

ALEXANDRE IGOR DE AZEVEDO PEREIRA

**ESTRATÉGIAS COMPORTAMENTAIS NA ESCOLHA SEXUAL E
PREDACÃO DE *Podisus nigrispinus* (HETEROPTERA:
PENTATOMIDAE) QUE INCREMENTAM SEU DESEMPENHO
REPRODUTIVO**

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

VIÇOSA
MINAS GERAIS - BRASIL
2012

**Ficha catalográfica preparada pela Seção de Catalogação e
Classificação da Biblioteca Central da UFV**

T

P436e
2012

Pereira, Alexandre Igor de Azevedo, 1981-

Estratégias comportamentais na escolha sexual e predação de *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae) que incrementam seu desempenho reprodutivo / Alexandre Igor de Azevedo Pereira. – Viçosa, MG, 2012.
viii, 74f. : il. ; 29cm.

Orientador: José Cola Zanuncio

Tese (doutorado) - Universidade Federal de Viçosa.
Inclui bibliografia.

1. Percevejo (Inseto). 2. Inseto predador. 3. Inseto -
Comportamento. 4. Reprodução. 5. *Anticarsia gemmatilis*.
I. Universidade Federal de Viçosa. II. Título.

CDD 22. ed. 595.754

ALEXANDRE IGOR DE AZEVEDO PEREIRA

**ESTRATÉGIAS COMPORTAMENTAIS NA ESCOLHA SEXUAL E
PREDÇÃO DE *Podisus nigrispinus* (HETEROPTERA:
PENTATOMIDAE) QUE INCREMENTAM SEU DESEMPENHO
REPRODUTIVO**

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

Mara Garcia Tavares

Jorge Abdala Dergam dos Santos

Rosenilson Pinto

Marcus Alvarenga Soares

José Cola Zanuncio
(Orientador)

AGRADEÇO

A DEUS pelo aumento da minha fé, proteção à minha família e perdão dos pecados.

OFEREÇO

Aos meus pais, Alvino Luiz Pereira e Maria Evane de Azevedo Pereira, como maneira agradecida pelo conforto oferecido, educação investida, responsabilidades concedidas, conselhos sugeridos, alegrias compartilhadas nas vitórias dessa vida e companheirismo nos momentos difíceis. E à minha esposa, Carmen Rosa da Silva Curvêlo, pelo suporte representado, apoio oferecido e carinho compartilhado nos bons e maus momentos vividos em Minas Gerais e Goiás.

DEDICO

A minha filha, Larissa Curvêlo de Azevedo.

AGRADECIMENTOS

Agradeço a DEUS pela saúde, disposição ao trabalho e por ter me fornecido coragem e sabedoria tão úteis para superar as dificuldades encontradas durante esta caminhada e por permitir a concretização deste trabalho.

À minha família. Meus pais, Alvino Luiz Pereira e Maria Evane de Azevedo Pereira. Irmãos, Alvino Luiz Pereira Júnior (*In Memoriam*), Artur Eugênio de Azevedo Pereira e Augusto Cézar de Azevedo Pereira por sempre me acompanharem, mesmo que nem sempre pessoalmente, mas principalmente nas orações, na fé, na saudade, na torcida pelas conquistas e no amor que nos une.

À minha esposa Carmen Rosa da Silva Curvêlo pela fortaleza demonstrada nos momentos longe um do outro, carinho, apoio, auxílio nas atividades acadêmicas, amor e compreensão durante minhas ausências tão necessárias para o desenvolvimento e finalização deste trabalho. Também por fazer parte da minha vida, confortando-me nos momentos de angústia e, nos bons momentos, divertindo-me. E à minha filha, Larissa Curvêlo de Azevedo, pela satisfação do ingênuo convívio infantil e pela importância que representa em minha vida.

Ao professor José Cola Zanuncio pela paciência, amizade, estímulo, ensinamentos e orientação decisiva para a concretização desse trabalho e ao longo do meu curso de Doutorado. Uma grande dívida em forma de agradecimento foi estabelecida ao longo do período em que estive em seu laboratório.

Ao pesquisador Francisco de Sousa Ramalho pelos conselhos e ensinamentos durante a iniciação científica, pelo respeito, e por ser, para mim, referência como um dos primeiros a acreditar no meu potencial, estimulando-me à ciência.

Ao Diretor Geral do Instituto Federal Goiano, Câmpus Urutaí, Gilson Dourado pela amizade, confiança e apoio necessário para conclusão desse trabalho.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela concessão da bolsa de estudo durante meu curso de Doutorado.

À Universidade Federal de Viçosa, Departamento de Entomologia e ao Instituto de Biotecnologia Aplicada à Agropecuária (BIOAGRO) pela excelente condição propiciada para a condução de minhas pesquisas.

Aos meus parceiros - de ontem, hoje e sempre - do laboratório de Controle Biológico de Insetos (BIOAGRO) pela salutar convivência, amizade e bons momentos compartilhados juntos. E aos Srs. Moacir e José Cláudio pela amizade e ajuda na criação dos insetos utilizados nessa pesquisa.

Por fim, às secretárias do programa de Pós-Graduação em Entomologia da UFV pela prestatividade durante minha permanência como aluno desse programa.

BIOGRAFIA

Alexandre Igor de Azevedo Pereira, filho de Alvino Luiz Pereira e Maria Evane de Azevedo Pereira, nasceu em Campina Grande, Paraíba, em 20 de julho de 1981.

Em janeiro de 2000 iniciou a graduação em Agronomia pela Universidade Federal da Paraíba, em Areia (PB), obtendo o título de Engenheiro Agrônomo em agosto de 2005.

Durante o período de graduação foi bolsista de iniciação científica, pelo CNPq, desenvolvendo suas pesquisas na Unidade de Controle Biológico da Embrapa Algodão entre 2002 a 2005.

Em outubro de 2006, iniciou o curso de Mestrado em Entomologia no Departamento de Biologia Animal da Universidade Federal de Viçosa, em Viçosa, Minas Gerais, defendendo a Dissertação no final de julho de 2008.

No início de julho de 2008 foi aprovado no processo de seleção para Doutorado pelo Programa de Pós-Graduação em Entomologia da Universidade Federal de Viçosa. No mesmo ano também foi aprovado em concurso público para professor do ensino básico, técnico e tecnológico no Instituto Federal Goiano, Câmpus Urutaí.

Em julho 2012 defendeu a tese de Doutorado pelo programa de Pós-Graduação em Entomologia da Universidade Federal de Viçosa.

CONTEÚDO

	Página
RESUMO.....	vii
ABSTRACT.....	viii
INTRODUÇÃO GERAL.....	9
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	18

CAPÍTULO 1

Machos fracos de *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae) negligenciam fêmeas fracas devido ao baixo *fitness* reprodutivo dessa escolha

RESUMO.....	24
ABSTRACT.....	25
Introdução.....	26
Material e Métodos.....	27
Resultados.....	30
Discussão.....	31
Agradecimentos.....	35
Referências bibliográficas.....	35

CAPÍTULO 2

O tamanho da presa não interfere na sobrevivência de ninfas de *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae) em grupos: Um estudo com base em interações

RESUMO.....	48
ABSTRACT.....	49
Introdução.....	50
Material e Métodos.....	51
Resultados.....	54
Discussão.....	55
Agradecimentos.....	59
Referências bibliográficas.....	59
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	74

RESUMO

PEREIRA, Alexandre Igor de Azevedo, D.Sc., Universidade Federal de Viçosa, julho de 2012. **Estratégias comportamentais na escolha sexual e predação de *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae) que incrementam seu desempenho reprodutivo.** Orientador: José Cola Zanuncio. Coorientadores: Lucio Antonio de Oliveira Campos, Teresinha Vinha Zanuncio, José Eduardo Serrão e Germano Leão Demolin Leite.

O percevejo predador *Podisus nigrispinus* (Dallas) é o Asopinae mais estudado na América do Sul e possui potencial em controlar pragas agrícolas e florestais em programas de criação e liberação massal no Brasil. Nas últimas décadas, questões relacionadas à fisiologia reprodutiva e seletividade a inseticidas tem sido investigadas. Todavia, as respostas comportamentais desse inimigo natural sob condições de seleção sexual e competição são pouco conhecidas. Dessa forma, através de ensaios laboratoriais, duas hipóteses foram testadas: (1) machos de *P. nigrispinus* submetidos à escassez alimentar possuem maior seletividade na escolha de parceiras sexuais de qualidade e, com isso, melhoram sua participação na qualidade da progênie e (2) ninfas de *P. nigrispinus*, em grupos, podem obter benefícios no seu desenvolvimento e sobrevivência pela manipulação de lagartas de *Anticarsia gemmatalis* (Lepidoptera: Noctuidae) de maior tamanho, comparado a ninfas isoladas. Ambas as hipóteses foram aceitas. Machos fracos preferiram fêmeas mais pesadas para acasalamento ($77,78 \pm 14,69\%$), enquanto os fortes não apresentaram diferenças na escolha. Fêmeas acasaladas com machos fracos de *P. nigrispinus* apresentaram reprodução (p.ex. número de ovos por fêmea) semelhante ao daquelas acasaladas com machos com dieta adequada (fortes). O peso corpóreo de fêmeas foi um importante critério fenotípico para a escolha das mesmas por machos de *P. nigrispinus* para acasalamento. Com relação à segunda hipótese, a sobrevivência das ninfas em grupos com lagartas grandes foi maior que para aquelas individualizadas. Isso confirma a vantagem do comportamento gregário desse predador, pela melhor capacidade de manipular presas de maior tamanho. Todavia, fêmeas de *P. nigrispinus* oriundas de ninfas em grupos com presas pequenas ou grandes tiveram maior período de pré-oviposição e menor reprodução que fêmeas oriundas de ninfas individualizadas. A economia de energia foi a principal estratégia de fêmeas de *P. nigrispinus* para superar o impacto negativo da alimentação em grupo.

ABSTRACT

PEREIRA, Alexandre Igor de Azevedo, D.Sc., Universidade Federal de Viçosa, July, 2012. **Behavioral strategies in sexual choice and predation of *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae) that enhance their reproductive fitness.** Adviser: José Cola Zanuncio. Co-advisers: Lucio Antonio de Oliveira Campos, Teresinha Vinha Zanuncio, José Eduardo Serrão, and Germano Leão Demolin Leite.

The stinkbug predator *Podisus nigrispinus* (Dallas) is the most studied Asopinae in South America and it has the potential to control agricultural and forest pests in massal rearing and release programs in Brazil. In recent decades, issues related to reproductive physiology and selectivity to insecticides has been investigated. However, behavioral responses of this natural enemy considering sexual selection and competition conditions are little known. Thus, through laboratory testing, two hypotheses were tested: (1) males of *P. nigrispinus* which undergoing food shortages have greater selectivity in choosing quality partners and thereby improve their participation in the quality of offspring and (2) nymphs of *P. nigrispinus*, in groups, can benefit in their development and survival by manipulation of larger *Anticarsia gemmatilis* (Lepidoptera: Noctuidae) compared to isolated nymphs. Both hypotheses were accepted. Weak males preferred heavier females for mating ($77.78 \pm 14.69\%$), while the strong did not differ in the choice. Females mated with weak *P. nigrispinus* males showed similar reproduction (eg. number of eggs per female) to those mated with males with proper diet (strong). The body weight of females was an important phenotypic criterion for choosing *P. nigrispinus* males for mating. Regarding the second hypothesis, the survival of nymphs in groups with large larvae was higher than for those individualized. This confirms the advantage of gregarious behavior of this predator, with better ability to handle larger prey. However, *P. nigrispinus* females coming from nymphs in groups with small or large prey had higher pre-oviposition and lower reproduction than females from individual nymphs. The energy savings was the main strategy for females of *P. nigrispinus* to overcome the negative impact of group feeding.

INTRODUÇÃO GERAL

Durante a Conferência das Nações Unidas sobre Meio Ambiente e Desenvolvimento (Eco-92), em 1992, cerca de 175 países assinaram a Convenção da Diversidade Biológica (CDB) que foi ratificada em 1994 pelo Brasil. A partir daí foram traçados planos com estratégias para a conservação e uso sustentável da biodiversidade, de modo a atender as exigências da CDB. Os objetivos desta convenção priorizam a conservação da diversidade de flora, fauna e microbiota do planeta de ambos ambientes marinhos e terrestres, a utilização sustentável de seus componentes e a repartição justa e equitativa dos benefícios derivados da utilização dos recursos genéticos (<http://www.biodiv.org>).

Duas décadas após esse esforço político-ambiental, e inédito em escala global, a RIO +20, realizada em junho deste ano, manteve a linha de preconizar a conservação da biodiversidade como elemento essencial ao desenvolvimento sustentável com consideração pelas políticas de todas as áreas dos governos participantes e não apenas naqueles ministérios voltados ao meio ambiente. Esse esforço resultou em um documento com 20 metas de caráter estritamente sustentável a serem cumpridas até 2020, incluindo a redução para menos da metade do ritmo global de desmatamento e garantia da proteção de no mínimo 10% dos ecossistemas marinhos e costeiros do mundo, por exemplo, através da criação de novas unidades para conservação da biodiversidade.

Previsões pessimistas e amparadas por argumentos técnico-científicos (Gaston 2005) alertam para a destruição da biodiversidade marinha e terrestre do planeta em uma frequência temporal cada vez mais curta (décadas ou anos). Isto se deve, principalmente, a atividades de caráter antrópico com impacto direto ou indireto, como as atuais mudanças climáticas, escassez e poluição da água, desertificação, proliferação do lixo, poluição química nos diversos compartimentos ambientais (terrestres, marinhos e aéreos), erosão, buraco na camada de ozônio, exaustão dos recursos naturais, desastres naturais, desmatamento, queimadas, aumento do nível do mar e de sua temperatura e atividades ligadas aos setores de produção animal e vegetal que geram, dentre outros problemas, a perda da biodiversidade atualmente em todos os biomas brasileiros.

O bioma Cerrado, por exemplo, a mais recente fronteira agrícola brasileira (Rezende 1998) é um dos biomas brasileiros que mais perde, irreversivelmente, espaço para atividades agrícola, pecuária, industrial, mineradora, de extrativismo de carvão vegetal e crescimento urbano (Dias 2008). A área ocupada pelo Cerrado em 1966 já representava aproximadamente 59% a menos da área original do bioma (Jesus & Sano 2002) e com a grande pressão

antrópica exercida nas últimas décadas sua área de cobertura remanescente foi reduzida para alarmantes 28,74%. Estima-se atualmente que 55% da área total do Cerrado encontra-se totalmente desmatada ou transformada devido à ação antrópica (Machado et al. 2004), com cerca de 25% dessas áreas desmatadas sem nenhuma utilização econômica e 80% das pastagens apresentando algum nível de degradação antrópica (Santos & Câmara 2002). Em apenas quatro décadas, mais da metade da paisagem natural foi modificada (Sano et al. 2001, Klink & Machado 2005) e estimativas indicam que a taxa de expansão da atividade agropecuária sobre as áreas nativas de Cerrado seja de 3% ao ano (Henriques 2003). Previsões apontam que por volta de 2030, se as taxas atuais de desmatamento forem mantidas, a ocorrência desse bioma estará restrita às áreas protegidas (Machado et al. 2004).

A agricultura convencional provoca impactos negativos nos componentes dos agroecossistemas, sobretudo na macro e micro fauna e na matriz ambiental (solo, água e ar). Percebe-se, como acima exposto, que o modelo agrícola vigente seja em etapas anteriores ao plantio (como a colonização de novas áreas) ou na manutenção de altos índices produtivos ao longo dos anos com as lavouras já instaladas, baseiam-se em providências (com poucas exceções disponíveis) que levam à redução da biodiversidade. Um exemplo seria o uso de agroquímicos nas lavouras, principalmente inseticidas e herbicidas químicos sintéticos, que auxiliam em um primeiro momento na redução dos níveis populacionais de insetos-pragas e plantas invasoras, respectivamente. Tais xenobióticos não apenas atuam na redução da biodiversidade, mas na falência ambiental e econômica dos sistemas agrícolas por contaminar importantes compartimentos ambientais. A queda em qualidade (falência ambiental e econômica) pode ser expressa no surto e ressurgência de pragas secundárias, morte de polinizadores, resíduos em alimentos, alto custo de produção, redução direta dos inimigos naturais, resistência de pragas a inseticidas, deriva com contaminação atmosférica como cientificamente relatado (Amir & Peveling 2004, Adams et al. 2005, Naranjo & Akey 2005).

O controle biológico é a base de programas de Manejo Integrado de Pragas (MIP) que visam a adoção de diferentes táticas de controle para reduzir o impacto de insetos e outros organismos considerados como pragas, minimizando o uso e os efeitos negativos de inseticidas químicos no controle. Pesquisas ligadas ao tema demonstram a importância do emprego desse recurso natural no controle de herbívoros e a necessidade da utilização de táticas de MIP para sua preservação e aumento em sistemas agrícolas, florestais e pastoris. É possível controlar permanentemente uma praga exótica por meio da introdução de inimigos naturais (controle biológico clássico) e agentes de controle biológico endógenos podem ser

produzidos ou adquiridos, periodicamente, para a liberação em campo e controle de determinadas pragas (liberações inoculativas ou inundativas).

Percevejos predadores terrestres da família Pentatomidae (subfamília Asopinae), principalmente a espécie *Podisus nigrispinus* (Dallas), são considerados um caso de sucesso de controle biológico aplicado no Brasil com base em dados provenientes de 10 anos de investigação (Zanuncio et al. 2002). Todavia, esses autores argumentaram que havia a necessidade de modificar o enfoque das pesquisas relacionadas com esse inimigo natural relacionando a investigação dos seus aspectos ecológicos voltados à (1) fisiologia, (2) toxicologia de inseticidas, (3) genética e (4) comportamento em detrimento dos estudos relacionados à biologia que, todavia, serviram para se obter um grande volume de informações úteis sobre aspectos da criação massal desse inseto em cativeiro, como aponta revisão de Torres et al. (2006). Cerca de uma década após aquele trabalho, o foco das pesquisas foi modificado como previsto, mas algumas questões permaneceram sem respostas.

A fisiologia reprodutiva em Asopinae predadores Neotropicais apresenta-se hoje como uma das quatro áreas acima citadas onde se obteve maior quantidade de resultados. Em revisão recente, Lundgren (2011) demonstrou que o conhecimento a cerca da ecologia reprodutiva em Heteroptera predadores, com bases fisiológicas e morfológicas, encontra-se com grande número de informações investigadas. Graças a esses estudos não há dúvidas da importância que a fitofagia desempenha no desenvolvimento e reprodução de percevejos Asopinae (Lemos et al. 2001, 2006, 2009). Essas investigações tiveram um reflexo profundo na forma de criação desses insetos - e outros taxonomicamente correlatos - principalmente no que diz respeito à obtenção, em cativeiro, de organismos com qualidade, baixo custo e relativa pouca mão-de-obra (Torres et al. 2006).

Aspectos toxicológicos de químicos sintéticos de diversos tipos, classes e modos de ação sob predadores Asopinae também tem sido investigados, levando em consideração os mecanismos de seletividade existentes nesses predadores, aspectos comportamentais e populacionais (Pereira et al. 2005, Castro et al. 2012). Sabe-se, por exemplo, que a espessura e o conteúdo lipídico da cutícula afeta a taxa de penetração de inseticidas lipofílicos (Yu 1988) o que explicaria diferenças na intoxicação entre diferentes fases do ciclo biológico desse inseto e de como, possivelmente, ocorre a seletividade de produtos químicos entre percevejos predadores e suas presas. Uma ênfase particular tem sido realizada sobre o efeito de doses sub-letais nesses organismos pela seletividade e aumento no desempenho biológico (através de parâmetros reprodutivos, por exemplo) desses predadores (Pereira et al. 2009, Guedes et al. 2009, Zanuncio et al. 2011). Parâmetros biológicos e populacionais desses

predadores são fortemente influenciados por inseticidas e herbicidas o que sugere que a compatibilidade desses com o controle biológico ainda deve ser interpretada com cautela (Castro et al. 2012). Todavia, esses resultados cedem espaço para o uso de inseticidas botânicos naturais (IBN's) que são considerados, em sua maioria, atóxicos a inimigos naturais com poucas ressalvas (Cordeiro et al. 2010).

Todavia, desde a década de 1930 onde os estudos com asopíneos entomófagos foram iniciados no Brasil (Silva 1933) pouca informação tem sido gerada sobre questões genéticas ligadas a predadores Asopinae até os dias atuais.

Diversas razões ajudam a compreender por que estudos na área de genética são pouco abordados como ferramenta em investigações sobre inimigos naturais de pragas na agricultura. A primeira delas seria o fato de tratarmos de uma ciência relativamente recente, apesar dos avanços científicos diagnosticados nas últimas décadas. Apenas no início do século XX a genética ganhou a referência de ciência; mesmo assim, as informações nessa área se acumulam de modo rápido com várias aplicações resultantes de pesquisas com foco em diversos fenômenos biológicos (Joaquim & El-Hani 2010), entre eles os processos do desenvolvimento, envelhecimento, câncer, mal de Alzheimer, comportamento de aprendizagem, alcoolismo entre tantas outras aplicações. Esse foco voltado comumente às pesquisas médicas seria a segunda justificativa, certamente devido ao incentivo (e retorno) financeiro disponibilizado por instituições públicas e, majoritariamente, privadas e pelo forte apelo solicitado pela saúde pública e imunologia humana. Uma terceira razão seria o fato de que a ciência elegeu a mosca *Drosophila melanogaster* L. (Diptera: Drosophilidae) como organismo-modelo na genética, pelo fato das investigações de problemas particulares a esse organismo produzirem resultados (teóricos e práticos) que não se aplicam apenas a esse inseto, mas a várias outras espécies; com alguns resultados capazes de serem perfeitamente generalizados dentro do reino animal (inclusive a vertebrados) (Celniker & Rubin 2003). Além de ser um inseto filogeneticamente distante de Heteroptera, a maioria das questões genéticas abordadas com essa “mosca-modelo” abordam aspectos conceituais e/ou toxicológicos (como carcinogênese e mutagênese) o que foge do foco do melhoramento animal - que seria uma linha interessante para apoiar pesquisas na área de controle biológico por insetos predadores.

