

# A era digital e suas implicações sociais: Desafios e contribuições

## CUSTO ADAPTATIVO EM INSETOS: BASES METODOLÓGICAS E CONSEQUÊNCIAS PARA O MANEJO DE PRAGAS

**Laura Vaillant Ribeiro Mauri, Gabriel Medeiros Coutinho, Érika de Windson  
Ivo Santana, Marina Alves Carvalho, Stella Arnt, Hugo José Gonçalves dos  
Santos Junior, Hérbert Álvaro Abreu de Siqueira**

Universidade Federal do Espírito Santo, Centro de Ciências Agrárias e Engenharias,  
Departamento de Agronomia, Alto Universitário, 29500-000, Alegre-ES, Brasil, vaillant.lr@gmail.com,  
gabriel.medeiros2@gmail.com, erikawindson@gmail.com, marinacarvalho9145@gmail.com,  
stellaaarndt7@gmail.com, hugo.goncalves@ufes.br, herbert.siqueira@ufrpe.br

### Resumo

Essa revisão tem como objetivo apresentar um levantamento de estudos realizados para avaliar o custo adaptativo de insetos durante e após o processo de pressão de seleção de populações resistentes a inseticidas. No decorrer do texto será apresentada a definição de custo adaptativo, assim como, metodologias validadas cientificamente e as implicações práticas da presença do custo adaptativo em uma população. Apesar da adaptação de populações de insetos a situações adversas, como a exposição excessiva a inseticidas, propiciar a permanência da espécie nesse ambiente, pode também acarretar custos adaptativos que são desvantagens em relação a aspectos bioecológicos em comparação com a população de origem. Para o manejo de resistência o custo adaptativo é importante pois em ciclos de alternância de princípios ativos os indivíduos suscetíveis sobrepõem os resistentes e, dessa forma, promover a manutenção da eficiência de controle da molécula em campo.

**Palavras-chave:** *Fitness*. Resistência. Suscetibilidade. Inseticidas.

**Área do Conhecimento:** Engenharia Agrônômica – Agronomia

### Introdução

Fatores ambientais podem interferir no condicionamento de populações de insetos, as quais desenvolvem mecanismos para se adaptarem ao ambiente. No entanto, a adaptação também pode provocar custos adaptativos que interferem em parâmetros biológicos e podem ser utilizados como base de tomada de decisão para estratégias de controle dentro do manejo integrado de pragas.

O custo adaptativo é um fenômeno que ocorre quando alelos (formas alternativas de um determinado gene) conferem alto *fitness* (habilidade de um indivíduo com determinado genótipo sobreviver e reproduzir em relação a outro indivíduo da mesma espécie) em um ambiente específico, mas baixo *fitness* em um ambiente alternativo (GASSMANN et al, 2009; TABASHNIK et al, 2014). Um exemplo é o caso de insetos que carregam alelos de resistência a inseticidas, os quais no ambiente com aplicações do inseticida demonstram um *fitness* superior aos insetos que não carregam o alelo de resistência, no entanto, quando a utilização do inseticida é interrompida, o *fitness* dos insetos resistentes torna-se inferior ao *fitness* dos insetos suscetíveis (TABASHNIK et al, 2014).

O custo adaptativo pode ser considerado como a contra resposta do processo de seleção, que se por um lado gera vantagem adaptativa para sobreviver e reproduzir em um ambiente adverso, também pode acarretar consequências negativas, porque as mutações que geram os alelos de resistência não são específicas e podem interferir na síntese e atividade proteica (SHI et al, 2004), por exemplo, o que pode acarretar disfunção de processos biológicos vitais do indivíduo.

Os custos adaptativos presentes em indivíduos resistentes normalmente estão relacionados a menor longevidade de adultos, menor taxa de sobrevivência, menor fecundidade, menor taxa de eclosão de ovos, maior número de dias para completar o desenvolvimento de estágios imaturos em relação aos insetos suscetíveis (SAEED et al, 2021; WANG et al, 2022b; WU et al, 2022). Esses parâmetros irão refletir no maior tempo de exposição dos estágios de desenvolvimento a inimigos

# A era digital e suas implicações sociais: Desafios e contribuições

naturais, menor número de gerações ao longo do ano e menor taxa reprodutiva (SMITH et al, 2021; TCHOUAKUI et al, 2022).

