

ALICE SUTANA RODRIGUES

**CONSISTÊNCIA ONTOGÊNICA DE TRAÇOS COMPORTAMENTAIS DE
ERIOPIS CONNEXA EM POPULAÇÕES SUSCETÍVEL E RESISTENTE A
PIRETRÓIDES**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Entomologia, para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

VIÇOSA
MINAS GERAIS-BRASIL
2015

**Ficha catalográfica preparada pela Biblioteca Central da Universidade
Federal de Viçosa - Câmpus Viçosa**

T

R696c
2015

Rodrigues, Alice Sutana, 1988-
Consistência ontogênica de traços comportamentais de
Eriopis connexa em populações suscetível e resistente a
piretróides / Alice Sutana Rodrigues. – Viçosa, MG, 2015.
viii, 26f. : il. (algumas color.) ; 29 cm.

Inclui anexo.

Orientador: Raul Narciso Carvalho Guedes.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Viçosa.

Referências bibliográficas: f.14-19.

1. *Eriopis connexa*. 2. Inseto - Comportamento.
3. Predação. 4. Resistência aos inseticidas. I. Universidade
Federal de Viçosa. Departamento de Biologia Animal. Programa
de Pós-graduação em Entomologia. II. Título.

CDD 22. ed. 595.769

ALICE SUTANA RODRIGUES

**CONSISTÊNCIA ONTOGÊNICA DE TRAÇOS COMPORTAMENTAIS DE
ERIOPIIS CONNEXA EM POPULAÇÕES SUSCETÍVEL E RESISTENTE A
PIRETRÓIDES**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Entomologia, para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

APROVADA: 24 junho de 2015.

Mateus Ribeiro de Campos Mateus Chediak

Raul Narciso Carvalho Guedes
(Orientador)

“A única forma de chegar ao impossível é acreditar que é possível”

Lewis Carroll

Aos meus queridos pais Paulo e Maria;

À minha irmã Rafaella,

Pelo carinho amor e dedicação,

Dedico

AGRADECIMENTO

A Deus, o qual agradeço todos os dias, pela oportunidade de cursar minha pós-graduação, em uma grande instituição como a Universidade Federal de Viçosa.

A meus pais, Paulo e Maria, que nunca mediram esforços para realizar meus sonhos, abdicando muitas vezes dos seus, sempre priorizando meus estudos; aos meus anjinhos da guarda, Aline e Pedro, que sempre guiaram meus caminhos, muitas vezes esses não foram os mais fáceis, mas vocês sempre estiveram comigo mesmo que em pensamento; a Rafaella, por ser mais que uma prima, ser uma irmã compartilhando comigo seu carinho e amor, por estar sempre ao meu lado, e por muitas vezes fazer o papel de irmã mais velha.

Ao Prof. Raul Guedes, um agradecimento especial, por ser muito mais que um orientador, por acreditar em mim muitas vezes mais que eu mesma, por sua paciência e por desempenhar seu papel de forma tão brilhante;

Ao Programa de Pós Graduação em Entomologia, a Universidade Federal de Viçosa, e as agências de fomento CAPEM CNPq e FAPEMIG pela concessão das bolsas e financiamentos de projeto.

A Dra. Agna Rodrigues e ao Prof. Jorge Torres pelo envio das populações, e assistência na manipulação das mesmas.

Aos Professores Lessando Gontijo e Jorge B. Torres pela co-orientação.

A equipe Joanelhas (Vinicius, Bianca, Lorene) principalmente as estagiárias Bianca e Lisbedt, por ajudarem na condução dos experimentos. Vocês foram essenciais, sem o qual este trabalho não seria possível;

As minhas mentoras na entomologia: Juliana, Priscilla, Sharrine e Karina. Vocês me mostraram como é maravilhoso o mundo dos insetos;

Ao “Team Raul”: Nelsa, Mateus Campos, Wagner, Hudson, Marcelo, Gislaine, Mateus Chediak, Milaine, Roberta, Rômulo, Geversson, Mayra, Cleiton, Daiane, Kleber, Conrado, Diego, Jéssica, e em especial ao Vinícius, Lucas, Juliana, Laura e Lírio Júnior, pela amizade, e por sempre deixarem meus dias mais felizes, simplesmente pelo fato de encontra-los;

Aos meus primos, as amigas de velha data, Viviane e Bárbara, e as minhas afilhadas, Amanda e Laura, que sempre fizeram as idas em casa uma volta à infância;

A minha família de coração, Vó Zizica, Vô Raimundo, Fernanda, Claudinha, Adriana, e aos demais meus sinceros agradecimento, obrigada por fazer parte dessa GRANDE FAMÍLIA;

Aos meus amigos de Tocantins, principalmente ao grupo selete, Meninas Super. Poderosas, pelos mais de 15 anos de amizade e companheirismo;

Aos amigos de Viçosa: Cláudio, Tiago, Kiki, Marcos, Polly, Diego, as minhas queridas amigas da Agronomia 2008;

A Republica Para cê tá mal, (Natália, Bethânia e Carolina) e seus agregados (Bruno e Junior), pelos anos de diversão, companheirismo, amizade, comilança e esquentas, vocês tornaram a vida em Viçosa mais doce e prazerosa!

Muito obrigada!

ÍNDICE

RESUMO	vii	
ABSTRACT	viii	
1. INTRODUÇÃO	1	
2 MATERIAIS E MÉTODO		3
2.1 Populações de <i>Eriopis connexa</i>	3	
2.2 População de <i>Harmonia axyridis</i>	4	
2.3 Bioensaios comportamentais		4
2.3.1 Caminhamento		5
2.3.1 Desvirar		6
2.3.2 Interação coo específica		6
2.3.3 Interação heteroespecífica	6	
2.3.4 Atividade exploratória em folhas de couve e de algodão		7
2.3.5 Ensaio de agressividade	7	
2.4 Ensaio reprodutivo		7
2.5 Análises estatísticas		8
3 RESULTADOS		9
3.1 Tipos comportamentais médios	9	
3.2 Construções comportamentais multidimensionais e variabilidade		9
3.3 Correlações comportamentais entre larva e adulto	10	
3.4 Fatores comportamentais determinantes do crescimento populacional.	11	
4 DISCUSSÃO		11
5 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	14	
6 ANEXO		26

RESUMO

RODRIGUES, AliceSutana,M.Sc. Universidade Federal de Viçosa, junho de 2015. **CONSISTÊNCIA ONTOGÊNICA DE TRAÇOS COMPORTAMENTAIS DE *ERIOPIIS CONNEXA* EM POPULAÇÕES SUSCETÍVEL E RESISTENTE A PIRETRÓIDES**. Orientador: Raul Narciso Carvalho Guedes. Coorientadores: Lessando Moreira Gontijo e Jorge Braz Torres.

A metamorfose completa e sua potencial relevância na variação individual em características comportamentais de populações de uma espécie predadora levaram ao presente estudo. Um conjunto de nove traços comportamentais abrangendo as cinco dimensões da personalidade (atividade, agressividade, ousadia / timidez, exploração / evasão e sociabilidade) foram avaliadas em larvas e adultos de duas populações da joaninha *Eriopis connexa* (Germar) (Coleoptera: Coccinélídea), uma população sendo resistente a piretróides e a outra suscetível a estes inseticidas. O objetivo foi reconhecer os tipos comportamentais médios dos indivíduos e sua variação dentro de cada população, sua consistência ontogênica de larva a adulto, e sua provável consequência reprodutiva. O tipo de comportamento médio foi significativamente diferente entre as duas populações ($P < 0,05$), com a população resistente a piretróides consistentemente exibindo menor agressividade (como larvas) e exploração, mas maior atividade, sociabilidade e às vezes ousadia do que a população suscetível. Variação dos traços comportamentais foi maior entre os indivíduos da população resistente a piretróides, particularmente durante a fase larval. Tal variação diminuiu com a metamorfose, mas houve correlação global significativa ($P < 0,05$) no conjunto de traços comportamentais entre larvas e adultos. Agressividade reduzida foi a principal contribuinte para a produção de descendência favorecendo uma maior taxa de crescimento populacional entre os predadores resistentes a piretróides, que também foi favorecido por níveis intermediários de ousadia contra indivíduos heteroespecíficos. Além de esclarecer sobre a consistência ontogênica de traços comportamentais e seu impacto reprodutivo, nossos resultados sugerem que a agressividade reduzida favorece o aumento da população do predador, porém esta característica pode comprometer seu desempenho como agente eficaz de controle biológico.