Dentro das ciências agrárias houve uma verdadeira revolução no que diz respeito ao controle de pragas agrícolas a partir da real possibilidade do uso de cultivares transgênicas, mais especificamente daquelas plantas resistentes a herbívoros (basicamente lagartas) através da ação da bactéria *Bacillus thuringiensis* inseridas nos genes de plantas economicamente

importantes ao ser humano como algodão, soja, milho, tomate, dentre muitas outras (Qaim 2009). Esse grande impacto do melhoramento genético de plantas certamente pode ter tirado a atenção de pesquisas relacionadas ao melhoramento genético de inimigos naturais (quarta justificativa) com vistas ao controle de lagartas desfolhadoras, que é o guilda mais focado quando se trata do uso de asopíneos predadores. O custo em infra-estrutura para se construir, equipar e manter um laboratório com foco em pesquisas genéticas de qualidade e a relativa escassez no número de entomologistas com formação voltada à genética seriam outras justificativas relevantes. O que se observa é que geneticistas (não necessariamente com formação voltada à entomologia) possuem noções suficientes sobre a criação, manipulação, quantificação de parâmetros fenotípicos e análise de resultados oriundos de bioensaios genéticos com insetos. Todavia, é menos comum se observar o contrário; ou seja, relativamente poucos entomologistas possuem especialização em nível de pós-graduação na área de genética.

Estudos na área de genética tendo asopíneos predadores como modelo possuem forte apelo prático por auxiliarem na elaboração de hipóteses mais refinadas a cerca de seus parâmetros biológicos, respostas comportamentais e/ou adaptativas. Um exemplo seria a investigação da variabilidade genética de populações de percevejos Neotropicais predadores com vistas ao manejo de populações resistentes a inseticidas em campo, como investigado para a praga generalista mosca-branca, *Bemisia tabaci* (Genn.) (Hemiptera: Aleyrodidae) (Roditakis et al. 2005). O fenômeno de endogamia que é comum em insetos criados em laboratório por sucessivas gerações (De Clercq et al. 1998) poderia ser melhor investigado através das bases genéticas desse efeito. O fitness gênico de populações da mesma espécie desses predadores em uma determinada região, entre regiões e entre populações mantidas em cativeiro ou campo podem ser questões apoiadas pela engenharia genética e úteis para se comparar a qualidade desses insetos nas mais diversas situações. Dentre as poucas investigações com esse foco, Kneeland et al. (2012) encontraram grande variabilidade genética entre populações de *Podisus maculiventris* (Say) (Heteroptera: Pentatomidae) provenientes dos estados de Missouri e Mississippi (EUA). Todavia, esses autores encontraram um inexpressivo isolamento genético entre populações desse predador oriundos de campo e laboratório (mantidas desde 2004) provenientes da mesma região (Missouri). Tais informações são úteis para a seleção de populações silvestres desse predador que possuam características desejáveis e passíveis de serem mantidas quando submetidas às condições de cativeiro.

De maneira geral, a abordagem sobre as respostas comportamentais em Heteroptera é considerado um assunto complexo onde se sabe surpreendentemente muito pouco e, quanto mais descobertas são divulgadas, maior diversidade de respostas é apresentada. Cada espécie é dotada de seu próprio repertório peculiar de padrões de comportamento. Dessa forma, outro entrave aos estudos dessa natureza é que apenas 10% das cerca de 300 espécies de Asopinae são conhecidas (De Clercq 2000) o que limita bastante a utilização de generalizações e restringe conclusões sobre a existência ou não de padrões comportamentais entre os membros dessa subfamília. Os registros da grande maioria das respostas comportamentais são realizados sob condições laboratoriais, o que nem sempre permite extrapolar resultados interessantes para condições de campo. Uma grande limitação, talvez a maior delas, sobre estudos dessa natureza é que os mecanismos que regulam a comunicação intra e interespecífica em percevejos permeiam sinais físicos, visuais, vibratórios e, principalmente, químicos (Aldrich et al. 1997). Esses últimos são reconhecidamente sub-explorados nesse grupo se considerarmos que menos de 1% das 38.000 espécies descritas de Heteroptera possuem algum tipo de semioquímico identificado, sem considerar as cerca de 25.000 desconhecidas (Panizzi et al. 2000, Moraes et al. 2008). Dificuldades metodológicas, tecnologias que demandam altos investimentos, limitações sobre ecologia química e poucos estudos em campo também contribuem para o quase desconhecimento total do real papel dos feromônios nas respostas comportamentais de percevejos.

Dentre inúmeras temáticas passíveis de serem consideradas sobre o comportamento de percevejos predadores, abordaremos de forma geral o comportamento de escolha sexual e predação desses inimigos naturais. Ambos são importantes estratégias contidas na história de vida de percevejos predadores e refletem diretamente na garantia de maior disponibilidade reprodutiva em termos quantitativos (para os pais) e qualitativos (para a prole) e aquisição de recursos alimentares com envolvimento de menores gastos de energia, respectivamente.

O comportamento reprodutivo em insetos é caracterizado (em sua forma mais simples) por uma série de eventos sequenciais definidos pela procura, localização, corte e, por fim, acasalamento. A procura e localização têm sido relatadas como mediadas por estímulos físicos, químicos oriundos de có-específicos (Aldrich 1988) ou por voláteis provenientes de plantas injuriadas pela herbivoria (Dickens 1999). O comportamento de corte de *Podisus connexivus* (= *P. nigrispinus*) foi demonstrado por Carvalho et al. (1994) com base em etograma com etapas muito semelhantes descritas por Mendonça et al. (1997) para o asopíneo *Supputius cincticeps* (Heteroptera: Asopinae) indicando um possível padrão comportamental na subfamília. Estudos recentes concluíram que cópulas longas (com duração de até 11hs) em

P. nigrispinus foram atribuídas a manobras do aedeago para atingir a espermateca e, dessa forma, preenchê-la com espermatozóides e não, exclusivamente, como comportamento de guarda como observado em outros insetos (Rodrigues et al. 2008). Além disso, percevejos do gênero *Podisus* necessitam de acasalamentos consecutivos e, de preferência, com diversos parceiros para manter altas taxas reprodutivas (Torres & Zanuncio 2001, Sousa-Souto et al. 2006) o que é característico em insetos poliândricos.

A seleção por parceiros sexuais, que é uma etapa que culmina no acasalamento, é pouco abordada em percevejos predadores. Todavia, o conhecimento a cerca dos critérios fenotípicos que melhor se adequem às preferências dos parceiros pode ser um importante conhecimento para insetos criados em laboratório com finalidade de serem liberados em campo. De maneira geral, pouca importância é dada à seleção e escolha dos machos que é um fator considerado como decisivo na otimização dos acasalamentos (Arnqvist & Nilsson 2000). Machos de percevejos Asopinae podem ser tão criteriosos quanto fêmeas na escolha por parceiros, pois fêmeas que passaram por escassez alimentar durante sua fase imatura põem menor número de ovos (e com baixa viabilidade) e gastos energéticos com o ato do acasalamento em si, com a produção de espermatozóides e com a síntese e transferência de substâncias acessórias para a fêmea (Araújo et al. 2011) supõem que há a necessidade, pelos machos, de seleção por parceiras que possam disponibilizar melhor *fitness* reprodutivo à prole.

Os princípios da predação por insetos são complexos e a divisão do tema em fatores básicos e suplementares deve ser levada em consideração para melhorar interpretações (Holling 1961). Os fatores suplementares originam-se de observações específicas e que possuem importância por complementarem componentes básicos (p.ex. densidade de presas, de predadores e as características ambientais). De acordo com essa abordagem, os componentes suplementares estariam relacionados, por exemplo, com as respostas peculiares de diferentes espécies de predadores com relação à sua habilidade em procurar, localizar, atacar e manipular a sua presa. As respostas comportamentais ligadas à predação por asopíneos Neotropicals têm sido parcialmente investigadas muito devido à complexidade inerente ao tema. Todavia, são importantes ferramentas para se avaliar a eficiência desses inimigos naturais em programas de controle biológico.

Predadores generalistas, como *P. nigrispinus*, têm a vantagem de gastar relativamente pouco tempo de busca pelo fato de que a maior parte dos itens que encontram são perseguidos e, se tiverem sucesso, consumidos. Diversas espécies de presas potenciais de *P. nigrispinus*, comumente sendo predadas em sistemas agrícolas e florestais (Torres et al. 2006). Isso

confirma o hábito generalista desse predador. Uma desvantagem desse tipo de forrageamento é que esses inimigos naturais correm o risco de incluir em sua dieta itens com baixo proveito. Ou seja, predadores generalistas contam com o benefício do consumo líquido de energia, sobretudo oriundo do tempo, mas sua taxa de consumo é, em geral, relativamente baixa. Adaptações a essas condições desfavoráveis são observadas em asopíneos através da manutenção da sobrevivência utilizando os recursos disponíveis nas plantas quando há escassez de presa no campo (Holtz et al. 2011).

Estratégias que busquem amenizar os gastos energéticos com a procura e localização das presas por esses percevejos predadores devem ser exploradas. Liberações de inimigos naturais para explorar condições de campo é uma questão fundamental em programas de controle biológico aplicado pelo fato de auxiliarem a subtrair empecilhos no processo de procura e localização do recurso alimentar (Pinto & Parra 2002). Liberações inundativas de *P. nigrispinus* tem sido realizadas em plantios comerciais de eucalipto onde surtos de lagartas são observados, enquanto que liberações inoculativas são mais adequadas em glebas suscetíveis à infestação lepidópteros (Torres et al. 2006).

A variação na abundância de presas é um dos fatores mais comuns sob condições naturais e que pode determinar diferentes tipos de resposta em uma população de predadores. Quando a densidade de presas apresenta-se alta, comumente ocorre um maior consumo de alimento até a saciação. Isso explica por que asopíneos apresentam, de maneira geral, resposta funcional tipo II (Mohaghegh et al. 2001). Caso contrário, o predador gasta mais tempo e energia na procura. Os termos resposta funcional e numérica para caracterizar, respectivamente, as mudanças de comportamento do predador e o aumento da população através da reprodução, em função da abundância de presas (Solomon 1949).

As respostas e conseqüências da competição intra-sexual por alimento, quando esse se encontra escasso, ainda são pouco exploradas para percevejos asopíneos. Essa informação é importante em programas de controle biológico que utilizam liberações em campo. Todavia, são raros os estudos que levam em consideração as respostas comportamentais mais eficazes através da variação na densidade de predadores (Pinto & Parra 2002). Diversas razões justificam o esforço para se compreender as respostas de *P. nigrispinus* envolvendo sua densidade populacional, pois (1) Insetos da ordem Heteroptera possuem hábito gregário em, pelo menos, um estágio de vida (Ventura & Panizzi 2003); (2) requerem co-específicos para acasalamento (Hosokawa & Suzuki 2000), proteção (Toyama et al. 2006) ou locomoção (Sant'Ana et al. 1997); (3) podem atacar presas maiores ao seu próprio tamanho sugerindo dependência do efeito de grupo (Tostowaryk 1971) e (4) podem formar grupos para serem

liberados inundativamente em programas de controle biológico, como em florestas de eucalipto no Brasil (Torres et al. 2006).

Dessa forma, tendo em vista que o conhecimento a cerca dos processos que relacionam-se com a seleção sexual do predador *Podisus nigrispinus* e suas respostas comportamentais a respeito da predação são ainda pouco investigadas, o presente trabalho teve como objetivo testar duas hipóteses relacionadas à esses temas:

1) Machos de *P. nigrispinus*, submetidos à escassez alimentar durante a fase imatura, possuem maior seletividade na escolha por parceiras sexuais de qualidade para gerar maior *fitness* reprodutivo;

2) Ninfas de *P. nigrispinus*, em grupos, podem obter benefícios para seu desenvolvimento e sobrevivência pela manipulação de lagartas de *Anticarsia gemmatalis* (Lepidoptera: Noctuidae) de maior tamanho, comparado com ninfas isoladas.

A introdução geral foi organizada de acordo com as normas da ABNT (Associação Brasileira de Normas Técnicas), enquanto os capítulos foram escritos de acordo com as normas da revista científica *Neotropical Entomology*.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Adair R.; J.L. Sagliocco & E. Bruzzese. 2006. Strategies for the biological control of invasive willows (*Salix* spp.) in Australia. *Australian Journal of Entomology* 45: 259–267.
- Adams B.M.; H.T. Banks; J.E. Banks & J.D. Stark. 2005. Population dynamics models in plant–insect herbivore–pesticide interactions. *Mathematical Biosciences* 196: 39–64.
- Aiello A. & F.V. Vencl. 2006. One plant, two herbivore strategies: *Lema insularis* (Chrysomelidae: Criocerinae) and *Acorduloceridea compressicornis* (Pergidae: Acordulocerinae) on *Dioscorea mexicana* (Dioscoreaceae), with observations on a *Lema* co-mimic. *Journal of the New York Entomological Society* 114: 144–156.
- Akutsu K.; C.V. Khen & M.J. Toda. 2007. Assessment of higher insect taxa as bioindicators for different logging-disturbance regimes in lowland tropical rain forest in Sabah, Malaysia. *Ecological Research* 22: 542–550.
- Aldrich J.R. 1988. Chemical ecology of the heteroptera. *Annual Review of Entomology* 33: 211–238.
- Aldrich J.R., J.C. Zanuncio, E.F. Vilela, J.B. Torres & R.D. Cave. 1997. Field tests of predaceous pentatomid pheromones and semiochemistry of *Podisus* and *Supputius* species (Heteroptera: Pentatomidae: Asopinae). *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil* 26: 1–14.
- Amir O.G. & R. Peveling. 2004. Effect of triflumuron on brood development and colony survival of free-flying honeybee, *Apis mellifera* L. *Journal of Applied Entomology*. 242–249.
- Anderson R.S. & J.S. Ashe. 2000. Leaf litter inhabiting beetles as surrogates for establishing priorities for conservation of selected tropical montane cloud forests in Honduras, Central America (Coleoptera, Staphylinidae, Curculionidae). *Biodiversity and Conservation* 9: 617–653.
- Andow D. 1983. The extent of monoculture and its effects on insect pest populations with particular reference to wheat and cotton. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 9: 25–35.
- Andrews P. 1992. Community evolution in forest habitats. *Journal of Human Evolution* 22: 423 - 438.
- Aquino I.S.; C.I. Abramson; A.W. Morris & A.C. Fernandes. 2007. A practical means for distinguishing africanized honey bees (*Apis mellifera* L.) from european honey bees by using central excitatory state, mobility and sting viability. *Brazilian Journal of Veterinary Research and Animal Science* 44: 212–221.
- Araújo V.A.; J. Lino-Neto; F.S. Ramalho; J.C. Zanuncio & J.E. Serrão. 2011. Ultrastructure and heteromorphism of spermatozoa in five species of bugs (Pentatomidae: Heteroptera). *Micron* 42: 560–567.

- Carvalho R.S.; E.F. Vilela; M. Borges & J.C. Zanuncio. 1994. Ritmo do comportamento de acasalamento e atividade sexual de *Podisus connexivus* Bergroth (Heteroptera: Pentatomidae: Asopinae). Anais da Sociedade Entomológica do Brasil 23: 197-202.
- Castro A.A.; M.C. Lacerda; T.V. Zanuncio; F.S. Ramalho; R.A. Polanczyk; J.E. Serrão & J.C. Zanuncio. 2012. Effect of the insect growth regulator diflubenzuron on the predator *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae). Ecotoxicology (London) 21: 96-103.
- Celniker S.E. & G.M. Rubin. 2003. The *Drosophila melanogaster* genome. Annual Review of Genomics and Human Genetics 4: 89-117.
- Cordeiro E.M.; A.S. Corrêa; M. Venzon & R.N. Guedes. 2010. Insecticide survival and behavioral avoidance in the lacewings *Chrysoperla externa* and *Ceraeochrysa cubana*. Chemosphere 81: 1352-1357.
- De Clercq P. ; M. Vandewalle & L. Tirry. 1998. Impact of inbreeding on performance of the predator *Podisus maculiventris*. Biological Control 43: 299-310.
- De Clercq P. 2000. Predaceous stinkbugs (Pentatomidae: Asopinae). In: Schaefer, C.W.; Panizzi, A.R. Heteroptera of Economic Importance. 1st. ed. Cambridge: Cambridge University p. 737-789.
- Dias B.F.S. 2008. Conservação da biodiversidade no bioma Cerrado: histórico dos impactos antrópicos no bioma Cerrado. In: Faleiro, F.G.; Farias Neto, A.L. (Ed.). Savanas: desafios e estratégias para o equilíbrio entre sociedade, agronegócio e recursos naturais. Planaltina: Embrapa Cerrados p.303-33.
- Dickens J.C. 1999. Predator-prey interactions: Olfactory adaptations of generalist and specialist predators. Agricultural and Forest Entomology 1: 47-54.
- Gaston K.J. 2005. Biodiversity and extinction: Species and people. Progress in Physical Geography 29: 239-247.
- Guedes R.N.C.; L.C. Magalhães & L.V. Cosme. 2009. Stimulatory sublethal response of a generalist predator to permethrin: hormesis, hormoligosis, or homeostatic regulation?. Journal of Economic Entomology 102: 170-176.
- Henriques R.P.B. 2003. O futuro ameaça. Ciência Hoje 33: 34-39.
- Holling C.S. 1961. Principles of insect predation. Annual Review of Entomology 6: 163-182.
- Holtz A.M.; G.D. Almeida; M.A.M. Fadini; J.C. Zanuncio; J.S. Zanuncio Junior & G.S. Andrade. 2011. Phytophagy on eucalyptus plants increases the development and reproduction of the predator *Podisus nigrispinus* (Hemiptera: Pentatomidae). Acta Scientiarum. Agronomy (Impresso) 33: 231-235.
- Hosokawa T & Suzuki N. 2000. Mating aggregation and copulatory success by males of the stink bug, *Megacopta punctatissima* (Heteroptera: Plataspidae). Applied Entomology and Zoology 35: 93-99.

- Jesus E & E. Sano. 2004. Área remanescente do Cerrado: estimativa, mapeamento através de uso de um SIG. In: SIMPÓSIO ECOLOGIA E BIODIVERSIDADE DO CERRADO: perspectivas e desafios para o século XXI. 2002, Brasília: Universidade de Brasília: EMBRAPA. Resumos.
- Joaquim L.M. & C.N. El-Hani. 2010. A genética em transformação: crise e revisão do conceito de gene. *Scientiae Studia* 8: 93-128.
- Kelley C.; J. Garson; A. Aggarwal & S. Sarkar. 2002. Place prioritisation for biodiversity reserve network design: A comparison of SITES and ResNet software packages for coverage and efficiency. *Diversity and Distributions* 8: 297-306.
- Klink C.A & R.B. Machado. 2005. Conservation of the Brazilian Cerrado. *Conservation Biology* 19: 707-713.
- Kneeland K.; T.A. Coudron; E. Lindroth; D. Stanley & J.E. Foster. 2012. Genetic variation in field and laboratory populations of the spined soldier bug, *Podisus maculiventris*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 143: 120-126.
- Lawler J.J.; D. White; J.C. Sifneos & L.L. Mastes. 2003. Rare species and the use of indicator groups for conservation planning. *Conservation Biology* 17: 875-882.
- Lemos W.P.; F.S. Ramalho; J.E. Serrão; J.C. Zanuncio & E. Bause. 2006. Diet affects reproduction and number of oocytes per ovary on the predator *Podisus nigrispinus* (Dallas) (Heteroptera: Pentatomidae). *Animal Biology* 56: 279-287.
- Lemos W.P.; J.E. Serrão; J.C. Zanuncio; M.C. Lacerda; T.V. Zanuncio & R.C. Ribeiro. 2009. Body weight and protein content in the haemolymph of females of the zoophytophagous predator *Brontocoris tabidus* (Heteroptera: Pentatomidae) with different diets and ages. *Journal of Plant Diseases and Protection* 116: 218-222.
- Lemos W.P.; R.S. Medeiros; F.S. Ramalho & J.C. Zanuncio. 2001. Effects of plant feeding on the development, survival and reproduction of *Podisus nigrispinus* (Dallas) (Heteroptera: Pentatomidae). *International Journal of Pest Management* 47:89-93.
- Lundgren J.G. 2011. Reproductive ecology of predaceous Heteroptera. *Biological Control* 59: 37-52.
- Machado R.B.; M.B. Ramos Neto; P.G.P. Pereira; E.F. Caldas; D.A. Gonçalves; N.S. Santos; K. Tabor & M. Steininger. 2004. Estimativa de perda da área do Cerrado brasileiro. Relatório técnico não publicado. Conservation International do Brasil, Brasília.
- Mendonça F.A.C.; M.R. Barreto; S. Assis Jr. & A.L. Marsaro Jr. 1997. Comportamento de corte e cópula do predador *Supputius cincticeps* (Stal) (Heteroptera: Pentatomidae) em laboratório. *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil*. 26: 209-212.
- Mendonça-Hagler L.C.S. 2003. Biodiversidade e biossegurança. Disponível em: <<http://www.biotecnologia.com.br/revista/bio18/biodiver.asp>>. Acesso em: 03 de junho de 2012.