## Metodologia

Essa revisão de literatura tomou como base o levantamento de artigos científicos e capítulos de livros relacionados com estudos sobre a avaliação do custo adaptativo, apresentado por populações de insetos com genes de resistência a inseticidas, desenvolvidos por 24 autores entre os anos de 1983 e 2022 por meio das plataformas de busca Google acadêmico, Periódicos Capes e Science direct.

## Discussão

A verificação de custo adaptativo pode ser realizada por meio da avaliação de características que compõem o *fitness* e reversão da resistência na ausência do inseticida (FREEMAN et al, 2021). É importante que as populações que serão comparadas tenham a mesma composição genética (linhagens isogênicas) para que seja possível discernir com confiança os efeitos paralelos que os alelos de resistência estão provocando, uma vez que o resultado dos efeitos pleiotrópicos do gene alterado irá depender de toda a estrutura genômica do indivíduo (RAYMOND; WRIGHT; BONSAI, et al, 2011).

Existem quatro maneiras para obtenção de linhagens isogênicas: 1) reversão (uma população resistente é coletada e dividida, sendo que uma porção continua a sob pressão de seleção, enquanto a outra parte permanece por várias gerações sem o inseticida); 2) seleção (a porção de uma população suscetível é submetida a aplicações frequentes de um inseticida por várias gerações); 3) introgressão (retrocruzamentos entre indivíduos da população suscetível e resistente); e 4) engenharia genética (inserção do gene de resistência em indivíduos suscetíveis) (FREEMAN et al, 2021).

A partir das linhagens isogênicas indivíduos das populações consideradas como homozigoto suscetível, heterozigoto e homozigoto resistente são submetidas as mesmas condições experimentais, na ausência de pressão de seleção, para posterior comparação dos resultados obtidos através da avaliação das características biológicas. Considera-se que há custo adaptativo quando os resultados apresentados por indivíduos da população resistente apresentar resultados inferiores aos de indivíduos da população suscetível.

As características de *fitness* avaliadas para comparação entre os indivíduos dos diferentes fenótipos podem estar relacionadas a características biológicas de fêmeas, como fecundidade, expectativa de vida da fêmea, tempo de vida de sucesso reprodutivo (TAQUET et al, 2020), como também relacionadas a características de machos, fêmeas e estágios imaturos (FENG et al, 2009).

Dessa forma, as demais características biológicas normalmente avaliadas são: período para eclosão de ovos, período de desenvolvimento de ninfas, período total ovo-adulto, porcentagem de ninfas de 4º instar, sobrevivência de ninfas, emergência de adultos, longevidade de machos e fêmeas, fecundidade, período de oviposição, taxa de eclosão de ovos (FENG et al, 2009; BASIT et al, 2012; TAQUET et al, 2020; WANG et al, 2022a; WANG et al, 2022b).

Para a compreensão de como o resultado dessas variáveis poderão interferir na dinâmica populacional são construídas tabelas de vida a partir das variáveis biológicas, as quais permitem a obtenção de parâmetros populacionais como: taxa reprodutiva líquida ( $R_0$ ), taxa intrínseca de aumento ( $r$ ), taxa reprodutiva bruta (GRR), tempo médio de geração ( $T$ ), índice de tendência da população ( $I$ ), capacidade finita de aumento ( $I$ ), tempo de duplicação (DT), progênie total por fêmea, índice de crescimento (GI) e *fitness* relativo ( $R_f$ ) (FENG et al, 2009; BASIT et al, 2012; TAQUET et al, 2020; WANG et al, 2022a; WANG et al, 2022b).

A verificação de custo adaptativo por meio de estudos de reversão da resistência pode ser realizada por diferentes métodos. Crowler et al (2008) utilizou o método “população em caixa”, no qual heterozigotos foram colocados em um local para reproduzirem por gerações, então, insetos foram submetidos a uma dose diagnóstica específica para avaliar a porcentagem de mortalidade ao longo das gerações. Uma opção para avaliar a estabilidade dos alelos de resistência pelo método da “população em caixa” é a utilização de ferramentas moleculares para quantificar a frequência alélica de resistência ao longo das gerações (SMITH et al, 2021). Outra forma para avaliar a reversão da resistência é por meio da comparação da concentração letal 50 ( $CL_{50}$ ) da população resistente na ausência do inseticida por gerações, com a  $CL_{50}$  da população suscetível padrão (BASIT et al, 2011; BIRD; DRYNAN; WALKER, 2020; SAAED et al, 2021; WU et al, 2022).