ABSTRACT

RODRIGUES, AliceSutana, M. Sc. Universidade Federal de Viçosa, June, 2015. **ONTOGENIC CONSISTENCY OF BEHAVIOURAL TRAITS IN PYRETHROID-RESISTANT AND SUSCEPTIBLE POPULATIONS OF THE LADY BEETLE *ERIOPSIS CONNEXA***. Advisor: Raul NarcisoCarvalhoGuedes. Co-advisors: Lessando Moreira Gontijo and Jorge Braz Torres.

Complete metamorphosis and its potential relevance for the individual variation in sets of behavioural traits of populations of a predatory species led to the present study. A set of nine behavioural traits encompassing five personality dimensions (i.e., activity, aggressiveness, boldness/shyness, exploitation/avoidance, and sociality) were assessed in larvae and adults of two populations of the lady beetle *Eriopsis connexa* (Germar) (Coleoptera: Coccinellidae), one susceptible and one resistant to pyrethroid insecticides. The aim was to recognize the average behavioural type of individuals and their variation within each population, their ontogenic consistency from larva to adult, and their likely (reproductive) fitness consequence. The average behavioural type was significantly different between both populations ($P < 0.05$) with the pyrethroid-resistant population consistently exhibiting lower aggressiveness (as larvae) and exploration, but higher activity, larva sociality and sometimes boldness than the susceptible population. Behavioural trait variation was higher among individuals of the pyrethroid-resistant population, particularly during the larval stage. Such variation decreased with metamorphosis, but there was significant overall correlation ($P < 0.05$) in the set of behavioural traits between larva and adults. Reduced aggressiveness was the main contributor for the reproductive output favouring a higher rate of population growth among the pyrethroid-resistant predators, which were also favoured by intermediate levels of boldness against heterospecific individuals. Besides of shedding light on the ontogenic consistency of behavioural traits and their fitness impact, our results suggest that reduced aggressiveness favours the population increase of the predator, but this trait may compromise their performance as effective biocontrol agents.

1 INTRODUÇÃO

O comportamento animal, como uma resposta resultante da interação entre a fisiologia de um organismo e seu ambiente circundante é de suma importância para a sobrevivência e a aptidão de um indivíduo. Embora expresso como um conjunto de respostas, comportamento animal é normalmente estudado como características isoladas desencadeando consequências diversas ao indivíduo (Weiss e Adams 2013). Tal fato deixa de reconhecer a co-ocorrência de potencial correlação entre conjuntos das características comportamentais em um indivíduo e suas consequências.

A caracterização de um conjunto de tendências comportamentais existente nos animais, inferidas a partir de múltiplas medidas empíricas (isto é, traços), também referidas como personalidade ou individualidade (sensu Uher 2011), permitiu uma rápida expansão no número de estudos que exploram personalidade animal nos últimos 20 anos (Gosling 2001; Dingemanse e Réale 2005; Webster e Ward 2011; lobo e Weissing de 2012). Um fenômeno relacionado com a personalidade que tem despertado o interesse por parte dos pesquisadores, frequentemente sendo utilizado como sinônimo de personalidade é a síndrome comportamental. Estase refere a diferenças de comportamento entre os indivíduos que são consistentes ao longo do tempo e/ou contextos (Sih et al 2004 ab de 2012.; Sih e Bell 2008).

Os insetos, não foram alvos de muita atenção por enquanto, tanto para estudos sobre personalidade, quanto para estudos relacionados a síndromes comportamentais, apesar de haver demanda crescente para tais estudos (Pinter-Wollman 2012; Kralj-Fišer e Schuett 2014; Jandt et al. 2014; Modlmeier et al. 2015). Apesar da oportunidade, poucos estudos versando sobre personalidade em insetos têm aparecido nos últimos anos (p. ex. , Morales et al. 2013; Alcalay et al. 2014; Pruitt e Keiser 2014; Bengston e Dornhaus 2015; Schuett et al. 2015). A falta de estudos relacionados à personalidade de invertebrados, particularmente insetos, deve se uma série de motivos não exclusivas. O primeiro, é que insetos são pouco atrativos ao grande público, refletindo até na utilização modesta de insetos em zoomorfia , arte que imagina os seres humanos como animais não humanos (Keller, 1993; Sommer e Sommer 2011). O segundo motivo é a tradicional crença de que os insetos são mini robôs estereotipicamente respondendo a estímulos através de pouca resposta (ou

nenhuma) ,variação individual no comportamento (Brembs 2013; Kralj-Fišer e Schuett 2014).

Os insetos sociais tem sido foco de atenção, quando traços de personalidade são avaliados. Provavelmente isso aconteceu devido às analogias possíveis de serem feitas com outros animais sociais, especialmente primatas (Wray e Seeley 2011; Pinter-Wollman 2012; Kralj-Fišer e Schuett 2014). Moscas das frutas (*Drosophila*) e grilos também têm sido alvos primários de atenção nos estudos relacionados com a personalidade, contudo espécies de insetos-praga e seus inimigos naturais têm sido negligenciados em estudos sobre personalidade, apesar da importância deles na agricultura, diversidade e adequabilidade como modelos experimentais para tais estudos (Mather e Logue 2013; Kralj -Fišer e Schuett 2014). Entre os insetos pragas de importância agrícola há estudos anteriores relacionando personalidade no pulgão-da-ervilha *Acyrtosiphon pisum* e em pragas de grão armazenados como o besouro da farinha *Tribolium confusum* e o caruncho do milho *Sitophilus zeamais*. (Schuett et al 2011, 2015;. Nakayama et al 2012;. Morales et al 2013). Até o presente momento, inimigos naturais não foram alvo destes estudos, apesar de terem sua relação recentemente reconhecida neste contexto (Kralj-Fišer e Schuett 2014; Eisele e Meyhöfer 2015).

A metamorfose completa de insetos holometábolos é um dos traços peculiares entre esses insetos que favorecem seu estudo como organismos-modelo (Kralj-Fišer e Schuett 2014). Desenvolvimento da personalidade é provavelmente determinado por genes, ambiente, e a interação entre eles potencialmente comprometendo a consistência de uma dada característica (e, portanto, correlação), ao longo da ontogênia se mudanças morfológicas drásticas ocorrem entre larvas e adultos, o que pode ser refletido na população da espécie e da comunidade associada (Eisele e Meyhöfer 2015; Modlmeier et al. 2015). Nesse trabalho, nós tentamos reparar uma lacuna existente no conhecimento explorando a consistência ontogênica de traços comportamentais em duas populações *Eriopsis connexa* (Germar) (Coleoptera: Coccinellidae).

Um conjunto com nove traços comportamentais abrangendo as cinco dimensões ou eixos de personalidade (ou seja, atividade, agressividade, ousadia / timidez, explorar / evitar e sociabilidade) foi avaliado em larvas e adultos das duas populações de joaninhas, uma suscetível e outra (fisiologicamente) resistentes a

piretróides. Nosso objetivo foi reconhecer o tipo de comportamento médio dos indivíduos (ou seja, os fenótipos dos indivíduos ao longo de cinco dimensões/eixos de personalidade) de cada população, a sua variabilidade dentro de cada população, a sua consistência ontogênica de larva a adulto, e sua provável consequência reprodutiva.

Nossa expectativa era a de ocorrência de diferenças entre populações e uma maior variação na população suscetível, uma vez que ela não foi submetida à pressão de seleção intensiva pelo inseticida, como ocorreu periodicamente na população resistente (Rodrigues et al 2013a;. Spíndola et al 2013). O ciclo de vida complexo dos insetos holometábolos sugere menor consistência ontogênica (Kralj-Fišer e Schuett 2014; Modlmeier et al 2015). No entanto, apesar das alterações morfológicas ocorridas com a metamorfose nessa espécie de joaninha, não há mudança drástica nas condições ambientais exploradas por larvas e adultos da espécie. Esta condição favorece a detecção da correlação entre as características comportamentais (ou seja, síndrome comportamental) entre estágios de desenvolvimento com consequências potenciais para a capacidade reprodutiva destes insetos.

2 MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 Populações de *Eriopsis connexa*

No presente trabalho foram usadas duas populações de *Eriopsis connexa*. Essas foram derivadas de populações anteriormente mantidas na Universidade Federal Rural de Pernambuco em Recife-BR.

A população resistente a piretróides foi originalmente estabelecida a partir de insetos coletados no campo, em plantios de brássicas no município de Viçosa-MG em 2008, e atualmente está na 45^o geração (Rodrigues et al. 2013a, Torres et al. 2015). A resistência dessa população é caracterizada como autossômica e incompletamente dominante, sendo determinada por um gene principal que provavelmente influencia outros genes, atuando diretamente sobre o metabolismo detoxicativos do inseto (Rodrigues et al., 2013a, 2014). A resistência nos indivíduos foi verificada periodicamente, através da aplicação do lambda cialotrina (Spíndola et al 2013;. Rodrigues et al 2014., Torres et al 2015).