- Mohaghegh J.; P. De Clercq & L. Tirry. 2001. Functional response of the predators *Podisus maculiventris* (Say) and *Podisus nigrispinus* (Dallas) (Het., Pentatomidae) to the beet armyworm, *Spodoptera exigua* (Hübner) (Lep., Noctuidae): Effect of temperature. *Journal of Applied Entomology*. 125: 131-134.
- Moraes M.C.B.; M. Pareja; R.A. Laumann & M. Borges. 2008. The chemical volatiles (semiochemicals) produced by Neotropical stink bugs (Hemiptera: Pentatomidae). *Neotropical Entomology* 37:489-505.
- Naranjo S.E. & D.H. Akey. 2005. Conservation of natural enemies in cotton: comparative selectivity of acetamiprid in the management of *Bemisia tabaci*. *Pest Management Science* 61: 555-566.
- Panizzi A.R.; J.E. McPherson ; D.G. James ; M. Javahery & R.M. McPherson. 2000. Stink bugs (Pentatomidae). 421-474p. In: Shepard M. & Panizzi AR (Eds.) *Heteroptera of economic importance*. CRC Press 799p.
- Pereira A.I.A.; F.S. Ramalho; C.M. Bandeira; J.B. Malaquias & J.C. Zanuncio. 2009. Age-Dependent fecundity of *Podisus nigrispinus* (Dallas) (Heteroptera: Pentatomidae) with sub lethal doses of Gammacyhalothrin. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 52: 1157-1166.
- Pereira A.I.A.; F.S. Ramalho & J.C. Zanuncio. 2005. Susceptibility of *Podisus nigrispinus* (Dallas) (Heteroptera: Pentatomidae) to Gamma-Cyhalothrin under laboratory conditions. *Scientia Agrícola* 62: 1-6.
- Pinto A.S & J.R.P. Parra. 2002. Liberações de inimigos naturais. In: Parra, J.R.P.; Botelho, P.S.M.; Corrêa-Ferreira, B.S.; Bento, J.M.S. *Controle biológico no Brasil: parasitóides e predadores*. São Paulo: Manole p.325-342.
- Qaim M. 2009. The economics of genetically modified crops. *Annual Review of Resource Economics* 1: 665-694.
- Rezende, A.V. 1998. Importância das matas de galeria: manutenção e recuperação. In: RIBEIRO, J.F.(Ed.). *Cerrado: Matas de galeria*. Planaltina: Embrapa Cerrados p.3-16.
- Roditakis E.; N.E. Roditakis & A. Tsagkarakou. 2005. Insecticide resistance in *Bemisia tabaci* (Homoptera: Aleyrodidae) populations from Crete. *Pest Management Science* 61: 577-582.
- Rodrigues A.R.S.; J.E. Serrão; V.W. Teixeira; J.B. Torres & A.A. Teixeira. 2008. Spermatogenesis, changes in reproductive structures, and time constraint associated with insemination in *Podisus nigrispinus*. *Journal of Insect Physiology* 54: 1543-1551.
- Sano E.E.; Jesus, E.T & H.S. Bezerra. 2001. Uso de um sistema de informação geográfica para quantificação de áreas remanescentes do Cerrado. Planaltina: Embrapa Cerrados. 2001. 4p. (Embrapa Cerrados. Comunicado Técnico, 62).
- Sant'Ana J.; R. Bruni; A.A. Abdul-Baki & J.R. Aldrich 1997. Pheromone-induced movement of nymphs of the predator, *Podisus maculiventris* (Heteroptera: Pentatomidae). *Biological Control* 10: 123-128.

Santos, T.C.C. & J.B.D. Câmara. 2002. GEO Brasil 2002: Environmental outlooks in Brazil. Brasília: IBAMA. 447p.

Silva A.G.A. 1933. Contribuição para o estudo da biologia de três Pentatomídeos: o possível emprego destes insetos no combate biológico de espécies nocivas. O Campo 43: 23-25.

Solomon M.E. 1949. The natural control of animal populations. Journal of Animal Ecology 18: 1-35.

Souza-Souto L.; W.J. Evangelista; E.R. Lima Jr.; J.C. Zanuncio & M.G. Fonseca. 2006. Sperm depletion: a cost for single mated females of *Podisus nigrispinus* (Dallas, 1851) (Heteroptera: Pentatomidae). Brazilian Archives of Biology and Technology 49: 923-926.

Torres J.B & J.C. Zanuncio. 2001. Effects of sequential mating by males on reproductive output of the stinkbug predator, *Podisus nigrispinus*. Biological Control 46: 469-480.

Torres J.B, J.C. Zanuncio & M.A. Moura. 2006. The predatory stinkbug *Podisus nigrispinus*: biology, ecology and augmentative releases for lepidoperan larval control in *Eucalyptus* forests in Brazil. Perspectives in Agriculture, Veterinary Science, Nutrition and Natural Resources 15: 1-18.

Tostowaryk W. 1971. Life history and behavior of *Podisus modestus* (Hemiptera: Pentatomidae) in Boreal Forest in Quebec. Canadian Entomologist 103: 662-674.

Toyama M.; F. Ihara & K. Yaginuma. 2006. Formation of aggregations in adults of the brown marmorated stink bug, *Halyomorpha halys* (Stål) (Heteroptera: Pentatomidae): The role of antennae in short-range locations. Applied Entomology and Zoology 41: 309-315.

Ventura M.U & A.R. Panizzi. 2003. Population dynamics, gregarious behavior and oviposition preference of *Neomegalotomus parvus* (Westwood) (Hemiptera: Heteroptera: Alydidae). Neotropical Entomology 46: 33-39.

Yu S.J. 1988. Selectivity of insecticides to the spined soldier bug (Heteroptera: Pentatomidae) and its lepidopterous prey. Journal of Economic Entomology 81: 119-122.

Zanuncio J.C.; R.N.C. Guedes; H.N. Oliveira & T.V. Zanuncio. 2002. Uma década de estudos com percevejos predadores: Conquistas e desafios. In: Parra J.R.P., P.S.M. Botelho, B.S. Corrêa-Ferreira & J.S. Bento (Eds.). Controle biológico no Brasil: Parasitóides e predadores. São Paulo. Manole 635p.

Zanuncio J.C.; P. Jusselino-Filho; R.C. Ribeiro; T.V. Zanuncio; F.S. Ramalho & J.E. Serrão. 2011. Hormetic responses of a stinkbug predator to sublethal doses of pyrethroid. Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology 87: 608-614.

CAPÍTULO 1

Machos leves de *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae) negligenciam fêmeas leves devido ao baixo *fitness* reprodutivo dessa escolha

RESUMO

A escolha sexual de percevejos machos é importante porque suas fêmeas com escassez alimentar na fase de ninfa põem menos ovos e com baixa viabilidade. A hipótese testada foi que machos de *Podisus nigrispinus* (Dallas) (Heteroptera: Pentatomidae) submetidos a uma dieta de baixa qualidade durante a fase ninfal são seletivos para a escolha de fêmeas que aumentem a qualidade de sua progênie. Machos e fêmeas leves foram obtidos de ninfas alimentadas uma vez por semana com pupas de *Tenebrio molitor* L. (Coleoptera: Tenebrionidae), enquanto que adultos pesados foram alimentados três vezes por semana e com uma fonte nutricional extra: folhas de algodão, *Gossypium hirsutum* L. (Malvaceae). Machos leves preferiram acasalar com fêmeas pesadas ($77,78 \pm 14,69\%$), enquanto os pesados não discriminaram fêmeas leves ou pesadas. Fêmeas acasaladas com machos leves de *P. nigrispinus* apresentaram semelhante número de ovos por fêmea que aquelas acasaladas com machos pesados. A importância do peso corpóreo de machos e fêmeas como uma pista para a seleção sexual em percevejos Asopinae é discutida.

PALAVRAS-CHAVE: Peso corpóreo, sucesso reprodutivo, seleção sexual, percevejo predador.

ABSTRACT

Male sexual choice of stinkbugs is important because its females with food shortage in the nymph stage lay fewer eggs and with low viability. The hypothesis tested was that males of *Podisus nigrispinus* (Dallas) (Heteroptera: Pentatomidae) after a low quality diet during nymph stage are selectivity towards choosing females that improve quality of its progeny. Light males and females were obtained from nymphs fed once a week with *Tenebrio molitor* L. (Coleoptera: Tenebrionidae) pupae, while heavy ones were fed three times per week and with an extra nutritional source: cotton, *Gossypium hirsutum* L. (Malvaceae), leaves. Light males preferred mating with heavy females ($77.78 \pm 14.69\%$), while heavy ones did not discriminate light or heavy females. Females mated with light *P. nigrispinus* males showed similar number of eggs per female as those mated with heavy males. The importance of male and female body weights as a clue for sexual selection in Asopinae stinkbugs is discussed.

KEY-WORDS: Prey scarcity, stinkbug predator, sexual selection, reproductive success.

INTRODUÇÃO

Percevejos do gênero *Podisus* (Heteroptera: Pentatomidae: Asopinae) podem reduzir níveis populacionais de Lepidoptera desfolhadoras em áreas agrícolas e florestais. Esses insetos são considerados um caso de sucesso de controle biológico no Brasil com tecnologias de criação e liberação investigadas desde as últimas duas décadas (Zanuncio et al. 2002a).

Asopinae, como *Podisus maculiventris* (Say) (Heteroptera: Pentatomidae), podem não controlar pragas de forma imediata por ter aumento populacional não sincronizado em curta escala temporal, característico de monocultivos (O'Neil et al. 1996). Além disso, o estado fisiológico das fêmeas, as condições ambientais da geração parental e inimigos naturais podem reduzir o potencial máximo reprodutivo desses inimigos naturais no campo (Lundgren 2011). O aumento populacional de agentes de controle biológico depende da busca por parceiros sexuais e de processos reprodutivos como a seleção sexual, mas tais questões são pouco investigadas em predadores Neotropicais.

A procura, localização, corte e acasalamento em percevejos depende de componentes, isolados ou simultâneos, como estímulos visuais, químicos, táteis e físicos. As vibrações realizadas no substrato onde estão presentes (Zunic et al. 2008) e a atração por voláteis de plantas injuriadas por herbívoros são alguns exemplos (Dickens 1999). Dificuldades metodológicas, tecnologias de alto custo, limitações sobre ecologia química e poucos estudos de campo contribuem para lacunas no conhecimento sobre ecologia reprodutiva de percevejos Pentatomidae: Asopinae. Menos de 1% das 38.000 espécies de Heteroptera possuem algum tipo de semioquímico identificado, sem considerar as cerca de 25.000 espécies desconhecidas (Moraes et al. 2008). Dessa forma, hipóteses sobre seleção sexual podem responder questões sobre a ecologia reprodutiva de percevejos Pentatomorpha, incluindo predadores terrestres.

A teoria do investimento parental (Trivers 1972) prevê que fêmeas de espécies cujos machos investem bastante no *fitness* dos filhos competem por recursos e/ou com machos sexualmente ativos, mas estes podem ser seletivos na escolha da parceira (Bonduriansky 2001). Os processos seleção sexual de *Podisus nigrispinus* (Dallas) (Heteroptera: Pentatomidae), um importante predador Neotropical, são pouco estudados demonstrando a importância de se investigar metodologias para maximizar sua reprodução e adaptabilidade no campo.

Machos poliândricos podem vencer a competição intra-sexual fora (p.ex. eficiência na corte) ou dentro da parceira (p.ex. competição espermática) (Parker 1970, Franco et al. 2011). A duração pode ser eficiente, apesar da competição entre espermatozoides em longas cópulas ser pouco estudada em percevejos (Lundgren 2011). A cópula de *Nezara viridula* (L.)

(Heteroptera: Pentatomidae) foi mais longa na presença de mais de um macho (McLain 1980). Porém, cópulas longas em *P. nigrispinus* foram atribuídas a manobras do aedeago para atingir a espermateca e, dessa forma, preenchê-la com espermatozóides e não, exclusivamente, como comportamento de guarda (Rodrigues et al. 2008). Todavia, a produção de células sexuais polimórficas por machos de *P. nigrispinus* sugere funções distintas e indica a importância evolutiva da competição intra-sexual (Araújo et al. 2011).

Adultos de *P. nigrispinus* podem enfrentar competição sexual, mas os critérios de escolha por parceiros são, ainda, pouco conhecidos para esse predador. Esse trabalho investiga uma condição que pode ocorrer em monocultivos com liberação inundativa desses inimigos naturais e sugerida por De Clercq et al. (1998). Ou seja, insetos de laboratório com melhor qualidade nutricional que co-específicos silvestres podem competir no campo por parceiras sexuais com distintos perfis nutricionais. Dessa forma, a hipótese de que machos de *P. nigrispinus*, com baixa qualidade alimentar durante a fase imatura, possuem maior seletividade por parceiras sexuais de qualidade para lhes conferir maior *fitness* reprodutivo foi estudada.

MATERIAL E MÉTODOS

A pesquisa foi conduzida em casa de vegetação (Departamento de Biologia Animal) e no Laboratório de Controle Biológico de Insetos (LCBI) no Instituto de Biotecnologia Aplicada à Agropecuária (BIOAGRO) da Universidade Federal de Viçosa (UFV) em Viçosa, Minas Gerais, Brasil. Espécimes de *P. nigrispinus* foram obtidos de colônias desse inseto no LCBI, onde são criados em gaiolas de madeira teladas (30 x 30 x 30 cm) com água e folhas de *Eucalyptus urophylla* (Myrtaceae) como substrato vegetal para alimentação. Esse predador recebe em abundância pupas de *Tenebrio molitor* L. (Coleoptera: Tenebrionidae) no lado superior externo das gaiolas (Zanuncio et al. 2001).

Experimento 1 (Testes de escolha e confecção de etogramas)

Insetos com diferentes regimes alimentares foram utilizados para se testar a hipótese proposta. O peso corpóreo dos adultos diferenciou machos e fêmeas de *P. nigrispinus* com dieta completa ou incompleta (Scriber & Slansky Jr. 1981). Ninfas de segundo estágio de *P. nigrispinus* (n= 300) foram mantidas em casa de vegetação em sacos de tecido organza (25 x 15 cm) com dois regimes alimentares: (R1) pupas de *T. molitor* ou (R2) pupas de *T. molitor* e folhas de algodão *Gossypium hirsutum* L. (Malvaceae), proporcionando zoofagia ou zoofitofagia, respectivamente. A denominação fêmeas e machos leves indicou adultos do

primeiro regime alimentar (R1) e fêmeas e machos pesados aqueles do segundo regime alimentar (R2).

Dez ninfas de *P. nigrispinus* foram mantidas por saco de tecido organza, representando uma repetição, com quinze repetições por regime alimentar. Um tubo plástico tipo anestésico odontológico (2,5ml) com água destilada foi fixado na parte superior de cada saco para fornecer água e umidade aos predadores (Zanuncio et al. 2004) em ambos os regimes alimentares.

Duas pupas de *T. molitor* foram fornecidas, por grupo de dez ninfas de *P. nigrispinus*, a cada sete dias no R1, caracterizando dieta incompleta (De Clercq & Degheele 1992, Wiedenmann & O'Neil 1992). No R2, plantas de algodão com 25 dias de idade em vasos plásticos (54 x 34 cm) foram mantidas com adubação e umidade adequadas. Sacos com ninfas desse predador envolveram ramos de plantas de algodão com folhas sadias até a emergência do último adulto de cada repetição. Duas pupas de *T. molitor* foram fornecidas, por grupo de dez ninfas, e substituídas a cada dois dias. Esse regime (R2) foi caracterizado como dieta completa (Molina-Rugama et al. 1998, Lemos et al. 2003). No primeiro regime alimentar, as pupas de *T. molitor* (mesmo parcialmente predadas) foram mantidas até o sétimo dia para evitar o canibalismo comum em Asopinae (Pires et al. 2011).

Os adultos de *P. nigrispinus* foram sexados, logo após a emergência, com base na aparência externa da genitália (Zanuncio et al. 2002b), pesados e individualizados em placas de Petri (9 x 1,5cm) com um chumaço de algodão embebido em água destilada fixado na parte interna da tampa da placa para fornecer água e umidade. Machos e fêmeas de *P. nigrispinus*, independente do regime alimentar, foram individualizados por quatro dias para maturação sexual (Zanuncio et al. 1992) em câmaras climatizadas tipo BOD a $25 \pm 2^{\circ}\text{C}$, $60 \pm 10\%$ de UR e fotoperíodo de 12hs. Adultos dos dois regimes alimentares receberam a mesma dieta das ninfas nesses quatro primeiros dias de vida. Após esse período, foram mantidos em bandejas plásticas (40 x 40 x 20 cm) tampadas com um pedaço de tela de plástico com malha de 2 x 2 mm e dimensões de 50 x 50 cm para impedir a fuga e facilitar a visualização dos adultos. Essa tampa foi colocada por cima da bandeja plástica ultrapassando suas bordas, dobrada nas laterais e fixada à bandeja com liga elástica. Adultos sadios (sem patas ou antenas quebradas) foram utilizados no teste de escolha de acasalamento com dois tratamentos: (T1) um macho leve com uma fêmea leve e outra pesada e (T2) um macho pesado com uma fêmea leve e outra pesada (Figura 1).

Os testes de escolha foram montados a partir das 10:00 horas da manhã, pois *P. nigrispinus* apresenta maior frequência de acasalamento em horários próximos ao meio dia

(Pires et al. 2006). Fêmeas desse predador foram dispostas nas extremidades e os machos no meio da bandeja (Figura 1) com trinta repetições por tratamento. A tampa (tela plástica) foi montada nas bordas da bandeja e o comportamento de acasalamento avaliado com etograma (Carvalho et al. 1995), imediatamente, após a introdução dos adultos diferenciados entre tratamentos com uma mancha de tinta branca à base de água e sem odor na tíbia traseira daqueles fracos. Essa tinta não influenciou no comportamento de acasalamento em ensaios anteriores.

O período de pré-cópula de *P. nigrispinus* foi de $59,28 \pm 15,22$ a $90,42 \pm 20,42$ minutos (observações preliminares para 10 casais). Dessa forma, o período máximo dos testes de escolha foi de quatro horas ou o período necessário para o macho inserir o aedeago em uma das fêmeas, realizar o giro de 180° e assumir posição diametralmente oposta à da parceira. Essas etapas antes da cópula são características na subfamília Asopinae (Carvalho et al. 1995). Casais que não copularam após quatro horas do início das observações foram registrados como não acasalados. Os dados do total de acasalamentos, escolha dos machos e tomada de iniciativa entre sexos e por sexo foram registrados.

Confeção de etogramas

Quarenta casais recém-emergidos dos regimes R1 ou R2 foram mantidos em arena circular (14,0 x 2,0 cm) e o comportamento de corte e acasalamento descrito ininterruptamente (Carvalho et al. 1995). O período (minutos) das etapas específicas do acasalamento de *P. nigrispinus* por possibilidade dos testes de escolha foi comparado.

Experimento 2 (Fertilidade e fecundidade em função da escolha)

Adultos de *P. nigrispinus* dos dois regimes alimentares (R1 e R2) foram sexados, pesados e individualizados em placas de Petri (9 x 1,5 cm) por quatro dias, em câmaras climatizadas tipo BOD a $25 \pm 2^\circ\text{C}$, $60 \pm 10\%$ de UR e fotoperíodo de 12hs. Vinte casais desse predador foram utilizados por tratamento: tratamento T1- macho pesado com fêmea pesada; T2- macho pesado com fêmea leve; T3- macho leve com fêmea pesada e T4- macho leve com fêmea leve.

Os casais de *P. nigrispinus* foram mantidos em placas de Petri (12 x 2 cm) com um chumaço de algodão embebido em água destilada para fornecer água e umidade a esse predador. Pupas de *T. molitor* foram oferecidas *ad libidum* por casal e, a cada 24 horas, o período de oviposição, número de posturas, ovos por fêmea, período de incubação, viabilidade dos ovos e número de ninfas foram registrados.

Estatística

Os dados foram submetidos à pressuposição da normalidade com o teste de aderência de Lilliefors e visualmente pela simetria do histograma com o programa SAEG (Sistema de Análises Estatísticas e Genéticas) (Ribeiro Junior & Melo 2009). Os dados do peso de machos e fêmeas nos dois regimes alimentares seguiram distribuição normal, foram analisados com ANOVA e comparados pelo teste F a 5% de probabilidade. Os dados do número de acasalamentos e teste de escolha não apresentaram distribuição normal e, dessa forma, foram avaliados por análise não-paramétrica com o teste para duas amostras de Wilcoxon-Mann-Whitney ($P < 0,05$). O tempo gasto para os machos de *P. nigrispinus* realizarem determinadas etapas do etograma seguiu distribuição normal e, por isso, diferenças entre tratamentos foram verificadas por ANOVA com médias comparadas pelo teste Tukey a 5% de probabilidade. Os dados do experimento 2 seguiram distribuição normal e, por isto, foram analisados com ANOVA e as médias comparadas pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

RESULTADOS

Machos ($F = 30,93$; $P = 0,002$) e fêmeas ($F = 79,25$; $P = 0,00$) de *P. nigrispinus* foram mais pesados com a zoofitofagia que, apenas, com zoofagia (Figura 2).

Indivíduos do tratamento 1 no teste de escolha acasalaram em $70,00 \pm 8,50\%$ ($Z = 5,64$; $P = 0,00$) das oportunidades, enquanto no T2 isto foi de $60,61 \pm 8,50\%$ ($Z = 2,96$; $P = 0,001$) (Figura 3A). Machos e fêmeas de *P. nigrispinus* moveram-se aleatoriamente sem uma seqüência de comportamento definida e com períodos de imobilidade, independentemente do regime alimentar, logo após introduzidos na arena.

A escolha de fêmeas por machos de *P. nigrispinus* diferiu com a dieta completa ou não na fase imatura. Machos leves preferiram fêmeas pesadas ($77,78 \pm 14,69\%$) que leves ($22,22 \pm 14,69\%$) ($Z = 7,75$, $P = 0,00$), enquanto os mais pesados (com dieta completa) não discriminaram fêmeas pesadas ($54,54 \pm 15,74\%$) ou leves ($45,45 \pm 15,74\%$) ($Z = 1,26$, $P = 0,102$) (Figura 3B).

A tomada de iniciativa (aproximação de um dos sexos até o sexo oposto) para acasalamento por machos leves ou pesados de *P. nigrispinus* foi semelhante ($F = 0,624$; $P > 0,05$) (Figura 3A). A iniciativa de acasalamento entre machos e fêmeas foi semelhante entre tratamentos ($F = 0,748$; $P > 0,05$) (Figura 3B). Todavia, fêmeas pesadas de *P. nigrispinus* tomaram maior número de iniciativas para acasalamento com machos leves (T1) e pesados (T2) que aquelas leves em ambos os tratamentos ($F = 25,02$; $P = 0,01$) (Figura 3C).

As etapas comportamentais de acasalamento de *P. nigrispinus* foram semelhantes entre combinações de adultos pesados e leves e, por isto, apenas um etograma descritivo do comportamento de acasalamento desse predador *P. nigrispinus* foi apresentado (Figura 4). Machos de *P. nigrispinus* tocaram o dorso das fêmeas com suas antenas posicionando-as em forma de “V” (de forma retilínea) para efetuar a cópula, enquanto estas posicionaram as antenas em “V” para cima. Machos subiram no dorso das fêmeas a partir da extremidade anterior, posterior ou lateral, posicionando-se com a cabeça no mesmo sentido daquela da fêmea. Logo após, se movimentaram sobre as fêmeas, tocando a extremidade posterior do abdome das mesmas com suas antenas e retomaram a posição da cabeça no sentido das mesmas (Figura 4). Fêmeas permaneceram imóveis e machos tentaram iniciar a cópula. Oito fêmeas rejeitaram os machos, afastando-os com as patas posteriores ou inclinando o abdome para cima, inviabilizando a cópula (Figura 4).

O período entre o início do experimento até o encontro do macho com a fêmea (seis a sete minutos) ($F= 0,408$; $P= 0,10$) e o de monta do macho sobre a fêmea até a realização do giro de 180° graus ($F= 0,528$; $P= 0,06$) (Figuras 5A e C) foram semelhantes entre tratamentos. Porém, a duração entre o encontro com a fêmea até a subida do macho de *P. nigrispinus* na mesma (monta) diferiu entre tratamentos ($F= 22,34$; $P= 0,00$) (Figura 5B).

O número de ovos/fêmea ($F= 36,75$; $P= 0,003$) diferiu entre tratamentos (Tabela 1). Fêmeas leves acasaladas com machos leves produziram 37,12% menos ovos que as pesadas. Por outro lado, essas produziram maior número de ovos (32,66%) que fêmeas leves com machos pesados. O número de ninfas/fêmea ($F= 28,66$; $P= 0,00$) e a viabilidade dos ovos ($F= 42,31$; $P= 0,05$) de fêmeas de *P. nigrispinus* foram, também, menores para fêmeas leves que para aquelas pesadas independente do macho. O período de incubação dos ovos de *P. nigrispinus* foi semelhante entre tratamentos ($F= 0,02$; $P< 0,05$).

DISCUSSÃO

O peso semelhante de adultos do regime 1 ao de *P. nigrispinus* com dieta adequada (larvas de *T. molitor* diariamente) (Lemos et al. 2003) sugere que a alimentação semanal pode não ter limitado a obtenção de nutrientes pelas ninfas desse predador. Os insetos utilizados são de sucessivas gerações laboratoriais com quantidade e qualidade adequadas de alimento, o que possibilita a *P. nigrispinus* alcançar peso corpóreo elevado (De Clercq et al. 1998, Mohaghegh et al. 1999). Além disso, mudanças na dieta de percevejos predadores em laboratório podem não causar efeito imediato em curto prazo (Coudron et al. 2011) e pupas de *T. molitor* não resistem à manipulação, o que reduz os gastos energéticos das ninfas com esse

regime. Isto pode ter contribuído para a obtenção de adultos com pesos intermediários no regime 1, mas o material vegetal permitiu a obtenção de adultos com pesos corpóreos diferentes entre os dois regimes.

A falta de acasalamentos em 30% (n= nove repetições) e 40% (n= 12 repetições) nos tratamentos T1 e T2, respectivamente, não está bem esclarecida. Efeitos fisiológicos que influenciam no acasalamento de *P. nigrispinus*, como a maturidade sexual dos adultos recém-emergidos (Zanuncio et al. 1992) e a hora do dia para montagem dos experimentos (Pires et al. 2006) foram minimizados. Além disso, o período disponível para ocorrência de acasalamentos foi maior do que em outros trabalhos (Neves et al. 2009). A falta de acasalamento de alguns adultos de *P. nigrispinus* foi identificada por movimentação sem uma seqüência definida e com períodos de imobilidade em ambos os sexos como relatado em *P. maculiventris* antes da cópula (Zunic et al. 2008) ou *P. nigrispinus* antes da predação (Lemos et al. 2005).

A maior seleção de fêmeas pesadas por machos leves de *P. nigrispinus* pode ser uma estratégia para potencializar seu *fitness* com menores gastos energéticos na produção de células sexuais, síntese e transferência de substâncias acessórias para a fêmea (Andersson & Simmons 2006; Araújo et al. 2011, Franco et al. 2011). Essa estratégia pode reduzir cópulas com fêmeas mal nutridas que apresentam menor capacidade reprodutiva (Lemos et al. 2005, Lundgren 2011).

A falta de preferência de machos pesados por fêmeas pesadas ou leves de *P. nigrispinus* discorda do observado para *N. viridula* e *Euschistus conspersus* Uhler (Heteroptera: Pentatomidae). Machos desses insetos preferiram fêmeas mais pesadas para acasalamento devido à competição intra-sexual e pela relação entre tamanho corpóreo feminino e fecundidade (McLain 1980, Krupke et al. 2008). Essa relação também é relatada em Asopinae (Zanuncio et al. 2002b, Legaspi & Legaspi Jr. 2005, Oliveira et al. 2005, Lemos et al. 2009). Escolhas para acasalamentos pelos machos são mediadas por riscos e benefícios e quanto maior os riscos, mais criteriosa a escolha por parceiras sexuais de qualidade (Bonduriansky 2001). Dessa forma, o menor rigor na escolha sugere que machos pesados de *P. nigrispinus* tenham tido uma condição de pouco risco para definir suas escolhas. A ausência de competição e o fato das fêmeas (principalmente as leves) apresentarem pesos corpóreos intermediários podem explicar a falta de escolha para esse grupo de machos. Isto concorda com o fato de machos com tamanhos (de olhos) grandes e intermediários terem apresentado escolhas semelhantes por fêmeas de *Cyrtodiopsis dalmanni* (Wiedemann) (Diptera: Diopsidae) (Hingle et al. 2001).

A tomada de iniciativa para acasalamento pode induzir respostas comportamentais como a aproximação mais rápida de um sexo ao outro como nos percevejos *Megacopta punctissimum* (Montandon) (Heteroptera: Plataspidae), *Jadera haematoloma* Herrich-Schaeffer (Heteroptera: Rhopalidae) e *Acrosternum hilare* (Say) (Heteroptera: Pentatomidae) (Hibino 1986, Carroll & Salamon 1995 e Capone et al. 1995, respectivamente) ou em outras ordens de insetos (Crespi 1989). A falta de competição por parceiras entre machos de *P. nigrispinus* e a curta distância entre eles pode explicar o número semelhante de iniciativas entre machos dos diferentes regimes alimentares. Entretanto, a longas distâncias, o gasto com a síntese e manutenção de glândulas de feromônio para aproximação pelo sexo oposto pode ser realizada por um dos sexos ou ambos em Pentatomidae (Aldrich 1988).

A iniciativa das fêmeas pesadas de *P. nigrispinus* para aproximação a curtas distâncias e indução à corte por machos demonstra uma resposta comportamental para proporcionar uma maturação adequada dos oócitos e desenvolvimento ovariano, como observado para *P. maculiventris* (Shapiro et al. 2000) e *B. tabidus* (Lemos et al. 2011). Fêmeas de Asopinae sem material vegetal na dieta apresentaram maior período de pré-oviposição, intervalo entre posturas e menor período de oviposição (Adams 2000; Ramalho et al. 2008, Holtz et al. 2011, Lundgren 2011), sugerindo que a indisponibilidade para acasalamento de fêmeas leves de *P. nigrispinus* esteve ligada ao seu estado nutricional.

O comportamento de acasalamento de adultos de *P. nigrispinus* oriundos de ninfas com diferentes regimes alimentares indica que a corte na subfamília Asopinae segue um padrão (Carvalho et al. 1995) e não depende do tipo de dieta fornecida na fase imatura. Todavia, a maior resistência de fêmeas leves em aceitarem a monta por machos leves sugere que a qualidade do parceiro no final do comportamento de corte (aceitação definitiva pela fêmea) é importante para o acasalamento nesse inseto. Resultados semelhantes foram descritos em sistemas de acasalamento compostos por insetos (Carroll & Salamon 1995, Capone 1995, Aluja et al. 2008) e aranhas (Schäfer et al. 2008).

O maior período de aceitação (até a subida pelo macho) por fêmeas leves com machos leves de *P. nigrispinus* sugere que essas não estiveram receptivas, provavelmente, devido aos gastos com reprodução associados a etapas anteriores à ovogênese. Fêmeas leves podem dificultar o acasalamento para evitar gastos e aguardar melhores condições para acasalamento até a obtenção de energia para a reprodução. Relações de *trade-off* são relatadas para fêmeas de percevejos Asopinae com aumento da longevidade em detrimento da reprodução em condições ambientais ou nutricionais inadequadas (Legaspi et al. 1996, Shapiro & Legaspi 2006, Ramalho et al. 2008). Isto permitiu às fêmeas de *P. maculiventris*, provenientes de

ninfas com dieta de qualidade inferior, se recuperar e apresentar reprodução adequada após uma condição de disponibilidade alimentar (Legaspi & Legaspi Jr. 2004).

A falta de iniciativas de fêmeas leves de *P. nigrispinus* pode, também, ser uma resposta para evitar riscos como a transmissão horizontal de patógenos (Rolff & Silva-Jothy 2002) e predação. Isto é importante para o gênero *Podisus* com cópulas de até 11hs (Rodrigues et al. 2009) e a posição oposta assumida dos parceiros durante a cópula, o que pode aumentar a vulnerabilidade à predadores.

O número semelhante de ovos de fêmeas de *P. nigrispinus* de ninfas mantidas com folhas de algodão e pupas de *T. molitor*, independentemente da qualidade do macho, com essa planta e a presa natural, *Alabama argillacea* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) (Santos et al. 2002) confirma a qualidade de *T. molitor* como presa para esse predador (Torres et al. 2006, Zanuncio et al. 2011). Por outro lado, o menor número de ovos e descendentes das fêmeas sem folhas comprova que o tipo de dieta na fase imatura pode comprometer o potencial reprodutivo feminino como relatado para *Podisus* spp. (Legaspi & Legaspi Jr. 2004, Lemos et al. 2010, Lundgren 2011). O desempenho reprodutivo semelhante de machos leves e pesados de *P. nigrispinus* com fêmeas pesadas desse predador comprova que o peso corpóreo de fêmeas é uma pista importante para o sucesso reprodutivo masculino. Fêmeas pesadas em diversos grupos de insetos são, também, preferidas para acasalamentos (Crespi 1989).

O período semelhante de incubação dos ovos de *P. nigrispinus* com as combinações de fêmeas e machos leves ou pesados indica que variações nesse parâmetro se devem a fatores genéticos (Mohaghegh et al. 1998). Períodos semelhantes de incubação de ovos para Asopinae com diferentes dietas ou exposição à xenobióticos foram, também, relatados (Zanuncio et al. 2012 e Pereira et al. 2009, respectivamente). Por outro lado, a menor viabilidade de ovos nos tratamentos 2 e 4 indica que esse parâmetro depende da qualidade materna como observado para *B. tabidus* (Oliveira et al. 2005), *N. viridula* e *Euschistus heros* (Fabricius) (Heteroptera: Pentatomidae) (Fortes et al. 2006). Isto reforça a idéia de que machos leves de *P. nigrispinus* podem identificar pistas reprodutivas de fêmeas bem nutridas em função da sua qualidade nutricional.

A contribuição de machos para o fitness reprodutivo das fêmeas não foi demonstrada, mas isto pode ser importante para *P. nigrispinus*, cujos machos produzem células sexuais polimórficas com prováveis funções na fertilização, nutrição e competição de espermatozóides (Araújo et al. 2011). Isto indica que componentes paternos possam ser utilizados pelos embriões para nutrição e altas viabilidades de ovos. Isto foi demonstrado pelo fato de fêmeas virgens de *P. nigrispinus* colocarem ovos inférteis (De Clercq et al. 1998) e

que, em outros insetos, a qualidade do macho influencia no sucesso da prole (Aluja et al. 2008).

A escolha sexual dos machos de *P. nigrispinus* contribui claramente para o sistema de reprodução desse inseto, com o peso corpóreo como uma importante pista ao acesso de informações sobre a qualidade dos parceiros no acasalamento desse predador. Machos leves de *P. nigrispinus* foram capazes de distinguir fêmeas bem ou mal nutridas através desse tipo de pista e, dessa forma, adquirirão sucesso reprodutivo. O presente estudo contribui para o melhor entendimento da participação dos machos, que ainda é pouco estudada, na reprodução de insetos e sugere que a seleção sexual masculina em *P. nigrispinus* depende da qualidade das fêmeas e dos custos associados com o acasalamento. Esses dois atributos são comuns a muitos, se não todos, sistemas de acasalamento da classe Insecta. A escolha do sexo masculino em Pentatomidae: Asopinae pode ser mais importante do que se acreditava e salientamos que é urgente a necessidade de se considerar o papel da escolha do sexo masculino em estudos envolvendo sistemas de acasalamento e seleção sexual desses importantes agentes de controle biológico.

AGRADECIMENTOS

O primeiro autor agradece a Ancidériton Antônio de Castro, Priscilla Lara Faria e Rita Cristina Pereira de Freitas pelo auxílio na análise do etograma. Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) e Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais (FAPEMIG) pelas bolsas e auxílios concedidos.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Adams T.S. 2000. Effect of diet and mating on oviposition in the twospotted stink bug *Perillus bioculatus* (F.) (Heteroptera: Pentatomidae). *Annals of the Entomological Society of America* 93: 1288-1293.

Aldrich J.R. 1988. Chemical ecology of the Heteroptera. *Annual Review of Entomology* 33: 211-238.

Aluja M., D. Pérez-Staples, J. Sivinski, A. Sánchez & J. Piñero. 2008. Effects of male condition on fitness in two tropical tephritid flies with contrasting life histories. *Animal Behaviour* 76: 1997-2009.

Andersson M & L.W. Simmons. 2006. Sexual selection and mate choice. *Trends in Ecology & Evolution* 21: 296-302.

- Araújo V.A., J. Lino-Neto, F.S. Ramalho, J.C. Zanuncio & J.E. Serrão. 2011. Ultrastructure and heteromorphism of spermatozoa in five species of bugs (Pentatomidae: Heteroptera). *Micron* 42: 560-567.
- Bonduriansky R. 2001. The evolution of male mate choice in insects: A synthesis of ideas and evidence. *Biology Review* 76: 305-339.
- Capone T.A. 1995. Mutual preference for large mates in green stink bugs, *Acrosternum hilare* (Hemiptera: Pentatomidae). *Animal Behaviour* 49: 1335-1344.
- Carroll S.P. & M.H. Salamon. 1995. Variation in sexual selection on male body size within and between populations of the soapberry bug. *Animal Behaviour* 50: 1463-1474.
- Carvalho R.S., E.F. Vilela, M. Borges & J.C. Zanuncio. 1995. Comportamento de casamento do predador *Podisus nigrispinus* (Dallas) (Heteroptera: Pentatomidae: Asopinae). *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil* 24: 165-171.
- Coudron T.A., K.S. Shelby, M.R. Ellersieck, B.R. Winston & H.J.R. Popham. 2011. Developmental response of the beneficial predator *Podisus maculiventris* to change in dietary ascorbic acid concentration. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 139: 235-241.
- Crespi B.J. 1989. Causes of assortative mating in arthropods. *Animal Behaviour* 38: 980-1000.
- De Clercq P & D. Deghele. 1992. Effects of mating status on body weight, oviposition, egg load, and predation in the predatory stinkbug *Podisus maculiventris* (Heteroptera: Pentatomidae). *Annals of the Entomological Society of America* 90: 121-127.
- De Clercq P., G. Keppens, G. Anthonis & D. Deghele. 1998. Laboratory rearing of the predatory stinkbug *Podisus sagitta* (Fab.) (Heteroptera: Pentatomidae). *Mededelingen Faculteit Landbouwwetenschappen Rijksuniversiteit Gent* 53: 1213-1217.
- Dickens J.C. 1999. Predator-prey interactions: Olfactory adaptations of generalist and specialist predators. *Agricultural and Forest Entomology* 1: 47-54.
- Fortes P., S.R. Magro, A.R. Panizzi & J.R.P. Parra. 2006. Development of a dry artificial diet for *Nezara viridula* (L.) and *Euschistus heros* (Fabricius) (Heteroptera: Pentatomidae). *Neotropical Entomology* 35: 567-572.
- Franco K., A. Jauset & C. Castañé. 2011. Monogamy and polygamy in two species of mirid bugs: A functional-based approach. *Journal of Insect Physiology* 57: 307-315.
- Hibino Y. 1986. Female choice for male gregariousness in a stink bug, *Megacopta punctissimum* (Montandon) (Heteroptera, Plataspidae). *Journal of Ethology* 4: 91-95.
- Hingle A., K. Fowler & A. Pomiankowski. 2001. Size-dependent mate preference in the stalk-eyed fly *Cyrtodiopsis dalmanni*. *Animal Behaviour* 61: 589-595.
- Holtz A.M., G.A. Almeida, M.A.M. Fadini, J.C. Zanuncio, J.S. Zanuncio Junior & G.S. Andrade. 2011. Phytophagy on eucalyptus plants increases the development and reproduction

of the predator *Podisus nigrispinus* (Hemiptera: Pentatomidae). *Acta Scientiarum. Agronomy* 33: 231-235.

Johansson B.G. & Jones T.M. 2007. The role of chemical communication in mate choice. *Biological Reviews* 82: 265-289.

Krupke C.H., J.F. Brunner & V.P. Jones. 2008. Factors influencing mate choice in *Euschistus conspersus* Uhler (Heteroptera: Pentatomidae). *Environmental Entomology* 37: 192-197.

Legaspi J.C. & B.C. Legaspi Jr. 2005. Body weights and egg loads in field-collected *Podisus maculiventris* (Heteroptera: Pentatomidae). *Florida Entomologist*. 88: 38-42.

Legaspi J.C., R.J. O'Neil & B.C. Legaspi Jr. 1996. Trade-offs in body weights, egg loads, and fat reserves of field-collected *Podisus maculiventris* (Heteroptera: Pentatomidae). *Environmental Entomology* 25: 155-164.

Legaspi J.C. & B.C. Legaspi Jr. 2004. Does a polyphagous predator prefer prey species that confer reproductive advantage? Case study of *Podisus maculiventris*. *Environmental Entomology* 33: 1401-1409.

Lemos W.P., F.S. Ramalho, J.E. Serrão & J.C. Zanuncio. 2003. Effects of diet on development of *Podisus nigrispinus* (Dallas) (Het., Pentatomidae), a predator of the cotton leafworm. *Journal of Applied Entomology* 127: 389-395.

Lemos W.P., F.S. Ramalho, J.E. Serrão & J.C. Zanuncio. 2005. Morphology of female reproductive tract of the predator *Podisus nigrispinus* (Dallas) (Heteroptera: Pentatomidae) fed on different diets. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 48: 129-138.

Lemos W.P., J.C. Zanuncio & J.E. Serrão. 2005. Attack behavior of *Podisus rostralis* (Heteroptera: Pentatomidae) adults on caterpillars of *Bombyx mori* (Lepidoptera: Bombycidae). *Brazilian Archives of Biology and Technology* 48: 975-981.

Lemos W.P., J.C. Zanuncio, F.S. Ramalho, V.V. Zanuncio & J.E. Serrão. 2010. Herbivory affects ovarian development in the zoophytophagous predator *Brontocoris tabidus* (Heteroptera, Pentatomidae). *Journal of Pest Science* 83: 69-76.

Lemos W.P., J.E. Serrão, J.C. Zanuncio, M.C. Lacerda, V.V. Zanuncio & R.C. Ribeiro. 2009. Body weight and protein content in the haemolymph of females of the zoophytophagous predator *Brontocoris tabidus* (Heteroptera: Pentatomidae) with different diets and ages. *Journal of Plant Diseases and Protection* 116: 218-222.

Lemos W.P., R.C. Ribeiro, F.S. Ramalho, J.E. Serrão & J.C. Zanuncio. 2011. The reproductive tract of the males of the zoophytophagous predator *Brontocoris tabidus* (Signoret) (Heteroptera: Pentatomidae) with different diets and ages. *American Journal Agriculture & Biology Science* 6: 12-18.

Lundgren J.G. 2011. Reproductive ecology of predaceous Heteroptera. *Biological Control* 59: 37-52.

McLain D.K. 1980. Female choice and the adaptive significance of prolonged copulation in *Nezara viridula*. *Journal of the Georgia Entomological* 16: 67-70.

- Mohaghegh J., P. De Clercq & L. Tirry. 1998. Maternal age and egg weight affect offspring performance in the predatory stink bug *Podisus nigrispinus*. *BioControl* 43: 163-174.
- Mohaghegh J., P. De Clercq & L. Tirry. 1999. Effects of rearing history and geographical origin on reproduction and body size of the predator *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae). *European Journal of Entomology* 96: 69-72.
- Molina-Rugama A.J., J.C. Zanuncio & T.V. Zanuncio. 1998. Reproductive strategy of *Podisus rostralis* (Stal) (Heteroptera: Pentatomidae) females under different feeding intervals. *Biocontrol Science and Technology* 8: 583-588.
- Moraes M.C.B., M. Pareja, R.A. Laumann & M. Borges. 2008. The chemical volatiles (semiochemicals) produced by Neotropical stink bugs (Hemiptera: Pentatomidae). *Neotropical Entomology* 37: 489-505.
- Neves R.C.S., J.B. Torres & L.M. Vivan. 2009. Reproduction and dispersal of wing-clipped predatory stinkbugs, *Podisus nigrispinus* in cotton fields. *BioControl* 54: 9-17.
- O'Neil R.J., K. Nagarajan, R.N. Wiedenmann & J.C. Legaspi. 1996. A simulation model of *Podisus maculiventris* (Say) (Heteroptera: Pentatomidae) and mexican bean beetle, *Epilachna varivestis* (Mulsant) (Coleoptera: Coccinellidae), population dynamics in soybean, *Glycine max* (L.). *Biological Control* 6: 330-339.
- Oliveira I., J.C. Zanuncio, J.E. Serrão, T.V. Zanuncio, T.B.M. Pinon & M.C.Q. Fialho. 2005. Effect of female weight on reproductive potential of the predator *Brontocoris tabidus* (Signoret, 1852) (Heteroptera: Pentatomidae). *Brazilian Archives of Biology and Technology* 48: 295-301.
- Parker G.A. 1970. Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. *Biological Reviews* 45: 525-567.
- Pereira A.I.A., F.S. Ramalho, C.M. Bandeira, J.B. Malaquias & J.C. Zanuncio. 2009. Age-dependent fecundity of *Podisus nigrispinus* (Dallas) (Heteroptera: Pentatomidae) with sub lethal doses of Gammacyhalothrin. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 52: 1157-1166.
- Pires E.M., R. Pinto, M.C. Lacerda, J.C. Zanuncio & M.C.Q. Fialho. 2006. Potencial reprodutivo horário do predador de lagartas desfolhadoras do eucalipto: *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae). *Revista Árvore* 30: 1039-1044.
- Pires E.M., J.C. Zanuncio & J.E. Serrão. 2011. Cannibalism of *Brontocoris tabidus* and *Podisus nigrispinus* during periods of pre-release without food or fed with Eucalyptus cloeziana plants. *Phytoparasitica* 39: 27-34.
- Ramalho F.S., J. Mezzomo, W.P. Lemos, C.M. Bandeira, J.B. Malaquias, J.P.S. Silva, G.L.D. Leite & J.C. Zanuncio. 2008. Reproductive strategy of *Podisus nigrispinus* females under different feeding intervals. *Phytoparasitica* 36: 30-37.
- Ribeiro Junior J.I & A.L.P. Melo. 2008. Guia prático para utilização do SAEG. Viçosa, MG. Editora UFV. 288p.

- Rodrigues A.R.S., J.E. Serrão, V.W. Teixeira, J.B. Torres & A.A. Teixeira. 2008. Spermatogenesis, changes in reproductive structures, and time constraint associated with insemination in *Podisus nigrispinus*. *Journal of Insect Physiology* 54: 1543-1551.
- Rodrigues A.R.S., J.B. Torres, H.A.A. Siqueira & V.W. Teixeira. 2009. *Podisus nigrispinus* requer cópulas longas para o sucesso reprodutivo. *Neotropical Entomology* 38: 746-753.
- Rolff J. & M.T. Siva-Jothy. 2002. Copulation corrupts immunity: A mechanism for a cost of mating in insects. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99: 9916-9918.
- Santos T.M. & A.L. Boiça Jr. 2002. Biological aspects and predatory capacity of *Podisus nigrispinus* (Dallas) (Hemiptera: Pentatomidae) fed on *Alabama argillacea* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) reared on cotton genotypes. *Scientia Agricola* 59: 671-675.
- Schäfer M.A., B. Misof & G. Uhl. 2008. Effects of body size of both sexes and female mating history on male mating behaviour and paternity success in a spider. *Animal Behaviour* 76: 75-86.
- Scriber J.M. & F. Slansky Jr. 1981. The nutritional ecology of immature insects. *Annual Review of Entomology* 26: 183-211.
- Shapiro J.P. & J.C. Legaspi. 2006. Assessing biochemical fitness of predator *Podisus maculiventris* (Heteroptera: Pentatomidae) in relation to food quality: Effects of five species of prey. *Annals of the Entomological Society of America* 99: 321-326.
- Shapiro J.P., H.A. Wasserman, P.D. Greany & J.L. Nation. 2000. Vitellin and vitellogenin in the soldier bug, *Podisus maculiventris*: Identification with monoclonal antibodies and reproductive response to diet. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology* 44: 130-135.
- Torres J.B., J.C. Zanuncio & M.A. Moura. 2006. The predatory stinkbug *Podisus nigrispinus*: biology, ecology and augmentative releases for lepidoperan larval control in *Eucalyptus* forests in Brazil. *CAB Reviews: Perspective in Agriculture Veterinary Science Nutrition and Natural Resources* 15: 1-18.
- Trivers R.L. 1972. Parental investment and sexual selection. 136-179p. *In*: B. Campbell (Ed.). *Sexual selection and the descent of man: 1871-1971*. Aldine Press, Chicago, IL.
- Wiedenmann R.N. & R.J. O'Neil. 1992. Searching strategy of the predator *Podisus maculiventris* (Say) (Heteroptera: Pentatomidae). *Environmental Entomology* 21: 1-9.
- Zanuncio J.C., J. Didonet, G.P. Santos & T.V. Zanuncio. 1992. Determinação da idade ideal para acasalamento de fêmeas de *Podisus connexivus* Bergroth, 1891 (Hemiptera: Pentatomidae) visando uma criação massal. *Revista Árvore* 16: 362-367.
- Zanuncio J.C., A.J. Molina-Rugama, J.E. Serrão & D. Pratisoli. 2001. Nymphal development and reproduction of *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae) fed with combinations of *Tenebrio molitor* (Coleoptera: Tenebridae) pupae and *Musca domestica* (Diptera: Muscidae) larvae. *Biocontrol Science and Technology* 11: 331-337.

Zanuncio J.C., R.N.C. Guedes, H.N. Oliveira & T.V. Zanuncio. 2002a. Uma década de estudos com percevejos predadores: Conquistas e desafios. 495-509. In: Parra J.R.P., P.S.M. Botelho, B.S. Corrêa-Ferreira & J.M.S. Bento (Eds.). 2002. Controle biológico no Brasil: Parasitóides e predadores. Manole Editora (SP). 635p.

Zanuncio J.C., A.J. Molina-Rugama, G.P. Santos & F.S. Ramalho. 2002b. Effect of body weight on fecundity and longevity of the stinkbug predator *Podisus rostralis*. Pesquisa Agropecuária Brasileira 37: 1225-1230.

Zanuncio, J.C., M.C. Lacerda, J.S. Zanuncio Júnior, T.V. Zanuncio, A.M.C. Silva & M.C. Espindula. 2004. Fertility table and rate of population growth of the predator *Supputius cincticeps* (Heteroptera: Pentatomidae) on one plant of *Eucalyptus cloeziana* in the field. Annals of Applied Biology 144: 357-361.

Zanuncio J.C., A.M.R.M. Ferreira, W.S. Tavares, J.B. Torres, J.E. Serrão & T.V. Zanuncio. 2011. Rearing the predator *Brontocoris tabidus* (Heteroptera: Pentatomidae) with *Tenebrio molitor* (Coleoptera: Tenebrionidae) pupa on *Eucalyptus grandis* in the field. American Journal of Plant Sciences 2: 449-456.

Zanuncio T.V., F.A. Freitas, W.S. Tavares, C.W.G. Menezes, J.E. Serrão & J.C. Zanuncio. 2012. *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae) and IAC-24 soybean cultivar are compatible. Sustainable Agriculture Research 1: 41-50.

Zunic A., A. Cokl, M.V. Doberlet & J.G. Millar. 2008. Communication with signals produced by abdominal vibration, tremulation, and percussion in *Podisus maculiventris* (Heteroptera: Pentatomidae). Annals of the Entomological Society of America 101: 1169-1178.

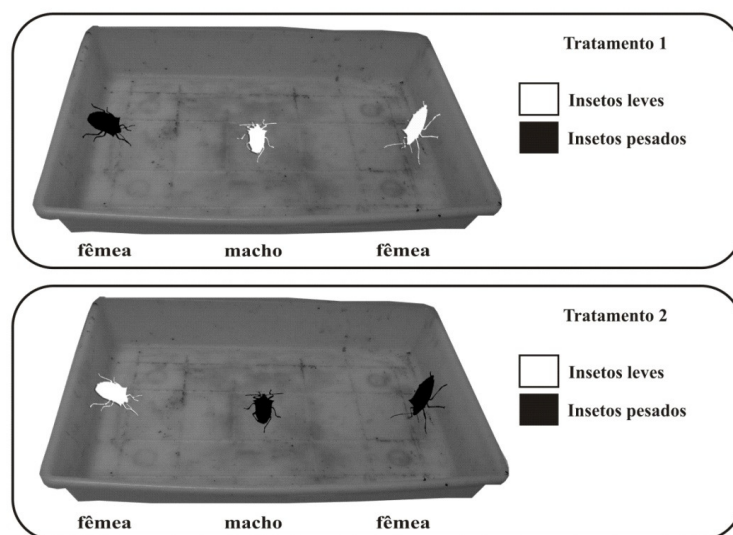


Figura 1. Vista superior da arena para o teste de escolha de *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae) do experimento 1. Tratamento 1: uma fêmea leve e pesada e um macho leve e Tratamento 2: uma fêmea leve e pesada e um macho pesado.

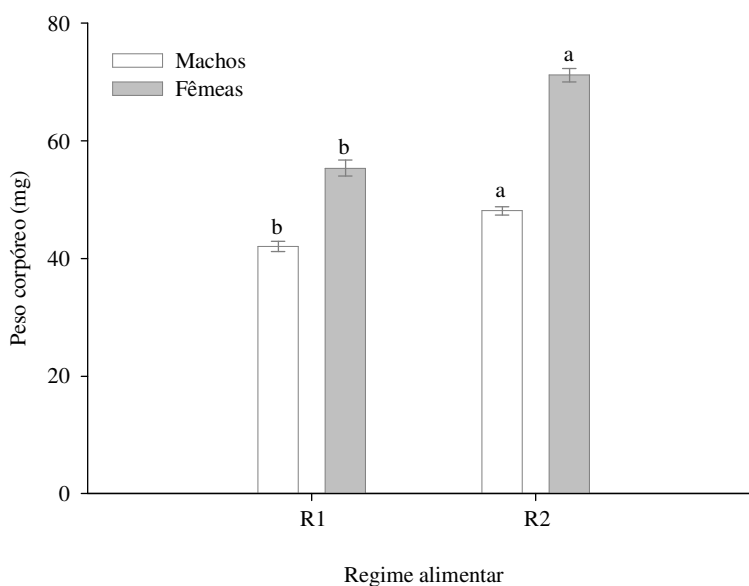


Figura 2. Peso (média $\pm$ erro padrão) de machos e fêmeas de *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae) alimentados com pupas de *Tenebrio molitor* (Coleoptera: Tenebrinidae) a cada sete dias (R1) ou pupas de *T. molitor* a cada dois dias e folhas de algodão (*Gossypium hirsutum* L.) (Malvaceae) (R2). Médias, por sexo, seguidas de mesma letra, não diferem ($P < 0,05$) (teste de Tukey).

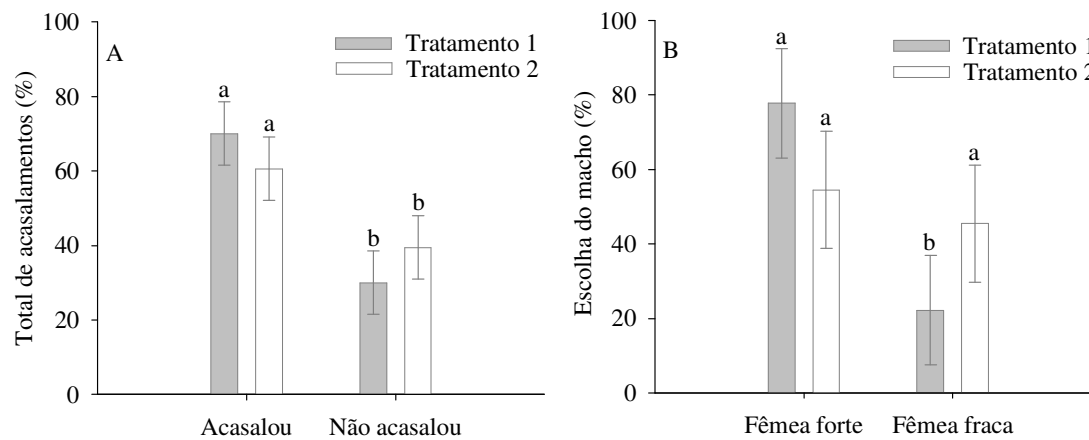


Figura 3. Total de acasalamentos e escolha dos machos de *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae) no teste de escolha no tratamento 1: um macho leve e uma fêmea leve e outra pesada e tratamento 2: um macho pesado e uma fêmea leve e outra pesada. Médias seguidas de mesma letra por figura não diferem ($P < 0,05$) (Teste de Wilcoxon-Mann-Whitney).

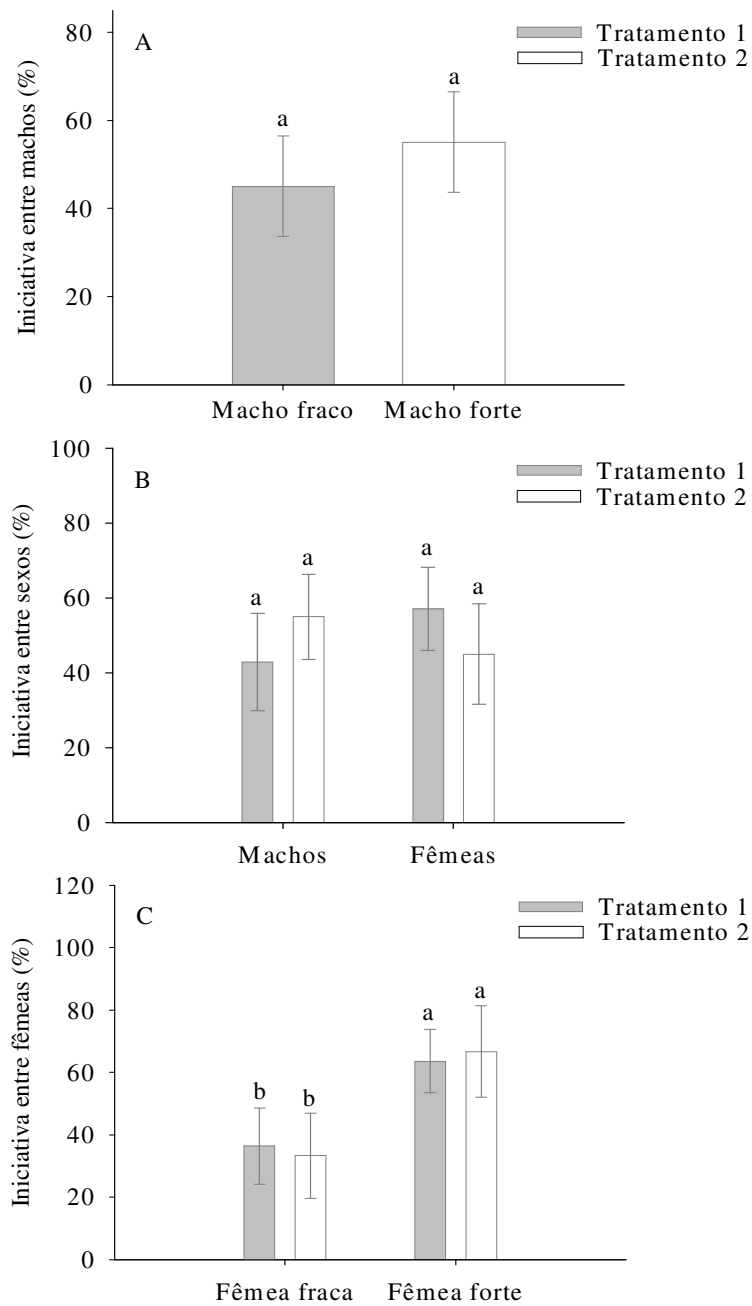


Figura 4. Comportamento de acasalamento e escolha dos machos de *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae) no teste de escolha para o tratamento 1: uma fêmea leve e pesada e um macho leve e tratamento 2: uma fêmea leve e pesada e um macho pesado. Médias seguidas de mesma letra não diferem ($P < 0,05$) (teste de Wilcoxon-Mann-Whitney).

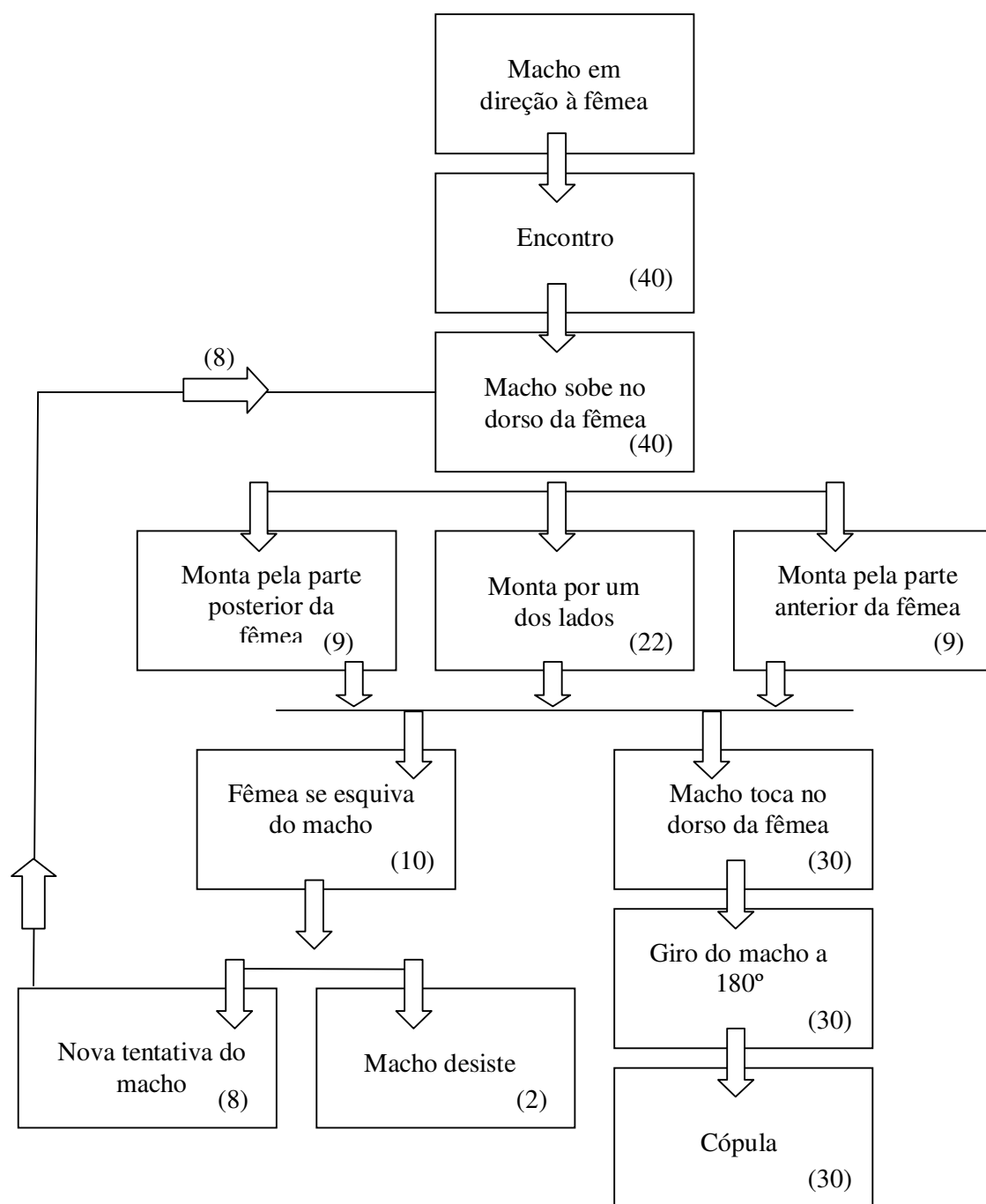


Figura 4. Etograma do comportamento de corte e acasalamento de *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae) com a frequência (número) de insetos que executaram cada etapa (entre parênteses) comportamental.

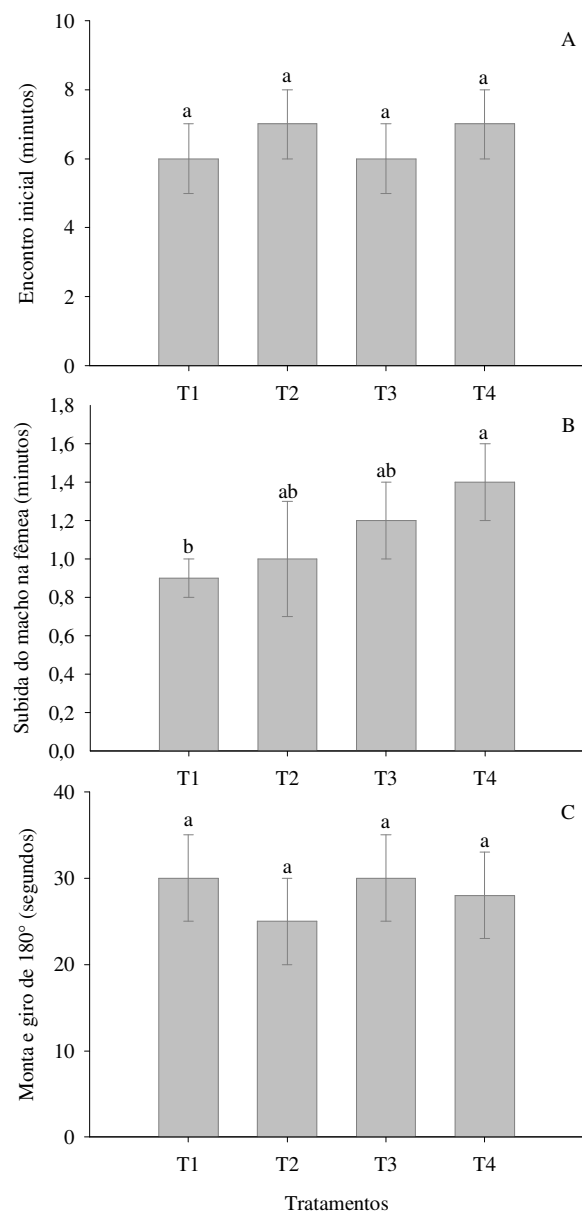


Figura 5. Tempo (média $\pm$ erro padrão) para machos de *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae) efetuarem determinadas etapas do etograma de acasalamento nos tratamentos: T1- macho pesado e fêmea pesada; T2- macho pesado e fêmea leve; T3- macho leve e fêmea pesada e T4- macho leve e fêmea leve. A: tempo da montagem do experimento ao encontro do macho com a fêmea. B: encontro com a fêmea até a subida do macho na fêmea (monta) e C: monta até o giro de 180°. (Médias seguidas de mesma letra por figura não diferem a 5% de probabilidade pelo teste de Tukey).