# A era digital e suas implicações sociais: Desafios e contribuições

Pode acontecer que custos adaptativos não sejam observados por meio dos bioensaios realizados e parâmetros avaliados, contudo, não pode se inferir que são inexistentes. Em muitos casos os custos adaptativos serão observados em condições específicas de temperatura e qualidade de alimento, por exemplo, ou seja, os experimentos laboratoriais são limitados e podem não conseguir demonstrar os custos adaptativos associados aos alelos de resistência (FREEMAN et al, 2021).

Desde a primeira aplicação de determinado inseticida, inicia-se um processo de pressão de seleção, contudo, a existência de custo adaptativo pode desacelerar a evolução da resistência em campo.

O custo adaptativo dos indivíduos resistentes irá interferir em parâmetros populacionais como taxa intrínseca de aumento ( $r$ ) e taxa reprodutiva líquida ( $R_0$ ) os quais demonstram a prospecção de crescimento no ambiente, cuja variação pode afetar a expansão da população (FENG et al, 2009). Na maioria das vezes, populações resistentes possuem menores valores de  $r$  e  $R_0$  indicando que na ausência do princípio ativo a população suscetível irá sobressair os resistentes. Portanto, a presença de custo adaptativo confere desvantagem competitiva permitindo que a população retorne ao equilíbrio original no qual há baixa frequência de alelos resistentes (COUSTAU; CHEVILLON, FFRENCH-CONSTANT, 2000).

Dessa forma, a presença de custo adaptativo permite implementar com eficácia estratégias de manejo de resistência como a rotação de princípio ativo e modo de ação, partindo do pressuposto que a frequência de resistência para determinada molécula declinará na ausência da mesma, tanto decorrente da diluição da resistência pela imigração de indivíduos suscetíveis, quanto pela seleção natural sobre os carregadores dos alelos de resistência (ROUSH; MCKENZIE, 1987).

O problema da resistência não provocar custos adaptativos é o favorecimento da persistência desses alelos em alta frequência na população mesmo na ausência do inseticida (BIRD; DRYNAN; WALKER, 2020).

O declínio de resistência foi observado por Wilson et al (2007) que 13 gerações sem o inseticida resultou em decréscimo de 75 para 33% de sobrevivência em *Bemisia tabaci* biótipo Q em decorrência dos custos adaptativos relacionados ao desenvolvimento e reprodução dos indivíduos. Tchouakui et al (2022) ao estudar um outro grupo de insetos verificou que na ausência de pressão de seleção a população híbrida (suscetível x resistente) se tornou mais suscetível ao longo das gerações, em comparação a população resistente parental, e associou a resposta obtida ao custo adaptativo apresentado pela população resistente. A implementação do uso de inimigos naturais também pode ser favorecido pelo custo adaptativo, pois normalmente indivíduos resistentes tem menor capacidade de defesa contra esses agentes de controle (FOSTER et al, 2011), além de apresentar maior tempo de desenvolvimento (WANG et al, 2022b) que aumentará as chances para atuação dos agentes de controle biológico, desvantagens que favorecem a mortalidade dos indivíduos que carregam o alelo de resistência.

Se persistir o contínuo uso do inseticida sobre a população resistente, outros genes podem ser subsequentemente selecionados para aumentar o *fitness* dos indivíduos e também neutralizar os efeitos negativos previamente acarretados pelo alelo de resistência (KLIOT; GHANIM, 2012). Teoricamente da mesma forma com que aconteceram mutações que viabilizaram a sobrevivência dos indivíduos sob a pressão de inseticidas, mas que consequentemente também proporcionaram efeitos negativos na ausência do inseticida podem ocorrer novas mutações que irão reduzir os custos adaptativos da resistência por meio de genes modificadores, os quais não estão envolvidos com a resistência, mas possuem a função de modular os custos fisiológicos da resistência (COUSTAU; CHEVILLON, FFRENCH-CONSTANT, 2000).

Pode acontecer também que sejam selecionados genótipos com mutações que resultam em baixo custo de adaptativo, como aconteceu com a espécie *Anopheles gambiae* em países da África, onde o primeiro registro de resistência a organofosforados e carbamatos estava envolvido com o alelo *ace-1<sup>R</sup>* que apesar de conferir alto nível de resistência também acarretava um alto custo adaptativo, que contribuía para o manejo integrado desse vetor, no entanto, outro alelo, o *ace-1<sup>D</sup>*, representado pela duplicação de *ace-1<sup>R</sup>*, foi selecionado, e o problema é que essa nova forma alélica não gera custos adaptativos para os indivíduos resistentes, contribuindo para a fixação desse alelo na população e provocando um problema para o manejo desse inseto (ASSOGBA et al, 2015).