A população suscetível foi estabelecida a partir de insetos coletados em campos de algodão, no município de Frei Miguelinho- PE em 2009, sendo mantidas

em condições de laboratório e atualmente estando na 43ª geração (Rodrigues et al. 2013a, Torres et al. 2015). Ambas as populações foram mantidas separadas em condições de laboratório (temperatura 27 ± 2 °C), umidade relativa (70 ± 10 %), e foto período (12:12). As larvas foram individualizadas em vidros, e alimentadas com ovos de *Anagasta kuehniella* (Insecta®, Larvas, MG), até virarem adultos.

Posteriormente estabelecemos a criação de adultos, em potes de plástico com capacidade de 1 L, cobertos com organza, em cada pote foi colocando oito indivíduos, e fornecido como alimento, ovos de *A. kuehniella* (ad libitum) a cada dois dias, para complementar a dieta foi ofertado folhas de couve, contendo o pulgão-da-couve (*Brevicoryne brassicae* Glover (Hemíptera: Sternorrhyncha:Aphididae)), em conjunto com água e água adocicada, segundo métodos de Rodrigues et al. (2013a) e Torres et al. (2015)). Os insetos utilizados nos experimento foram retirados dessas populações, individualizados em vidros até a fase adulta e posteriormente foram colocados para acasalar.

2.2 Populações de *Harmonia axyridis*

A população de *Harmonia axyridis* foi estabelecida de insetos coletados em plantios de brássicas, no município de Viçosa-MG, em 2014. Os adultos coletados foram levados para o laboratório, colocados em potes de plástico com capacidade de 1 L, e cobertos com organza. Quatro indivíduos foram colocados em cada pote, onde foram fornecidos ovos de *A. kuehniella* (ad libitum) a cada dois dias para complementar a dieta com pulgão da couve (*Brevicoryne brassicae* Glover (Hemíptera: Sternorrhyncha: Aphididae)), em conjunto com água e água adocicada. As posturas eram coletadas a cada dois dias e após, a eclosão dos ovos, as larvas foram individualizadas em vidros, alimentadas com ovos de *Anagasta kuehniella* (Insecta®, Larvas, MG), a cada dois dias, até virarem adultas. Todos os insetos foram mantidos na sala de criação, sob as condições controladas de temperatura (27 ± 2 °C), umidade relativa (70 ± 10 %), e foto período (12: 12). Os insetos utilizados foram retirados dessa população para realizar os testes comportamentais de interação heteroespecífica.

2.3 Bioensaios comportamentais

Os bioensaios comportamentais foram realizados em laboratório, sob condições de temperatura e luminosidade controlada, de 9 as 18 horas. Os ensaios

consistiam basicamente em observar e avaliar indivíduos de *Eriopis connexa* (população resistente e suscetível), em diferentes fases do ciclo de vida (fase larval e adulto), realizando o mesmo teste duas vezes, para cada fase do desenvolvimento. Entre 29 e 42 insetos de cada sexo e população foram utilizados. As larvas foram testadas 7 dias após (i.e., no seu 3º instar), enquanto os adultos foram testados dois dias após a emergência. Somente os indivíduos que chegaram a se reproduzirem tiveram seus dados considerados.

Realizamos sete bioensaios comportamentais, onde o objetivo era avaliar o comportamento individual ou desempenho/capacidade que o indivíduo teria para executar uma dada tarefa. Exploramos dessa forma as cinco dimensões de personalidade (chamados também de eixos, domínios e categorias da tendência comportamental) adaptados de Realé et al. (2007), refletindo o modelo de cinco Factores (FFM) utilizado para caracterizar personalidade humana (Digman, 1990), como descrito por Costa e McCrae (1992). As dimensões testadas foram: atividade, agressividade, ousadia/timidez, exploração/refratariedade e sociabilidade.

A atividade dos insetos foi avaliada através de bioensaios de caminamento e bioensaios de endireitamento do corpo (i.e., desvirar). A agressividade por sua vez foi avaliada por meio da latência para atacar à presa (i.e., tempo para localizar e começar a comer). Ousadia/timidez foi avaliada através da disposição inseto para interagir com heteroespecífico, enquanto sociabilidade foi avaliada como a disposição para interagir com membros da mesma espécie. Exploração/refratariedade foi avaliada através da exploração de diferentes arenas de folha (couve e algodão) pelos insetos (i.e., tempo de busca). No Anexo temos um resumo dos ensaios realizados, essa classificação esta baseada na classificação proposta por Réale et al. (2007).

2.3.1 Caminhamento

Foi o primeiro bioensaios a ser realizado, onde tínhamos os parâmetros da atividade de caminamento avaliados. As arenas foram confeccionadas em placas de Petri com 9 centímetros de diâmetro e 2 cm de altura;o fundo das placas de Petri (arena) eram recobertos com discos de papel-filtro e suas paredes internas foram revestidas com Teflon PTFE (Dupont, Wilmington, DEEUA) para impedir que os insetos escapassem (Morales et al.2013).

Os indivíduos eram colocados no meio das arenas e seus movimentos foram gravados digitalmente por 10 minutos em um computador que estava conectado a um sistema de rastreamento automatizado, equipado com uma câmera de vídeo (ViewPoint Life Sciences Inc., Montreal – Canadá) (Guedes et al 2009; Cordeiro et al. 2010; Pimentel et al 2012). As características avaliadas foram distância percorrida (cm), tempo parado(s), velocidade (cm/s).

2.3.2 Desvirar

O inseto foi dorsalmente colocado numa arena e estimulado com a ponta de um pincel a se desvirar. Foi registrando o tempo para recuperar a sua postura ventral normal. O procedimento foi repetido três vezes para cada indivíduo e o valor médio foi considerado, adaptando-se metodologia utilizada para carunchos (Miyatake et al 2008;. Morales et al 2013.).

2.3.3 Interação coo específica

Esse bioensaio consistia em avaliar a interação entre indivíduos da mesma espécie, na mesma fase de desenvolvimento, ou seja, larva com larva e adulto com adulto. As arenas foram confeccionadas em placas de Petri com 9 centímetros de diâmetro e 2 cm de altura. O fundo das placas de Petri (arena) eram recobertos com discos de papel-filtro e suas paredes internas foram revestidas com Teflon PTFE (Dupont, Wilmington, DE, EUA) para impedir que os insetos escapassem (Morales et al.2013).

Dois indivíduos eram usados por arena e colocados em extremidades opostas. A interação entre eles foi digitalmente gravada em um computador que estava conectado a um sistema de rastreamento automatizado, equipado por uma câmera de vídeo (ViewPoint Life Sciences Inc., Montreal – Canadá) (Guedes et al 2009;. Cordeiro et al . 2010; Pimentel et al 2012). As características avaliadas foram o número de contatos entre os dois indivíduos e o somatório da duração de todos os contatos.

2.3.4 Interação heteroespecífica

Nesses bioensaios avaliamos a interação entre indivíduos de espécies diferentes, onde tínhamos aqui a nossa espécie em estudo, *Eriopsis connexa*, juntamente com outra espécie de joaninha, *Harmonia axyridis* .É importante

mencionar que ambas estavam na mesma fase de desenvolvimento, ou seja, larva com larva e adulto com adulto. Os bioensaios fizeram uso da mesma arena e procedimentos descritos acima para interações coo específicas.

2.3.5 Atividade exploratória em folha de algodão e couve

Arenas foram confeccionadas em placas de Petri com 9 centímetros de diâmetro. O fundo das placas de Petri (arena) foi recoberto com discos de papel-filtro e suas paredes internas foram revestidas com Teflon PTFE (Dupont, Wilmington, DE,EUA). Após o preparo da arena nós colocávamos nelas círculos da folha de algodão/couve com diâmetro de 4,5 cm. As folhas de algodão e couve foram coletadas no Vale da Agronomia, localizado na Universidade Federal de Viçosa, antes da realização de cada experimento. O inseto era posicionado no meio da folha, sendo cronometrado o tempo em segundos que ele caminhava sobre a folha. Este procedimento foi realizado três vezes seguidas, sendo 10 minutos o tempo máximo de avaliação em cada repetição. Nas análises estatísticas usamos o tempo médio obtido destas três repetições (em segundos).

2.3.6 Ensaio de agressividade

O espécime de *Eriopis connexa* (predador) foi posicionado em um dos extremos da arena e a sua presa, o pulgão-da-couve (*Brevicoryne brassicae*), foi colocado no meio da arena. Para facilitar a localização do pulgão, montamos arenas em placas de petri de 9 cm, como descrito anteriormente. O tempo máximo de observação foi 10 minutos. O ensaio finalizava quando a joaninha começava a comer sua presa (pulgão). Para verificar se realmente a presa estava sendo devoradas, utilizamos uma lupa de bolso. Os dados usados nas análises estatísticas foram relativos ao tempo (segundos) que a joaninha demorou a começar a comer o pulgão.

2.4 Ensaio reprodutivo

Após realizar todos os testes comportamentais, os indivíduos adultos de *Eriopis connexa* de ambas as populações foram sexoados e colocados aleatoriamente para acasalar (com parceiro da mesma população). Os casais em colocados em pote plástico de 150 ml coberto por organza, contendo ovos de *A. kuehniella*, algodão umedecido com água e mel, e papel toalha cortado fornecido como substrato para postura de ovos das fêmeas.

Os machos foram removidos de cada recipiente após sete dias deixando somente as fêmeas. Estas foram sujeitas a avaliações diárias de longevidade e fecundidade. Os ovos foram periodicamente removidos e a eclosão dos ovos foi registrada após uma semana.

Os dados obtidos com as fêmeas de cada população foram usados para construir a matriz de Leslie, onde avaliamos o crescimento populacional (Caswell 2001; Celestino et al 2014;. Vilca Mallqui et al 2014). As projeções das matrizes populacionais foram obtidos com o programa PopTools 3.2.5 (Hood 2010), permitindo a estimativa da cada taxa de crescimento populacional (r), taxa líquida reprodutiva (R_0), e o tempo de geração (G). A densidade populacional foi projetada em 10 gerações.

2.5 Análises estatísticas

Primeiramente verificamos as pressuposições de normalidade e homocedasticidade para os resultados comportamentais (PROC UNIVARIATE; Instituto SAS 2009) e a transformação em $\log_{10}(x + 1)$ foi necessária para todas as características avaliadas, exceto a latência para atacar presa (agressividade). A análise multivariada de variância (MANOVA) foi feita e complementada por análises de variância (ANOVA) realizadas para todas as características comportamentais avaliadas. Sexo e a população como variáveis independentes.

A variação comportamental individual foi avaliada de forma independente em cada estágio de desenvolvimento, considerando sexo e população como variáveis independentes. Os dados foram submetidos a análise de R-fator usando o procedimento FACTOR do programa SAS com rotação ortogonal (Varimax) para reduzir o potencial viés em favor do primeiro fator gerado (Instituto SAS 2009). Estas análises foram executadas seguindo as diretrizes de Budaev (2010). A adequação da amostra foi estimada utilizando a medida de Kaiser, que deve ser superior a 0,50 se a matriz de correlação gerada for adequada. As análises de fator foram preferidas por terem o objetivo de explicar a variação nas características medidas construindo variáveis latentes (ou seja, fatores), permitindo comparações e generalizações em todos os bioensaios em vez de se concentrar apenas na ordenação (ou seja, a redução da dimensão de dados) (SAS Institute 2009, Uher 2010).

A correlação geral entre as características comportamentais de larva e adulto foi testada por meio de análise de correlação canônica (PROC CANCORR; Instituto SAS 2009). Esta análise permite possível interação entre as características. Correlações simples foram avaliadas subsequentemente para cada característica avaliada (PROC CORR; Instituto SAS 2009).

As características comportamentais dos adultos e seus valores quadrados e interações de 1ª ordem foram posteriormente utilizadas como variáveis independentes em análises de regressão múltipla para modelar a taxa de reprodução dos predadores (como progênie fêmea produzida diariamente por progenitor feminino). O procedimento REG do SAS foi utilizado para a construção de modelos usando tanto o procedimento 'passo a passo' (i.e., “stepwise”), com o procedimento 'de-trás-para-frente' (“backward”) (SAS Institute 2009).

3. RESULTADOS

3.1 Tipos comportamentais médios

A análise de variância multivariada (MANOVA) realizada para as características comportamentais, nas duas fases de desenvolvimento (larva e adulto), indicaram efeitos significativos da população tanto para as larvas (lambda Wilks = 0,3062, F_{appr.} = 25,95, df_{num} / den = 11/126, P <0,0001), quanto para os adultos (Wilks' lambda = 0,6036, F_{appr.} = 6,63, df_{num} / den = 11/111, P <0,0001). O efeito de sexo e interação população-sexo não foi significativo para nenhuma fase de desenvolvimento.

Análises variância uni variada (ANOVA) subsequentes foram realizadas para todas as características comportamental, em cada estágio de desenvolvimento, indicando diferenças significativas para todas as características medidas nas larvas (P <0,05). Em adultos, as características significativas foram desvirar e exploração em folhas de couve e algodão (Tabela 1). A população de joaninhas resistentes exibiu consistentemente menor agressividade (como larvas) e exploração, maior atividade, e às vezes ousadia, do que a população suscetível.

3.2 Construções comportamentais multidimensionais e variabilidade

Construções comportamentais multidimensionais foram feitas para representar o comportamento no nível de indivíduo através de análises de fator tanto

para larvas, quanto para adultos de *E. connexa*. As análises para cada estágio de desenvolvimento foram consideradas adequadas porque as medidas de adequação da amostra (Kaiser mas) ultrapassaram o valor limite de 0,50 (0,61 e 0,60 para as larvas e adultos, respectivamente; Tabela 2).

Entre os fatores gerados para as larvas, os dois primeiros explicaram mais de 92% da variância total observada (Tabela 2). As características comportamentais que explicam a maior parte da divergência entre as larvas foram tempo parado (atividade) e número de contatos coo específicos (fator 1º, Tabela 2). Estes foram seguidos pela duração de contato coo específico e número de contatos heteroespecíficos, com contribuição oposta de distância percorrida e persistência em folhas de algodão (2º fator; Tabela 2).

A análise de fator para os adultos de *E. connexa* explicou 100% da variância observada com os três eixos gerados, onde os dois primeiros explicaram mais de 76% da variância (Tabela 2). Distância percorrida e a velocidade foram às características que mais contribuíram para a divergência observada no primeiro fator representado na Fig. 1. Essas características foram seguidas por desvirar e persistência em couve e folhas de algodão (2º fator; Tabela 2). Os diagramas de ordenação obtidos através das análises de fator representam a diversidade das características comportamentais individuais (Figura 1).

Destaca-se a maior divergência comportamental em larvas de *E. connexa* em comparação com os adultos, especialmente para a população resistente a piretróides (Fig. 1). A divergência de comportamento individual entre insetos suscetíveis, tanto como larvas e adultos, foi visivelmente menor. Não é perceptível a divergência entre os sexos nem para larvas, nem adultos, confirmando ainda mais os resultados obtidos com a análise de variância multivariada anteriormente relatada.

3.3 Correlações comportamentais entre larvas e adultos

A correlação geral entre o comportamento das larvas e adultos foi testada usando correlação canônica (independentemente da população de joaninhas), sendo significativa (Wilks' lambda = 0,1742, F = 1,66, dfnum / den = 121/809, P <0,001), onde o primeiro par canônico gerado explica 63% da variância total (Tabela 3).

A análise de correlação canônica, juntamente com os coeficientes canônicos indicaram contribuições mais elevadas da característica desvirar, interação

heteroespecífica e persistência na couve e nas folhas de algodão (Tabela 3). Correlações simples entre larvas e adultos mostraram-se significativas para os comportamentos de desvirar ($r = 0,31$, $P < 0,001$), persistência em folhas de couve ($r = 0,37$, $P < 0,001$) e algodão ($r = 0,45$, $P < 0,001$), distância percorrida ($r = 0,22$, $P = 0,009$) e velocidade de caminhada ($r = 0,20$, $P = 0,02$), ao contrário das outras características comportamentais avaliadas.

3.4 Fatores comportamentais determinantes do crescimento populacional

O modelo de Leslie mostrou que os insetos resistentes a piretróides apresentaram maior crescimento populacional do que os insetos suscetíveis (Fig. 3), como resultado de sua maior taxa líquida reprodutiva ($R_0 = 14,01$), menor tempo de geração ($G = 18,15$) e, conseqüentemente maior taxa intrínseca de crescimento populacional ($r_m = 0,15$), do que os insetos suscetíveis ($R_0 = 4,57$, $G = 20,47$, $r_m = 0,074$).

O modelo de regressão das características comportamentais que determinam a taxa de fertilidade de *E. connexa*, independentemente da população, indicou que agressividade reduzida (ou seja, alta latência para atacar à presa) e níveis intermediários de ousadia foram os melhores preditores para fertilidade das fêmeas (Figura 3).

4. DISCUSSÃO

O impacto potencial da metamorfose na variação do conjunto de comportamentos de um indivíduo é assunto negligenciado que pode ter conseqüências importantes principalmente para inimigos naturais de insetos-praga, como o predador *E. connexa*. Esta espécie é agente de controle biológico comum no Brasil, onde diferenças fisiológicas e comportamentais foram detectadas entre populações susceptível e resistente a inseticidas (Spíndola et al 2013;. Rodrigues et al 2014;. Torres et al 2015). Assim, a população resistente a piretróides, em conjunto com a população suscetível foram utilizadas para determinar o tipo comportamental médio de cada população, a variabilidade comportamental em cada população, a consistência ontogênica comportamental da larva para adultos, e suas conseqüências reprodutivas.

Nós hipotetizamos que a variabilidade comportamental seria provavelmente maior na população suscetível, uma vez que essa não estava sobre pressão de

seleção, como a população resistente, onde ocorriam aplicações periódicas de inseticida (Rodrigues et al 2013a; Torres et al 2015). Porém, não esperávamos mudanças dramáticas nos tipos comportamentais com ametaformose, pois larvas e adultos de joaninhas estão expostos às mesmas condições ambientais (Kralj-Fišer e Schuett 2014; Modlmeier et al 2015). O que encontramos foi a prevaência de alguns tipos comportamentais diferentes em cada população, e consistência ontogênica entre larva e adultos, como esperado. Porém a população resistente apresentou uma variabilidade maior do que a população suscetível.

Em estudos comportamentais com insetos-praga e inimigos naturais é comum o foco em características comportamentais isoladas e em populações (por exemplo, Guedes et al 2009; Spíndola et al 2013, Weiss e Adams 2013), apesar de comportamento ser característica de indivíduo. Nesse estudo a intenção foi caracterizar o comportamento das populações de joaninhas, onde o objetivo era caracterizar o conjunto de comportamentos no mesmo indivíduo de cada população, para que fosse possível o reconhecimento de tipo comportamental médio da população e as avaliações subsequentes de variabilidade comportamental e consistência ontogênica. Como esperado, nós encontramos diferenças populacionais em conformidade com as conclusões anteriores de Spíndola et al. (2013), em seu estudo o foco foi em parâmetros que exploravam o caminhar. As diferenças populacionais encontradas permitiram o reconhecimento de dois tipos comportamentais médios muito diferentes. Os insetos resistentes a piretróides, que mostraram menor exploração e agressividade larval, mas maior atividade e sociabilidade larval que insetos suscetíveis a piretróides.

Um resultado inesperado na população de joaninhas resistentes foi variabilidade comportamental mais elevada do que nas joaninhas suscetíveis. Era de se esperar que a população resistente tivesse uma variabilidade restrita, uma vez que esteve sob pressão de seleção intensa (Hartl e Clark 2006; Herron e Freeman 2013), como reconhecido para resistência a inseticidas em particular (McKenzie e Batterham 1994; McKenzie 1996).

Contudo, a população suscetível provavelmente passou por um estrangulamento genético mais drástico durante seu estabelecimento partindo de insetos da população original de Pernambuco, ao contrário da população resistente, que teve sua seleção relaxada na nova colônia estabelecida.

A consistência ontogênica das características comportamentais entre larvas e adultos da joaninha foi confirmada em nosso estudo, com o esperado. Embora as mudanças drásticas que ocorrem durante a metamorfose seja uma resposta à mudança normalmente dramática nas condições ambientais de larvas e adultos de insetos holometábolos, isso não ocorreu para a joaninha *E. connexa*. Em vez de se observar uma drástica mudança no conjunto das características comportamentais larvais, quando os insetos chegarão à fase adulta, (Consoulas et al 2000;. Sih et al 2004b;. Kralj-Fišer e Schuett 2014), tal mudança não ocorreu em *E. connexa*, como também relatado em libélulas (Brodin 2009). Como consequência, a importância tanto populacional, como de comunidade, destas correlações comportamentais devem persistir durante todo do ciclo de vida das joaninhas (Modlemeier et al. 2015).

Comportamento, personalidade, ou síndrome comportamental de insetos são de interesse limitado se afetarem o potencial reprodutivo do organismo. Ambas as populações de *E. connexa* diferem na fertilidade com a população resistente exibindo um tempo de geração ligeiramente mais curto e uma taxa líquida reprodutiva três vezes maior do que a população suscetível. A consequência deste resultado é que a população resistente apresenta uma taxa de crescimento populacional duas vezes maior que a da população suscetível. No entanto, é relatado que a resistência a inseticidas está geralmente associada a um custo adaptativo, (McKenzie 1996; Coustau et al., 2000). Esta pressuposição baseia-se em relatos de custo adaptativo associado à resistência a inseticidas (Berticat et al 2002;. Guedes et al., 2006), onde haveria uma realocação de recurso, por exemplo de reprodução para processos metabólicos detoxicativos favorecendo sobrevivência em detrimento de reprodução nos indivíduos resistentes.

O custo adaptativo associado à resistência a inseticidas poderá levar a um declínio na frequência de indivíduos resistentes na população (Coustau et al 2000;. Arnaud e Haubruge 2002;. Fragoso et al 2005; Campos et al. 2014). Entretanto, existem vários casos em que nenhum custo adaptativo da resistência a inseticidas é aparentemente expresso como desvantagem reprodutiva em ambiente livre de inseticida (por exemplo, Haubruge e Arnaud 2001; Guedes et al 2006; Corrêa et al 2011). Substituições alélicas por um gene ou vários genes modificadores podem mitigar o custo de resistência a inseticidas, (Coustau et al 2000;. Guedes et al 2006;. Ribeiro et al 2007). Provavelmente isso ocorreu com a com a população resistente de joaninhas, particularmente se consideramos o trabalho de Ferreira et al (2013).

O maior potencial reprodutivo observado na população resistente de *E. connexa* não pode, contudo, ser relacionado com o tipo comportamental e características dos insetos adultos. Na verdade, se as características comportamentais são importantes determinantes da capacidade reprodutiva individual, ou outras respostas relevantes, isto deve acontecer independentemente da população (por exemplo, et al Schuett 2011, 2015; Morales et al 2013). Agressividade do predador para com a presa é um domínio importante de personalidade animal, sendo frequentemente associado com ousadia (Pruitt e Reichert 2012; Sih et al 2012; Mather e Logue 2013; Modlmeier et al 2015). Isto foi observado com *E. connexa* e pode ter consequências importantes, de relevância prática, considerando *E. connexa* como um predador importante de espécies-praga de cultivos agrícolas. Indivíduos menos agressivos, mesmo sendo mais férteis, provavelmente serão menos eficazes como agentes de controle biológico e sua prevalência em uma dada população pode levar a uma maior abundância de presas e / ou diversidade destas (Wolf e Weissing 2012; Modlmeier et al. 2015). Caso isto ocorra, pode haver o comprometimento da importância destes insetos como agente de controle biológico de insetos-praga da agricultura, o que necessita ser eventualmente testado.

5. REFERÊNCIAS

- Alcalay Y, Ovadia O, Scharf I (2014) Behavioral repeatability and personality in pit-building antlion larvae under differing environmental contexts. *BehavEcolSociobiol* 68:1985-1993.
- Arnaud L, Haubruge E (2002) Insecticide resistance enhances male reproductive success in a beetle. *Evolution* 56:2435-2444.
- Bengston SE, Dornhaus A (2015) Be meek or be bold? A colony-level behavioural syndrome in ants. *Proc R Soc B* 281:20140518.
- Brembs B (2013) Invertebrate behavior – actions or responses? *Front Neurosci* 7:221.
- Brodin T (2009) Behavioral syndrome over the boundaries of life-carryovers from larvae to adult damselfly. *BehavEcol* 20:30-37.
- Budaev SV (2010) Using Principal Components and Factor Analysis in animal behavior research: caveats and guidelines. *Ethology* 116:472-480.

Campos MR, Rodrigues ARS, Silva WM, Silva TBM, Silva VRF, Guedes RNC, Siqueira HAA (2014) Spinosad and tomato borer *Tuta absoluta*: a bioinsecticide, an invasive pest threat, and high insecticide resistance. PLoS ONE 9(8):e103235.

Caswell H (2001) Matrix population models. Sinauer, Sunderland, MA, US.

Celestino D, Braoios GI, Ramos RS, Gontijo LM, Guedes RNC (2014) Azadirachtin-mediated reproductive response of the predatory pirate bug *Blaptostethus pallelescens*. BioControl 59:697-705.

Consoulas C, Duch C, Bayliss RJ, Levine RB (2000) Behavioral transformations during metamorphosis: remodeling of neural and motor systems. Brain Res Bull 53:571-583.

Corrêa AS, Tolledo J, Pereira EJJ, Guedes RNC (2011) Bidirectional selection for body mass and correlated response of pyrethroid resistance and fitness in *Sitophilus zeamais*. J Appl Entomol 135:285-292.

Costa PT, Jr, McCrae RR (1992) Revisited NEO Personality Inventory (NEO-PI-R) and NEO Five-Factor Inventory (NEO-FFI) Professional Manual. Psychological Assessment Resources, Odessa, FL, US.

Coustau C, Chevillon C, French-Constant R (2000) Resistance to xenobiotics and parasites: can we count the cost? Trends Ecol Evol 15:378-383.

Dingemans NJ, Réale D (2005) Natural selection and animal personality. Behaviour 142:1165-1190.

Eiseke I, Meyhöfer R (2015) Adding “personality” to biocontrol: characterization and suitability of microsatellites for sibship reconstruction in the aphid parasitoid *Diaeretiella rapae*. BioControl 60:189-197.

Ferreira ES, Rodrigues ARS, Silva-Torres CSA, Torres JB (2013) Life-history costs associated with resistance to lambda-cyhalothrin in the predatory ladybird *Eriopsis connexa*. Agric For Entomol 15:168-177.

Fragoso DB, Guedes RNC, Peternelli LA (2005) Developmental rates and population growth of insecticide-resistant and susceptible populations of *Sitophilus zeamais*. J Stored Prod Res 41:271-281.

Gosling SD (2001) From mice to man: what can we learn about personality from animal research? *Psychol Bull* 127:45-86.

Guedes NMP, Guedes RNC, Ferreira GH, Silva LB (2009) Flight take-off and walking behavior of insecticide-susceptible and –resistant strains of *Sitophilus zeamais* exposed to deltamethrin. *Bull Entomol Res* 99:393-400.

Guedes RNC, Oliveira EE, Guedes NMP, Ribeiro B, Serrão JE (2006) Cost and mitigation of insecticide resistance in the maize weevil, *Sitophilus zeamais*. *PhysiolEntomol* 31:30-38.

Hartl DL, Clark AG (2006) Principles of population genetics, 4th ed. Sinauer, Sunderland, MA, US.

Haubruge E, Arnaud L (2001) Fitness consequences of malathion-specific resistance in the red flour beetle, *Triboliumcastaneum* (Herbst) (Coleoptera, Tenebrionidae), and selection for resistance in the absence of insecticide. *J Econ Entomol* 94:552-557.

Herron JC, Freeman S (2013) Evolutionary analysis, 5th ed. Pearson Benjamin Cummings, San Francisco, CA, US.

Jandt JM, Bengtson S, Piner-Wollman N, Pruitt JN, Raine NE, Dornhaus A, Sih A (2014) Behavioural syndromes and social insects: personality at multiple levels. *Biol Rev* 89:48-67.

Keller SR (1993) Values and perceptions of invertebrates. *ConservBiol* 7:845-855.

Kralj-Fišer S, Schuett W (2014) Studying personality variation I invertebrates: why bother? *AnimBehav* 91:41-52.

Mather JA, Logue DM (2013) The bold and the spineless: invertebrate personalities. In: Carere C, Maestriperi D (eds) Animal personalities: behavior, physiology, and evolution, University of Chicago, Chicago, US, pp 13-35.

McKenzie JA (1996) Ecological and evolutionary aspects of insecticide resistance. Academic, Austin, TX, US.

McKenzie JA, Batterham P (1994) The genetic, molecular and phenotypic consequences of selection for insecticide resistance. *Trends EcolEvol* 9:166-169.

Miyatake T, Tabuchi K, Sasaki K, Okada K, Katayama K, Noriyi S (2008) Pleiotropic antipredator strategies, fleeing and feigning death, correlated with dopamine levels in *Triboliumcastaneum*. *AnimBehav* 75:113-121.

Modlmeier AP, Keiser CN, Wright CM, Lichtenstein JLL, Pruitt JN (2015) Integrating animal personality into insect population and community ecology. *Cur Op Insect Sci* 9:1-9.

Morales JA, Cardoso DG, Della Lucia TMC, Guedes RNC (2013) Weevil x insecticide: does 'personality' matter? *PLoS ONE* 8(6):e67283.

Nakayama S, Sasaki K, Matsumura K, Lewis Z, Miyatake T (2012) Dopaminergic system as the mechanism underlying personality in a beetle. *J Insect Physiol* 58:750-755.

Pinter-Wollman N (2012) Personality in social insects: how does worker personality determine colony personality? *Cur Zool* 58:580-588.

Pruitt JN, Keiser CN (2014) The personality types of key catalytic individuals shape colonies' collective behavior and success. *AnimBehav* 93:87-95.

Pruitt JN, Reichert SE (2012) The ecological consequences of temperament in spiders. *Cur Zool* 58:589-596.

Reále D, Reader SM, Sol D, McDouglas PT, Dingemanse NJ (2007) Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biol Rev* 82:291-318.

Ribeiro B, Guedes RNC, Corrêa AS, Santos CT (2007) Fluctuating asymmetry in insecticide-resistant and insecticide-susceptible strains of the amize weevil, *Sitophiluszeamais*. *Arch Environ ContamToxicol* 53:77-83.

Rodrigues ARS, Spindola AF, Torres JB, siqueira HAA, Colares F (2013a) Response of different populations of seven lady beetle species to lambda-cyhalothrin with record of resistance. *Ecotoxicol Environ Safety* 96:53-60.

Rodrigues ARS, Torres JB, Siqueira HAA, Lacerda DPA (2013b) Inheritance of lambda-cyhalothrin resistance in the predator lady beetle *Eriopsis connexa* (Germar) (Coleoptera: Coccinellidae). Biol Control 64:217-224.

Rodrigues ARS, Siqueira HAA, Torres JB (2014) Enzymes mediating resistance to lambda-cyhalothrin in *Eriopsis connexa* (Coleoptera: Coccinellidae). PesticBiochemPhysiol 110:36-43.

SAS Institute (2009) SAS/STAT User's guide, v. 9. SAS, Cary, NC, US.

Schuett W, Dall SRX, Baeumer J, Kloesener MH, Nakagawa S, Beinlich F, Eggers T (2011) "Personality" variation in a clonal insect: the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*. DevPsychobiol 53:631-640.

Schuett W, Dall SRX, Kloesener H, Baeumer J, Beinlich F, Eggers T (2015) Life-history trade-offs mediate 'personality' variation in two colour morphs of the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*. J AnimEcol 84:90-101.

Sih A, Bell AM (2008) Insights for behavioral ecology from behavioral syndromes. Adv Study Behav 38:227-279.

Sih A, Bell AM, Johnson JC, Ziemba RE (2004a) Behavioral syndromes: an integrative overview. Quatl Rev Biol 79:241-277.

Sih A, Bell AM, Johnson JC (2004b) Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. Trends EcolEvol 19:372-378.

Sih A, Cote J, Evans M, Fogarty S, Pruitt J (2012) Ecological implications of behavioural syndromes. Ecol Letters 15:278-289.

Sommer R, Sommer BA (2011) Zoomorphy: animal metaphors for human personality. Anthrozoös 24:237-248.

Spíndola AF, Silva-Torres CSA, Rodrigues ARS, Torres JB (2013) Survival and behavioural responses of th

e predatory ladybird beetle, *Eriopsis connexa* populations susceptible and resistant to a pyrethroid insecticide. Bull Entomol Res 103:485-494.

Torres JB, Rodrigues ARS, Barros EM, Santos DS (2015) Lambda-cyhalothrin resistance in the lady beetle *Eriopsisconexa* (Coleoptera: Coccinellidae) confers tolerance to other pyrethroid. *J Econ Entomol* 108:60-68.

Uher J (2011) Individual behavioral phenotypes: an integrative meta-theoretical framework. Why “behavioral syndromes” are not analogos of “personality”. *DevPsychobiol* 53:521-548.

Vilca Mallqui KS, Vieira JL, Guedes RNC, Gontijo LM (2014) Azadirachtin-induced hormesis mediating shift in fecundity-longevity trade-off in the Mexican bean weevil (Chrysomelidae: Bruchinae). *J Econ Entomol* 107:860-866.

Webster MM, Ward AJW (2011) Personality and social context. *Biol Rev* 86:759-773.

Weiss A, Adams MJ (2013) Differential behavioral ecology. In: Carere C, Maestripieri D (eds) *Animal personalities: behavior, physiology, and evolution*, University of Chicago, Chicago, US, pp 96-123.

Wolf M, Weissing FJ (2012) Animal personalities: consequences for ecology and evolution. *Trends EcolEvol* 27:452-461.

Wray MK, Seeley TD (2011) Consistent personality differences in house-hunting behavior but not decision speed in swarms of honey bees. *BehavEcolSociobiol* 65:2061-2070.

TABELA 1. Características comportamentais (média ± Erro padrão) de larvas e adultos de duas populações de *Eriopis connexa*, submetidas à análise uni variadas de variância (ANOVA).

Dimensões da personalidade	Variáveis comportamentais	Larva				Adulto			
		População		F _{1,136}	P	População		F _{1,121}	P
		Suscetível	Resistente			Suscetível	Resistente		
Atividade	Distância percorrida(cm)	284.90 ± 30.50	626.58 ± 60.53	32.24	< 0.001	463.78 ± 25.57	627.84 ± 40.29	2.71	0.10
	Tempo parado (s)	266.14 ± 15.93	186.44 ± 10.90	20.88	< 0.001	169.37 ± 10.82	156.57 ± 9.94	0.14	0.71
	Velocidade (cm/s)	0.80 ± 0.05	1.35 ± 0.12	16.69	< 0.001	1.15 ± 0.11	1.29 ± 0.06	1.18	0.32
Agressividade	Desvirar(s)	8.31 ± 1.54	1.83 ± 0.55	54.76	< 0.001	17.22 ± 2.60	4.82 ± 0.90	53.93	< 0.001
	Latência para o ataque (s)	100.27 ± 14.27	231.63 ± 18.03	26.68	< 0.001	256.60 ± 26.60	261.15 ± 19.27	0.25	0.61
Timidez/Ousadia	Nº. de contatos heteroespecífico	1.42 ± 0.57	8.08 ± 1.05	53.41	< 0.001	18.43 ± 3.57	18.35 ± 2.64	0.04	0.85
	Duração contatos heteroespecífico (s)	3.52 ± 2.39	2.18 ± 0.47	3.69	0.002	5.24 ± 1.21	4.42 ± 1.07	1.25	0.26
Explorar/Evitar	Exploração folha de couve (s)	119.59 ± 18.59	36.18 ± 7.16	43.95	< 0.001	18.82 ± 3.03	11.19 ± 2.29	18.40	< 0.001
	Exploração folha de algodão (s)	49.07 ± 6.51	32.67 ± 8.61	25.81	< 0.001	17.13 ± 2.44	7.59 ± 1.14	26.17	< 0.001
Sociabilidade	Nº. de contatos coo específico	4.70 ± 1.08	7.23 ± 1.02	7.84	0.005	15.94 ± 2.59	23.39 ± 2.81	1.42	0.23
	Duração contatos coo específicos (s)	16.21 ± 2.71	28.23 ± 0.63	14.16	0.001	9.90 ± 2.71	8.65 ± 2.12	0.27	0.60

TABELA 2. Resumo da análise de fator, com os principais eixos e cargas das características comportamentais de larvas e adultos das duas populações de *Eriopis connexa*. Os números em negrito indicam os principais contribuintes de cada eixo.

Dimensões da personalidade	Variáveis comportamentais	Fatores Principais (Ortogonalmente girado)				
		Larva		Adulto		
		1	2	1	2	3
Atividade	Distância percorrida(cm)	0.04	-0.60	0.60	0.05	0.01
	Tempo parado (s)	0.97	-0.01	-0.18	0.03	-0.02
	Velocidade (cm/s)	- 0.52	0.01	0.23	-0.01	-0.03
	Desvirar(s)	0.16	0.27	0.02	0.38	0.02
Agressividade	Latência para o ataque (s)	0.30	-0.02	-0.02	-0.03	-0.01
Timidez/Ousadia	Nº. de contatos heteroespecífico	-0.17	0.65	0.03	0.05	0.11
	Duração contatos heteroespecífico (s)	0.25	0.41	0.01	0.11	0.11
Explorar/Evitar	Exploração folha de couve (s)	-0.27	-0.30	0.03	0.33	0.03
	Exploração folha de algodão (s)	0.01	-0.58	0.02	0.26	0.03
Sociabilidade	Nº. de contatos coo específico	0.95	-0.02	0.01	-0.06	0.50
	Duração contatos coo específicos (s)	-0.07	0.64	0.01	-0.01	0.39
Autovalor		2.42	1.87	2.20	1.61	1.21
Proporção da variância explicada		0.51	0.40	0.44	0.33	0.24
Adequação da amostra (Kaiser's msa)		0.61		0.60		

TABELA 3. Par canônico, coeficiente e correlações entre características comportamentais de larvas e adultos de duas populações de *Eriopis connexa*. Os números em negrito indicam as principais contribuintes de cada eixo.

Dimensões da personalidade	Variáveis comportamentais	Par canônico significativo	
		1º	
		Coeficiente	Correlação
Larva			
Atividade	Distância percorrida(cm)	-0.45	0.57
	Tempo parado (s)	-0.10	0.23
	Velocidade (cm/s)	0.26	-0.20
Agressividade	Desvirar(s)	0.24	0.53
	Latência para o ataque (s)	0.01	-0.28
Timidez/Ousadia	Nº. de contatos heteroespecífico	-0.17	-0.73
	Duração contatos heteroespecífico (s)	-0.31	-0.52
Explorar/Evitar	Exploração folha de couve (s)	0.30	0.62
	Exploração folha de algodão (s)	0.36	0.65
Sociabilidade	Nº. de contatos coo específico	-0.30	-0.49
	Duração contatos coo específicos (s)	0.12	-0.30
Adultos			
Atividade	Distância percorrida(cm)	0.16	-0.08
	Tempo parado (s)	0.23	0.03
	Velocidade (cm/s)	0.14	-0.10
Agressividade	Desvirar(s)	-0.11	0.78
	Latência para o ataque (s)	0.07	0.11
Timidez/Ousadia	Nº. de contatos heteroespecífico	-0.30	-0.15
	Duração contatos heteroespecífico (s)	-0.36	-0.53
Explorar/Evitar	Exploração folha de couve (s)	-0.42	0.69
	Exploração folha de algodão (s)	0.92	0.70
Sociabilidade	Nº. de contatos coo específico	0.36	-0.06
	Duração contatos coo específicos (s)	-0.41	0.17
Estatística	<i>R</i>	0.63	
	<i>F</i> _{appr.}	1.66	
	<i>df</i> _{num/den}	121/809	
	<i>P</i>	< 0.001	

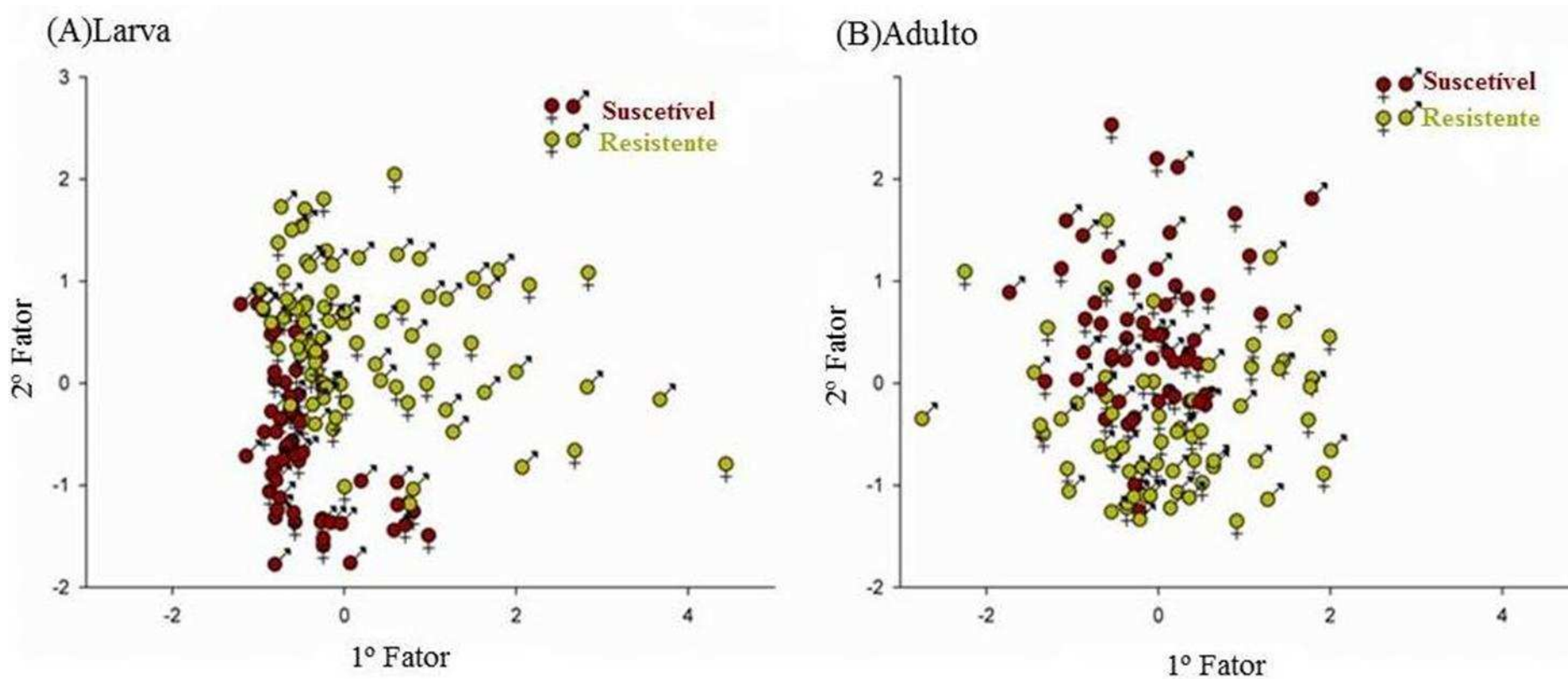


Figura 1. Diagramas de ordenação mostrando a divergência comportamental entre larvas e adultos de indivíduos machos e fêmeas de duas populações de *Eriopis connexa*.

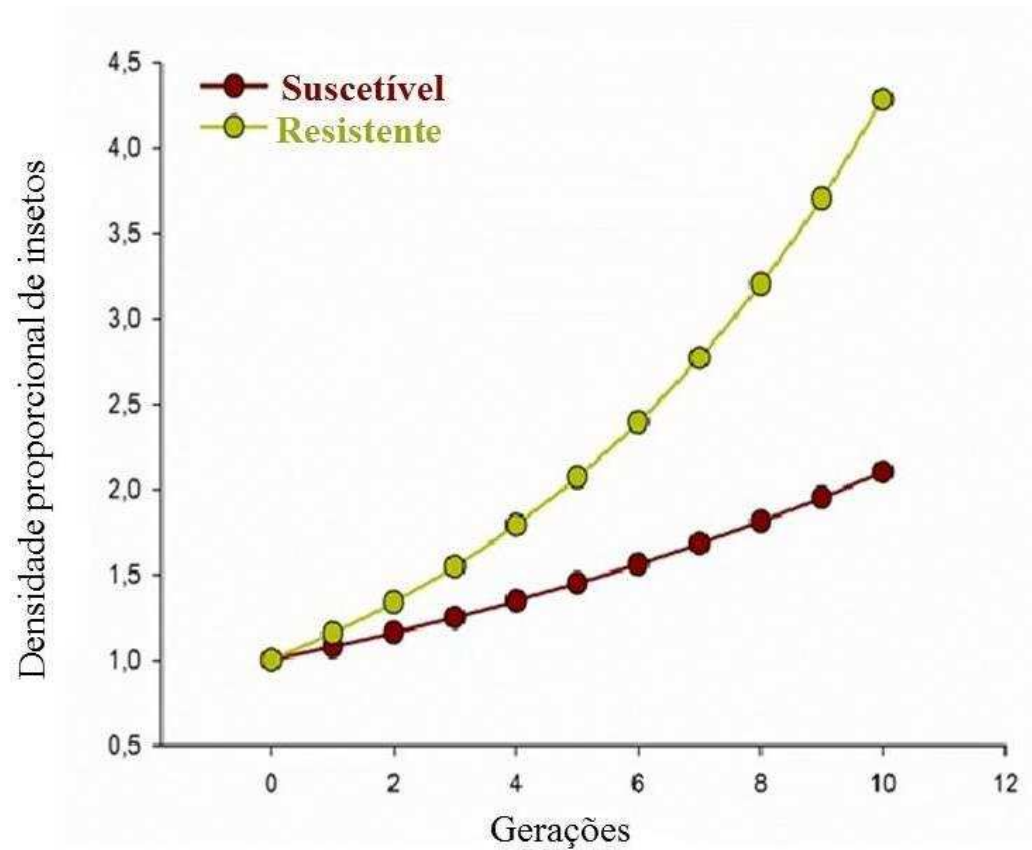


Figura 2. Projeções do crescimento populacional em duas populações de *Eriopis connexa*, uma suscetível e outra resistente a piretróides. Densidade populacional inclui todas as fases de *E. connexa* (ovo, larva, pupa, e adulto).

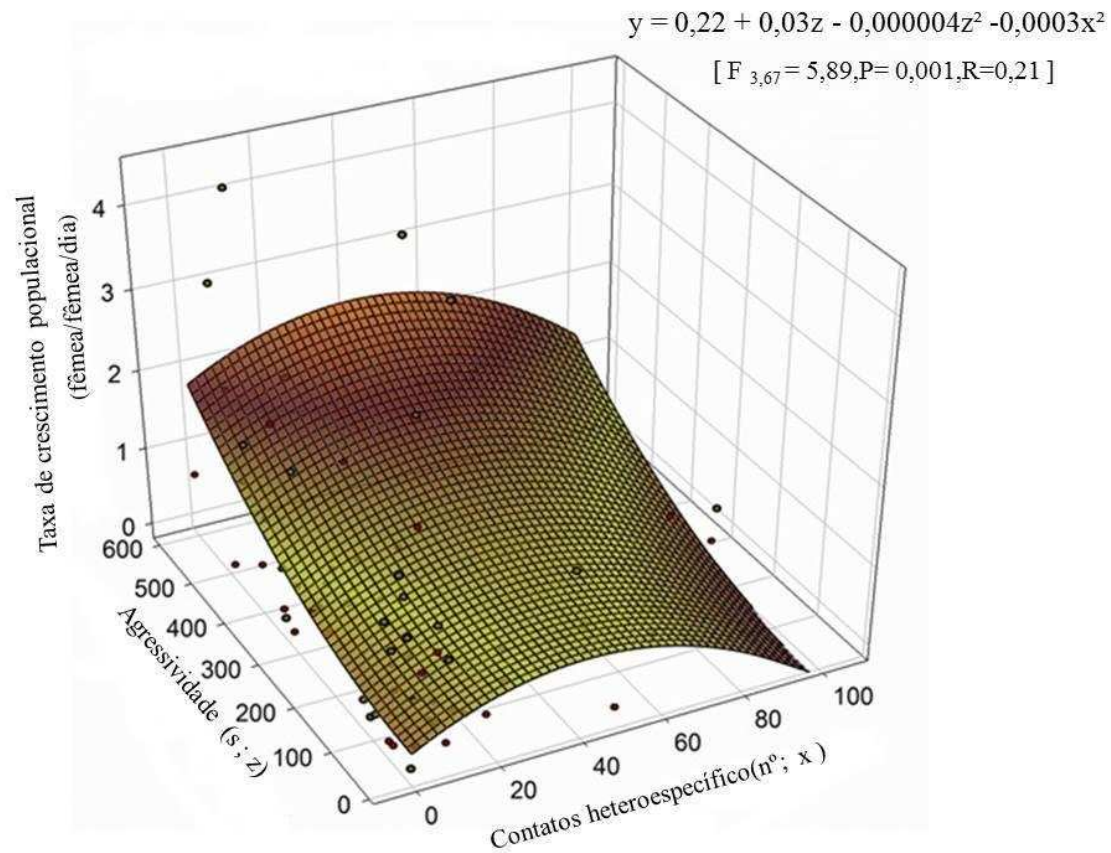


Figura 3. Efeito da agressividade e do número de contatos heteroespecíficos sobre o crescimento populacional de indivíduos da espécie de joaninha *E. connexa*

ANEXO

TABELA: Classificação, função ecológica principal, técnica usada, e variável avaliada, para cada um dos bioensaios comportamentais de *Eriopis connexa*.

Categoria	Bioensaio	Função ecológica	Técnica utilizada	Variáveis avaliadas
Atividade motora	Caminhamento	Dispersão	Arenas de caminhada usando a vídeo-gravação com sistema ViewPoint	Distância percorrida Tempo parado Velocidade
	Desvirar	Desvirar	Inseto sobre eixo dorsal obrigado a desvirar	Tempo médio para desvirar
Sociabilidade	Interação coo específica	Procura de alimento, de parceiro, e competição.	Arenas com <i>Eriopis connexa</i> , usando a vídeo-gravação com sistema ViewPoint.	Número de contatos Duração dos contatos
Ousadia/Timidez	Interação heteroespecífica	Procura de alimento, e competição.	Arenas com <i>Harmonia axyridis</i> , usando a vídeo-gravação com sistema ViewPoint.	Número de contatos Duração dos contatos
Explorar-evitar	Exploração em diferentes folhas	Dispersão, procura de alimento, parceiro e competição.	Arenas contendo folha de couve	Tempo médio de caminhada na folha de couve
			Arenas contendo folha de algodão	Tempo médio de caminhada na folha de algodão
Agressividade	Ousadia	Ataque à presa	Simulação da voracidade do predador quando em contato com sua presa preferencial	Tempo que demora a começar a comer o <i>Brevicoryne brassicae</i>

