v. 17, p.619–626, 2003.

GRAHAM, J.H; RAZ, S.; HEL-OR, H.; NEVO, E. **Fluctuating asymmetry: methods, theory, and applications.** *Symmetry.* v.2, n.2, p. 466-540, 2010.

HUNT, J.; ALLEN, G.R. **Fluctuating asymmetry, call structure and the risk of attack from phonotactic parasitoids in the bushcricket *Sciarasaga quadrata* (Orthoptera: Tettigonidae).** *Oecologia.* v.116, p.356–364, 1998.

HUNT, J.; SIMMONS, L.W. **Patterns of fluctuating asymmetry in beetle horns: an experimental examination of the honest signaling hypothesis.** *Behavioral Ecology and Sociobiology.* v.41, p. 109-114, 1997.

JETZ W; CARBONE C.; FULFORD, J. E.; BROWN J.H. **The Scaling of Animal Space Use.** *Science.* v.306, p.266, 2004.

KANEGAE, A. P.; LOMONACO, C. **Plasticidade morfológica, reprodutiva e assimetria flutuante de *Myzus persicae* (Sulzer) (Hemiptera: Aphididae) sob diferentes temperaturas.** *Neotrop. Entomol.* v.32, p. 37-43, 2003.

KINGSOLVER, J. G.; HUEY, R. B. **Size, temperature, and fitness: three rules.** *Evolutionary Ecology Research.* v.10, pp. 251-268, 2008.

KOEHN, R. K.; B. L. BAYNE. **Towards a physiological and genetical understanding of the energetics of the stress response.** *Biological Journal of the Linnean Society.* v.37, p.157–171, 1989.

KOZLOV, M. V.; WILSEY, B.J.; KORICHEVA, J.; HAUKIOJA, E. **Fluctuating asymmetry of birch leaves increases under pollution impact.** *J Appl Ecol.* v. 33, p.1489–1495, 1996.

KUZNETSOVA, A; BROCKHOFF, B.; CHRISTENSEN, R.H.B. **lmer Test: Tests in Linear Mixed Effects Models.** R package version 2.0-33. <https://CRAN.R-project.org/package=lmerTest>, 2016.

KUNTE, K. **Allometry and functional constraints on proboscis lengths in butterflies.** *Funct Ecol.* v.21, n.5, p.982–987, 2007.

LEARY, R.F.; ALLENDORF, F.W. **Fluctuating asymmetry as an indicator of stress: implications for conservation biology.** *Trends Ecol. Evol.* v.4, p.214-217, 1989.

LEGENDRE, P. **lmodel2: Model II Regression.** R package version 1.7-2. <https://CRAN.R-project.org/package=lmodel2>, 2014.

LERNER, I. M. **Genetic homeostasis.** London, Oliver and Boyd, 154p, 1954.

LEUNG, B.; M. R. FORBES. **Fluctuating asymmetry in relation to stress and fitness: effects of trait type as revealed by meta-analysis.** *Ecoscience.* v.3, p.400–413, 1996.

LIMA, S.L. **Non-lethal effects in the ecology of predator-prey interactions.** *BioScience.* v.48, n.1, p. 25–34, 1998.

- LOMONACO, C.; GERMANOS, E. **Variações fenotípicas em *Musca domestica* L. (Diptera: Muscidae) em resposta a competição larval por alimento.** Neotrop. Entomol, v.30, p. 223-231, 2001.
- MACÊDO, M.V.; MONTEIRO, R.F. **Seed predation by a braconid wasp, *Allorhogas* sp. (Hymenoptera).** J NY Entomol Soc, v.3, p.358-362, 1989.
- MAIA, L.F, TULLER, J.; FARIA, L.D.B. **Morphological traits of two seed-feeding beetle species and the relationship to resource traits** Neotrop. Entomol. v.46, pp. 36-44, 2017.
- MAIA, L.F., NASCIMENTO, A.R.; FARIA, L.D.B. **Four years host-parasitoid food web: testing sampling effort on trophic levels,** Studies on Neotropical Fauna and Environment. v.0, n.0, p.1-11, 2018.
- MINER, A. L.; ROSENBERG, A. J; NIJHOUT, H. F. **Control of growth and differentiation of the wing imaginal disk of *Precis coenia* (Lepidoptera: Nymphalidae).** J. Insect Physiol.v.46, p.251–258, 2000.
- MØLLER; SWADDLE, J. P. **Developmental stability and evolution.** - Oxford Univ. Press, Oxford, 1996.
- MØLLER, A. P. **Leaf-mining insects and fluctuating asymmetry in elm *Ulmus glabra* leaves.** Journal of Animal Ecology. v.64, p.697–707, 1995.
- MØLLER, A.P.; SWADDLE, J.P. **Asymmetry, Developmental Stability, and Evolution;** Oxford University Press: Oxford, UK, 1997.
- NIJHOUT, H.F; WHEELER, D. E. **Growth models of complex allometries in holometabolous insects.** Amer. Natur. v.148, p. 40-56, 1996.
- NIJHOUT, H.F.; GRUNERT, L.W. **Bombyxin is a growth factor for wing imaginal disks in Lepidoptera.** Proc. Natl. Acad. Sci. v.99, p.15446–15450, 2002.
- NIJHOUT, H. F.; SMITH, W. A.; SCHACHAR, I.; SUBRAMANIAN, S.; TOBLER, A.; GRUNERT, L. W. **The control of growth and differentiation of the wing imaginal disks of *Manduca sexta*.** Dev. Biol. v.302, p. 569–576, 2007.
- PALMER, R. A., STROBECK C. **Fluctuating asymmetry revisited,** In: Polak M(ed) Developmental instability (DI): causes and consequences. New York, Oxford Universid Press. v.459, p.279-319, 2003.
- PETERS, R.H. The ecological implications of body size. **Cambridge, England: Cambridge University Press,** p.329, 1983.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM **R a Language and Environment for Statistical Computing.** R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2016.
- REIMCHEN, T.E. **Parasitism of asymmetrical pelvic phenotypes in three spine stickleback.** Can J Zool. v. 75, p.2084–2094, 1997.

- RETTIG, J.; FULLER, R.; CORBETT, A.; GETTY, T. **Fluctuating asymmetry indicates levels of competition in an even aged poplar clone.** *Oikos*. v.80, p.123–127, 1997.
- SHINGLETON, A.W.; FRANKINO, W.A.; FLATT, T.; NIJHOUT, H.F; EMLEN, D.J. **Size and shape: The developmental regulation of static allometry in insects.** *BioEssays*. v.29, p.536–548, 2007.
- SHINGLETON, A. W.; MIRTH, C. K.; BATES, P. W. **Developmental model of static allometry in holometabolous insects.** *The Royal Society*. n. 275, p. 1875–1885, 2008.
- SHINGLETON, A. W.; ESTEP, C. M.; DRISCOLL, M. V.; DWORKIN, I. **Many ways to be small: different environmental regulators of size generate distinct scaling relationships in *Drosophila melanogaster*.** *Proc. Biol. Sci.* v.276, p.2625–2633, 2009.
- SILVA, J.A; MONTEIRO, A.B.; MAIA, L.F., FARIA, L.D.B. **Morphological traits, allometric relationship and competition of two seed-feeding species of beetles in infested pods.** *Rev. Brasileira de Entomologia*. v.61, n.3, p.243-247, 2017.
- SOKAL, R.R.; ROHLF, F.J. **Biometry: The Principles and Practice of Statistics in Biological Research.** W.H. Freeman, New York, 1995.
- SOMMER, C. **Ecotoxicology and developmental stability as an in situ monitor of adaptation.** *Ambio*. v.25, p. 374–376, 1996.
- STERN, D.L.; EMLEN, D.J. **The developmental basis for allometry in insects.** *Development*.v.126, p.1091–1101, 1999.
- THORNHILL R.; MØLLER A.P. **The relative importance of size and asymmetry in sexual selection.** *Behavioral Ecology*. v. 9, p. 546-551, 1998.
- TOBLER, A.; NIJHOUT, H. F. **A switch in the control of growth of the wing imaginal disks of *Manduca sexta*.** *PLoS ONE* 5: e10723, 2010.
- VAN DONGEN, S.; MOLENBERGHS, G.; MATTHYSEN, E. **The statistical analysis of fluctuating asymmetry: REML estimation of a mixed regression model.** *Journal of Evolutionary Biology*. v. 12, p. 94-102, 1999.
- VALKAMA, J; KOZLOV, M. **Impact of climatic factors on the developmental stability of mountain birch growing in a contaminated area.** *J Appl Ecol*. v.38, p.665–673, 2001.
- WELLER .B; GANZHORN, J.U. **Carabid beetle community composition, body size, and fluctuating asymmetry along an urban-rural gradient.** *Basic Appl Ecol*. v.5, p.193–201, 2004.
- ZAUGG, I.; BENREY, B; BACHER,S. **Bottom-up and top-down effects influence bruchid beetle individual performance but not population densities in the field.** *PLoS One*. Public Library of Science, v.8, n.1, e55317, 2013.

**MATERIAL SUPLEMENTAR****Tabela MS1:** Coeficiente alométrico com valor do ângulo, intervalo de confiança de acordo com as categorias e estruturas morfológicas de *M. terani*.

Categorias	Estrutura	Ângulo	IC_2,5	IC_97,5	N ° de indivíduos	Intensidade
Infestação	Élitro	0,153	0,124	0,182	323	Baixa
		0,127	0,065	0,190	191	Média
		0	0	0	0	Alta
	Pronoto	0,080	0,043	0,118	323	Baixa
		0,168	0,076	0,262	191	Média
		0	0	0	0	Alta
Parasitismo	Élitro	0,161	0,132	0,190	432	Baixa
		0,153	0,093	0,215	71	Média
		0,061	-0,025	0,148	15	Alta
	Pronoto	0,111	0,073	0,150	432	Baixa
		0,033	-0,054	0,123	71	Média
		-0,033	-0,158	0,090	15	Alta
Biomassa Semente	Élitro	0,138	0,096	0,181	183	Pequena
		0,126	0,077	0,175	181	Média
		0,111	0,059	0,163	154	Grande
	Pronoto	0,093	0,043	0,145	183	Pequena
		0,092	0,030	0,155	181	Média
		0,0921	-0,015	0,201	154	Grande

Fonte: Da autora.

**Tabela MS2:** Coeficiente alométrico com valor do ângulo, intervalo de confiança de acordo com as categorias e estruturas morfológicas de *S. maculatopygus*.

Categorias	Estrutura	Ângulo	IC_2,5	IC_97,5	N ° de indivíduos	Intensidade
Infestação	Élitro	0,058	0,013	0,103	45	Baixa
		-	-	-	4	Média
		-	-	-	0	Alta
	Pronoto	0,085	0,011	0,160	45	Baixa
		-	-	-	4	Média
		-	-	-	0	Alta
Parasitismo	Élitro	0,050	0,014	0,087	43	Baixa
		-	-	-	4	Média
		-	-	-	3	Alta
	Pronoto	0,033	-0,025	0,092	43	Baixa
		-	-	-	4	Média
		-	-	-	3	Alta
Biomassa Semente	Élitro	0,037	-0,033	0,108	8	Pequena
		0,105	0,013	0,199	11	Média
		0,029	-0,026	0,084	31	Grande
	Pronoto	0,025	-0,077	0,127	8	Pequena
		0,100	-0,052	0,257	11	Média
		0,086	-0,014	0,187	31	Grande

**Tabela MS3:** Coeficiente alométrico em valor do ângulo, intervalo de confiança de acordo com as categorias e estruturas morfológicas de *A. vulgaris*.

Categorias	Estrutura	Ângulo	IC_2,5	IC_97,5	N° de indivíduos	Intensidade
Infestação	Asa	0,435	0,222	0,689	34	Baixa
		0,556	0,412	0,719	51	Média
		0,712	0,537	0,921	61	Alta
	Tíbia	0,458	0,235	0,726	34	Baixa
		0,496	0,321	0,700	51	Média
		0,769	0,511	1,112	61	Alta
Parasitismo	Asa	0,608	0,499	0,728	114	Baixa
		0,464	0,198	0,798	28	Média
		-	-	-	0	Alta
	Tíbia	0,575	0,441	0,727	114	Baixa
		0,497	0,129	1,018	28	Média
		-	-	-	0	Alta
Biomassa Semente	Asa	0,600	0,439	0,789	61	Pequena
		0,502	0,358	0,664	62	Média
		0,702	0,472	0,995	23	Grande
	Tíbia	0,647	0,479	0,846	61	Pequena
		0,464	0,259	0,708	62	Média
		0,617	0,259	1,145	23	Grande

Fonte: Da autora.

**Tabela MS4-** Resultado comparando os modelos da Assimetria flutuante do élitro de *M. terani* e *S. maculatopygus* e da asa e da tíbia de *A. vulgaris*. Todos os modelos possuem mesma estrutura com diferentes fatores aleatórios, onde M1 é o modelo sem diferença dos lados; M2 diferentes ângulos para cada lado; M3 diferentes ângulos para cada lado em categorias de infestação; M4 diferentes ângulos para cada lado categorias parasitismo.

Espécie	Estrutura	Modelo	DF	Loglink	Df	Chisq	P
<i>M. terani</i>	Élitro	M1	14	1634,3			
		M2	16	1634,3	2	0	1
		M3	19	1634,3	3	0	1
		M4	41	1634,3	22	0	1
<i>S. maculatopygus</i>	Élitro	M1	14	320,16			
		M2	16	320,16	2	0	1
		M3	19	320,16	3	0	1
		M4	41	320,16	22	0	1
<i>A. vulgaris</i>	Asa	M1	14	504,99			
		M2	16	504,99	2	0	1
		M3	19	504,99	3	0	1
		M4	41	504,99	22	0	1
	Tíbia	M1	14	1489,8			
		M2	16	1489,8	2	0	1
		M3	19	1489,8	3	0	1
		M4	41	1489,8	22	0	1

**Tabela MS.5** - Assimetria flutuante do élitro de *M. terani* e o efeito das categorias sobre o tamanho da estrutura morfológica do inseto. Os efeitos foram estimados usando Modelos Mistos Lineares ajustados por REML e os resultados estão sendo mostrado em relação.

<i>M. terani</i> X Élitro	Estimativa	Erro padrão	Graus de liberdade	T	P
<b>(Intercept)</b>	1,44	0,01	3096	121,29	<0,001*
ladoE	0,01	0,02	3096	0,35	0,73
Semente média	-0,08	0,01	3096	-9,12	<0,001*
Semente pequena	-0,12	0,01	3096	-13,28	<0,001*
Taxa de infestação	0,2	0,03	3096	6,09	<0,001*
categoria_parasitismo_médio	0,01	0,01	3096	1,35	0,18
categoria_parasitismo_alto	0,02	0,02	3096	0,98	0,33
ladoE:semente média	0	0,01	3096	-0,07	0,94
ladoE:semente pequena	0	0,01	3096	-0,06	0,95
ladoE:tx_infestação	0	0,05	3096	-0,03	0,97
ladoE:cat_parasitismo_médio	0	0,02	3096	-0,16	0,87
ladoE:cat_parasitismo_alto	0	0,03	3096	-0,03	0,98

Fonte: Da autora.

**Tabela MS.6** – Assimetria flutuante da tibia e da asa *A. vulgaris* e o efeito das categorias sobre o tamanho do inseto. Os efeitos foram estimados usando Modelos Mistos Lineares ajustados por REML e os resultados estão sendo mostrado em relação a tibia posterior.

<i>A. vulgaris</i>		Estimativa	Erro padrão	Graus de liberdade	T	P
	<b>(Intercept)</b>	0,53	0,01	864,01	77,68	<0,001*
	ladoE	0	0,01	864,01	0,21	0,83
	Semente média	0	0,01	864,01	0,01	0,99
	Semente pequena	0,01	0,01	864,01	1,81	0,07
Tibia	Taxa de infestação	0,01	0,01	864,01	1,42	0,16
	Categoria_parasitismo_médio	-0,01	0,01	864,01	-1,27	0,21
	Categoria_parasitismo_alto	0	0,01	864,01	-0,37	0,71
	ladoE:semente média	0	0,01	864,01	-0,11	0,91
	ladoE:semente pequena	0	0,01	864,01	0,17	0,87
	ladoE:tx_infestação	0	0,01	864,01	-0,18	0,86
	ladoE:cat_parasitismo_médio	-0,01	0,01	864,01	-0,75	0,45
	<b>(Intercept)</b>	1,72	0,02	864	81,16	<0,001*
	ladoE	0	0,03	864	-0,01	0,99
	Semente média	0,01	0,02	864	0,72	0,47
	Semente pequena	0,05	0,02	864	2,79	0,01*
Asa	Taxa de infestação	0,04	0,02	864	1,82	0,07
	Categoria_parasitismo_médio	-0,02	0,02	864	-1,07	0,29
	categoria_parasitismo_alto	0,02	0,04	864	0,39	0,70
	ladoE:semente média	0	0,03	864	-0,12	0,91
	ladoE:semente pequena	0	0,03	864	-0,11	0,92
	ladoE:tx_infestação	0	0,03	864	0,11	0,91
	ladoE:cat_parasitismo_médio	0	0,02	864	0,03	0,97

Fonte: Da autora.

**Tabela MS7** – Assimetria flutuante do élitro de *S. maculatopygus* e o efeito das categorias sobre o tamanho do inseto. Os efeitos foram estimados usando Modelos Mistos Lineares ajustados por REML e os resultados estão sendo mostrado em comparação do élitro esquerdo.

<i>S.maculatopygus</i> X Élitro	Estimativa	Erro padrão	Graus de liberdade	T	P
<b>(Intercept)</b>	1,16	0,02	300	71,86	<b>&lt;0,001*</b>
ladoE	0	0,02	300	0,22	0,83
Semente média	0,01	0,02	300	0,5	0,62
Semente pequena	-0,01	0,02	300	-0,71	0,48
Taxa de_infestação	0,06	0,07	300	0,82	0,41
Categoria_parasitismo_médio	-0,04	0,02	300	-1,66	0,10
Categoria_parasitismo_alto	0,05	0,03	300	1,67	0,10
ladoE:semente média	0	0,02	300	0,02	0,98
ladoE:semente pequena	0	0,03	300	0,09	0,93
ladoE:tx_infestação	-0,06	0,1	300	-0,64	0,52
ladoE:cat_parasitismo_médio	0,01	0,03	300	0,26	0,79
ladoE:cat_parasitismo_alto	0	0,04	300	0,02	0,98

Fonte: Da autora.