# A era digital e suas implicações sociais: Desafios e contribuições

## Conclusão

O custo adaptativo relacionado a resistência a inseticidas é como uma “faca de dois gumes” para o inseto, pois se por um lado promove uma vantagem adaptativa, também gera desvantagens competitivas em um ambiente sem o inseticida.

O acesso ao custo adaptativo a partir de fêmeas é interessante quando a resistência for do tipo cromossomal (herança materna), na qual apenas as fêmeas contribuirão para a evolução da resistência. Outro ponto importante é a avaliação de características dos híbridos (heterozigotos) porque no início do processo de seleção são os principais carregadores dos alelos de resistência e também pelo fato de que se a resistência for do tipo dominante esses indivíduos responderão como os homozigotos resistentes interferindo positivamente para evolução da resistência (ROUSH, 1989).

No início da pressão de seleção os custos adaptativos podem ser relativamente altos, no entanto, no decorrer do tempo, novas mutações irão ocorrer durante as frequentes pulverizações o que resultará na seleção de novos alelos com menores custos ou novos genes que diminuirão os efeitos negativos dos alelos de resistência, favorecendo a fixação da resistência na população, comprometendo o manejo da praga, pois na ausência de custo adaptativo a suscetibilidade torna-se um recurso não renovável (REGEV; SHALIT, GUTIERREZ, 1983).

Nesse contexto, pesquisas relacionadas ao custo adaptativo contribuirão para definição de estratégias de manejo de resistência no campo, pois quando os indivíduos resistentes a determinada molécula inseticida apresentam custo adaptativo, a substituição por outro princípio ativo e modo de ação por um período, pode reverter a resistência da população, porque os indivíduos suscetíveis irão sobrepor em número os resistentes na ausência do respectivo inseticida, então, a molécula que antes apresentava falha de controle em decorrência da resistência, pode ser novamente utilizada com eficácia no campo de cultivo.

## Referências

- ASSOBGA, B. S.; DJOGBÉNOU, L.; MILESI, P.; BERTHOMIEU, A.; PEREZ, J.; AYALA, D.; CHANDRE, F.; MAKOUTODÉ, M.; LABBÉ, P.; WEILL1, M. An ace-1 gene duplication resorbs the fitness cost associated with resistance in *Anopheles gambiae*, the main malaria mosquito. **Scientific Reports**, v. 5, 2015.
- BASIT, M.; SAYYED, A. H.; SAEED, S.; SALEEM, M. A. Lack of fitness costs associated with acetamiprid resistance in *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae). **Journal of Economic Entomology**, v. 105, n. 4, p.1401-1406, 2012.
- BASIT, M.; SAYYED, A. H.; SALEEM, M. A.; SAEED, S. Cross-resistance, inheritance and stability of resistance to acetamiprid in cotton whitefly, *Bemisia tabaci* Genn (Hemiptera: Aleyrodidae). **Crop Protection**, n. 30, p. 705-712, 2011.
- BIRD, L. J.; DRYNAN, L. J.; WALKER, P. W. Relative fitness and stability of resistance in a near-isogenic strain of indoxacarb resistant *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae). **Pest Management Science**, v. 76, n. 12, 2020.
- COUSTAU, C.; CHEVILLON, C.; FFRENCH-CONSTANT, R. Resistance to xenobiotics and parasites: can we count the cost? **Trends in Ecology and Evolution**, v. 15, n. 9, 2000.
- CROWDER, D. W.; ELLERS-KIRK, C.; TABASHNIK, B. E.; CARRIERE, Y. Lack of fitness costs associated with pyriproxyfen resistance in the B biotype of *Bemisia tabaci*. **Pest Management Science**, v. 65, p. 235-240, 2008.
- FENG, Y. T.; WU, Q. J.; XU, B. Y.; WANG, S. L.; CHANG, X. L.; XIE, W.; ZHANG, Y. J. Fitness costs and morphological change of laboratory-selected thiamethoxam resistance in the B-type *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae). **Journal Applied Entomology**, v. 133, p. 466-472, 2009.



# A era digital e suas implicações sociais: Desafios e contribuições

FREEMAN, J. C.; SMITH, L. B.; SILVA, J. J.; FAN, Y.; SUNA, H.; SCOTTA, J. G. Fitness studies of insecticide resistant strains: lessons learned and future directions. **Pest Management Science**, 2021.