Tabela 1. Números de ovos e ninfas por fêmea, período de incubação e viabilidade de ovos (médias $\pm$ erro padrão¹) de *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae) nos tratamentos: T1- macho pesado e fêmea pesada; T2- macho pesado e fêmea leve; T3- macho leve e fêmea pesada e T4- macho leve e fêmea leve, sob $25 \pm 2^{\circ}\text{C}$, $60 \pm 10\%$ de UR e fotoperíodo de 12 horas

	Número de ovos/fêmea	Número de ninfas/fêmea	Período de incubação (dias)	Viabilidade dos ovos (%)
T1	628,67 $\pm$ 33,41 a	532,21 $\pm$ 46,78 a	5,91 $\pm$ 0,23 a	84,66 $\pm$ 2,61 a
T2	423,32 $\pm$ 25,09 b	246,57 $\pm$ 32,21 b	5,57 $\pm$ 0,21 a	58,24 $\pm$ 4,02 c
T3	651,12 $\pm$ 22,38 a	491,89 $\pm$ 21,22 a	5,56 $\pm$ 0,13 a	75,54 $\pm$ 2,88 b
T4	409,40 $\pm$ 31,38 b	229,65 $\pm$ 43,56 b	5,51 $\pm$ 0,21 a	56,09 $\pm$ 2,01 c

¹ Médias seguidas de mesma letra por coluna não diferem ($P < 0,05$) pelo teste de Tukey.

CAPÍTULO 2

O tamanho da presa não interfere na sobrevivência de ninfas de *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae) em grupos: Um estudo com base em interações

RESUMO

Insetos podem obter benefícios do comportamento em grupo, mas isto pode incorrer em custos pela competição por alimento. Estratégias adaptativas de percevejos predadores sob tais condições desfavoráveis podem permitir a predição da eficiência desses inimigos naturais no campo. Dessa forma, a hipótese que ninfas de *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae), em grupos, podem obter benefícios no desenvolvimento e sobrevivência pela manipulação de lagartas grandes de *Anticarsia gemmatalis* (Lepidoptera: Noctuidae) comparado a ninfas isoladas foi testada. O delineamento experimental foi inteiramente casualizado em esquema fatorial 2x2. O primeiro fator (número de predadores) foi representado por uma ou cinco ninfas de *P. nigrispinus* por pote de 100 ou 500 ml, respectivamente, e o tamanho das presas (segundo fator) por lagartas pequenas ou grandes. A sobrevivência ninfal de *P. nigrispinus* em grupos com lagartas grandes foi maior que para aquelas individualizadas. Isso confirma a vantagem do comportamento gregário desse predador, com melhor habilidade em manipular presas de maior tamanho. Todavia, fêmeas de *P. nigrispinus* oriundas de ninfas em grupos com presas pequenas ou grandes tiveram maior período de pré-oviposição e menor reprodução que fêmeas oriundas de ninfas individualizadas. A economia de energia foi a principal estratégia de fêmeas de *P. nigrispinus* para superar o impacto negativo da alimentação em grupo.

PALAVRAS-CHAVE: *Anticarsia gemmatalis*, escassez alimentar, grupo, reprodução.

ABSTRACT

Insects can get benefits of group behavior, but this may incur costs by competition for food. Adaptive strategies of predatory stinkbugs under unfavorable conditions may allow the prediction of the effectiveness of these natural enemies in the field. Thus, the hypothesis that nymphs of *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae), in groups, can benefit in development and survival by manipulation of larger *Anticarsia gemmatalis* (Lepidoptera: Noctuidae) compared to nymphs isolated was tested. The experimental design was completely randomized in a 2x2 factorial. The first factor (number of predators) was represented by one or five nymphs of *P. nigrispinus* per pot of 100 or 500 ml, respectively, and the prey size (second factor) by small or large caterpillars. The survival of the nymphs on large larvae groups were greater than for those individual. This confirms the advantage of gregarious behavior of this predator, with better ability to handle larger prey. However, *P. nigrispinus* females coming from nymphs in groups with small or large prey had higher pre-oviposition and lower reproduction than females from individual nymphs. The energy savings was the main strategy for *P. nigrispinus* females to overcome the negative impact of group feeding.

KEY-WORDS: *Anticarsia gemmatalis*, food shortages, group, reproduction.

INTRODUÇÃO

A predação pode permitir o entendimento da estrutura e a dinâmica de populações e comunidades ecológicas. Predadores são semelhantes por poderem reduzir a fecundidade ou as chances de sobrevivência de presas e, portanto, diminuir sua abundância durante a obtenção dos recursos que necessitam (Townsend et al. 2003).

Variações na densidade de presas têm maior impacto na predação em sistemas compostos por predadores e presas. As respostas funcional e numérica modelam a importância do fator densidade para a predação e relacionam-se com a quantidade de presas consumidas e a densidade de predadores, respectivamente. Essas respostas são complementares e importantes para se entender a reprodução, imigração, emigração, mortalidade e, dessa forma, o estabelecimento de agentes de controle biológico (Solomon 1949, Lester & Harmsen 2002, Ferreira et al. 2008). O impacto de determinado predador depende de sua agilidade em ajustar suas respostas em função das mudanças na densidade das presas (Crawley 1975, Ambrose & Claver 1997).

A densidade é, também, importante no forrageamento por artrópodes com comportamento solitário ou em grupo. Ambos possuem importância ecológica como mecanismos de ataque e/ou defesa podendo levar invertebrados aos dois estilos de vida (Amir et al. 2000; Dolan & Butler 2006). A termorregulação, proteção contra predadores, aumento do forrageamento e sucesso no ataque de presas de maior porte são benefícios do comportamento em grupo comumente relatados.

Todavia, o agrupamento pode ser compensado por custos que podem não garantir a proteção contra inimigos naturais, especialmente quando o predador forrageia em grupos ou se é generalista, como *Solenopsis xyloni* (McCook) (Hymenoptera: Formicidae), *Formica* spp. (Hymenoptera: Formicidae), *Brontocoris tabidus* (Signoret) (Heteroptera: Pentatomidae) e *Harpactor angulosus* (Lepeletier and Serville, 1825) (Heteroptera: Reduviidae), especialistas em manipular herbívoros com hábito gregário, como *Chlosyne lacinia* Geyer (Lepidoptera: Nymphalidae) (Clark & Faeth 1997), *Neodiprion sertifer* (Geoffroy) (Hymenoptera: Symphyta: Diprionidae) (Carita et al. 2006), *Haplostegus nigriscrus* Conde (Hymenoptera: Symphyta: Pergidae) (Pereira et al. 2008a) e *Hylesia* spp. (Lepidoptera: Saturniidae) (Pereira et al. 2009), respectivamente. Fatores ambientais e biológicos, como a disponibilidade de alimento, modelam o processo de agregação em insetos (O'Neil & Wiedenmann 1987). A falta de alimento pode iniciar a competição intra-específica e estimular o canibalismo (De Clercq et al. 1998) ou reduzir o sucesso do desenvolvimento e reprodução dos predadores (Cloutier

1997; Amir et al. 2000). Variações na quantidade de alimento podem ser definidas pela densidade e tamanho da presa; e é comum, principalmente, para insetos com alto potencial biótico (típico em pragas agrícolas) e/ou com sobreposição de gerações. A densidade de predadores (número de indivíduos por área) e o tamanho da presa são variações comumente observadas sob condições de campo, mas a interação entre ambos no fitness de percevejos predadores terrestres ainda são pouco exploradas. Dessa forma, a hipótese testada foi que ninfas de *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae), em grupos, podem obter benefícios para seu desenvolvimento e sobrevivência pela manipulação de lagartas de *Anticarsia gemmatalis* (Lepidoptera: Noctuidae) de maior tamanho, comparado com ninfas isoladas.

Custos e benefícios de se viver em grupos são pouco estudados para muitos agentes de controle biológico, como percevejos predadores Neotropicais, inimigos naturais importantes de herbívoros em sistemas agrícolas e florestais (Pereira et al. 2005; Pereira et al. 2008b; Zanuncio et al. 2008a). Diversas razões justificam o esforço para se compreender as respostas desses predadores envolvendo sua densidade populacional, pois (1) Insetos da ordem Heteroptera possuem hábito gregário em, pelo menos, um estágio de vida (Ventura & Panizzi 2003); (2) requerem co-específicos para acasalamento (Hosokawa & Suzuki 2000), proteção (Toyama et al. 2006) ou locomoção (Sant'Ana et al. 1997); (3) podem atacar presas maiores ao seu próprio tamanho sugerindo dependência do efeito de grupo (Tostowaryk 1971) e (4) podem formar grupos para serem liberados inundativamente em programas de controle biológico, como em florestas de eucalipto no Brasil (Torres et al. 2006).

MATERIAL E MÉTODOS

A pesquisa foi conduzida no Laboratório de Controle Biológico de Insetos (LCBI) do Instituto de Biotecnologia Aplicada à Agropecuária (BIOAGRO) da Universidade Federal de Viçosa (UFV) em Viçosa, Estado de Minas Gerais, Brasil sob condições controladas ($25 \pm 1^\circ\text{C}$; umidade relativa de $60 \pm 10\%$ e fotoperíodo de 12:12 L:E).

Criação laboratorial do predador e sua presa

Podisus nigrispinus foi criado em gaiolas de madeira (30 x 30 x 30 cm) com ramos de *Eucalyptus urophylla* (Myrtaceae) em recipientes de vidro de 300 mL com água destilada. Os ramos de eucalipto servem como substrato para fitofagia e oviposição desse predador alimentado com pupas de *Tenebrio molitor* L. (Coleoptera:

Tenebrionidae) (Zanuncio et al. 2001). A presa, água e os ramos de eucalipto foram renovados a cada 48 horas.

Ovos de *P. nigrispinus* de mesma idade foram coletados das gaiolas de criação e transferidos para placas de Petri (9 cm diâmetro) com um chumaço de algodão umedecido como fonte de água às ninfas recém-emergidas desse predador. Essas ninfas foram mantidas em placas de Petri até o segundo estágio por não serem entomófagas no primeiro (De Clercq & Degheele 1994).

A presa *Anticarsia gemmatalis* (Lepidoptera: Noctuidae) foi obtida da criação massal do LCBI com adultos criados em gaiolas de madeira (30 x 30 x 30 cm) revestidas internamente com folhas de papel branco do tipo A4 como substrato para oviposição e facilitar a visualização dos ovos esverdeados dessa mariposa. Os adultos foram alimentados com solução nutritiva (10% mel e água destilada) em chumaços de algodão embebidos em 50 ml e mantidos no interior da gaiola de criação. Os ovos (<48hs de idade) depositados nas folhas de papel foram transferidos para potes plásticos de 1000 mL com tampa para impedir a saída das lagartas recém-emergidas. Lagartas nesses recipientes receberam dieta artificial (Greene et al. 1976) nas mesmas condições de temperatura e umidade para o predador.

Delineamento experimental

O delineamento experimental foi inteiramente casualizado, com 100 repetições, em esquema fatorial 2x2. O primeiro fator, número de predadores (N), foi representado por dois níveis (uma e cinco ninfas de *P. nigrispinus* por pote de 100 ou 500 ml, respectivamente) e o tamanho das presas (T) (segundo fator) por lagartas pequenas (peso médio no terceiro estágio de 21.81 ± 0.22 mg) ou grandes (peso médio no quinto estágio de 119.11 ± 0.45 mg). Cada unidade experimental foi constituída por um pote de 100 ou 500 ml com o predador individualizado ou em grupos de cinco e a presa (pequena ou grande).

Ninfas de segundo estágio de *P. nigrispinus*, logo após a emergência, foram mantidas em grupos de cinco indivíduos por pote plástico de 500 mL ou individualizadas em potes de 100 mL. Ninfas de segundo estágio receberam diariamente, de acordo com os níveis do segundo fator, uma lagarta de *A. gemmatalis* pequena ou grande com <48 horas de idade. Os tratamentos foram: T1 - ninfas de segundo estágio de *P. nigrispinus* (Pn) individualizadas com uma lagarta pequena (p) de *A. gemmatalis* (Ag) (1Pn+1pAg); T2 - cinco ninfas de segundo estágio de *P. nigrispinus* com uma lagarta pequena de *A. gemmatalis* (5Pn+1pAg); T3 - ninfas de *P.*

nigrispinus individualizadas com uma lagarta grande (G) de *A. gemmatalis* (1Pn+1GAg) e T4 - cinco ninfas de *P. nigrispinus* com uma lagarta grande de *A. gemmatalis* (5Pn+1GAg).

Um orifício circular de 4,2 cm de diâmetro foi feito nas tampas dos potes de 100 e 500 ml como suporte para os tubos de plástico (2,5 mL), tipo anestésico odontológico, com água destilada. A água limpa é importante para o repertório enzimático-digestivo de Asopinae (Cohen 2000). Um cubo (1,0 x 1,0 x 0,5 cm) de dieta artificial (Greene et al. 1976) foi oferecido diariamente para as lagartas de *A. gemmatalis*. Presas e alimento foram substituídos a cada 24 horas e as ninfas de *P. nigrispinus* mortas substituídas com grupos de cinco ninfas por outras do mesmo estágio e idade (ninfas reserva). Dessa forma, 10 (dez) repetições adicionais foram usadas nos tratamentos T2 (5Pn+1pAg) e T4 (5Pn+1GAg) para se ter uma quantidade suficiente de ninfas para substituir as mortas. Ninfas reservas, quando utilizadas, foram identificadas com uma tinta branca à base de água e sem odor no seu escutelo para diferenciar aquelas que morreram durante o experimento e manter o efeito de grupo.

A duração e a mortalidade por estágio, a duração do período ninfal (segundo estágio a fase adulta), peso corpóreo de ninfas de quinto estágio e de machos e fêmeas recém-emergidos de *P. nigrispinus* foram registrados. Ninfas reserva não foram utilizadas na obtenção desses dados e descartadas após tornarem-se adultas.

Adultos recém-emergidos de *P. nigrispinus* foram sexados, individualizados por três dias até a maturação sexual (Zanuncio et al. 1992) e os casais formados com indivíduos do mesmo tratamento. Casais recém-formados foram mantidos em potes plásticos de 500 mL, com água destilada e tubos de plástico de 2,5 mL com água. Todos os casais, independentemente dos tratamentos, receberam, diariamente, duas pupas de *T. molitor* até a morte das fêmeas. Machos de *P. nigrispinus* mortos foram substituídos por outros do mesmo tratamento e idade, pois esse predador exige cópulas múltiplas (Rodrigues et al. 2008), mas as fêmeas não foram substituídas.

A longevidade de fêmeas de *P. nigrispinus* foi registrada e seus ovos coletados, contados e transferidos, diariamente, para placas de Petri (9 x 1,5 cm) com um chumaço de algodão embebido em água destilada, fixado no lado interno da tampa, para manter a umidade. O número de ovos foi utilizado para se obter os períodos de pré-oviposição e oviposição, número de ovos por fêmea, ovos por postura, posturas por fêmea, ninfas por fêmea, ovos/fêmea por dia, posturas/fêmea por dia, intervalo entre posturas, período de incubação e viabilidade de ovos por tratamento.

Análise estatística

Os dados foram submetidos à pressuposição da normalidade com o teste de aderência de Lilliefors e, visualmente, pela simetria do histograma obtido com o programa SAEG (Sistema de Análises Estatísticas e Genéticas) (Ribeiro Junior & Melo 2009). O peso de ninfas de quinto estágio e de machos e fêmeas; a longevidade de fêmeas, período de oviposição, número de ovos por fêmea, ovos por postura, posturas por fêmea e ninfas por fêmea seguiram distribuição normal. O restante das variáveis foi transformada em $\log(x+1)$, pois seus desvios padrões foram proporcionais às médias. O coeficiente de variação (CV) foi utilizado para avaliar o acerto na escolha da transformação dos dados reais para $\log(x+1)$. A transformação foi considerada válida quando o CV dos dados transformados foi menor que os dados originais (Ferreira et al. 2000). A análise de variância e a comparação entre médias dos tratamentos foram feitas com os dados transformados e os resultados descritos em escala original. As médias foram comparadas com o teste F ao nível de 5% de probabilidade, após a verificação da significância (ou não) dos fatores em interação ou isolados seguindo protocolo para ANOVA com esquema fatorial.

RESULTADOS

O tamanho da presa afetou o desenvolvimento das ninfas de quarto ($F= 4,314$; $P= 0,04$) e quinto estágios ($F= 8,059$; $P= 0,00$) e o período ninfal de *P. nigrispinus* ($F= 26,476$; $P= 0,00$) (Tabela 1). Ninfas com presas pequenas apresentaram maior tempo para mudar de fase (Tabela 2), mas isto não foi influenciado pelo hábito de vida das ninfas desse predador (Tabela 1). Esses fatores não apresentaram interação no desenvolvimento (Tabela 1).

A interação entre o número de predadores e o tamanho de presas não afetou a sobrevivência de *P. nigrispinus* em nenhum estágio (Tabela 1). No entanto, o efeito de grupo afetou a sobrevivência ninfal desse predador no segundo ($F= 13,049$; $P= 0,00$) e terceiro estágios ($F= 16,722$; $P= 0,00$) e em toda a fase ninfal ($F= 22,938$; $P= 0,00$) (Tabela 1). Ninfas de *P. nigrispinus*, em grupo, apresentaram maior sobrevivência que individualizadas (Tabela 2). O número de indivíduos ($F= 5,573$; $P= 0,02$) e o tamanho das presas ($F= 4,716$; $P= 0,03$) afetaram a sobrevivência de ninfas de quarto estágio de *P. nigrispinus*, sendo 20,84% maior com presas pequenas (Tabela 2).

O peso corpóreo de ninfas e adultos de ambos os sexos de *P. nigrispinus* mostrou efeito da interação entre o número de predadores e o tamanho das presas

(Tabela 3). O peso corpóreo de ninfas individualizadas com lagartas grandes ou em grupo com lagartas pequenas foi menor ($22,28 \pm 1,12$ e $12,40 \pm 0,63$ mg, respectivamente) (Figura 1A). Ninfas de *P. nigrispinus* individualizadas com presas pequenas originaram machos (Figura 1B) e fêmeas (Figura 1C) mais pesados.

A longevidade de fêmeas de *P. nigrispinus* não foi afetada por nenhum dos fatores isolados ou em interação (Tabela 3). O hábito de vida (individual ou em grupo) das ninfas afetou o período de pré-oviposição, número de ovos/fêmea, ovos/postura e período de incubação dos ovos de *P. nigrispinus* (Tabela 3). Ninfas em grupo de cinco originaram fêmeas adultas com $7,08 \pm 0,37$ dias de pré-oviposição, maior que o daquelas individualizadas ($5,42 \pm 0,29$ dias) (Figura 2A). Por outro lado, fêmeas provenientes de ninfas individualizadas, independente do tamanho da presa, produziram maiores número de ovos/fêmea (Figura 2B) e ovos/postura (Figura 2C). O período de incubação de ovos de fêmeas oriundas de ninfas individualizadas foi 16,15% maior que o daquelas nos dois tratamentos em grupo (Figura 2D).

O tamanho da presa, isoladamente, afetou apenas o número de ninfas/fêmea ($F=8,521$; $P=0,00$) de *P. nigrispinus* sem interação entre os fatores estudados (Tabela 3). O número de ninfas/fêmea oriundas de ninfas com presas grandes foi maior (Figura 3). A interação entre o número de predadores e o tamanho da presa foi significativa para a viabilidade de ovos ($F=24,168$; $P=0,00$) (Tabela 3), com valor menor ($79,60 \pm 3,37\%$) para fêmeas de *P. nigrispinus* provenientes de ninfas individualizadas com lagartas pequenas de *A. gemmatilis* (Figura 4). A viabilidade dos ovos ultrapassou 88% nas demais interações.

A produção de ovos por fêmea de *P. nigrispinus* diminuiu com a idade da fêmea em todos os tratamentos (Figura 5). O pico de produção de ovos de fêmeas oriundas de ninfas individualizadas foi antecipado que nos tratamentos com ninfas em grupo. Entretanto, mesmo com esse atraso no início da produção de ovos, fêmeas de *P. nigrispinus* dos tratamentos com agregação tiveram menor acúmulo de ovos produzidos e com picos de produção ao longo do período de oviposição (Figura 5).

DISCUSSÃO

O desenvolvimento qualitativo das fases imaturas desse predador dependeu do alimento (tamanho das presas) fornecido às ninfas, mas não pelo número de predadores por presa. A quantidade de alimento para ninfas de quinto estágio de *P. nigrispinus* foi 8,43 vezes menor no T2 (5Pn+pAg) que o consumo diário de alimento de,

aproximadamente, 7,36 mg por ninfas do predador *Supputius cincticeps* (Stål) (Heteroptera: Pentatomidae) no mesmo estágio (Silva et al. 1997). Isso explica a maior duração do período ninfal de *P. nigrispinus* com lagartas pequenas. Resultados semelhantes foram citados para ninfas de quinto estágio de *Podisus sagitta* Fabricius (Heteroptera: Pentatomidae) e *S. cincticeps*, com quantidades diárias insuficientes de alimento (De Clercq & Degheele 1994; Silva et al. 1997). O efeito negativo da escassez de alimento foi mais pronunciado para ninfas de quarto e quinto estádios que para aquelas de estádios iniciais, comprovando aumento do consumo de alimento com a idade em Heteroptera predadores (Hokyo & Kawauchi 1975, Grundy & Maelzer 2000, Pereira et al. 2008b).

A maior mortalidade de ninfas de estádios iniciais do predador individualizadas que agregadas, demonstra a importância do comportamento em grupo no início da fase ninfal de *P. nigrispinus*, provavelmente por facilitar a defesa, ataque e manipulação da presa (Cloutier 1997). O tamanho da presa está relacionado com o sucesso de ataque de percevejos predadores (Garcia & O'Neil 2000), porém esse fator não afetou (de maneira isolada ou sob interação) a mortalidade de ninfas, exceto para aquelas de quarto estágio. A maior mortalidade de ninfas com presas grandes não indica, necessariamente, que a manipulação de presas de maior porte por ninfas mais jovens (e inclusive individualizadas) deva ser empecilho para seu crescimento, pois o tamanho da presa não afetou a sobrevivência das mesmas (por exemplo, aquelas de segundo e terceiro estádios). Isso demonstra que *P. nigrispinus*, mesmo nos primeiros estádios de vida, está adaptado a se alimentar de lagartas Noctuidae.

A vantagem da alimentação em grupo está no processo de digestão extra-oral, com menor desperdício de enzimas digestivas durante o consumo de presas compartilhadas pelo grupo que podem se beneficiar das enzimas produzidas por seus có-específicos (Amir et al. 2000; Azevedo et al. 2007; Guedes et al. 2007). Todavia, os benefícios do efeito de grupo para *P. nigrispinus* se concentraram nas primeiras fases de desenvolvimento, onde a razão entre seu tamanho e o da sua presa é pequena. Ao passo em que crescem (em tamanho individual ou densidade) a vantagem ecológica do efeito de grupo pode tornar-se obsoleta se abandonarmos as simplificações experimentais e adotarmos um cenário mais realístico tais como as condições de campo. A densidade de predadores está relacionada à competição (Holling 1966) que pode causar canibalismo - comum em predadores Asopinae durante a escassez alimentar (Matlock-Junior 2005; Léon-Beck and Coll 2007). Todavia, o canibalismo não foi observado e pode ter sido

mascarado, principalmente, no tratamento T2 (5Pn+pAg) devido à renovação frequente da presa (a cada 24 horas) e a manutenção da densidade constante dos predadores.

O menor peso corpóreo de adultos originados de ninfas de *P. nigrispinus* submetidas ao tratamento T3 (1Pn+GAg) pode ter sido devido à menor oportunidade de obtenção e armazenamento de energia pela digestão extra-oral de lagartas grandes (Scriber & Slansky Jr. 1981). O espaço reduzido (100 mL) estimulou um maior número de ataques por *P. nigrispinus*, resultando em movimentos defensivos abruptos e constantes das lagartas de *A. gemmatilis*. Isto pode explicar o fato das ninfas de quinto estágio de *P. nigrispinus* terem exibido patas e antenas quebradas, principalmente, no T3 (1Pn+GAg) e confirma a necessidade de uma área específica de escape para predadores Pentatomidae recuperarem de um ataque fracassado e preparar uma nova investida para predação (Hokyo & Kawauchi 1975, Lemos et al. 2005). Mecanismos defensivos de larvas grandes de *T. molitor* diminuíram o ganho de peso de ninfas de *S. cincticeps* do quinto estágio devido ao alto gasto energético para manipulação de presas com maior capacidade de defesa (Azevedo & Ramalho 1999). Mesmo com maior grau de defesa, a seleção por presas maiores no campo é comumente observada por ninfas desses predadores pela justificativa de originarem fêmeas com maior produção de ninfas.

Fêmeas mais pesadas dos tratamentos com ninfas individualizadas e lagartas pequenas demonstraram uma relação direta entre tamanho corpóreo e fecundidade para *P. nigrispinus* como documentado para outros insetos (Eveleigh & Chant 1981). O efeito do grupo (falta de alimento) no período de pré-oviposição, com maior valor para ninfas em grupos, indica que fêmeas de *P. nigrispinus* não depositam ovos enquanto a energia armazenada não atinja um limiar adequado (Legaspi & O'Neil 1994; Zanuncio et al. 2002), como relatado para *Paratenodera angustipennis* (S.) (Mantodea: Phasmatidae) com diferentes densidades de presas (Matsura & Morooka 1983).

A escassez alimentar e a competição por alimento em ninfas de *P. nigrispinus* no tratamento T2 pode explicar os piores desempenhos de adultos em relação àqueles que receberam diariamente duas pupas de *T. molitor*. Essa presa é nutricionalmente adequada para insetos zoofitófagos (Zanuncio et al. 2006) e suas pupas não apresentam defesa contra a predação. A mudança na dieta pode compensar déficits energéticos da fase imatura do predador como mostrado pela falta de efeito do número de predadores ou tamanho da presa (isolados ou em interação) na longevidade, período de oviposição,

número de posturas/fêmea, ovos/fêmea/dia, posturas/fêmea/dia e intervalo entre posturas de *P. nigrispinus*.

O número de ovos/fêmea e ovos/posturas dos predadores individualizados foram semelhantes aos das fêmeas de *P. nigrispinus* com dieta adequada (pupas de *T. molitor* e água a cada 24 horas) durante todo seu ciclo de vida (Freitas et al. 2006) e sugere que a alimentação adequada na fase adulta de *P. nigrispinus* pode compensar a competição por alimento, defesa da presa ou falta de alimento no estágio ninfal. Esses resultados são importantes em programas de criação massal para estratégias visando melhorar o vigor reprodutivo de percevejos predadores do campo (O'Neil & Wiedenmann 1987) ou em cativeiro sob condições sub-ótimas (Zanuncio et al. 2001; Zanuncio et al. 2008b). Presas naturais, como lagartas da família Noctuidae podem ser utilizadas para aumentar a sobrevivência e a reprodução de percevejos predadores (Medeiros et al. 2003; Legaspi & Legaspi, Jr. 2004).

A menor viabilidade de ovos de *P. nigrispinus* ($79,60 \pm 3,37$ %) no tratamento T1 (1Pn+pAg) foi, ainda, superior em comparação com presas de baixa qualidade nutricional. Isto reafirma a qualidade de pupas de *T. molitor* para manutenção e reposição nutricional de *P. nigrispinus*. O alimento pode ser escasso no campo em qualquer fase de desenvolvimento e os gastos energéticos maiores (por exemplo, pelo elemento “busca” ser adicionado), o que pode forçar *P. nigrispinus* a priorizar a energia para determinadas demandas fisiológicas como a maior longevidade de fêmeas de percevejos predadores Asopinae devido ao *trade-off* entre sobrevivência e reprodução (Legaspi & O'Neil 1994; Ramalho et al. 2008).

O pico aos 15 dias de idade e declínio na produção de ovos por *P. nigrispinus* no T1 (1Pn+pAg) e T3 (1Pn+GAg) confirma o fato de que predadores Asopinae e outros insetos não sociais tem, geralmente, um esforço reprodutivo máximo e declínio com o aumento da idade das fêmeas (Uçkan & Gülel 2002). Entretanto, fêmeas do 5Pn+pAg (T2) atingiram produção máxima de ovos aos 40 dias de idade, discordando da sugestão de se substituir fêmeas velhas por outras recém-emergidas, após 15 dias de idade, para manter altas taxas de reprodução em programas de criação massal (Medeiros et al. 2004). Esse atraso na produção de ovos desse predador pode ter sido devido à escassez alimentar, como observado para *P. rostralis* (Molina-Rugama et al. 2001). Variações na produção de ovos por fêmeas de *P. nigrispinus* são atribuídas à substituição de machos mortos por outros virgens e mais vigorosos, possibilitando múltiplos acasalamentos e aumento da produção (Torres & Zanuncio 2001).

Ninfas de *P. nigrispinus* em grupo foram mais eficientes para manejar presas de maior tamanho e, dessa forma, aumentar suas chances de sobrevivência. Esse predador com quantidade adequada de dieta na fase adulta pode parcialmente compensar um déficit alimentar na fase imatura. Fêmeas de *P. nigrispinus* demonstraram estratégias eficientes para suplantam impactos negativos da escassez alimentar. A escassez alimentar não foi intensa como poderia acontecer sob condições naturais, o que pode ter subestimado o impacto da eficiência desse predador em grupo. Isto torna importante conduzir trabalhos de campo para melhor descrever as características adaptativas de *P. nigrispinus*.

AGRADECIMENTOS

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) e a Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais (FAPEMIG) pelo apoio financeiro.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ambrose, D.P. & M.A. Claver. 1997. Functional and numerical responses of the reduviid predator, *Rhynocoris fuscipes* F. (Het., Reduviidae) to cotton leafworm *Spodoptera litura* F. (Lep., Noctuidae). *Journal of Applied Entomology* 121: 331-336.
- Amir, N., M.E.A. Whitehouse & Y. Lubin. 2000. Food consumption rates and competition in a communally feeding social spider, *Stegodyphus dumicola* (Eresidae). *Journal of Arachnology* 28: 195-200.
- Azevedo, F.R. & F.S. Ramalho. 1999. Efeitos da temperatura e da defesa da presa no consumo pelo predador *Supputius cincticeps* (Stål) (Heteroptera: Pentatomidae). *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 34: 165-171.
- Azevedo, D.O., J.C. Zanuncio, J.S. Zanuncio Junior, G.F. Martins, S. Marques-Silva, M.F. Sossai & J.E. Serrão. 2007. Biochemical and morphological aspects of salivary glands of the predator *Brontocoris tabidus* (Heteroptera: Pentatomidae). *Brazilian Archives of Biology and Technology* 50: 469-477.
- Carita, L., M. Johanna, P. Jussi & V. Martti. 2006. Effects of group size and pine defence chemicals on Diprionid sawfly survival against ant predation. *Oecologia* 150: 519-526.
- Clark, B.R. & S.H. Faeth. 1997. The consequences of larval aggregation in the butterfly *Chlosyne lacinia*. *Ecological Entomology* 22: 408-415.

- Cloutier, C. 1997. Facilitated predation through interaction between life stages in the stinkbug predator *Perillus bioculatus* (Hemiptera: Pentatomidae). *Journal of Insect Behavior* 10: 581-598.
- Cohen, A.C. 2000. How carnivorous bugs feed. pp. 563-570. In: C.W. Schaefer & A.R. Panizzi (eds.), *Heteroptera of economic importance*. CRC, Boca Raton, FL.
- Crawley, M.J. 1975. The numerical responses of insect predators to changes in prey density. *Journal of Animal Ecology* 44: 877-892.
- De Clercq, P & D. Degheele. 1994. Laboratory measurement of predation by *Podisus maculiventris* and *P. sagitta* (Hemiptera: Pentatomidae) on beet armyworm (Lepidoptera: Noctuidae). *Journal of Economic Entomology* 87: 76-83.
- De Clercq, P., F. Merlevede & L. Tirry. 1998. Unnatural prey and artificial diets for rearing *Podisus maculiventris* (Heteroptera: Pentatomidae). *Biological Control* 12: 137-142.
- Dolan, T.W & M.J. Butler. 2006. The adaptive value of aggregation among juvenile Caribbean spiny lobster: an evaluation using individual-based modeling. *The Journal of Crustacean Biology* 26: 565-578.
- Eveleigh, E.S & D.A. Chant. 1981. Experimental studies on acarine predator-prey interactions: the numerical response of immature and adult predators (Acarina: Phytoseiidae). *Canadian Journal of Zoology* 59: 1407-1418.
- Ferreira, J.A.M., J.C. Zanuncio, J.B. Torres & A.J. Molina-Rugama. 2008. Predatory behaviour of *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae) on different densities of *Anticarsia gemmatilis* (Lepidoptera: Noctuidae) larvae. *Biocontrol Science and Technology* 18: 711-719.
- Ferreira, P.V. 2000. *Estatística experimental aplicada à agronomia*. Maceió, AL. Editora EDUFAL. 419p.
- Freitas, S.P.C., W.S. Evangelista Júnior, J.C. Zanuncio & J.E. Serrão. 2006. Development, survival and reproduction of *Podisus nigrispinus* (Dallas, 1851) (Heteroptera: Pentatomidae) with salt and amino acids solutions supplementary diet. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 49: 449-455.
- Gallopín, G.C & R.L. Kitching. 1972. Studies on the process of ingestion in the predatory bug *Podisus maculiventris* (Hemiptera: Pentatomidae). *Canadian Entomologist* 104: 231-237.
- Garcia, J.F & R.J. O'Neil. 2000. Effect of Coleus size and variegation on attack rates, searching strategy, and selected life history characteristics of *Cryptolaemus montrouzieri* (Coleoptera: Coccinellidae). *Biological Control* 18: 225-234.
- Greene, G.L., N.C. Leppla & W.A. Dickerson. 1976. Velvetbean caterpillar: a rearing procedure and artificial medium. *Journal of Economic Entomology* 69: 487-488.

Grundy, P & D. Maelzer. 2000. Predation by the assassin bug *Pristhesancus plagipennis* (Walker) (Hemiptera: Reduviidae) of *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) and *Nezara viridula* (L.) (Hemiptera: Pentatomidae) in the laboratory. Australian Journal Entomology 39: 280-282.

Guedes, B.A.M., J.C. Zanuncio, F.S. Ramalho & J.E. Serrão. 2007. Midgut morphology and enzymes of the obligate zoophytophagous stinkbug *Brontocoris tabidus* (Signoret, 1863) (Heteroptera: Pentatomidae). Pan-Pacific Entomology 83: 66-74.

Holling, C.S. 1966. The functional response of invertebrate predators to prey density. Memoirs of the Entomological Society of Canada 48: 5-86.

Hokyo, N & S. Kawauchi. 1975. The effect of prey size and prey density on the functional response, survival, growth and development of a predatory pentatomid bug, *Podisus maculiventris* Say. Researches on Population Ecology 16: 207-218.

Hosokawa, T & N. Suzuki. 2000. Mating aggregation and copulatory success by males of the stink bug, *Megacopta punctatissima* (Heteroptera: Plataspidae). Applied Entomology and Zoology 35: 93-99.

Legaspi, J.C & R.J. O'Neil. 1994. Lipids and egg production of *Podisus maculiventris* (Heteroptera: Pentatomidae) under low rates of predation. Environmental Entomology 23: 1254-1259.

Legaspi, J.C & B.C. Legaspi Junior. 2004. Does a polyphagous predator prefer prey species that confer reproductive advantage? A case study of *Podisus maculiventris*. Environmental Entomology 33: 1401-1409.

Lemos, W.P., J.C. Zanuncio & J.E. Serrão. 2005. Attack behavior of *Podisus rostralis* (Heteroptera: Pentatomidae) adults on caterpillars of *Bombyx mori* (Lepidoptera: Bombycidae). Brazilian Archives of Biology and Technology 48: 975-981.

Leon-Beck, M & M. Coll. 2007. Plant and prey consumption cause a similar reductions in cannibalism by an omnivorous bug. Journal of Insect Behavior 20: 67-76.

Lester, P.J & R. Harmsen. 2002. Functional and numerical responses do not always indicate the most effective predator for biological control: An analysis of two predators in a two-prey system. Journal of Applied Ecology 39: 455-468.

Matlock Junior, R.B. 2005. Impact of prey size on prey capture success, development rate, and survivorship in *Perillus bioculatus* (Heteroptera: Pentatomidae), a predator of the Colorado potato beetle. Environmental Entomology 34: 1048-1056.

Matsura, T & K. Morooka. 1983. Influences of prey density on fecundity in a mantis, *Paratenodera angustipennis* (S.). Oecologia 56: 306-312.

Medeiros, R.S., A.M.C. Silva, J.C. Zanuncio, F.S. Ramalho, J.E. Serrão & P.R. Cecon. 2004. Oviposition pattern of the predator *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae) under different temperatures. Biocontrol Science and Technology 14: 487-498.

- Medeiros, R.S., F.S. Ramalho, J.E. Serrão & J.C. Zanuncio. 2003. Temperature influence on the reproduction of *Podisus nigrispinus*, a predator of the noctuid larva *Alabama argillacea*. *Biological Control* 48: 695-704.
- Molina-Rugama, A.J., J.C. Zanuncio, E. Vinha & F.S. Ramalho. 2001. Daily rate of egg laying of the predator *Podisus rostralis* (Stål, 1860) (Heteroptera: Pentatomidae) under different feeding intervals. *Revista Brasileira de Entomologia* 45: 1-5.
- O'Neil, R.J. & R.N. Wiedenmann. 1987. Adaptations of arthropod predators to agricultural systems. *Florida Entomologist* 70: 40-48.
- Pereira, A.I.A., F.S. Ramalho & J.C. Zanuncio. 2005. Susceptibility of *Podisus nigrispinus* (Dallas) (Heteroptera: Pentatomidae) to gamma-cyhalothrin under laboratory conditions. *Scientia Agricola* 62: 478-482.
- Pereira, A.I.A., C.R.S. Curvelo, P.L. Pastori, D.R. Smith & J.C. Zanuncio. 2008a. Comportamento defensivo das larvas do Symphyta Neotropical *Haplostegus nigriscrus* (Hymenoptera: Pergidae) expostas aos percevejos predadores *Podisus nigrispinus*, *Supputius cincticeps* e *Brontocoris tabidus* (Heteroptera: Pentatomidae). *Caatinga* 21: 167-171.
- Pereira, A.I.A., F.S. Ramalho, J.B. Malaquias, C.M. Bandeira, J.P.S. Silva & J.C. Zanuncio. 2008b. Density of *Alabama argillacea* larvae affects food extraction by females of *Podisus nigrispinus*. *Phytoparasitica* 6: 84-94.
- Pereira, A.I.A., J.C. Zanuncio, H.R. Gil-Santana, F.S. Ramalho, G.L.D. Leite & J.E. Serrão. 2009. *Harpactor angulosus* (Reduviidae: Harpactorinae), a predator of neotropical saturniids, *Hylesia* spp. in Brazil. *Entomological News* 120: 206-212.
- Ramalho, F.S., J.A. Mezzomo, W.P. Lemos, C.M. Bandeira, J.B. Malaquias, J.P.S. Silva, G.L.D. Leite & J.C. Zanuncio. 2008. Reproductive strategy of *Podisus nigrispinus* females under different feeding intervals. *Phytoparasitica* 36: 30-37.
- Ribeiro Junior, J.I. & A.L.P. Melo. 2008. Guia prático para utilização do SAEG. Viçosa, MG. Editora UFV. 288p.
- Rodrigues, A.R.S., J.E. Serrão, W.W. Teixeira, J.B. Torres & A.A. Teixeira. 2008. Spermatogenesis, changes in reproductive structures, and time constraint associated with insemination in *Podisus nigrispinus*. *Journal of Insect Physiology* 54: 1543-1551.
- Sant'Ana, J., R. Bruni, A.A. Abdul-Baki & J.R. Aldrich. 1997. Pheromone-induced movement of nymphs of the predator, *Podisus maculiventris* (Heteroptera: Pentatomidae). *Biological Control* 10: 123-128.
- Scriber, J.M. & J.R. Slansky Junior. 1981. The nutritional ecology of immature insects. *Annual Review of Entomology* 26: 183-211.
- Silva, E.N., T.M. Santos & F.S. Ramalho. 1997. Food consumption and growth of the predator *Supputius cincticeps* (Stål) (Heteroptera: Pentatomidae) fed larvae of cotton leafworm. *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil* 26: 349-357.

Solomon, M. 1949. The natural control of animal populations. *Journal of Animal Ecology* 41: 369-383.

Torres, J.B. & J.C. Zanuncio. 2001. Effects of sequential mating by males on reproductive output of the stinkbug predator, *Podisus nigrispinus*. *Biological Control* 46: 469-480.

Torres, J.B., J.C. Zanuncio & M.A. Moura. 2006. The predatory stinkbug *Podisus nigrispinus*: biology, ecology and augmentative releases for lepidoperan larval control in Eucalyptus forests in Brazil. *Perspective in Agriculture Veterinary Science Nutrition and Natural Resources* 15: 1-18.

Tostowaryk, W. 1971. Life history and behavior of *Podisus modestus* (Hemiptera: Pentatomidae) in Boreal Forest in Quebec. *Canadian Entomologist* 103: 662-674.

Townsend, C.R., M. Begon & J.L. Harper. 2003. *Essentials of ecology*. Blackwell Publishing, Oxford, UK. 530p.

Toyama, M., F. Ihara & K. Yaginuma. 2006. Formation of aggregations in adults of the brown marmorated stink bug, *Halyomorpha halys* (Stål) (Heteroptera: Pentatomidae): The role of antennae in short-range locations. *Applied Entomology and Zoology* 41: 309-315.

Uçkan, F. & A. Gülel. 2002. Age-related fecundity and sex ratio variation in *Apanteles galleriae* (Hym., Braconidae) and host effect on fecundity and sex ratio of its hyperparasitoid *Dibrachys boarmiae* (Hym., Pteromalidae). *Journal of Applied Entomology* 126: 534-537.

Ventura, M.U. & A.R. Panizzi. 2003. Population dynamics, gregarious behavior and oviposition preference of *Neomegalotomus parvus* (Westwood) (Hemiptera: Heteroptera: Alydidae). *Neotropical Entomology* 46: 33-39.

Zanuncio, J.C., C.A.D. Silva, E.R. Lima, F.F. Pereira, F.S. Ramalho & J.E. Serrão. 2008a. Predation rate of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) larvae with and without defense by *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae). *Brazilian Archives of Biology and Technology* 51: 125-129.

Zanuncio, J.C., J. Didonet, G.P. Santos & T.V. Zanuncio. 1992. Determinação da idade ideal para o acasalamento de fêmeas de *Podisus connexivus*, Bergroth, 1891 (Hemiptera: Pentatomidae) visando uma criação massal. *Revista Árvore* 16: 362-367.

Zanuncio, J.C., A.J. Molina-Rugama, J.E. Serrão & D. Pratissoli. 2001. Nymphal development and reproduction of *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae) fed with combinations of *Tenebrio molitor* (Coleoptera: Tenebridae) pupae and *Musca domestica* (Diptera: Muscidae) larvae. *Biocontrol Science and Technology* 11: 331-337.

Zanuncio, J.C., W.P. Lemos, M.C. Lacerda, T.V. Zanuncio, J.E. Serrão & E. Bauce. 2006. Age-dependent fecundity and fertility of the predator *Brontocoris tabidus* (Heteroptera: Pentatomidae) under field conditions. *Journal of Economic Entomology* 99: 401-407.

Zanuncio, J.C., A.J. Molina-Rugama, G.P. Santos & F.S. Ramalho. 2002. Effect of body weight on fecundity and longevity of the stinkbug predator *Podisus rostralis*. Pesquisa Agropecuária Brasileira 37: 1225-1230.

Zanuncio, J.C., F.F. Pereira, G.C. Jacques, M.T. Tavares & J.E. Serrão. 2008b. *Tenebrio molitor* Linnaeus (Coleoptera: Tenebrionidae), a new alternative host to rear the pupae parasitoid *Palmistichus elaeisis* Delvare & LaSalle (Hymenoptera: Eulophidae). Coleopterists Bulletin 62: 64-66.

Tabela 1. ANOVA para a interação entre os fatores número de *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae) e o tamanho de lagartas de *Anticarsia gemmatalis* (Lepidoptera: Noctuidae) com o desenvolvimento (dias) e sobrevivência (%) das fases imaturas desse predador

	Desenvolvimento (dias)				Sobrevivência (%)			
	Fonte de variação	gl	F	P*	Fonte de variação	gl	F	P*
segundo estádio	Número predadores (N)	1	0,219	>0,05	Número predadores (N)	1	13,049	0,00
	Tamanho de presas (T)	1	1,620	0,21	Tamanho de presas (T)	1	3,666	0,06
	N x T	1	0,479	>0,05	N x T	1	0,121	>0,05
	Erro	29			Erro	29		
terceiro estádio	Número predadores (N)	1	0,177	>0,05	Número predadores (N)	1	16,722	0,00
	Tamanho de presas (T)	1	1,123	0,29	Tamanho de presas (T)	1	0,590	>0,05
	N x T	1	0,482	>0,05	N x T	1	1,133	0,29
	Erro	29			Erro	29		
quarto estádio	Número predadores (N)	1	3,446	0,07	Número predadores (N)	1	5,573	0,02
	Tamanho de presas (T)	1	4,314	0,04	Tamanho de presas (T)	1	4,716	0,03
	N x T	1	0,004	>0,05	N x T	1	2,117	0,15
	Erro	29			Erro	27		
quinto estádio	Número predadores (N)	1	1,269	0,26	Número predadores (N)	1	0,220	>0,05
	Tamanho de presas (T)	1	8,059	0,00	Tamanho de presas (T)	1	0,217	>0,05
	N x T	1	0,716	>0,05	N x T	1	0,140	>0,05
	Erro	29			Erro	27		
Fase imatura	Número predadores (N)	1	0,189	>0,05	Número predadores (N)	1	22,938	0,00
	Tamanho de presas (T)	1	26,476	0,00	Tamanho de presas (T)	1	0,553	>0,05
	N x T	1	0,752	>0,05	N x T	1	0,133	>0,05
	Erro	29			Erro	27		

Tabela 2. Desenvolvimento (dias) e sobrevivência (%) de *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae) em função de duas classes de tamanho (pequena: ~21,81 e grande: ~119,11 mg) da presa, *Anticarsia gemmatalis* (Lepidoptera: Noctuidae), e dois hábitos de vida do predador (individualizados ou em grupo com cinco indivíduos)

Desenvolvimento (dias)		
	Tamanho da presa	
	Pequena	Grande
4° Estádio	4,60 ± 0,13 a	4,29 ± 0,15 b
5° Estádio	7,96 ± 0,26 a	5,86 ± 0,20 b
Fase imatura	21,10 ± 0,31 a	17,94 ± 0,46 b
Sobrevivência (%)		
	Número de predadores	
	Individual	Grupo
2° Estádio	68,62 ± 3,87 b	88,50 ± 2,76 a
3° Estádio	69,08 ± 4,85 b	88,66 ± 3,02 a
4° Estádio	75,83 ± 5,83 b	91,91 ± 3,62 a
Fase imatura	35,50 ± 4,82 b	63,37 ± 4,89 a
Sobrevivência (%)		
	Tamanho da presa	
	Pequena	Grande
4° Estádio	94,29 ± 2,78 a	73,45 ± 6,10 b

Tabela 3. ANOVA para a interação entre o número de *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae) e o tamanho de lagartas de *Anticarsia gemmatalis* (Lepidoptera: Noctuidae) com o peso corpóreo (mg) de ninfas de quinto estágio e de machos e fêmeas adultas

Peso corpóreo (mg)				
	Fonte de variação	Gl	F	P*
Ninfas quinto estágio	Número predadores (N)	1	1,743	0,19
	Tamanho de presas (T)	1	2,020	0,16
	N x T	1	7,250	0,01
	Erro	27		
Machos	Número predadores (N)	1	7,840	0,00
	Tamanho de presas (T)	1	6,228	0,01
	N x T	1	5,491	0,02
	Erro	27		
Fêmeas	Número predadores (N)	1	19,643	0,00
	Tamanho de presas (T)	1	8,305	0,00
	N x T	1	9,063	0,00
	Erro	27		

Tabela 4. ANOVA para a interação entre o número de *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae) e o tamanho de lagartas de *Anticarsia gemmatalis* (Lepidoptera: Noctuidae) com a longevidade e características de fertilidade e fecundidade de fêmeas desse predador

Longevidade de fêmeas (dias)				Ninfas/fêmea			
Fonte de variação	gl	F	P*	Fonte de variação	df	F	P*
Número predadores (N)	1	0,190	>0,05	Número predadores (N)	1	3,163	0,08
Tamanho de presas (T)	1	2,719	0,11	Tamanho de presas (T)	1	8,521	0,00
N x T	1	0,000	>0,05	N x T	1	1,444	0,23
Erro	27			Erro	27		
Período de pré-oviposição (dias)				Ovos/fêmea/dia			
Número predadores (N)	1	3,992	0,05	Número predadores (N)	1	0,519	>0,05
Tamanho de presas (T)	1	0,000	>0,05	Tamanho de presas (T)	1	3,446	0,07
N x T	1	0,083	>0,05	N x T	1	1,359	0,25
Erro	29			Erro	29		
Período de oviposição (dias)				Posturas/fêmea/dia			
Número predadores (N)	1	0,955	>0,05	Número predadores (N)	1	0,120	>0,05
Tamanho de presas (T)	1	1,050	0,31	Tamanho de presas (T)	1	0,635	>0,05
N x T	1	0,081	>0,05	N x T	1	0,482	>0,05
Erro	27			Erro	29		
Ovos/fêmea				Intervalo entre posturas			
Número predadores (N)	1	5,331	0,02	Número predadores (N)	1	1,692	0,20
Tamanho de presas (T)	1	1,407	0,24	Tamanho de presas (T)	1	0,902	>0,05
N x T	1	1,664	0,20	N x T	1	0,488	>0,05
Erro	27			Erro	29		
Ovos/postura				Período de incubação			
Número predadores (N)	1	6,385	0,01	Número predadores (N)	1	98,917	0,00
Tamanho de presas (T)	1	2,001	0,16	Tamanho de presas (T)	1	2,494	0,12
N x T	1	0,418	>0,05	N x T	1	0,029	>0,05
Erro	27			Erro	29		
Posturas/fêmea				Viabilidade de ovos			
Número predadores (N)	1	1,473	0,23	Número predadores (N)	1	7,977	0,00
Tamanho de presas (T)	1	0,000	>0,05	Tamanho de presas (T)	1	12,511	0,01
N x T	1	0,101	>0,05	N x T	1	24,168	0,00
Erro	27			Erro	29		

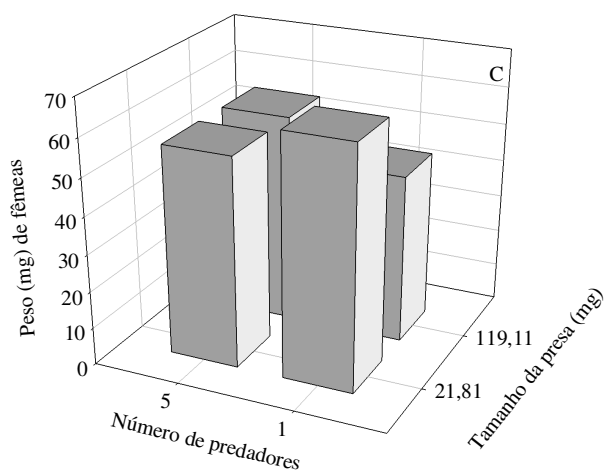
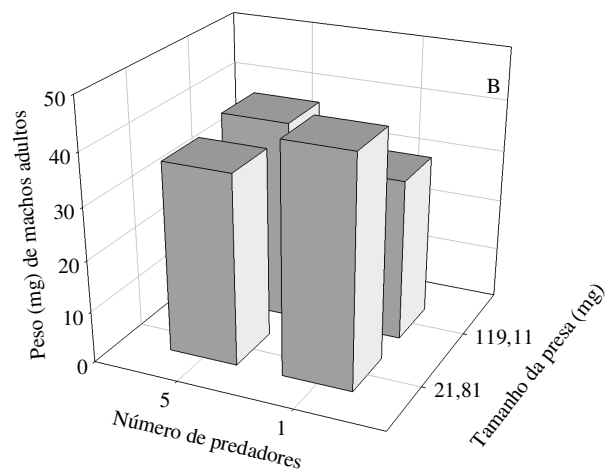
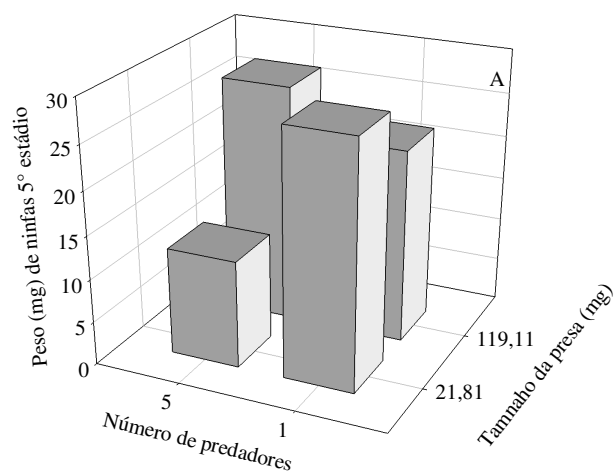


Figura 1. Interação do peso corpóreo (mg) de ninfas de quinto estágio (A) e de machos (B) e fêmeas (C) de *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae) com o número de predadores (individualizados ou em grupos de cinco) e tamanho da presa, *Anticarsia gemmatalis* (Lepidoptera: Noctuidae), (pequena: ~21,81 mg e grande: ~119,11 mg)

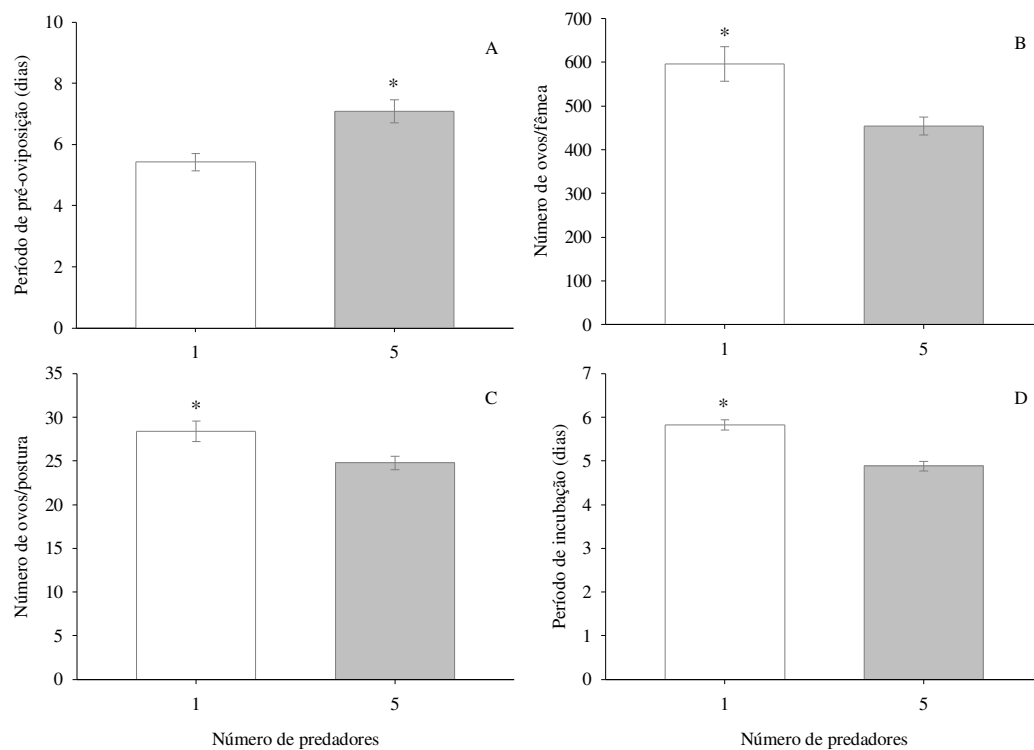


Figura 2. Influência do número de ninfas de *Podisus nigrispinus* (individualizadas ou em grupos de cinco) no período de pré-oviposição (dias) (média ± EP) (A), número de ovos/postura (média ± EP) (B), ovos/fêmea (média ± EP) (C) e período de incubação (média ± EP) (D) desse predador. *significativo a 5% de probabilidade pelo teste F.

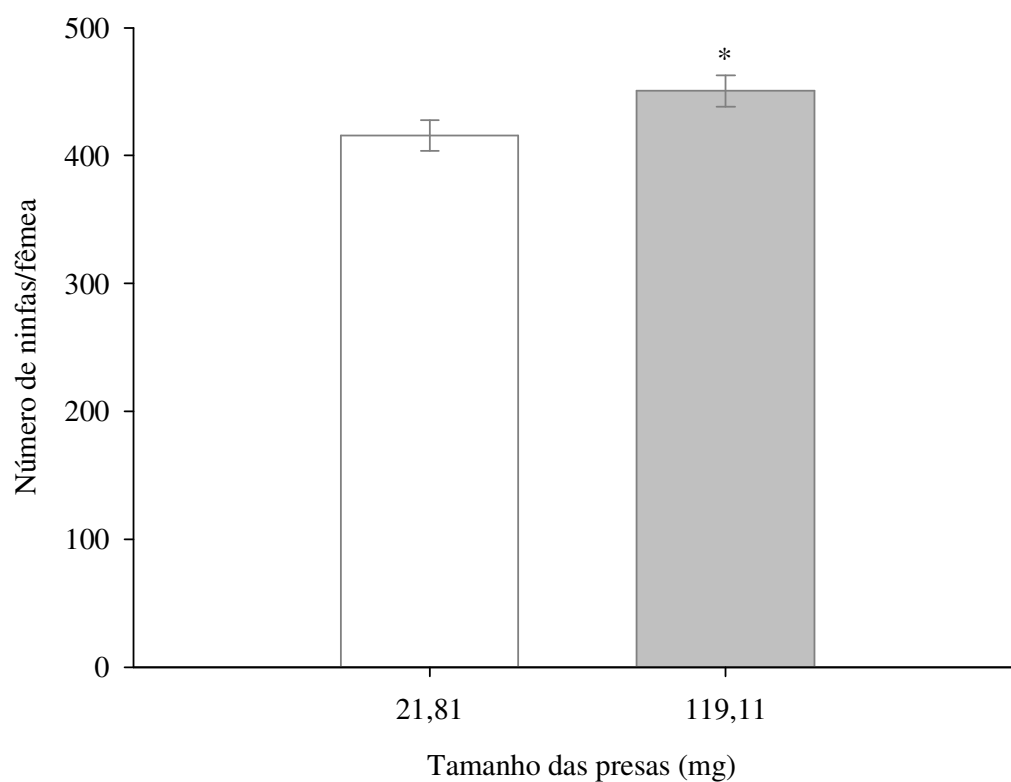


Figura 3. Influência do tamanho da presa (pequena: ~21,81 mg e grande: ~119,11 mg), *Anticarsia gemmatalis* (Lepidoptera: Noctuidae), no número de ninfas/fêmea de *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae). *significativo a 5% de probabilidade pelo teste F.

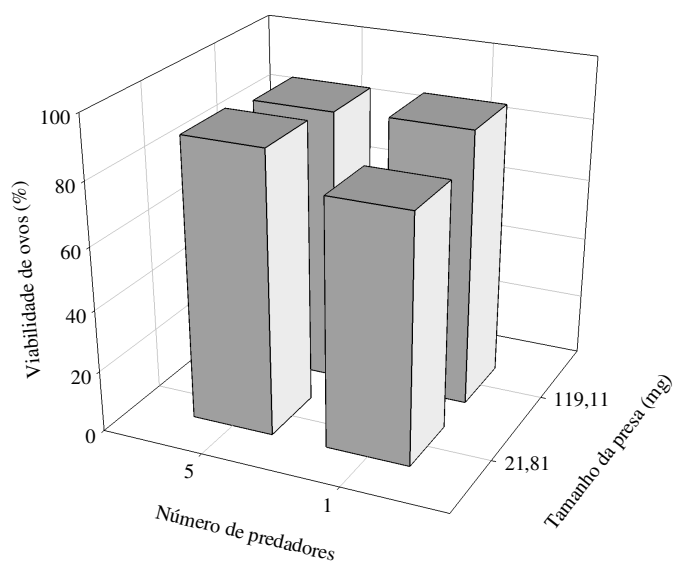


Figura 4. Interação entre a viabilidade de ovos (%) de *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae) com o número de predadores (individualizados ou em grupo de cinco) e o tamanho da presa, *Anticarsia gemmatalis* (Lepidoptera: Noctuidae), (pequena ~21,81 mg e grande ~119,11 mg).

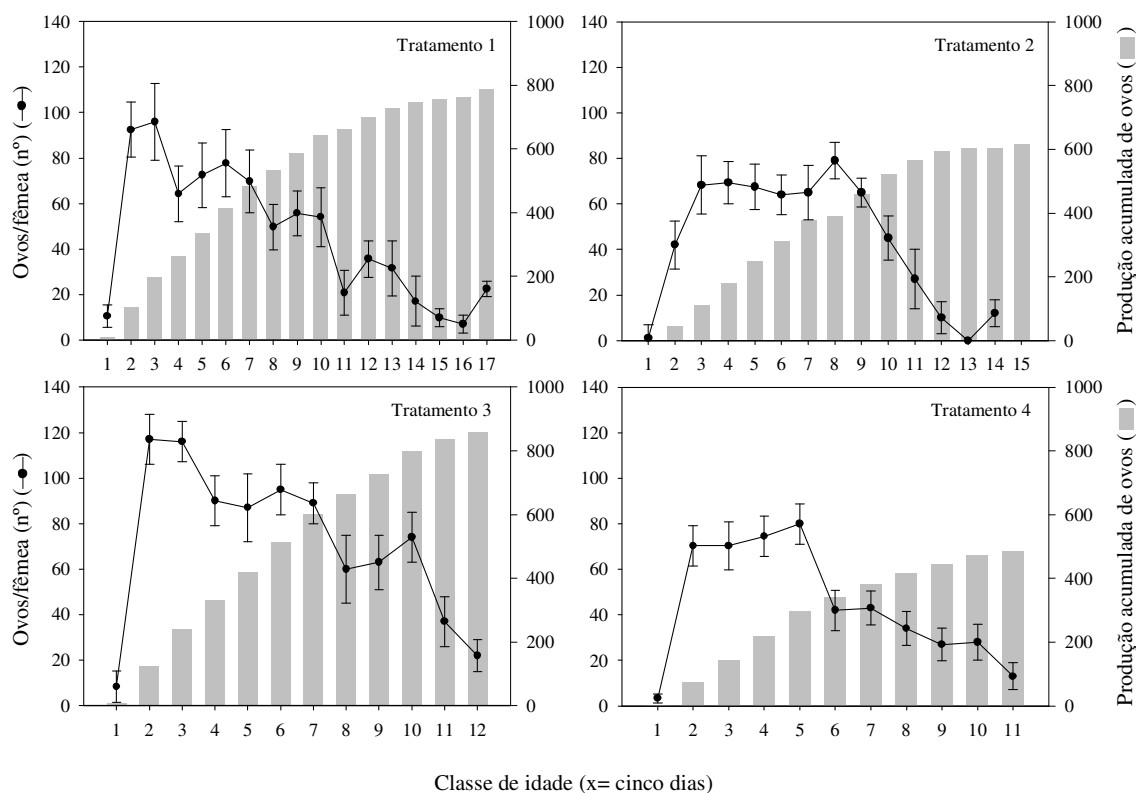


Figura 5. Produção de ovos em função da idade (médias $\pm$ EP) (linhas) e produção acumulada de ovos (barras) de fêmeas de *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae) nos tratamentos: T1- ninfas individualizadas e com lagartas pequenas de *Anticarsia gemmatalis* (Lepidoptera: Noctuidae); T2- ninfas agrupadas (n= 5) e alimentadas com lagartas pequenas de *A. gemmatalis*; T3- ninfas individualizadas e com lagartas grandes de *A. gemmatalis* e T4- ninfas agrupadas (n= 5) e com lagartas grandes de *A. gemmatalis* sob 25 ± 1 °C, Umidade Relativa de $60 \pm 10\%$ e fotoperíodo de 12:12 L:E.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Percevejos Asopinae nativos da América do Sul são importantes agentes de controle biológico de pragas desfolhadoras agrícolas e florestais nessa região. As tecnologias descobertas e voltadas à criação desses insetos em larga escala aliada aos estudos investigativos a cerca da expressão do seu máximo potencial reprodutivo sob condições laboratoriais auxiliaram a definir a espécie *P. nigrispinus* como um caso de sucesso de controle biológico no Brasil. Todavia, o presente estudo se propôs a colaborar com as investigações em uma área que, ainda, apresenta-se como uma lacuna a respeito da quantidade de informações que ainda podem ser exploradas nesse inseto: (1) o seu comportamento sexual e (2) o efeito de grupo sob a predação. Ambas as questões podem ser úteis para se entender questões a respeito da ecologia reprodutiva e estabelecimento desses inimigos naturais em nível de campo.

O peso corpóreo foi um importante parâmetro fenotípico para obtenção de informações entre parceiros sexuais no acasalamento em Pentatomidae predadores. Dessa forma, as dietas que resultem em um incremento do peso corpóreo em programas de criação massal de insetos predadores devem ser priorizadas. Fêmeas de *P. nigrispinus* criadas nessas situações podem ser capazes de favorecer o desempenho sexual de machos leves silvestres que passaram por escassez alimentar ou que utilizaram itens alimentares de baixa qualidade na sua dieta, que é uma condição comum no campo.

O fato das ninfas de *P. nigrispinus* em grupo terem sido mais eficientes para manipular presas de maior tamanho e, dessa forma, aumentar suas chances de sobrevivência indica que esse predador pode exercer um controle satisfatório em áreas infestadas por lagartas desfolhadoras através de liberações inundativas. *P. nigrispinus* pode ser mantido sob altas densidades em unidades de criação, armazenamento e transporte se alimentado com presas de tamanho maior que o seu. Além disso, esse predador com quantidade adequada de dieta na fase adulta é capaz de compensar, mesmo que parcialmente, uma condição de déficit alimentar vivenciada na sua fase imatura. Isso pode ser importante para o manejo de insetos trazidos de campo, com vistas a aumentar a variabilidade genética em criações laboratoriais. Nessas situações, os insetos mal alimentados do campo poderão ser capazes de atingir um desempenho reprodutivo semelhante ao de seus pares mantidos sob criações laboratoriais e, com isso, contribuir com quantidade e qualidade para as criações laboratoriais.