GASSMANN, A.J.; CARRIERE, Y.; TABASHNIK, B. E. Fitness costs of insect resistance to *Bacillus thuringiensis*. **Annual Review of Entomology**, n. 54, p. 147-163, 2009.

KLIOT, A.; GHANIM, M. Fitness costs associated with insecticide resistance. **Pest Management Science**, 2012.

RAYMOND, B.; WRIGHT, D. J.; BONSAI, M. B. Effects of host plant and genetic background on the fitness costs of resistance to *Bacillus thuringiensis*. **Heredity**, v. 106, p. 281-288, 2011.

ROUSH, R. T. Designing resistance management programs: how can you choose? **Pesticide Science**, v. 26, p. 423-441, 1989.

ROUSH, R. T.; MCKENZIE, J. A. Ecological genetics of insecticide and acaricide resistance. **Annual Review of Entomology**, v. 32, p. 361-380, 1987.

REGEV, U.; SHALIT, H.; GUTIERREZ, A. P. On the optimal allocation of pesticides with increasing resistance: the case of alfalfa weevil. **Journal of Environmental Economics and Management**, v. 10, n. 1, p. 86-100, 1983.

SAEED, R.; ABBAS, N.; HAFEZ, A. M. Fitness cost of imidacloprid resistance in the *Dysdercus koenigii*. **Chemosphere**, v. 265, 2021.

SHI, M.A.; LOUGARRE, A.; ALIES, C.; FRÉMAUX, I.; TANG, Z. H.; STOJAN, J.; FOURNIER, D. Acetylcholinesterase alterations reveal the fitness cost of mutations conferring insecticide resistance. **BMC Evolutionary Biology**, v. 4, n. 5, 2004.

SMITH, L. B.; SILVA, J. J.; HARRINGTON, L. C.; SCOTT, J. G. Fitness cost of individual and combined pyrethroid resistance mechanisms, kdr and CYP-mediated detoxification in *Aedes aegypti*. **Plos Neglected Tropical Diseases**, v. 15, n. 3, 2021.

TABASHNIK, B. E.; MOTA-SANCHEZ, D.; WHALON, M. E.; HOLLINGWORTH, R.M.; CARRIERE, Y. Defining terms for proactive management of resistance to Bt crops and pesticides. **Journal Economic Entomology**, n. 107, v. 2, p. 496-507, 2014.

TAQUET, A.; DELATTE, H.; BARRÈS, B.; SIMIAND, C.; GRONDINA, M.; JOURDAN-PINEAU. Insecticide resistance and fitness cost in *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) invasive and resident species in La Réunion Island. **Pest Management Science**, v. 76; p. 1235-1244, 2020.

TCHOUAKUI, M.; ORUNI, A.; ASSATSE, T.; MANYAKA, C. R.; TCHOUPO, M.; KAYONDO, J.; WONDJI, C. S. Fitness cost of target-site and metabolic resistance to pyrethroids drives restoration of susceptibility in a highly resistant *Anopheles gambiae* population from Uganda. **Plos One**, v. 17, n. 7, 2022.

WANG, R.; ZHANG, J.; CHE, W.; WANG, J.; LUO, C. Genetics and fitness costs of resistance to flupyradifurone in *Bemisia tabaci* from China. **Journal of Integrative Agriculture**, v. 21, n. 5, p. 1436-1443, 2022b.

WANG, R.; ZHANG, Q.; ZHOU, X.; ZHANG, M.; YANG, Q.; SU, Q.; LUO, C. Characterization of field-evolved resistance to afidopyropen, a novel insecticidal toxin developed from microbial secondary metabolites in *Bemisia tabaci*, **Toxins**, v. 14, 2022a.

WILSON, M.; MOSHITZKY, P.; LAOR, E.; GHANIM, M.; HOROWITZ, A. R.; MORIN, S. Reversal of resistance to pyriproxyfen in the Q biotype of *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae). **Pest Management Science**, v. 63, p. 761-768, 2007.

# A era digital e suas implicações sociais: Desafios e contribuições

WU, S.; YANG, L.; HE, M.; XIA, F.; SHI, Y.; CHEN, H.; LIAO, X.; LI, R. Inheritance mode and fitness costs of acetamiprid resistance in brown planthopper, *Nilaparvata lugens* (Stål). **Crop Protection**, v. 156, 2022

## Agradecimentos

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES).