

**VERÍSSIMO GIBRAN MENDES DE SÁ**

**CANIBALISMO NO PREDADOR *Podisus distinctus* (HETEROPTERA:  
PENTATOMIDAE): ASPECTOS POPULACIONAIS E  
COMPORTAMENTAIS**

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  
2011**

**VERÍSSIMO GIBRAN MENDES DE SÁ**

**CANIBALISMO NO PREDADOR *Podisus distinctus* (HETEROPTERA:  
PENTATOMIDAE): ASPECTOS POPULACIONAIS E  
COMPORTAMENTAIS**

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*.

APROVADA: 28 de fevereiro de 2011.

---

Dr. Germi Porto Santos

---

Dr. Rosenilson Pinto

---

Prof. Clóvis Andrade Neves

---

Prof. José Lino Neto

---

Prof. José Cola Zanuncio  
(Orientador)

*A Deus, inteligência suprema, causa primária de todas as coisas.*

*A toda minha família, em especial aos meus pais,*

*Vicente Veríssimo de Sá e Dalva Mendes Amaral de Sá.*

## AGRADECIMENTOS

À Universidade Federal de Viçosa e à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela oportunidade de realização do curso.

Aos Professores José Cola Zanuncio e José Eduardo Serrão pela dedicação, trabalho árduo e atenção prestada a mim durante o curso. Suas orientações, sugestões e auxílios foram imprescindíveis.

Aos professores da Pós-Graduação em Entomologia, pelos ensinamentos.

Aos funcionários, Dona Paula, Miriam, Sr. Antônio e Sr. Moacir, pela disponibilidade, boa vontade e bons serviços prestados.

Aos meus familiares pelo apoio, carinho, pela força e motivação todos os dias de minha vida. Em especial aos meus pais, Vicente e Dalva, por todo o amor e por fazerem o impossível por mim. À Nicole, por trazer ainda mais felicidade para nossas vidas.

À minha namorada Cristina, pelo amor, carinho, atenção e companheirismo por todos esses anos. Sua presença fez tudo mais fácil.

Aos bons colegas e aos verdadeiros amigos. Sei que ninguém pode torcer mais por mim do que vocês. Em especial à Marília, pela ajuda nos experimentos, pelas leituras e sugestões.

Aos meus companheiros de República, que já passaram, ou ainda estão por aqui, Amadhi, Amigão, Bahia, Butina(s), Carlão, Cogu, Crazy, Elvis, Emílio, Eder, Felipe, Henrique, José, Julius, Luis Roberto, Rafael, Ranieri, Rönan, Rossini e em especial à nossa “tutora”, Dona Francisca, que me fez sentir realmente em casa.

Ao pessoal do D&D, Mano, Dú, Robson, Punk, Cayo, Marcelo, Melão e Stephan. Nossos domingos foram demais!

Aos companheiros de Taekwon-do da equipe UFV/LUVE, em especial ao Rossini, Márcio, Kríscia, Léo e ao Mestre Lander. A prática do “caminho dos pés e das mãos” me mostrou que posso fazer muito mais do que imaginava. Cortesia, integridade, perseverança, autocontrole e espírito indomável são princípios do Taekwon-do que levarei para sempre comigo.

A todos os amigos do Laboratório de Controle Biológico, pelo convívio e auxílio em vários momentos e aos bons colegas que fiz no Programa de Pós-Graduação em Entomologia. Quero agradecer especialmente ao José Milton, Marcus, Aline e Lorene pelo apoio, amizade e presteza.

A todos que torceram e colaboraram comigo.

## BIOGRAFIA

VERÍSSIMO GIBRAN MENDES DE SÁ, filho de Vicente Veríssimo de Sá e Dalva Mendes Amaral de Sá, nasceu no dia 14 de março de 1983, na cidade de Montes Claros, Minas Gerais. Iniciou a graduação em Agronomia em 2001, no Núcleo de Ciências Agrárias da Universidade Federal de Minas Gerais em Montes Claros, Minas Gerais, finalizando-a em dezembro de 2005 quando obteve o título de Engenheiro Agrônomo. Durante toda a graduação foi estagiário no Laboratório de Entomologia e Insetário George Washington Gómez de Moraes, onde trabalhou com levantamentos de entomofauna em diversas culturas agrícolas, controle biológico e desenvolveu projetos com parasitóides de ovos do gênero *Trichogramma*. Em fevereiro de 2006, iniciou o curso de Mestrado em Entomologia no Departamento de Biologia Animal da Universidade Federal de Viçosa, em Viçosa, Minas Gerais, trabalhando com percevejos predadores da subfamília Asopinae, sob orientação do Professor José Cola Zanuncio, defendendo a dissertação em outubro de 2007. Em novembro de 2007 ingressou no Programa de Doutorado em Entomologia pela mesma Universidade, defendendo a tese em fevereiro de 2011.

## CONTEÚDO

RESUMO.....	vi
ABSTRACT.....	viii
INTRODUÇÃO GERAL.....	01
OBJETIVO GERAL.....	03
OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	03
REFERÊNCIAS.....	04
CAPÍTULO I – Dinâmica populacional e o canibalismo em <i>Podisus distinctus</i> (Heteroptera: Pentatomidae): efeito da densidade, idade e sexo dos indivíduos.....	06
RESUMO.....	07
INTRODUÇÃO.....	08
MATERIAL E MÉTODOS.....	10
RESULTADOS.....	12
DISCUSSÃO.....	13
AGRADECIMENTOS.....	16
REFERÊNCIAS.....	16
Figuras 1 a 3.....	21
CAPÍTULO II – Comportamentos que alteram o canibalismo em <i>Podisus distinctus</i> (Heteroptera: Pentatomidae): zoofitofagia, oportunismo, reconhecimento de parentesco biológico e cuidado parental.....	23
RESUMO.....	24
INTRODUÇÃO.....	25
OBJETIVO GERAL.....	27
OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	27
MATERIAL E MÉTODOS.....	28
RESULTADOS.....	31
DISCUSSÃO.....	32
AGRADECIMENTOS.....	37
REFERÊNCIAS.....	37
Figuras 1 a 5.....	44
CAPÍTULO III – Desenvolvimento, reprodução e tabela de vida de <i>Podisus distinctus</i> (Heteroptera: Pentatomidae) alimentado com co-específicos e presa alternativa <i>Tenebrio molitor</i> (Coleoptera: Tenebrionidae).....	47
RESUMO.....	48
INTRODUÇÃO.....	49
MATERIAL E MÉTODOS.....	50
RESULTADOS.....	54
DISCUSSÃO.....	55
AGRADECIMENTOS.....	61
REFERÊNCIAS.....	61
Tabelas 1 a 3.....	66
Figuras 1 a 4.....	68
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	72

## RESUMO

SÁ, Veríssimo Gibran Mendes de, D.Sc., Universidade Federal de Viçosa, Fevereiro de 2011. **Canibalismo no predador *Podisus distinctus* (Heteroptera: Pentatomidae): aspectos populacionais e comportamentais.** Orientador: José Cola Zanuncio. Co-orientadores: José Eduardo Serrão e Teresinha Vinha Zanuncio.

Predadores Pentatomidae são importantes no controle de pragas agrosilviculturais e *Podisus distinctus* (Stal) (Heteroptera: Pentatomidae) possui potencial para aplicação no controle biológico de lepidópteros. Entretanto, as altas taxas de canibalismo, observadas nas criações massais da espécie, dificultam a produção de um grande número de indivíduos. As causas do canibalismo em *P. distinctus* ainda não foram estudadas e apesar dos fatores populacionais, como a densidade, idade e sexo dos indivíduos, serem indicados como os principais motivadores da predação intra-específica nos insetos, comportamentos complexos como a zoofitofagia, o oportunismo, a reconhecimento de parentesco biológico e o cuidado parental podem alterar as frequências deste hábito. Os objetivos deste trabalho foram testar a influência da densidade populacional, idade e sexo dos indivíduos no canibalismo em *P. distinctus*; observar comportamentos que afetam o canibalismo nesta espécie; e avaliar o desenvolvimento e as tabelas de vida e fertilidade de *P. distinctus* alimentado com presa alternativa *Tenebrio molitor* (Coleoptera: Tenebrionidae) e co-específicos. A densidade populacional estimula o canibalismo em ninfas até, aproximadamente, dez indivíduos por placa, quando passa a haver uma estabilização e posterior decréscimo nos níveis de predação em co-específicos. Adultos apresentam crescimento linear da predação intra-específica. Ninfas de segundo estágio apresentaram menor predação intra-específica ( $6,00 \pm 3,05\%$ ) que as de terceiro ( $22,00 \pm 2,00\%$ ), quarto ( $22,00 \pm 3,60\%$ ) e quinto ( $20,00 \pm 5,16\%$ ) estágio. Ninfas de terceiro ao quinto estágio apresentaram maior predação em co-específicos que adultos. O sexo de *P. distinctus* afeta a predação intra-específica, pois fêmeas ( $16,67 \pm 2,05\%$ ) canibalizam mais que machos ( $6,67 \pm 1,40\%$ ). A alimentação em plantas diminuiu o canibalismo em ninfas. As mortes ocasionadas por ataque diminuíram de  $20,00 \pm 4,22\%$  para  $8,00 \pm 3,27\%$  na presença de plantas. O comportamento oportunista beneficia os insetos na manipulação da presa, pois aumenta o sucesso dos ataques e diminui as chances de predação recíproca. O número de ataques bem sucedidos foi maior nos tratamentos com indivíduos amputados ( $1,50 \pm 0,33$ ), menores ( $0,88 \pm 0,40$ ) ou em muda (ecdise) ( $1,38 \pm 0,26$ ) quando comparados ao controle ( $0,12 \pm 0,12$ ). A reconhecimento de parentesco biológico diminuiu a predação entre ninfas irmãs em, aproximadamente, 61,5% e não havia sido descrita anteriormente para

predadores Asopinae. Outra observação inédita, descrita neste trabalho, foi o comportamento de *P. distinctus* de utilizar outras fêmeas como sítio de postura, o que pode diminuir a frequência do canibalismo de ovos e aumentar o *fitness* dos progenitores. Os resultados do desenvolvimento da fase ninfal, da tabela de vida e fertilidade mostraram que co-específicos são presas de baixa qualidade por não permitirem que ninfas sobrevivam além do terceiro estágio. A alimentação em co-específicos causou aumento do período ninfal e diminuiu a sobrevivência de ninfas em 40%, reduziu o número de ovos por fêmea, número de ovos por postura, número de ninfas por fêmea e peso de adultos de *P. distinctus*. Esses predadores apresentaram queda acentuada na sobrevivência de adultos e menores picos de produção de ovos e ninfas quando os indivíduos se alimentam em co-específicos e ainda, este hábito reduziu a taxa líquida de reprodução, a razão infinitesimal e finita de aumento populacional. Fêmeas alimentadas exclusivamente em *T. molitor* apresentaram maior fertilidade específica (92%), que aquelas com dieta mista de *T. molitor* e co-específicos (60%). Apesar de *P. distinctus* não obter benefícios nutricionais na alimentação em co-específicos a predação intra-específica é importante para *P. distinctus* e parece atuar no controle da densidade populacional e prevenção da competição por recursos. A manutenção de um número baixo de predadores nas gaiolas de criação pode diminuir as taxas de canibalismo e aumentar a eficiência das criações massais, especialmente, entre as ninfas, que apresentaram comportamento canibal mais acentuado. A adoção de táticas como a estratificação por idade, e o manejo adequado, evitando super povoamento, podem favorecer programas de controle biológico com esses inimigos naturais.

## ABSTRACT

SÁ, Veríssimo Gibran Mendes de, D.Sc., Universidade Federal de Viçosa, February 2011. **Cannibalism in the predator *Podisus distinctus* (Heteroptera: Pentatomidae): population and behavioral aspects.** Adviser: José Cola Zanuncio. Co-advisers: José Eduardo Serrão and Teresinha Vinha Zanuncio.

Pentatomidae predators are important in pest control in forest systems and *Podisus distinctus* (Stal) (Heteroptera: Pentatomidae) has potential for application in biological control of Lepidoptera, however, high rates of cannibalism observed in the mass rearing of the predator inhibit the production of a large number individuals. The causes of cannibalism in *P. distinctus* are still poorly studied. In spite of population factors such as density, age and sex of individuals be appointed as the main motivators of intraspecific predation on insects, complex behaviors such as zoophytophagy, opportunism, kin recognition and parental care may alter the frequency of cannibalism. And besides, the life and fertility tables with different preys and conspecifics may help in understanding the cannibalism and the costs and benefits of this habit. The objectives of this paper were to test the influence of population density, age and sex of individuals in cannibalism in *P. distinctus*; observe behaviors that affect cannibalism in this specie; and evaluate the development and life and fertility tables of *P. distinctus* fed with alternative prey *Tenebrio molitor* (Coleoptera: Tenebrionidae) and conspecifics. Population density raises cannibalism in nymphs until about ten individuals per Petri dish, when going to be a stability and posterior reduction of cannibalism. However, adult *P. distinctus* showed a linear increase of intraspecific predation. Second instar nymphs showed less intraspecific predation ( $6.00 \pm 3.05\%$ ) than third ( $22.00 \pm 2.00\%$ ), fourth ( $22.00 \pm 3.60\%$ ) and fifth ( $20.00 \pm 5.16\%$ ) instar. Nymphs of third to fifth instar showed higher predation on conspecifics than adults. The sex of individuals affected intraspecific predation in *P. distinctus* and females ( $16.67 \pm 2.05\%$ ) cannibalized more than males ( $6.67 \pm 1.40\%$ ). Feeding on plants decreased cannibalism on nymphs. The deaths caused by attacks decreased from  $20.00 \pm 4.22\%$  in absence to  $8.00 \pm 3.27\%$  in presence of plants, representing a reduction of approximately 60% in mortality. The opportunistic behavior increases the success of the attacks and reduce the chances of reciprocal predation. The number of successful attacks was higher in amputees ( $1.50 \pm 0.33$ ), smaller ( $0.88 \pm 0.40$ ) or in molt (ecdysis) insects ( $1.38 \pm 0.26$ ) compared to control ( $0.12 \pm 0.12$ ), where all individuals were in the same condition. The biological kinship recognition in nymphs decreased predation among sibs, and had not been described previously for Asopinae predators. The deaths caused by attacks decreased

from  $26.00 \pm 4.27\%$  in unrelated nymphs to  $10.00 \pm 3.33\%$  in sibs, which represents a reduction of approximately 61.5% in mortality. Another inedited observation described in this paper was the behavior of *P. distinctus* of using conspecifics as sites of oviposition. This habit can decrease the frequency of egg cannibalism and increase the fitness of the parents. The results of the nymphal stage development and life and fertility tables showed that conspecifics are low quality preys. Eating conspecifics not allowed nymphs to survive beyond the third stage. Feeding on conspecifics caused an increase in nymphal development time and decreased nymphs survival by 40%; reduced the number of eggs per female, number of eggs per clutch, number of nymphs per female and adult weight of *P. distinctus*. This predator showed higher decline in adult survival rate and lower peak production of eggs and nymphs when individuals feed on conspecifics. Besides, this habit has reduced the reproductive and population growth rates. Females fed only on *T. molitor* showed greater fecundity (92%) than those with mixed diet (60%). Although *P. distinctus* not get the nutritional benefits of feeding on conspecifics, the cannibalism is important for *P. distinctus* and acts controlling the population density and preventing resource competition. The maintenance of a low number of predators in the rearing cages can reduce cannibalism rate and increase the mass rearing efficiency, especially among the nymphs, which had a more pronounced cannibalistic behaviour. The use of tactics such as age stratification, and proper management, avoiding overpopulation, can promote the success of biological control programs.

## INTRODUÇÃO GERAL

A silvicultura, destacando-se a cultura do eucalipto, é uma atividade econômica importante no Brasil para indústrias de transformação da madeira, principalmente nos segmentos de celulose e papel, painéis de madeira reconstituída e siderurgia a carvão vegetal. Em 2009 as exportações brasileiras de produtos de florestas plantadas atingiram US\$ 5,6 bilhões, representando 4% do total das exportações do país (ABRAF 2010). Porém a produtividade da silvicultura pode ser reduzida por insetos, principalmente, lepidópteros desfolhadores (Zanuncio et al. 1994). Predadores Pentatomidae são importantes no controle de pragas agrosilviculturais, por serem agressivos e terem alta capacidade reprodutiva (Zanuncio et al. 1994), atacando insetos em diferentes estágios, incluindo ovos, larvas, pupas e adultos. O controle biológico de insetos-praga com predadores Pentatomidae pode reduzir o uso de produtos químicos e os custos de produção e impactos ambientais (Zanuncio et al. 1994; Matos Neto et al. 2004). Espécies do predador *Podisus* são encontradas em surtos de Lepidoptera em eucalipto, o que tem levado ao desenvolvimento de estudos para utilização desses predadores em programas de controle biológico (Zanuncio et al. 1994; Torres & Zanuncio 2001; Lemos et al. 2005; Soares et al. 2009).

O predador *Podisus distinctus* (Stal) (Heteroptera: Pentatomidae) foi relatado na América do Sul, da Argentina à Venezuela, incluindo as Ilhas Galápagos (Thomas 1992; Henry & Wilson 2004) como importante agente natural de controle biológico, mas o canibalismo em criações massais pode dificultar a produção de um grande número de indivíduos. A predação em co-específicos pode ser o principal fator de mortalidade em criações massais (Hironori & Katsuhiko 1997) e limitar o crescimento de populações (Matthews et al. 2009). O estabelecimento de criações massais é necessário para programas de controle de pragas, entretanto, envolve desafios, como os altos custos e dificuldades para manter a produção de indivíduos estável (Kuriwada et al. 2009). Assim, a predação intra-específica pode dificultar ou inviabilizar a produção de insetos para serem utilizados no controle biológico (Khan et al. 2003).

Canibalismo é o ato de predar ou se alimentar de indivíduos da própria espécie (Polis 1981), sendo comum entre artrópodes predadores generalistas (Rickers & Scheu 2005). A predação em co-específicos pode aumentar a capacidade de predadores generalistas persistirem no ambiente com baixo recurso alimentar ou prevenir a extinção local da presa natural (Rudolf 2007; 2008; Rudolf & Armstrong 2008; Culler & Lamp 2009). Esse hábito pode ter implicações adaptativas, aumentando a taxa de crescimento, sobrevivência, vigor, longevidade e fecundidade do indivíduo (Khan et al. 2003; Ware

& Stephen 2006; Vries & Lakes-Harlan 2007; Tanahashi & Togashi 2009; Richardson et al. 2010). Pode também, prolongar a vida do predador em escassez de presa (Rickers & Scheu 2005), diminuir o tempo de desenvolvimento e gerar adultos mais pesados (Michaud & Grant 2005). O canibalismo pode ser importante quando presas de alta qualidade nutricional não estão disponíveis, pois co-específicos podem atuar como bioacumuladores, concentrando recursos nutricionais, ou como filtros biológicos, eliminando compostos tóxicos (Snyder et al. 2000). Entretanto, esse hábito gera riscos de injúria e predação recíproca (Mayntz & Toft 2006), pode ser via de transmissão de patógenos e aumentar a pressão seletiva sobre indivíduos canibais (Williams & Hernández 2006).

A densidade populacional e fatores como a ausência e a baixa qualidade nutricional do alimento são as principais causas de canibalismo (Ware & Stephen 2006; Tanahashi & Togashi 2009; Dobler & Kölliker 2010). Além da densidade, outros fatores populacionais podem ser determinantes. A idade dos indivíduos pode influenciar a predação intra-específica, sendo predominante em algum estágio de desenvolvimento ou ausente em outro (Hironori & Katsuhiko 1997; Tanahashi & Togashi 2009). A predação em co-específicos pode variar, também, com o sexo dos indivíduos, pois as necessidades nutricionais e os hábitos de machos e fêmeas são diferentes (Mertz & Cawthon 1973; Espindula et al. 2006). As causas do canibalismo em *P. distinctus* são ainda pouco estudadas, e apesar dos fatores populacionais serem indicados como os principais motivadores da predação intra-específica nos insetos (Ware & Stephen 2006; Tanahashi & Togashi 2009), comportamentos complexos como a zoofitofagia (Pires et al. 2010), o oportunismo (Barros-Bellanda & Zucoloto 2005), a reconhecimento de parentesco biológico (Dobler & Kölliker 2010) e o cuidado parental (Klug & Bonsall 2007) também podem alterar as frequências do canibalismo.

Tabelas de esperança de vida e fertilidade são utilizadas para estudar o desenvolvimento, padrões de fecundidade e sobrevivência, fundamentais para a compreensão da dinâmica populacional de um organismo (Southwood 1978; Hansen et al. 1999). Estes estudos são de grande valia para a compreensão da dinâmica populacional das espécies, pois permitem uma visão integrada das características biológicas de uma população, sob condições ambientais determinadas (Coppel & Mertins 1977), representando um excelente método para estudos biológicos inter e intra-específicos (Pratissoli & Parra 2000). A confecção de tabelas de vida e fertilidade com diferentes presas e co-específicos pode ajudar na compreensão do canibalismo e dos custos e benefícios deste hábito.

## **OBJETIVO GERAL**

O objetivo deste trabalho foi avaliar a influência de fatores populacionais e comportamentais no canibalismo do predador *Podisus distinctus*.

## **OBJETIVOS ESPECÍFICOS**

Testar a influência da densidade, idade e sexo dos indivíduos no canibalismo de *P. distinctus*.

Verificar se a presença de plantas de *Eucalyptus cloeziana* pode reduzir o hábito canibal deste predador.

Avaliar se a presença de indivíduos com baixa capacidade locomotora, com menor tamanho ou em muda (ecdise) influencia o canibalismo em *P. distinctus*.

Testar a hipótese que *P. distinctus* pode reconhecer indivíduos geneticamente próximos e evitar o canibalismo.

Registrar e descrever o comportamento subsocial em *P. distinctus* que pode diminuir a predação e conseqüentemente, o canibalismo.

Avaliar o desenvolvimento e as tabelas de vida e fertilidade de *P. distinctus*, alimentado com presa alternativa *Tenebrio molitor* (Linnaeus) (Coleoptera: Tenebrionidae) e co-específicos.

## REFERÊNCIAS

- ABRAF – Anuário Estatístico da Associação Brasileira de Produtores de Florestas Plantadas 2010 / Ano base 2009. In: <http://www.ipef.br/estatisticas/relatorios/anuario-ABRAF-2010-BR.pdf>. Acesso em: 01/março/2011.
- BARROS-BELLANDA HCH, ZUCOLOTO FS. 2005. Egg cannibalism in *Ascia monuste* in the field; opportunistic, preferential and very frequent. *Journal of Ethology* 23, 133-138.
- COPPEL HC, MERTINS JW. 1977. Biological insect pest suppression. New York: Springer-Verlag, 314p.
- CULLER LE, LAMP WO. 2009. Selective predation by larval *Agabus* (Coleoptera: Dytiscidae) on mosquitoes: support for conservation-based mosquito suppression in constructed wetlands. *Freshwater Biology* 54, 2003-2014.
- DOBLER R, KÖLLIKER M. 2010. Kin-selected siblicide and cannibalism in the European earwig. *Behavioral Ecology* 21, 257-263.
- ESPINDULA MC, OLIVEIRA HN, CAMPANHARO M, PASTORI PL, MAGEVSKI GC. 2006. Influência da massa corporal sobre características reprodutivas e longevidade de fêmeas de *Podisus nigrispinus* (Dallas) (Heteroptera: Pentatomidae). *Idesia* 24, 19-25.
- HANSEN DL, BRODSGAAD HF, ENKEGAARD A. 1999. Life table characteristics of *Macrolophus caliginosus* preying upon *Tetranychus urticae*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 93, 269-275.
- HENRY TJ, WILSON MR. 2004. First records of eleven true bugs (Hemiptera: Heteroptera) from the Galapagos Islands, with miscellaneous notes and corrections to published reports. *Journal of the New York Entomological Society* 112, 75-86.
- HIRONORI Y, KATSUHIRO S. 1997. Cannibalism and interspecific predation in two predatory ladybirds in relation to prey abundance in the field. *Entomophaga* 42, 153-163.
- KHAN MR, KHAN MR, HUSSEIN MY. 2003. Cannibalism and interspecific predation in lady bird beetle *Coccinella septempunctata* (L.) (Coleoptera: Coccinellidae) in laboratory. *Pakistan Journal of Biological Sciences* 6, 2013-2016.
- KLUG H, BONSALE MB. 2007. When to care for, abandon, or eat your offspring: the evolution of parental care and filial cannibalism. *The American Naturalist* 170, 886-891.
- KURIWADA T, KUMANO N, SHIROMOTO K, HARAGUCHI D. 2009. High population density and egg cannibalism reduces the efficiency of mass-rearing in *Euscepes postfasciatus* (Coleoptera: Curculionidae). *Florida Entomologist* 92, 221-228.
- LEMOS WP, ZANUNCIO JC, SERRÃO JE. 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.
- MATOS NETO FC, ZANUNCIO JC, CRUZ I, GUEDES RNC, PIKANÇO MC. 2004. Progeny production and parasitism by *Campoletis flavicincta* (Hym.: Ichneumonidae) as affected by female ageing. *Biological Agriculture and Horticulture* 22, 369-378.
- MATTHEWS RW, GONZÁLEZ JM, MATTHEWS JR, DEYRUP LD. 2009. Biology of the parasitoid *Mellitobia* (Hymenoptera: Eulophidae). *Annual Review of Entomology* 54, 251-266.
- MAYNTZ D, TOFT S. 2006. Nutritional value of cannibalism and the role of starvation and nutrient imbalance for cannibalistic tendencies in a generalist predator. *Journal of Animal Ecology* 75, 288-297.

- MERTZ DB, CAWTHON DA. 1973. Sex differences in the cannibalistic roles of adult Flour Beetles. *Ecology* 54, 1400-1402.
- MICHAUD JP, GRANT AK. 2005. Suitability of pollen sources for the development and reproduction of *Coleomegilla maculata* (Coleoptera: Coccinellidae) under simulated drought conditions. *Biological Control* 32, 363-370.
- PIRES EM, ZANUNCIO JC, SERRÃO JE. 2010. Cannibalism of *Brontocoris tabidus* and *Podisus nigrispinus* during periods of pre-release without food or fed with *Eucalyptus cloeziana* plants. *Phytoparasitica* 39, 27-34
- POLIS GA. 1981. The evolution and dynamics of intraspecific predation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 12, 225-251.
- PRATISSOLI D, PARRA JRP. 2000. Desenvolvimento e exigências térmicas de *Trichogramma pretiosum* Riley, criados em duas traças do tomateiro. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 35, 1284-1288.
- RICHARDSON ML, MITCHELL RF, REAGEL PF, HANKS LM. 2010. Causes and consequences of cannibalism in noncarnivorous insects. *Annual Review of Entomology* 55, 39-53.
- RICKERS S, SCHEU S. 2005. Cannibalism in *Pardosa palustris* (Araneae, Lycosidae): effects of alternative prey, habitat structure, and density. *Basic and Applied Ecology* 6, 471-478.
- RUDOLF VHW. 2007. The interaction of cannibalism and omnivory: consequences for community dynamics. *Ecology* 88, 2697-2705.
- RUDOLF VHW. 2008. The impact of cannibalism in the prey on predator-prey systems. *Ecology* 89, 3116-3127.
- RUDOLF VHW, ARMSTRONG J. 2008. Emergent impacts of cannibalism and size refuges in prey on intraguild predation systems. *Oecologia* 157, 675-686.
- SNYDER WE, JOSEPH SB, PREZIOSI RF, MOORE AJ. 2000. Nutritional benefits of cannibalism for the lady beetle *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) when prey quality is poor. *Environmental Entomology* 29, 1173-1178.
- SOARES MA, ZANUNCIO JC, LEITE GLD, WERMELINGER ED, SERRÃO JE. 2009. Does *Thyrintina arnobia* (Lepidoptera: Geometridae) use different defense behaviors against predators? *Journal of Plant Diseases and Protection* 116, 30-33.
- SOUTHWOOD TRE. 1978. Ecological methods. 2<sup>a</sup> ed. New York, Chapman and Hall, 524 p.
- TANAHASHI M, TOGASHI K. 2009. Interference competition and cannibalism by *Dorcus rectus* (Motschulsky) (Coleoptera: Lucanidae) larvae in the laboratory and field. *The Coleopterists Bulletin* 63, 301-310.
- THOMAS DB. 1992. Taxonomic synopsis of the Asopinae Pentatomidae (Heteroptera) of the western hemisphere. Thomas Say Foundation Monograph, ESA, v.16, 156 p.
- TORRES JB, ZANUNCIO JC. 2001. Effect of sequential mating by males on reproductive output of the stinkbug predator, *Podisus nigrispinus*. *BioControl* 46, 469-480.
- VRIES T, LAKES-HARLAN R. 2007. Prenatal cannibalism in an insect. *Naturwissenschaften* 94, 477-482.
- WARE VL, STEPHEN FM. 2006. Facultative intraguild predation of red oak borer larvae (Coleoptera: Cerambycidae). *Environmental Entomology* 35, 443-447.
- WILLIAMS T, HERNÁNDEZ O. 2006. Costs of cannibalism in the presence of an iridovirus pathogen of *Spodoptera frugiperda*. *Ecological Entomology* 31, 106-113.
- ZANUNCIO JC, ALVES JB, ZANUNCIO TV, GARCIA JF. 1994. Hemipterous predators of eucalypt defoliator caterpillars. *Forest Ecology and Management* 65, 65-73.

## **CAPÍTULO I**

### **Dinâmica populacional e o canibalismo em *Podisus distinctus* (Heteroptera: Pentatomidae): efeito da densidade, idade e sexo dos indivíduos**

## RESUMO

Percevejos predadores como *Podisus distinctus* (Stal) (Heteroptera: Pentatomidae) podem ser utilizados no controle biológico de lagartas desfolhadoras. O canibalismo pode ser o principal fator de mortalidade em criações massais e é importante para as espécies devido a seus riscos e benefícios. O objetivo foi testar a influência da densidade populacional, idade e sexo dos indivíduos no canibalismo em *P. distinctus*. Ninfas de segundo estágio apresentaram menor predação intra-específica ( $6,00 \pm 3,05\%$ ) que as de terceiro ( $22,00 \pm 2,00\%$ ), quarto ( $22,00 \pm 3,60\%$ ) e quinto ( $20,00 \pm 5,16\%$ ) estágio. Ninfas de terceiro ao quinto estágio apresentaram maior predação em co-específicos que adultos. A densidade populacional estimula o canibalismo em ninfas até, aproximadamente, dez indivíduos por placa, quando passa a haver uma estabilização e posterior decréscimo nos níveis de predação em co-específicos. Adultos apresentam crescimento linear da predação intra-específica. O sexo de *P. distinctus* afeta a predação intra-específica, pois fêmeas ( $16,67 \pm 2,05\%$ ) canibalizam mais que machos ( $6,67 \pm 1,40\%$ ). A predação intra-específica atua no controle da densidade populacional e prevenção da competição por recursos em *P. distinctus*. A manutenção de um número baixo de predadores nas gaiolas de criação pode diminuir as taxas de canibalismo e aumentar a eficiência das criações massais, especialmente, entre as ninfas, que apresentaram comportamento canibal mais acentuado. A adoção de táticas como a estratificação por idade, e o manejo adequado, evitando super povoamento, podem favorecer programas de controle biológico com *P. distinctus*.

**Palavras chave:** Asopinae, controle biológico, competição, predação intra-específica, criação massal.

## INTRODUÇÃO

A cadeia alimentar de artrópodes apresenta alta diversidade de predadores generalistas (Polis & Strong 1996) destacando-se os percevejos *Alcaeorrhynchus grandis* (Dallas), *Brontocoris tabidus* (Signoret), *Podisus distinctus* (Stal), *Podisus nigrispinus* (Dallas), *Podisus sculptus* (Distant), *Supputius cincticeps* (Stal), *Tynacantha marginata* (Dallas) (Heteroptera: Pentatomidae), *Apiomerus* sp., *Arilus carinatus* (Forster) e *Montina confusa* (Stal) (Heteroptera: Reduviidae) (Zanuncio et al. 1994; Soares et al. 2009). O uso de inimigos naturais nativos, especialmente espécies zoofitófagas é recomendável (De Clercq 2002), e percevejos predadores como *P. distinctus*, que apresenta ampla dispersão na América do Sul (Thomas 1992), podem ser utilizados no controle biológico de lagartas desfolhadoras (Zanuncio et al. 1994), mas o canibalismo pode dificultar a criação desses insetos.

O canibalismo é o ato de predar ou se alimentar de indivíduos da própria espécie (Polis 1981), e por isso, também pode ser chamado de predação intra-específica ou predação em co-específicos. Este é um hábito comum entre artrópodes predadores generalistas (Rickers & Scheu 2005), podendo ser o principal fator de mortalidade em criações massais (Hironori & Katsuhiko 1997) e limitar o crescimento de populações (Matthews et al. 2009). O canibalismo é mais comum entre indivíduos com diferentes idades, tamanhos e condição nutricional e ainda, o número excessivo de insetos pode agravar as perdas (Schmidt et al. 1998; Campos & Lounibos 2000). O estabelecimento da criação massal é necessário para programas de controle de pragas, mas isto envolve desafios, como altos custos e dificuldades para manter a produção de indivíduos estável (Kuriwada et al. 2009). Assim, a predação intra-específica pode dificultar ou inviabilizar a produção de insetos (Khan et al. 2003).

O canibalismo pode aumentar a permanência de predadores generalistas em ambientes com baixo recurso alimentar e reduzir as chances de extinção local da presa natural (Rudolf 2007; 2008; Rudolf & Armstrong 2008; Culler & Lamp 2009). Esse hábito pode ter implicações adaptativas, aumentando a taxa de crescimento, sobrevivência, vigor, longevidade e fecundidade do indivíduo (Khan et al. 2003; Ware & Stephen 2006; Vries & Lakes-Harlan 2007; Tanahashi & Togashi 2009; Richardson et al. 2010). Fêmeas de *Podisus maculiventris* (Say) (Heteroptera: Pentatomidae) apresentaram canibalismo de sua prole em laboratório (Wiedenmann & O'Neil 1990), enquanto adultos de *P. nigrispinus* (= *Podisus connexivus* Bergroth) canibalizaram ovos e ninfas (Gonçalves et al. 1990; Ramalho et al. 2008) e ninfas de uma mesma massa de

ovos de *B. tabidus* (= *Podisus nigrolimbatus* Spinola) apresentaram predação em co-específicos (Gonçalves et al. 1990).

A densidade populacional e fatores como a ausência e a baixa qualidade nutricional do alimento são as principais causas do canibalismo (Ware & Stephen 2006; Tanahashi & Togashi 2009; Dobler & Kölliker 2010). Isto ocorre, pois à medida que a população cresce aumentam as interações intra-específicas e a competição por recursos entre os indivíduos. Além da densidade, outros fatores populacionais podem ser determinantes no canibalismo. A idade dos indivíduos pode influenciar a predação intra-específica e predominar em algum estágio de desenvolvimento ou estar ausente em outro. Coccinellidae apresentaram canibalismo, principalmente, no quarto estágio e raramente nos outros estádios e na fase adulta (Hironori & Katsuhiko 1997), enquanto besouros Lucanidae exercem o canibalismo somente no primeiro e segundo estádios larvais (Tanahashi & Togashi 2009). A predação em co-específicos pode variar, também, com o sexo dos indivíduos. Isto ocorre, pois as necessidades nutricionais e os hábitos de machos e fêmeas são diferentes (Mertz & Cawthon 1973; Espindula et al. 2006). Fêmeas de percevejos predadores necessitam de mais alimento para a produção de ovos e manutenção da fertilidade (Zanuncio et al. 2002; Oliveira et al. 2005; Espindula et al. 2006) e por isso, predam mais que machos. O canibalismo em *Tribolium confusum* (DuVal) e *Tribolium castaneum* (Herbst) (Coleoptera: Tenebrionidae) diferiu entre os sexos, onde os machos predam mais pupas e as fêmeas mais ovos (Mertz & Cawthon 1973). Comportamentos tão diversos fazem necessário testar o efeito das características populacionais no hábito canibal.

O canibalismo, especialmente em predadores Asopinae, é pouco estudado e a literatura registra apenas relatos de sua ocorrência, sem explicar os fatores que os regem (Wiedenmann & O'Neil 1990; Ramalho et al. 2008), sendo os estudos mais detalhados sobre o tema observados para aracnídeos (Samu et al. 1999; Rickers & Scheu 2005; Wise 2006; Mayntz & Toft 2006). A predação intra-específica é importante devido a seus riscos e benefícios e o estudo da atuação da densidade populacional, da idade e sexo dos indivíduos no hábito canibal pode ajudar na compreensão deste comportamento e melhorar o manejo de criações massais de percevejos predadores. Assim, objetivou-se avaliar a influência da densidade, idade e sexo dos indivíduos no canibalismo do predador *P. distinctus*.

## MATERIAL E MÉTODOS

O trabalho foi desenvolvido no Laboratório de Controle Biológico de Insetos do Instituto de Biotecnologia Aplicada à Agropecuária (BIOAGRO) da Universidade Federal de Viçosa (UFV) em Viçosa, estado de Minas Gerais. Os experimentos foram conduzidos em câmara climatizada tipo BOD com temperatura de  $26 \pm 0,5^{\circ}\text{C}$  e fotoperíodo de 12 horas, umidade relativa do ar de  $75 \pm 10\%$ , condições ideais para criação desse inimigo natural (Santos et al. 2004).

### **Experimento 1: O estágio de desenvolvimento afeta o canibalismo em *Podisus distinctus*?**

Ninfas de *P. distinctus*, do segundo ao quinto estádios, de massas de ovos diversas, com 24 horas após a muda, foram individualizadas por 48 horas em placas de Petri (9,0 cm de diâmetro x 1,2 cm de altura) com um chumaço de algodão umedecido com água e sem alimento, para induzir nível semelhante de fome entre os espécimes (Burgio et al. 2002; Torres et al. 2002; Pires et al. 2010). Insetos de primeiro estágio não foram utilizados por não apresentarem hábito predatório e se alimentarem, exclusivamente, de água e resquícos de vitelo no córion de seus ovos.

Antes da realização dos experimentos foram realizados pré-testes com o objetivo de maximizar o aproveitamento de recursos (insetos) e adequar os níveis de canibalismo nos experimentos. Foi observado que, para ninfas, a utilização de 5 indivíduos por placa de Petri (15,0 cm de diâmetro x 1,5 cm de altura) era adequada para os ensaios, pois após essa densidade de indivíduos havia baixo incremento na mortalidade por canibalismo. Sendo assim, os tratamentos foram: cinco ninfas de segundo estágio (T1); cinco ninfas de terceiro estágio (T2); cinco ninfas de quarto estágio (T3) e cinco ninfas de quinto estágio (T4) por placa de Petri (15,0 cm de diâmetro x 1,5 cm de altura) com um chumaço de algodão umedecido com água. As ninfas foram mantidas em contato por 24 horas, sem alimento, para expressarem o canibalismo e após este período as mortes foram contabilizadas. Os sobreviventes de cada tratamento foram individualizados em placas de Petri (9,0 cm de diâmetro x 1,2 cm de altura) com um chumaço de algodão umedecido com água, alimentados com pupas de *Tenebrio molitor* (Linnaeus) (Coleoptera: Tenebrionidae) e observados por 24 horas, para verificar mortes por injúrias causadas pelos ataques.

O delineamento experimental foi inteiramente casualizado, com dez repetições. Os dados da mortalidade foram submetidos à análise de variância (ANOVA) e as

médias comparadas pelo teste de Scott-Knott (Scott & Knott 1974) a 1% de probabilidade com o sistema de Análises Estatísticas (SAEG<sup>®</sup>) 9.0.

### **Experimento 2: A densidade populacional afeta o canibalismo em *Podisus distinctus*?**

Antes da realização dos experimentos foram feitos pré-testes com o objetivo de maximizar o aproveitamento de recursos (insetos) e adequar os níveis de canibalismo de *P. distinctus* nos experimentos. Com base nesses resultados, ficou convencionado a utilização de ninfas de quarto estágio como modelo para representar as ninfas de terceiro a quinto estágio (mais informações nos “RESULTADOS” deste capítulo) e ainda, foi observado que o número máximo de predadores comportado nas placas de Petri (15,0 cm de diâmetro x 1,5 cm de altura) era de 15 insetos. Acima desses valores há comprometimento da experimentação por excesso de indivíduos. Sendo assim, adultos e ninfas de quarto estágio de *P. distinctus*, de massas de ovos diversas, foram individualizados por 48 horas em placas de Petri (9,0 cm de diâmetro x 1,2 cm de altura) com um chumaço de algodão umedecido com água e sem alimento, para induzir nível semelhante de fome entre os espécimes (Burgio et al. 2002; Torres et al. 2002; Pires et al. 2010). Adultos (T1) e ninfas de quarto estágio (T2) foram agrupados em diferentes densidades, em placas de Petri (15,0 cm de diâmetro x 1,5 cm de altura) com um chumaço de algodão umedecido com água, contendo dois, cinco, dez ou 15 insetos em contato por 24 horas, para que pudessem expressar o canibalismo. Após isto, foram contabilizadas as mortes, os predadores sobreviventes foram individualizados em placas de Petri (9,0 cm de diâmetro x 1,2 cm de altura) com um chumaço de algodão umedecido com água, alimentados com pupas de *T. molitor* e observados por 24 horas, para verificação de mortes por de injúrias causadas pelos ataques.

O delineamento experimental foi inteiramente casualizado, com cinco repetições. Os dados da mortalidade foram utilizados para determinar equações de regressão linear e polinomial quadrática, utilizando o software Sigma Plot<sup>®</sup>.

### **Experimento 3: O sexo dos indivíduos afeta o canibalismo em *Podisus distinctus*?**

Em pré-teste realizado com o objetivo de maximizar o aproveitamento de recursos (insetos) e adequar os níveis de canibalismo de *P. distinctus* nos experimentos, foi observado o crescimento do canibalismo nos adultos em função do número de indivíduos (mais informações nos “RESULTADOS” deste capítulo), e por isso, optou-

se por utilizar 15 indivíduos por placa de Petri (15,0 cm de diâmetro x 1,5 cm de altura) nos ensaios que utilizassem adultos de *P. distinctus*. Sendo assim, machos e fêmeas de *P. distinctus*, de massas de ovos diversas, com aproximadamente, 4 dias de idade, foram individualizados por 48 horas em placas de Petri (9,0 cm de diâmetro x 1,2 cm de altura) com um chumaço de algodão umedecido com água, sem alimento, para induzir nível semelhante de fome entre os espécimes (Burgio et al. 2002; Torres et al. 2002; Pires et al. 2010). Os tratamentos foram: 15 fêmeas (T1) e 15 machos (T2) em placas de Petri (15,0 cm de diâmetro x 1,5 cm de altura) com um chumaço de algodão umedecido com água. Os indivíduos foram mantidos em contato por 24 horas, sem alimento, para que pudessem expressar o canibalismo e após este período as mortes foram contabilizadas. Os predadores sobreviventes foram individualizados em placas de Petri (9,0 cm de diâmetro x 1,2 cm de altura) com um chumaço de algodão umedecido com água, alimentados com pupas de *T. molitor* e observados por 24 horas, para verificação de mortes por injúrias causadas pelos ataques.

O delineamento experimental foi inteiramente casualizado, com dez repetições. Os dados da mortalidade foram submetidos à análise de variância (ANOVA) e as médias comparadas pelo teste F a 1% de probabilidade com o sistema de Análises Estatísticas (SAEG<sup>®</sup>) 9.0.

## RESULTADOS

O canibalismo variou com o estágio de *P. distinctus*. Ninfas de segundo estágio canibalizam menos ( $6,00 \pm 3,05\%$ ) que as de terceiro ( $22,00 \pm 2,00\%$ ), quarto ( $22,00 \pm 3,60\%$ ) e quinto ( $20,00 \pm 5,16\%$ ) ( $P < 0,01$ ) estágio (Figura 1). Ninfas de quarto estágio foram utilizadas como modelo nos próximos experimentos, pois o canibalismo em ninfas de terceiro, quarto e quinto estágio foi semelhante (Figura 1). Assim, poderíamos sugerir que ninfas de terceiro ao quinto estágio de *P. distinctus* apresentaram maior predação intra-específica que adultos desse predador (Figura 2).

A densidade populacional afetou o canibalismo em ninfas e adultos de *P. distinctus*. A curva de regressão polinomial quadrática demonstra que a densidade de ninfas afetou a predação até, aproximadamente, dez indivíduos por placa, quando passa a haver relativa estabilidade e posterior decréscimo nos níveis de canibalismo ( $P < 0,01$ ) (Figura 2). Entretanto, o canibalismo de adultos de *P. distinctus* aumentou linearmente até 15 indivíduos por placa ( $P = 0,03$ ) (Figura 2).

O sexo dos indivíduos afetou a predação intra-específica em *P. distinctus*, com fêmeas canibalizando mais ( $16,67 \pm 2,05\%$ ) que machos ( $6,67 \pm 1,40\%$ ) ( $P < 0,01$ ) (Figura 3).

## DISCUSSÃO

A baixa frequência de canibalismo de ninfas de segundo estágio de *P. distinctus* pode ser um fenômeno ocasional e com baixo impacto na população. A primeira explicação para este fato está relacionada à menor necessidade nutricional das ninfas e a diferenças nas taxas de conversão de presas. Ninfas de Pentatomidae predadores apresentam ganho de peso de aproximadamente 200% de um estágio para o outro (Matos Neto et al. 2004), embora o consumo de presas não cresça na mesma proporção e as taxas de conversão alimentar possam variar em cada estágio (Azevedo & Ramalho 1999; Vivan et al. 2002; Vacari et al. 2009).

Outra possível explicação para a menor frequência de canibalismo no segundo estágio de *P. distinctus* pode ser a baixa mobilidade deste instar, sendo que nesse caso, um comportamento canibal acentuado colocaria em risco grande parte dos indivíduos de uma mesma massa de ovos. O canibalismo entre irmãos impõe custos às ninfas, pois os sobreviventes estão matando parentes com alto grau de relação e que possivelmente possuem capacidades predatórias muito parecidas, o que aumenta os riscos deste hábito (Schmidt et al. 1998; Vries & Lakes-Harlan 2007). Para evitar isso as progenitoras possuem táticas para controlar o canibalismo entre a prole (Perry & Roitberg 2005a), como o controle da sincronia de eclosão dos ovos (Polis 1981; Frechette & Coderre 2000) e a postura de ovos tróficos (Perry & Roitberg 2005b). Em *P. distinctus* a segunda estratégia é a mais provável de ocorrer, pois os ovos, em geral, eclodem ao mesmo tempo. Neste sentido, a viabilidade de ovos é de 70% (Magalhães et al. 2002; Santos et al. 2004; Pires et al. 2009) e, por isso, 30% dos mesmos poderiam ser considerados ovos tróficos, importantes, principalmente, para os estágios ninfais iniciais. Ovos tróficos são fonte primária de alimento para a prole, diminuindo a predação em co-específicos (Perry & Roitberg 2005b). A alimentação em ovos é um comportamento disseminado em invertebrados (Richardson et al. 2010) e isso é possível, pois os custos deste hábito são relativamente baixos nestes indivíduos, devido às suas altas taxas de reprodução (Johnstone & Cant 1999). A produção de ovos tróficos é uma medida de cuidado parental (Kim & Roland 2000; Kudo & Nakahira 2005; Perry & Roitberg 2005b) e pode representar uma forma adaptada de canibalismo (Alabi et al. 2008). Estes ovos não fecundos são fonte importante de alimento (Kim & Roland 2000;

Barros-Bellanda & Zucoloto 2005; Kudo & Nakahira 2005; Perry & Roitberg 2005b), podendo aumentar a sobrevivência de ninfas, acelerar o desenvolvimento e gerar adultos maiores (Kim & Roland 2000; Alabi et al. 2008). Assim, a alimentação em ovos tróficos poderia inibir o comportamento canibal de ninfas de *P. distinctus*, por ser mais susceptível ao canibalismo devido à sua imobilidade, por normalmente não apresentar defesas desenvolvidas e possuir composição nutricional rica, indiferenciada e facilmente digerível (Alabi et al. 2008). Isto os torna mais atrativos que a alimentação em co-específicos, que pode causar injúrias e levar à morte.

As altas taxas de canibalismo em *P. distinctus*, principalmente entre ninfas de terceiro a quinto estágio, podem ser ocasionadas pelas condições de criação desse predador, pois os insetos permanecem próximos uns dos outros, pela limitação de espaço. Insetos com altas taxas de predação em co-específicos tendem a apresentar alta dispersão, o que reduz este hábito (Ichikawa & Kurauchi 2009). A dispersão dos indivíduos reduz o efeito da densidade local e a competição por recursos, diminuindo as chances de interações intra-específicas e a predação em co-específicos (Rudolf et al. 2010). Percevejos predadores do gênero *Podisus* apresentam populações dispersas no campo (Sant'Ana et al. 1997), mas a limitação do ambiente em criações massais justifica as altas taxas de canibalismo nestas situações. Assim, a dispersão dos predadores no ambiente natural pode diminuir as interações intra-específicas durante a busca por alimento e o canibalismo, contrário ao observado em criações massais.

Diferenças no hábito canibal entre ninfas e adultos de *P. distinctus* eram esperadas, devido ao hábito alimentar e comportamento variado durante seu desenvolvimento. Variações na predação intra-específica com a idade foram relatadas, para diversas espécies, com maior canibalismo em alguns estágios e raro em outros estágios de desenvolvimento (Cordo et al. 1995; Hironori & Katsuhiko 1997; Alabi et al. 2008; Tanahashi & Togashi 2009; Elvira et al. 2010), como observado em *P. distinctus*. Criações massais desse predador mostram maior canibalismo por ninfas que adultos (observações pessoais), confirmando os resultados deste trabalho. Predadores Asopinae realizam posturas em massas de ovos, acarretando concentração de indivíduos neonatos em um mesmo local e ainda, ninfas destes predadores permanecem agregadas junto à massa de ovos até o segundo estágio (Gonçalves et al. 1990). Ninfas de *B. tabidus* e *P. nigrispinus* podem preda co-específicos quando permanecem próximas, na ausência de alimento (Gonçalves et al. 1990), permitindo que parte dos indivíduos sobreviva em escassez de presa. Isto traz benefícios aos canibais por aumentar as chances de dispersão e no futuro, encontrarem alimento (Kudo & Nakahira 2005; Ohba et al. 2006).

Adultos de *P. distinctus* apresentam crescimento linear da predação intra-específica. A menor inclinação da curva de canibalismo dos adultos sugere taxas de predação intra-específica menores, comparativamente, às ninfas de terceiro a quinto estágio. Entretanto, estas apresentam canibalismo acentuado mesmo em baixa densidade de insetos (aproximadamente cinco indivíduos por placa), mas à medida que a densidade populacional aumenta há estabilização das taxas predatórias (de nove a doze indivíduos por placa, aproximadamente) e posterior diminuição do canibalismo. Esse comportamento demonstra distúrbios na população com a crescente interação entre indivíduos, afetando as taxas de predação intra-específicas. Assim, é possível afirmar que a densidade populacional estimula o canibalismo em *P. distinctus*, como ocorre com outras espécies (Williams & Hernández 2006; Culler & Lamp 2009). À medida que a população aumenta ocorrem mais interações intra-específicas, o que pode resultar em ataques (Ware & Stephen 2006) e ainda, a alimentação em co-específicos pode estabilizar as relações ecológicas e regular a densidade populacional dos insetos, reduzindo a competição por recursos e garantindo a sobrevivência (Barlett 1987; Richardson et al. 2010). Dessa maneira, o canibalismo pode ser um fenômeno transitório no ambiente, no qual as suas taxas aumentam inicialmente e então declinam à medida que ocorre adaptação fisiológica dos insetos e suas necessidades por alimento são sanadas. Neste cenário, os benefícios nutricionais do canibalismo diminuem, não sendo necessário esse hábito (Via 1999). Modelos biológicos com simulações de dinâmicas populacionais em espécies canibais sugerem que a predação intra-específica possua efeito estabilizador na população, promovendo o equilíbrio dos níveis populacionais de adultos (Saito et al. 2010), assim, ao longo do tempo esse hábito diminui, à medida que as relações ecológicas se equilibram.

O maior canibalismo de fêmeas que machos de *P. distinctus* pode ser devido à diferença nas necessidades nutricionais para reprodução. Predadores generalistas possuem alta tendência ao canibalismo, que pode ser extensão de seu comportamento habitual de predação (Mayntz & Toft 2006). Recursos nutricionais adquiridos na fase imatura são utilizados para o desenvolvimento e formação de reservas nutritivas em insetos, mas adultos precisam obter nutrientes para sustentar as atividades reprodutivas (Dossi & Cònsoli 2010). A massa corpórea tem correlação positiva com a fecundidade de fêmeas de percevejos predadores (Oliveira et al. 2003; 2005), tendo sido observado maior reprodução de fêmeas mais pesadas de *B. tabidus* (Oliveira et al. 2005), *P. maculiventris* (Evans 1982), *P. nigrispinus* (Espindula et al. 2006) e *Podisus rostralis* (Stal) (Heteroptera: Pentatomidae) (Zanuncio et al. 2002). Assim, fêmeas de *P.*

*distinctus* podem se alimentar em co-específicos durante períodos de escassez de presas para sanar deficiências nutricionais.

O estágio do desenvolvimento, a densidade e o sexo afetaram as taxas de canibalismo em *P. distinctus*. Nesses insetos a predação intra-específica parece atuar no controle da densidade populacional e conseqüentemente, na redução da competição por recursos. Dessa maneira, a manutenção de um número baixo de predadores nas gaiolas de criação pode diminuir as taxas de canibalismo e aumentar a eficiência das criações massais, especialmente, entre as ninfas, que apresentaram comportamento canibal mais acentuado. As taxas de canibalismo devem ser menores no campo que nas criações, devido à possibilidade de dispersão dos insetos. A adoção de táticas como a estratificação por idade, e o manejo adequado, evitando super povoamento, podem favorecer programas de controle biológico com esses inimigos naturais.

## AGRADECIMENTOS

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) e à Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado de Minas Gerais (FAPEMIG).

## REFERÊNCIAS

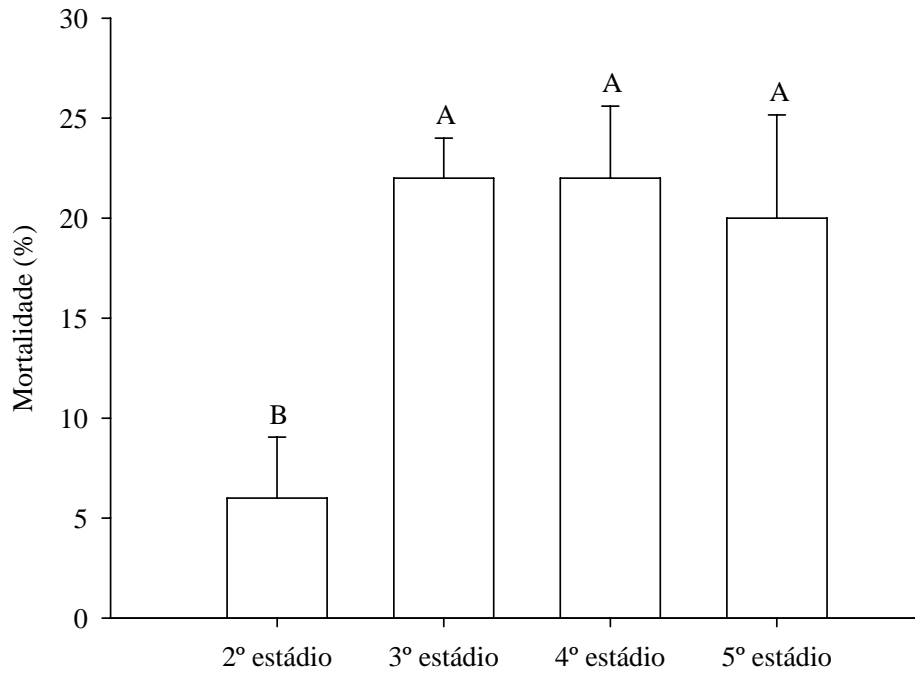
- ALABI T, MICHAUD JP, ARNAUD L, HAUBRUGE E. 2008. A comparative study of cannibalism and predation in seven species of flour beetle. *Ecological Entomology* 33, 716-726.
- AZEVEDO FR, RAMALHO FS. 1999. Efeitos da temperatura e da defesa da presa no consumo pelo predador *Supputius cincticeps* (Stål) (Heteroptera: Pentatomidae). *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 34, 165-171.
- BARLETT J. 1987. Filial cannibalism in burying beetles. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 21, 179-184.
- BARROS-BELLANDA HCH, ZUCOLOTO FS. 2005. Egg cannibalism in *Ascia monuste* in the field; opportunistic, preferential and very frequent. *Journal of Ethology* 23, 133-138.
- BURGIO G, SANTI F, MAINI S. 2002. On intra-guild predation and cannibalism in *Harmonia axyridis* and *Adalia bipunctata* L. (Coleoptera: Coccinellidae). *Biological Control* 24, 110-116.
- CAMPOS RE, LOUNIBOS LP. 2000. Life tables of *Toxorhynchites rutilus* (Diptera: Culicidae) in nature in southern Florida. *Journal of Medical Entomology* 37, 385-392.
- CORDO HA, DELOACH CJ, FERRER R, BRIANO J. 1995. Bionomics of *Carmenta haematica* (Ureta) (Lepidoptera: Sesiiidae) which attacks snakeweeds (*Gutierrezia* spp.) in Argentina. *Biological Control* 5, 11-24.
- CULLER LE, LAMP WO. 2009. Selective predation by larval *Agabus* (Coleoptera: Dytiscidae) on mosquitoes: support for conservation-based mosquito suppression in constructed wetlands. *Freshwater Biology* 54, 2003-2014.

- DE CLERCQ P. 2002. Dark clouds and their silver linings: exotic generalist predators in augmentative biological control. *Neotropical Entomology* 31, 169-176.
- DOBLER R, KÖLLIKER M. 2010. Kin-selected siblicide and cannibalism in the European earwig. *Behavioral Ecology* 21, 257-263.
- DOSSI FAC, CÔNSOLI FL. 2010. Desenvolvimento ovariano e influência da cópula na maturação dos ovários de *Diaphorina citri* Kuwayama (Hemiptera: Psyllidae). *Neotropical Entomology* 39, 414-419.
- ELVIRA S, WILLIAMS T, CABALLERO T. 2010. Juvenile hormone analog technology: effects on larval cannibalism and the production of *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae) nucleopolyhedrovirus. *Journal of Economic Entomology* 103, 577-582.
- ESPINDULA MC, OLIVEIRA HN, CAMPANHARO M, PASTORI PL, MAGEVSKI GC. 2006. Influência da massa corporal sobre características reprodutivas e longevidade de fêmeas de *Podisus nigrispinus* (Dallas) (Heteroptera: Pentatomidae). *Idesia* 24, 19-25.
- EVANS EW. 1982. Consequences of body size for fecundity in the predatory stinkbug, *Podisus maculiventris* (Heteroptera: Pentatomidae). *Annals of the Entomological Society of America* 75, 418-420.
- FRECHETTE B, CODERRE D. 2000. Oviposition strategy of the green lacewing *Chrysoperla rufilabris* (Neuroptera: Chrysopidae) in response to extraguild prey availability. *European Journal of Entomology* 97, 507-510.
- GONÇALVES L, BUENO VHP, CARVALHO CF. 1990. Controle biológico em *Eucalyptus* spp.: 1. Etologia de ninfas e adultos de *Podisus nigrolimbatus* Spinola, 1832 e *Podisus connexivus* Bergroth, 1891 (Hemiptera: Pentatomidae: Asopinae). *Instituto de Pesquisas e Estudos Florestais* 43/44, 70-73.
- HIRONORI Y, KATSUHIRO S. 1997. Cannibalism and interspecific predation in two predatory ladybirds in relation to prey abundance in the field. *Entomophaga* 42, 153-163.
- ICHIKAWA T, KURAUCHI T. 2009. Larval cannibalism and pupal defense against cannibalism in two species of tenebrionid beetles. *Zoological Science* 26, 525-529.
- JOHNSTONE RA, CANT MA. 1999. Reproductive skew and indiscriminate infanticide. *Animal Behaviour* 57, 243-249.
- KHAN MR, KHAN MR, HUSSEIN MY. 2003. Cannibalism and interspecific predation in ladybird beetle *Coccinella septempunctata* (L.) (Coleoptera: Coccinellidae) in laboratory. *Pakistan Journal of Biological Sciences* 6, 2013-2016.
- KIM KW, ROLLAND C. 2000. Trophic egg laying in the spider, *Amaurobius ferox*: mother-offspring interactions and functional value. *Behavioural Processes* 50, 31-42.
- KUDO S, NAKAHIRA T. 2005. Trophic-egg production in a subsocial bug: adaptive plasticity in response to resource conditions. *Oikos* 111, 459-464.
- KURIWADA T, KUMANO N, SHIROMOTO K, HARAGUCHI D. 2009. High population density and egg cannibalism reduces the efficiency of mass-rearing in *Euscepes postfasciatus* (Coleoptera: Curculionidae). *Florida Entomologist* 92, 221-228.
- MAGALHÃES LC, GUEDES RNC, OLIVEIRA EE, TUELHER ES. 2002. Desenvolvimento e reprodução do predador *Podisus distinctus* (Stal) (Heteroptera: Pentatomidae) frente a doses subletais de Permetrina. *Neotropical Entomology* 31, 445-448.
- MATOS NETO FC, OLIVEIRA HN, ZANUNCIO JC, HOLTZ AM, OLIVEIRA I, FIALHO MCQ. 2004. Ganancia de peso del depredador *Podisus distinctus* (Heteroptera: Pentatomidae) en combinaciones de las presas *Tenebrio molitor*

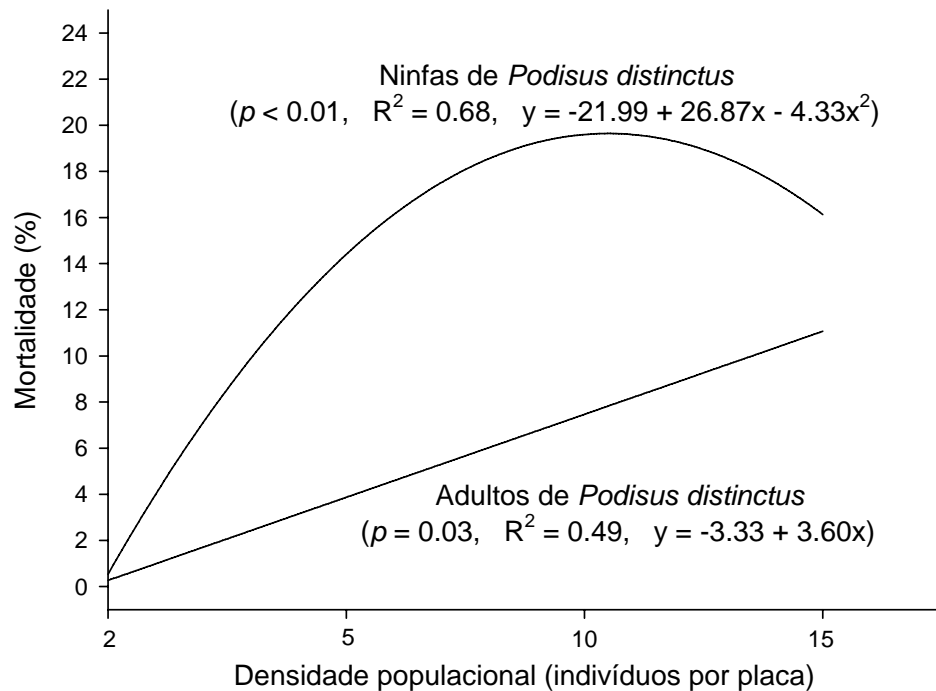
- (Coleoptera: Tenebrionidae) y *Musca domestica* (Diptera: Muscidae). *Revista de Biologia Tropical* 52, 101-108.
- MATTHEWS RW, GONZÁLEZ JM, MATTHEWS JR, DEYRUP LD. 2009. Biology of the parasitoid *Mellitobia* (Hymenoptera: Eulophidae). *Annual Review of Entomology* 54, 251-266.
- MAYNTZ D, TOFT S. 2006. Nutritional value of cannibalism and the role of starvation and nutrient imbalance for cannibalistic tendencies in a generalist predator. *Journal of Animal Ecology* 75, 288-297.
- MERTZ DB, CAWTHON DA. 1973. Sex differences in the cannibalistic roles of adult flour beetles. *Ecology* 54, 1400-1402.
- OHBA S, HIDAKA K, SASAKI M. 2006. Notes on paternal care and sibling cannibalism in the giant water bug, *Lethocerus deyrolli* (Heteroptera: Belostomatidae). *Entomological Science* 9, 1-5.
- OLIVEIRA I, ZANUNCIO JC, SERRÃO JE, PEREIRA JMM. 2003. Reproductive potential of the predator *Supputius cincticeps* (Heteroptera: Pentatomidae) affected by female body weight. *Acta Scientiarum* 25, 49-53.
- OLIVEIRA I, ZANUNCIO JC, SERRÃO JE, ZANUNCIO TV, PINON TBM, FIALHO MCQ. 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.
- PERRY JC, ROITBERG BD. 2005a. Games among cannibals: competition to cannibalize and parent-offspring conflict lead to increased sibling cannibalism. *Journal of Evolutionary Biology* 18, 1523-1533.
- PERRY JC, ROITBERG BD. 2005b. Ladybird mothers mitigate offspring starvation risk by laying trophic eggs. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 58, 578-586.
- PIRES EM, AZEVEDO DO, LIMA ER, PELÚZIO RJE, SERRÃO JE, ZANUNCIO JC. 2009. Desenvolvimento, reprodução e performance predatória do percevejo zoofitófago *Podisus distinctus* (Hemiptera: Pentatomidae) alimentado com larvas de *Musca domestica* (Diptera: Muscidae) imobilizadas ou soltas. *Revista Brasileira de Biociências* 7, 280-284.
- PIRES EM, ZANUNCIO JC, SERRÃO JE. 2010. Cannibalism of *Brontocoris tabidus* and *Podisus nigrispinus* during periods of pre-release without food or fed with *Eucalyptus cloeziana* plants. *Phytoparasitica* 39, 27-34.
- POLIS GA. 1981. The evolution and dynamics of intraspecific predation. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* 12, 225-251.
- POLIS GA, STRONG DR. 1996. Food web complexity and community dynamics. *The American Naturalist* 147, 813-846.
- RAMALHO FS, MEZZOMO JA, LEMOS WP, BANDEIRA CM, MALAQUIA JB, SILVA JPS, LEITE GLD, ZANUNCIO JC. 2008. Reproductive strategy of *Podisus nigrispinus* females under different feeding intervals. *Phytoparasitica* 36, 30-37.
- RICHARDSON ML, MITCHELL RF, REAGEL PF, HANKS LM. 2010. Causes and consequences of cannibalism in noncarnivorous insects. *Annual Review of Entomology* 55, 39-53.
- RICKERS S, SCHEU S. 2005. Cannibalism in *Pardosa palustris* (Araneae, Lycosidae): effects of alternative prey, habitat structure, and density. *Basic and Applied Ecology* 6, 471-478.
- RUDOLF VHW. 2007. The interaction of cannibalism and omnivory: consequences for community dynamics. *Ecology* 88, 2697-2705.
- RUDOLF VHW. 2008. The impact of cannibalism in the prey on predator-prey systems. *Ecology* 89, 3116-3127.
- RUDOLF VHW, ARMSTRONG J. 2008. Emergent impacts of cannibalism and size refuges in prey on intraguild predation systems. *Oecologia* 157, 675-686.

- RUDOLF VHW, KAMO M, BOOTS M. 2010. Cannibals in space: the coevolution of cannibalism and dispersal in spatially structured populations. *The American Naturalist* 175, 513-524.
- SAITO Y, JUNG C, LIM Y. 2010. Effects of cannibalism on a basic stage structure. *Applied Mathematics and Computation* 217, 2133–2141.
- SAMU F, TOFT S, KISS B. 1999. Factors influencing cannibalism in the wolf spider *Pardosa agrestis* (Araneae, Lycosidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 45, 349–54.
- SANT'ANA J, BRUNI R, ABDUL-BAKI AA, ALDRICH JR. 1997. Pheromone-induced movement of nymphs of the predator *Podisus maculiventris* (Heteroptera: Pentatomidae). *Biological Control* 10, 123-128.
- SANTOS GP, ZANUNCIO TV, RIBEIRO GT, SILVA EP, ZANUNCIO JC. 2004. Influência da temperatura no desenvolvimento ninfal de *Podisus distinctus* (Dallas) (Heteroptera: Pentatomidae). *Cerne* 10, 231-221.
- SCHMIDT JM, TAYLOR JR, ROSENHEIM JA. 1998. Cannibalism and intraguild predation in the predatory Heteroptera. In COLL M, RUBERSON J. (eds.). *Predatory Heteroptera in Agroecosystems: Their ecology and use in biological control*. Thomas Say Publication of the Entomological Society of America, 233p.
- SCOTT AJ, KNOTT M. 1974. A cluster analysis method for grouping means in the analysis of variance. *Biometrics* 30, 507-512.
- SOARES MA, ZANUNCIO JC, LEITE GLD, WERMELINGER ED, SERRÃO JE. 2009. Does *Thyrinteina arnobia* (Lepidoptera: Geometridae) use different defense behaviors against predators? *Journal of Plant Diseases and Protection* 116, 30-33.
- TANAHASHI M, TOGASHI K. 2009. Interference competition and cannibalism by *Dorcus rectus* (Motschulsky) (Coleoptera: Lucanidae) larvae in the laboratory and field. *The Coleopterists Bulletin* 63, 301-310.
- THOMAS DB. 1992. Taxonomic synopsis of the Asopine Pentatomidae (Heteroptera) of the western hemisphere. *Thomas Say Foundation Monograph* 16, 156 p.
- TORRES JB, EVANGELISTA JUNIOR WS, BARROS R, GUEDES RNC. 2002. Dispersal of *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae) nymphs preying on tomato leafminer: effect of predator release time, density and satiation level. *Journal of Applied Entomology* 126, 326-332.
- VACARI AM, VOLPE HXL, OTUKA AK, VEIGA ACP, BORTOLI SA, THULER RT. 2009. Taxa de predação e desenvolvimento ninfal de *Podisus nigrispinus* (Dallas, 1851) (Hemiptera: Pentatomidae) alimentado com pupas de *Plutella xylostella* (Linnaeus, 1758) (Lepidoptera: Plutellidae) em laboratório. *Horticultura Brasileira* 27, 3513-3517.
- VIA S. 1999. Cannibalism facilitates the use of a novel environment in the flour beetle, *Tribolium castaneum*. *Heredity* 82, 267-275.
- VIVAN LM, TORRES JB, VEIGA AFSL, ZANUNCIO JC. 2002. Comportamento de predação e conversão alimentar de *Podisus nigrispinus* sobre a traça do tomateiro. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 37, 581-287.
- VRIES T, LAKES-HARLAN R. 2007. Prenatal cannibalism in an insect. *Naturwissenschaften* 94, 477-482.
- WARE VL, STEPHEN FM. 2006. Facultative intraguild predation of red oak borer larvae (Coleoptera: Cerambycidae). *Environmental Entomology* 35, 443-447.
- WIEDENMANN RN, O'NEIL RJ. 1990. Effects of low rates of predation on selected life-history characteristics of *Podisus maculiventris* (Say) (Heteroptera: Pentatomidae). *Canadian Entomologist* 22, 271-283.
- WILLIAMS T, HERNÁNDEZ O. 2006. Costs of cannibalism in the presence of an iridovirus pathogen of *Spodoptera frugiperda*. *Ecological Entomology* 31, 106–113.

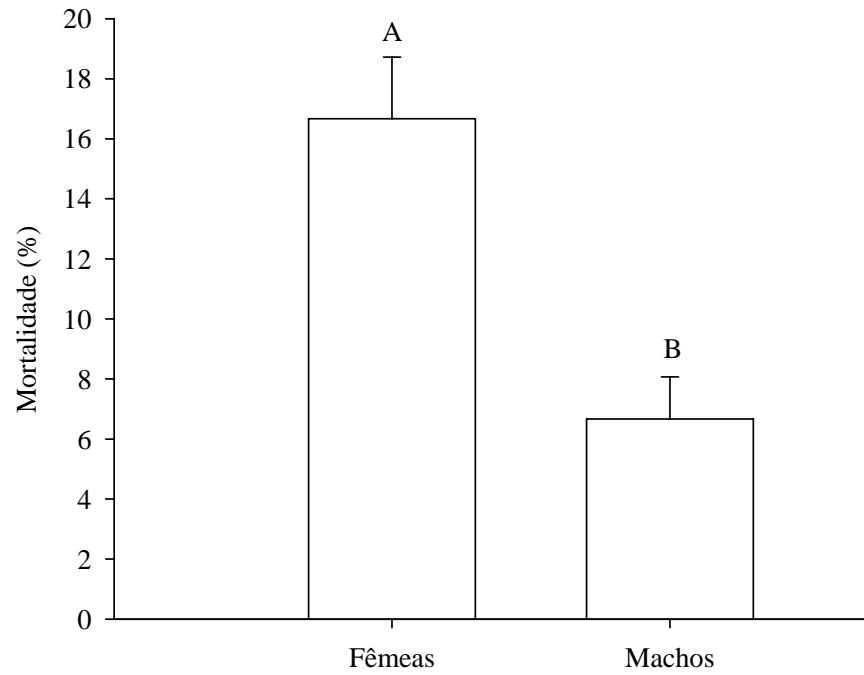
- WISE DH. 2006. Cannibalism, food limitation, intraspecific competition, and the regulation of spider populations. *Annual Review of Entomology* 51, 441–65.
- ZANUNCIO JC, ALVES JB, ZANUNCIO TV, GARCIA JF. 1994. Hemipterous predators of eucalypt defoliator caterpillars. *Forest Ecology and Management* 65, 65-73.
- ZANUNCIO JC, MOLINA-RUGAMA AJ, SANTOS GP, RAMALHO FS. 2002. Effect of body weight on fecundity and longevity of the stinkbug predator *Podisus rostralis*. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 37, 1225-1230.



**Figura 1** - Mortalidade (média  $\pm$  erro padrão) de ninfas de segundo ao quinto estágio de *Podisus distinctus* (Heteroptera: Pentatomidae), em função do canibalismo. Colunas com mesma letra não diferem pelo teste de Scott-Knott a 1% de probabilidade.



**Figura 2** - Mortalidade de ninfas de quarto estágio e adultos de *Podisus distinctus* (Heteroptera: Pentatomidae), em função do canibalismo em diferentes densidades populacionais.



**Figura 3** - Mortalidade (média  $\pm$  erro padrão) de fêmeas e de machos de *Podisus distinctus* (Heteroptera: Pentatomidae), em função do canibalismo. Colunas com mesma letra não diferem pelo teste F a 1% de probabilidade.

## **CAPÍTULO II**

**Comportamentos que alteram o canibalismo em *Podisus distinctus*  
(Heteroptera: Pentatomidae): zoofitofagia, oportunismo,  
reconhecimento de parentesco biológico e cuidado parental**

## RESUMO

Predadores Pentatomidae são importantes no controle de pragas agrosilviculturais, por serem agressivos e terem alta capacidade reprodutiva. *Podisus distinctus* (Heteroptera: Pentatomidae) apresenta potencial para aplicação em controle biológico de lepidópteros, entretanto, o canibalismo observado nas criações massais da espécie dificultam a produção de um grande número de indivíduos. As causas do canibalismo em *P. distinctus* são ainda pouco estudadas e apesar dos fatores populacionais, como a densidade de indivíduos, serem indicados como os principais motivadores da predação intra-específica nos insetos, comportamentos complexos como zoofitofagia, oportunismo, reconhecimento de parentesco biológico e cuidado parental podem alterar as frequências deste hábito. O objetivo deste trabalho foi observar comportamentos que afetam o canibalismo em *P. distinctus*. A alimentação em plantas diminuiu o canibalismo em ninfas de *P. distinctus*. As mortes ocasionadas por ataque diminuíram de  $20,00 \pm 4,22\%$  para  $8,00 \pm 3,27\%$ , o que representa uma redução de aproximadamente 60% na mortalidade na presença de plantas. O comportamento oportunista, expresso ao encontrar indivíduos menores, injuriados ou em ecdise, beneficia os insetos na manipulação da presa, pois aumenta o sucesso dos ataques e diminui as chances de predação recíproca. O número de ataques bem sucedidos foi maior nos tratamentos com indivíduos amputados (T1) ( $1,50 \pm 0,33$ ), menores (T2) ( $0,88 \pm 0,40$ ) ou em muda (ecdise) (T3) ( $1,38 \pm 0,26$ ) comparados ao controle ( $0,12 \pm 0,12$ ), onde todos os indivíduos estavam na mesma condição. A reconhecimento de parentesco biológico diminuiu a predação entre ninfas irmãs, e não havia sido descrita anteriormente para predadores Asopinae. As mortes por ataque diminuíram de  $26,00 \pm 4,27\%$  entre ninfas sem relação de parentesco para  $10,00 \pm 3,33\%$  entre ninfas irmãs completas, reduzindo, aproximadamente, 61,5% a mortalidade. Outro comportamento de *P. distinctus*, descrito neste trabalho, é a escolha de outras fêmeas como sítios de postura, que pode diminuir a frequência do canibalismo de ovos.

**Palavras-chave:** Asopinae, comportamento, predação intra-específica, competição, sub-socialidade.

## INTRODUÇÃO

O predador *Podisus distinctus* (Stal) (Heteroptera: Pentatomidae) foi relatado na América do Sul, da Argentina à Venezuela, incluindo as Ilhas Galápagos (Thomas 1992; Henry & Wilson 2004) como agente natural de controle biológico, mas o canibalismo em criações massais dificulta a produção de grande número de indivíduos dessa espécie. As causas do canibalismo em *P. distinctus* são pouco estudadas, e apesar de fatores populacionais, como a densidade de indivíduos, serem indicados como os principais motivadores da predação intra-específica em insetos (Ware & Stephen 2006; Tanahashi & Togashi 2009), comportamentos complexos como a zoofitofagia (Pires et al. 2010), o oportunismo (Barros-Bellanda & Zucoloto 2005), a reconhecimento de parentesco biológico (Dobler & Kölliker 2010) e o cuidado parental (Klug & Bonsall 2007) podem alterar a frequência do canibalismo.

Interações canibais dependem da oferta de recursos alimentares e da condição nutricional dos predadores (Rickers & Scheu 2005), mas a presença de plantas pode diminuir as taxas desse comportamento em percevejos predadores (Leon-Beck & Coll 2007; Pires et al. 2010). Asopinae são predadores zoofitófagos, por se alimentarem em presa e complementarem sua dieta com seiva (Zeng & Cohen 2000; Coll & Guershon 2002; Oliveira et al. 2002; Sinia et al. 2004; Zanuncio et al. 2004; Fialho et al. 2009), o que favorece sua reprodução e sobrevivência (Moreira et al. 1997; Zanuncio et al. 2000; 2004; Holtz et al. 2009; Lemos et al. 2009a, 2009b). Insetos, ácaros e outros artrópodes são onívoros por obterem nutrientes de presa e planta (Coll & Guershon 2002), mas a onivoria e as relações funcionais do hábito de alimentação em presa e plantas são pouco entendidas (Gillespie & McGregor 2000). A fitofagia pode favorecer o predador em escassez de alimento (Oliveira et al. 2002; Evangelista Júnior et al. 2004), com presas de baixa qualidade nutricional (Vivan et al. 2003; Michaud & Grant 2005) e auxiliar na obtenção de minerais, carboidratos e água para a produção de saliva, utilizada na digestão extra-oral (Sinia et al. 2004). Assim, o hábito alimentar pode explicar como Pentatomidae predadores utilizam diferentes fontes de alimento e as mudanças ecológicas e comportamentais da alimentação onívora (Guedes et al. 2007; Fialho et al. 2009), inclusive, sobre a predação intra-específica nas espécies.

O canibalismo pode ser observado em condições oportunistas, quando indivíduos atacam outros co-específicos em estado vulnerável, durante a ecdise ou no estágio de pupa (Boots 1998; Barros-Bellanda & Zucoloto 2005; Simpson et al. 2006; Richardson et al. 2010), quando o predador diminui os riscos na predação (Mayntz & Toft 2006; Ichikawa & Kurauchi 2009). Durante a ecdise e formação do novo

tegumento dos insetos ocorre um processo chamado “*tanning*”, onde há escurecimento, devido à melanização e o enrijecimento, pela esclerotização da nova cutícula (Elias-Neto et al. 2009). Neste momento os insetos estão indefesos, devido à imobilidade e baixa resistência do tegumento, sendo presas fáceis para indivíduos canibais. A presença de co-específicos menores e/ou com menor capacidade locomotora pode motivar o canibalismo, por possuírem relativa desvantagem em relação ao inseto atacante, o que os tornam presas potenciais (Ventura et al. 2008). Estratégias de forrageamento e alimentação diferem entre inimigos naturais, que tentam balancear os riscos e benefícios da escolha de uma presa (Bennett et al. 2009). A distribuição dos recursos, a competição (Amarasekare 2003; Choh et al. 2010) ou mecanismos de defesa da presa (Soares et al. 2009a, 2009b; Nakazawa et al. 2010) podem afetar o padrão de alimentação de predadores. Assim, co-específicos em desvantagem apresentam baixa capacidade de defesa e menor risco de reagir à predação e, por isto, seriam escolhas preferenciais ao canibalismo.

A reconhecimento de parentesco biológico é a capacidade dos indivíduos reconhecerem e se associarem a indivíduos geneticamente relacionados (Green et al. 2008), sendo importante para a evolução de comportamentos como a cooperação, altruísmo e canibalismo (Fox 1975). Essa característica foi encontrada em Heteroptera (Schmidt 1998), mas não foi descrita para Pentatomidae. O reconhecimento de parentes ocorre, inicialmente, pela produção de uma marca ou traço que distingue os indivíduos; em seguida há a percepção e interpretação do traço e por último, a expressão do comportamento apropriado (Pfennig 1997). Nos insetos, a reconhecimento ocorre, principalmente, por via olfatória, através de lipídeos epicuticulares adquiridos exogenamente, a partir do alimento ou materiais que compõem o ninho, ou endogenamente, pela expressão de genes específicos (Breed et al. 1992; Howard et al. 2001; Lizé et al. 2006; Gardner & West 2007; Schneider & Bilde 2008; Segoli et al. 2009).

A regra de Hamilton é o modelo básico que explica o altruísmo nos indivíduos. Segundo a teoria, um alelo para o altruísmo pode ter sua frequência aumentada na população se a condição  $rb > c$  for satisfeita, onde “*r*” é o coeficiente de relação (parentesco), entre o altruísta e o receptor da ação; “*b*” é o benefício do ato, medido pelo incremento no *fitness* do indivíduo que recebe ajuda; e “*c*” é o custo do ato sobre *fitness* do indivíduo altruísta (Hamilton 1964). A possibilidade de estimar os custos e benefícios no canibalismo torna esse hábito ideal para se estudar a aplicação da regra de

Hamilton e determinar se a reconhecimento de parentesco biológico evolui da seleção de parentesco (Pfennig 1997).

A reconhecimento de parentes biológicos pode levar à supressão do canibalismo, o que inicialmente seria benéfico ao *fitness* dos insetos, entretanto, este comportamento altruísta pode levar, também, ao aumento do número de indivíduos e da competição (Griffin & West 2002; Dobler & Kölliker 2010). Assim, os custos do aumento da competição precisariam ser debitados dos benefícios recebidos, inicialmente, pela supressão da predação intra-específica. O balanço entre os custos e benefícios do reconhecimento de parentes torna essas relações bastante complexas (Griffin & West 2002). A observação de comportamento recognitivo em *P. distinctus* pode tornar essa espécie um bom modelo de estudo para interações ecológicas, uma vez que a espécie apresenta comportamentos como o canibalismo e a zoofitofagia, além de apresentar outros hábitos pouco comuns, objeto de estudo deste trabalho.

O comportamento subsocial, caracterizado pelo cuidado que a fêmea e/ou macho exerce sobre a prole foi observado em muitas espécies de insetos, distribuídos em 11 ordens, incluindo percevejos Pentatomidae (Santos & Albuquerque 2001a). Entretanto, comportamentos mais complexos, como o de ovipositar sobre co-específicos, são pouco comuns entre insetos (Katvala & Kaitala 2001) e somente dois grupos taxonômicos foram relatados com esse hábito (Tallamy & Schaefer 1997). Machos do percevejo aquático *Abedus herberti* (Hidalgo) (Heteroptera: Belostomatidae) carregam ovos em seu dorso (Smith 1997), enquanto fêmeas do percevejo *Phyllomorpha laciniata* (Vill) (Heteroptera: Coreidae) usam co-específicos, machos e fêmeas, como sítio de postura (Kaitala 1996), o que representa uma medida de cuidado parental. A descrição deste hábito em Pentatomidae seria algo inédito. Por se tratar de um comportamento nunca antes descrito em *P. distinctus* ainda não se conhece os possíveis benefícios para a prole e os custos que podem haver para os adultos.

## **OBJETIVO GERAL**

O objetivo deste trabalho foi observar comportamentos que afetam o canibalismo em *P. distinctus*.

## **OBJETIVOS ESPECÍFICOS**

Verificar se a presença de plantas de *Eucalyptus cloeziana* pode alterar o hábito canibal de *P. distinctus*, o que teria impacto na manutenção das populações e na eficiência desse predador no controle biológico.

Avaliar se a presença de indivíduos com baixa capacidade locomotora, menor tamanho ou em muda (ecdise) influencia o canibalismo em *P. distinctus*.

Testar a hipótese de que *P. distinctus* reconhece indivíduos geneticamente próximos e avaliar o impacto sobre o canibalismo nessa espécie.

Descrever o comportamento subsocial em *P. distinctus*, que apresenta cuidado parental com ovos ao utilizar co-específicos como sítios de postura.

## **MATERIAL E MÉTODOS**

O trabalho foi realizado no Laboratório de Controle Biológico de Insetos do Instituto de Biotecnologia Aplicada à Agropecuária (BIOAGRO), e em casa de vegetação do Departamento de Biologia Geral (DBG) da Universidade Federal de Viçosa (UFV) em Viçosa, Minas Gerais, Brasil.

### **Obtenção de ninfas e adultos de *Podisus distinctus***

Ninfas e adultos de *P. distinctus* foram obtidos de criação massal do Laboratório de Controle Biológico de Insetos, onde são mantidos a  $25 \pm 2^\circ\text{C}$ ,  $70 \pm 10\%$  de umidade relativa e fotoperíodo de 12 horas.

### **Experimento 1: Plantas podem afetar o canibalismo em *Podisus distinctus*?**

Cem ninfas de quarto estágio de massas de ovos diversas, com 24 horas após a muda, foram individualizadas por 48 horas em placas de Petri (9,0 cm de diâmetro x 1,2 cm de altura) com um chumaço de algodão umedecido com água e sem alimento, para induzir nível de fome semelhante entre os espécimes (Burgio et al. 2002; Torres et al. 2002; Pires et al. 2010). Essas ninfas foram transferidas para câmara climatizada tipo BOD com temperatura de  $26 \pm 0,5^\circ\text{C}$  e fotoperíodo de 12 horas, umidade relativa do ar de  $75 \pm 10\%$ , condições ideais para criação desses insetos (Santos et al. 2004).

Antes da realização dos experimentos foram realizados pré-testes com o objetivo de maximizar o aproveitamento de recursos (insetos) e adequar os níveis de canibalismo nos experimentos. Foi observado que, para ninfas, a utilização de 5 indivíduos por placa de Petri (15,0 cm de diâmetro x 1,5 cm de altura) era adequada para os ensaios, pois após essa densidade de indivíduos havia baixo incremento na mortalidade por canibalismo. Sendo assim, os tratamentos foram: T1= cinco ninfas de *P. distinctus* em plantas de *E. cloeziana* e T2= cinco ninfas de *P. distinctus* sem plantas. Os insetos foram transferidos para casa de vegetação, colocados em sacos de organza (20,0 x 30,0 cm) em plantas de *E. cloeziana* (T1), ou ficaram em suportes, próximos às plantas, mas

sem contato com estas (T2). Os sacos de organza foram borrifados com água e os insetos ficaram sem alimento por 24 horas para que pudessem expressar o canibalismo. A seguir as mortes foram contabilizadas e as ninfas individualizadas em placas de Petri (9,0 cm de diâmetro x 1,2 cm de altura) com um chumaço de algodão umedecido com água e alimentadas com pupas de *Tenebrio molitor* (Linnaeus) (Coleoptera: Tenebrionidae), transferidas para câmara climatizada BOD e observadas por 24 horas, para verificação de mortes por injúrias ocasionadas pelos ataques.

O delineamento experimental foi inteiramente casualizado, com dez repetições. Os dados da mortalidade foram submetidos à análise de variância (ANOVA) e as médias comparadas pelo teste F a 5% de probabilidade com o sistema de Análises Estatísticas (SAEG<sup>®</sup>) 9.0.

### **Experimento 2: Indivíduos com baixa capacidade locomotora, menor tamanho ou em muda (ecdise) aumentam o canibalismo em *Podisus distinctus*?**

Ninfas de segundo e quarto estádios de *P. distinctus*, de massas de ovos diversas, foram individualizadas em placas de Petri (9,0 cm de diâmetro x 1,2 cm de altura) com um chumaço de algodão umedecido com água e sem alimento, e levadas para câmara climatizada BOD com temperatura de  $26 \pm 0,5^{\circ}\text{C}$  e fotoperíodo de 12 horas, umidade relativa do ar  $75 \pm 10\%$ , durante 48 horas, para induzir nível semelhante de fome nos espécimes (Burgio et al. 2002; Torres et al. 2002; Pires et al. 2010).

Os tratamentos foram: quatro ninfas de quarto estágio sadias e uma ninfa de quarto estágio com um par de pernas amputadas (T1 - indivíduos com injúrias/dificuldade de locomoção); quatro ninfas de quarto estágio sadias e uma ninfa de segundo estágio sadia (T2 - diferença de tamanho); quatro ninfas de quarto estágio sadias e uma ninfa em muda (T3 - indivíduos em ecdise) e cinco ninfas de quarto estágio sadias (controle). Para proceder à amputação das pernas, os insetos foram imobilizados a  $-18^{\circ}\text{C}$  por cinco minutos e com o auxílio de fórceps e micro-tesouras foram retiradas uma perna do lado direito e outra do esquerdo, aleatoriamente e nunca na mesma posição. Os predadores foram colocados em temperatura reduzida, entre 15 e  $16^{\circ}\text{C}$ , por dez minutos, para que a coagulação da hemolinfa ocorresse, evitando a morte dos insetos (Ichikawa & Kurauchi 2009). Ninfas em muda (ecdise) entre o terceiro e quarto estádios foram obtidas da criação massal do BIOAGRO.

Para proceder às avaliações os tratamentos foram acondicionados em placas de Petri (9,0 cm de diâmetro x 1,2 cm de altura) e observados por 90 minutos. Os números de ataques bem e mal sucedidos entre indivíduos foram computados, sendo

considerados bem sucedidos aqueles onde os indivíduos permaneceram com o estilete inserido na presa por pelo menos, 15 minutos ininterruptos. Esse tempo é suficiente para o predador utilizar os estiletos maxilares para romper os tecidos da presa e iniciar a digestão extra-oral (Oliveira et al. 2004). O número total de ataques, que compreende toda investida dos insetos em co-específicos com seu aparato bucal, também foi observado.

O delineamento experimental foi inteiramente casualizado, com oito repetições. Os dados dos ataques foram submetidos à análise de variância (ANOVA) e as médias comparadas pelo teste de Scott-Knott (Scott & Knott 1974) a 5% de probabilidade com o sistema de Análises Estatísticas (SAEG<sup>®</sup>) 9.0.

### **Experimento 3: A reconhecimento de parentesco biológico pode influenciar o canibalismo em *Podisus distinctus*?**

Para o experimento, 50 ninfas provenientes de massas de ovos com os mesmos progenitores, que formaram o tratamento de ninfas irmãs e 50 ninfas de massas de ovos diversas, caracterizando as ninfas do controle, que não possuem relação de parentesco entre si, foram utilizadas. Ao atingirem o quarto estágio, 24 horas após a muda, as ninfas foram individualizadas por 48 horas em placas de Petri (9,0 cm de diâmetro x 1,2 cm de altura) com um chumaço de algodão umedecido com água, sem alimento, para induzir o mesmo nível de fome entre os espécimes (Burgio et al. 2002; Torres et al. 2002; Pires et al. 2010). O experimento foi conduzido em câmara climatizada BOD com temperatura de  $26 \pm 0,5^{\circ}\text{C}$  e fotoperíodo de 12 horas, umidade relativa do ar de  $75 \pm 10\%$ , condições ideais para criação desse inimigo natural (Santos et al. 2004).

Os tratamentos foram: T1= cinco ninfas de *P. distinctus* com os mesmos progenitores (irmãs completas) e T2= cinco ninfas de *P. distinctus* sem relação de parentesco (controle). As ninfas foram acondicionadas em placas de Petri (15,0 cm de diâmetro x 1,5 cm de altura) com um chumaço de algodão umedecido com água, mantidas em contato por 24 horas, sem alimento, para que pudessem expressar o canibalismo e após este período foram contabilizadas as mortes. Os predadores sobreviventes foram individualizados em placas de Petri (9,0 cm de diâmetro x 1,2 cm de altura) com um chumaço de algodão umedecido com água, alimentados com pupas de *T. molitor* e observados por 24 horas, para verificação de mortes decorrentes de injúrias causadas pelos ataques.

O delineamento experimental foi inteiramente casualizado, com dez repetições. Os dados da mortalidade foram submetidos à análise de variância (ANOVA) e as

médias comparadas pelo teste F a 1% de probabilidade com o sistema de Análises Estatísticas (SAEG<sup>®</sup>) 9.0.

## RESULTADOS

A presença de *E. cloeziana* diminuiu a predação intra-específica em *P. distinctus*. As mortes ocasionadas por ataque diminuíram de  $20,00 \pm 4,22\%$  para  $8,00 \pm 3,27\%$  ( $P < 0,05$ ), o que representa uma redução de aproximadamente 60% no canibalismo na presença de plantas (Figura 1; 2A).

Situações de oportunismo não influenciaram o número total de ataques em *P. distinctus*, com número médio de ataques nos tratamentos de 6,38 (Figura 3), entretanto, o número de ataques bem sucedidos foi maior nos tratamentos com indivíduos amputados (T1) ( $1,50 \pm 0,33$ ), menores (T2) ( $0,88 \pm 0,40$ ) ou em muda (ecdise) (T3) ( $1,38 \pm 0,26$ ) comparados ao controle ( $0,12 \pm 0,12$ ) ( $P < 0,05$ ), onde todos os indivíduos estavam na mesma condição (Figura 2B-D; 3). Os ataques bem sucedidos resultaram em imobilização da presa e foram acompanhados após o término do período de observação do experimento. Todos os ataques bem sucedidos resultaram em morte das presas, que foram consumidas pelos predadores.

*Podisus distinctus* apresentou menor canibalismo em indivíduos geneticamente relacionados (Figura 4), sugerindo a capacidade de reconhecimento de parentesco biológico entre indivíduos. O canibalismo diminuiu de  $26,00 \pm 4,27\%$  entre ninfas sem relação de parentesco, para  $10,00 \pm 3,33\%$  entre ninfas irmãs completas ( $P < 0,01$ ), representando uma redução de aproximadamente 61,5% na mortalidade.

Durante a criação dos insetos e realização dos experimentos foram observadas três ocorrências de fêmeas com posturas de outros indivíduos sobre seu dorso (Figura 5A-D). Este comportamento complexo de proteção dos ovos não havia sido descrito em Pentatomidae, o que mereceu uma notificação minuciosa e o registro fotográfico. As posturas colocadas no dorso de outras fêmeas continham aproximadamente 25 ovos, a maioria viável e em duas das três ocorrências as fêmeas encontradas ainda estavam vivas, ativas, comportando-se naturalmente, inclusive, locomovendo e alimentando-se como os outros insetos, além de ovipositarem seus próprios ovos. Esses indivíduos viveram por um período superior (mais de 15 dias) à eclosão dos ovos que hospedavam o que indica que carregar ovos de outras fêmeas não comprometeu sua sobrevivência.

## DISCUSSÃO

A diminuição das taxas de predação em co-específicos com plantas de *E. cloeziana* pode ser devido ao fato de predadores Asopinae adquirirem água e nutrientes de plantas (Eubanks & Denno 1999; Gillespie & McGregor 2000; Sinia et al. 2004). A alimentação em diversas fontes de alimento favorece o desenvolvimento e pode aumentar a sobrevivência dos insetos (Mayntz & Toft 2006; Michaud & Grant 2005; Sá et al. 2009). A associação de plantas de *Eucalyptus* spp à dieta de Pentatomidae predadores melhora os parâmetros reprodutivos e a sobrevivência desses insetos (Valicente & O'Neil 1995; Assis Jr et al. 1998; Lemos et al. 2010), e diminui as taxas de canibalismo. *Podisus nigrispinus* (Dallas) e *Brontocoris tabidus* (Signoret) (Heteroptera: Pentatomidae) apresentaram menores taxas de canibalismo em co-específicos e ovos ao se alimentarem em *E. cloeziana* (Pires et al. 2010). A alimentação em plantas também diminuiu o canibalismo em *Dicyphus hesperus* (Knight) (Hemiptera: Miridae) (Laycock et al. 2006). Assim, plantas são importantes na biologia dos insetos, especialmente nos predadores onívoros e o desbalanceamento nutricional, ocasionado pela alimentação em presas inadequadas ou pela falta de comida, é um fator que motiva o canibalismo. Entretanto, apesar da suplementação em plantas favorecer os percevejos predadores, presas são essenciais para a reprodução por possibilitar o acúmulo de proteínas (Holtz et al. 2009). Isto acontece, pois a seiva possui baixa proporção nitrogênio/carbono comparada à dieta carnívora (Mayntz & Toft 2006). Assim, dietas desbalanceadas, ricas em carboidratos e pobres em proteínas podem prover os indivíduos com nutrientes capazes de manter sua sobrevivência durante longos períodos, entretanto, podem não ser suficientes para garantir sua reprodução (Naya et al. 2007).

Apesar do número total de ataques em *P. distinctus* ter sido semelhante em situações envolvendo predadores em vantagem ou em igualdade de condições sobre as presas, o sucesso das investidas aumenta quando há desvantagem de um dos envolvidos na relação canibal, mostrando que o menor risco de contra-ataque dos indivíduos amputados, a facilidade na manipulação de presas menores e a imobilidade e baixa resistência do exoesqueleto de ninfas em muda são importantes na predação intra-específica e podem motivar esse comportamento. Dentre as relações de desigualdade entre predador e presa os encontros assimétricos são os mais bem documentados. A frequência do canibalismo em *Spodoptera frugiperda* (Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) foi afetada pela idade e tamanho dos indivíduos, com maiores taxas em insetos mais jovens e conseqüentemente, menores, do que quando as larvas tinham a mesma idade e

tamanho similar (Chapman et al. 1999). Indivíduos mais velhos são normalmente canibais mais vorazes que os menores e os encontros entre indivíduos de tamanhos diferentes frequentemente resultam em canibalismo (Beaver 1974; Polis 1981; Dial & Adler 1990; Samu et al. 1999). O reduzido risco de retaliação em ataques envolvendo encontros assimétricos provavelmente explica as altas frequências de canibalismo nessas situações (Chapman et al. 1999) e, ainda, as diferenças de tamanho entre os insetos confere vantagem para o canibal durante a imobilização de presas, o que aumenta o sucesso dos ataques e diminui o dispêndio energético. O predador *Zelus longipes* (Linnaeus) (Heteroptera: Reduviidae) atacou larvas de *S. frugiperda* de diferentes tamanhos com a mesma frequência, entretanto, os ataques bem sucedidos foram mais freqüentes nas lagartas menores e o número de lagartas que permaneceram vivas após o final dos testes foi maior nos indivíduos mais pesados (Cogni et al. 2002).

O aumento no sucesso dos ataques observado em *P. distinctus* quando os predadores encontraram indivíduos amputados e/ou em muda (ecdise) também representa um efeito da diminuição dos riscos associados ao canibalismo e da maior susceptibilidade das presas (Schmidt et al. 1998; Richardson et al. 2010). Ninfas do percevejo predador *Sinea diadema* (Fabricius) (Heteroptera: Reduviidae) podem estimar sua vantagem sobre outras ninfas injuriadas, o que aumenta o comportamento agressivo e leva ao canibalismo (Taylor & Schmidt 1994; Schmidt et al. 1998). Ninfas de *S. cincticeps* tiveram maior taxa de consumo relativo da presa *T. molitor* quando estas estavam imobilizadas, o que indica maior sucesso na predação (Azevedo & Ramalho 1999).

O menor canibalismo entre ninfas irmãs de *P. distinctus* demonstra a capacidade de reconhecer indivíduos geneticamente próximos. A diminuição da predação em co-específicos geneticamente relacionados sugere uma inibição inicial do canibalismo, entretanto, com o aumento da fome e das chances de morte por inanição, os insetos acabam predando uns aos outros, como medida para garantir a sobrevivência. Modelos populacionais demonstram que comportamentos egoístas, como o canibalismo e o infanticídio, e altruístas, como o cuidado parental, se desenvolvem simultaneamente nas populações, e sua base é a reconhecimento de indivíduos geneticamente próximos (Perry & Roitberg 2005). O canibalismo e o infanticídio podem ser benéficos para a população quando o consumo de um baixo número de indivíduos assegura a sobrevivência de um grande número de canibais (Schmidt et al. 1998; Martini et al. 2009). Nessa situação a sobrevivência de parte da prole é garantida e ao mesmo tempo, os insetos diminuem a competição (Schmidt et al. 1998; Perry & Roitberg 2005). O inimigo natural *Forficula*

*auricularia* (Linnaeus) (Dermaptera: Forficulidae) evita, inicialmente, canibalizar indivíduos relacionados geneticamente, mas em ninfas confinadas sem alimento, esse hábito aumentou em indivíduos relacionados e não relacionados geneticamente com o avanço do tempo (Dobler & Kölliker 2010).

A capacidade de *P. distinctus* reconhecer co-específicos geneticamente próximos é comumente encontrada nos insetos, pois a teoria de seleção de parentes prediz que a seleção natural favorece genes que levam os animais a agirem altruisticamente com seus semelhantes (Hamilton 1964). Assim, canibais com a habilidade de distinção de parentes deve canibalizá-los em menor proporção (Schmidt et al. 1998), como parece ser o caso em *P. distinctus* que diminuiu a predação em ninfas irmãs em aproximadamente 61,5%. Fêmeas de *Nicrophorus pustulatus* (Herschel) (Coleoptera: Silphidae) defendem sua prole de outros co-específicos, impedindo que sejam canibalizados (Trumbo & Valletta 2007), enquanto *Tribolium confusum* (DuVal) (Coleoptera: Tenebrionidae) pode identificar relações genéticas com co-específicos e evitam canibalizar seus ovos (Wade 1980). O predador *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae) apresenta capacidade de discriminação de parentes, baseada em mecanismos endógenos e evita o canibalismo de indivíduos geneticamente relacionados. Pistas exógenas, baseadas em componentes ambientais, não foram capazes de confundir o mecanismo de discriminação nesses insetos e criar uma falsa reconhecimento de grupo (Joseph et al. 1999), entretanto, outros Coccinellidae predadores podem não reconhecer parentes (Khan et al. 2003). A vespa parasitóide *Copidosoma koehleri* (Blanchard) (Hymenoptera: Encyrtidae) apresentou alta capacidade de reconhecimento de proximidade genética, diferenciando irmãos completos de meio-irmãos e primos, sendo que quanto maior a relação de parentesco menor é a agressão e maior é a tolerância entre indivíduos (Segoli et al. 2009). A reconhecimento de parentes em Heteroptera parece ser pouco comum e apenas um baixo número de grupos apresentou esse comportamento (Schmidt 1998). Ninfas do percevejo predador *S. diadema* não distinguem parentes, ocasionando canibalismo semelhante em ninfas parentes e não aparentadas (Taylor & Schmidt 1996). Esse hábito não foi descrito para Pentatomidae, assim, a reconhecimento em *P. distinctus* abre precedente para estudos com outras espécies predadoras.

O comportamento subsocial observado em *P. distinctus*, caracterizado pelo cuidado com a prole, já foi observado em diversas espécies de insetos, inclusive outros pentatomídeos (Santos & Albuquerque 2001a). Esse hábito pode aumentar o *fitness* dos adultos ao diminuir a mortalidade das ninfas (Tallamy 1984; Tallamy & Schaefer 1997), através de comportamentos como a defesa ativa de indivíduos (Santos & Albuquerque

2001a; 2001b) ou a utilização de co-específicos como sítio de postura (Kaitala 1996; Kaitala et al. 2001; Katvala & Kaitala 2001). O cuidado parental pode ser importante para a sobrevivência de percevejos Pentatomidae, pois estes insetos colocam ovos em massas e ainda, é comum a agregação das ninfas, o que exerce maior atratividade sobre inimigos naturais, aumentando as chances de serem atacados (Santos & Albuquerque 2001a).

A postura em co-específicos é uma medida de cuidado parental que não havia sido descrita para *P. distinctus* ou outros Pentatomidae. Antes deste trabalho esse comportamento era atribuído somente ao percevejo aquático *A. herberti* e ao coreídeo *P. laciniata*. A seleção de sítios de oviposição pode ser um aspecto crítico para a sobrevivência de ninfas recém-emergidas, assim, fêmeas devem escolher locais seguros e que forneçam suprimento alimentar adequado para a prole (Katvala & Kaitala 2001; Kaitala & Smith 2002). A utilização de co-específicos como substrato para postura atribui movimento aos ovos, o que diminui sua susceptibilidade à localização por inimigos naturais e aumenta sua sobrevivência (Reguera & Gomendio 2002). O canibalismo em ovos é comum em espécies de *Podisus* (Ramalho et al. 2008) e acontece pelo fato do ovo ser o estágio mais susceptível ao canibalismo devido à sua imobilidade, por normalmente não apresentar defesas desenvolvidas e ser nutricionalmente rico e facilmente digerível (Alabi et al. 2008), tornando-o mais atrativo que a alternativa de alimentação em indivíduos, que pode causar injúrias e levar à morte (Mayntz & Toft 2006). Assim, utilizar co-específicos como sítios de postura pode diminuir a frequência do canibalismo de ovos em *P. distinctus* e, portanto, aumentar o *fitness* das fêmeas.

O comportamento observado em *P. distinctus* se assemelha bastante ao relatado para *P. laciniata*. Nesses insetos os machos comumente recebem os ovos durante a corte às fêmeas, enquanto machos e fêmeas em cópula podem ser escolhidos como alvo para postura por fêmeas oportunistas (Kaitala & Smith 2002; Miettinen et al. 2006; Gomendio et al. 2008). As fêmeas nunca são as mães dos ovos que elas carregam, enquanto os machos podem ser pais de parte dos ovos (Tay et al. 2003; García-González et al. 2005). Ao contrário, nos percevejos aquáticos *A. herberti* a paternidade é sempre do macho que leva os ovos consigo (Smith 1976). Apesar de carregar as posturas, machos e fêmeas de *P. laciniata* não demonstram qualquer comportamento ativo de cuidado com os ovos, o benefício para os embriões está ligado à capacidade de locomoção dos adultos (Kaitala & Smith 2002; Miettinen et al. 2006) e ao nascer as ninfas se dispersam imediatamente (Reguera & Gomendio 1999; Miettinen et al. 2006).

Os riscos de carregar ovos sobre o dorso são relativamente baixos, quando comparados com outros comportamentos mais frequentes, como a cópula. *Podisus distinctus* apresenta cópulas longas, que podem durar várias horas, o que pode torná-los susceptíveis ao ataque de predadores (Rodrigues et al. 2009) e ao canibalismo. Durante longos períodos de cópula, que podem alcançar até 20 horas, *P. laciniata* apresentam baixa mobilidade, o que os tornam presas preferidas a machos e fêmeas com ovos no dorso (Miettinen et al. 2006). Carregar posturas no dorso não afeta a mobilidade de machos e fêmeas, entretanto, impossibilita que esses insetos voem (Reguera & Gomendio 1999; Miettinen et al. 2006). Assim, a maior predação de insetos com posturas no dorso pode ser explicada por fatores, como o efeito atrativo dos ovos sobre as formigas (Kaitala et al. 2000; Miettinen et al. 2006) ou o aumento da evidência dos insetos, pela perda da camuflagem (Reguera & Gomendio 1999). Entretanto, acreditamos que carregar ovos sobre o dorso não aumentaria os riscos de *P. distinctus* serem predados, pois ao contrário de *P. laciniata* cujos ovos são contrastantes com a coloração dos adultos (Reguera & Gomendio 1999; Miettinen et al. 2006), neste percevejo eles mantêm quase a mesma cor dos insetos e não há evidências que os ovos de *P. distinctus* atraiam predadores.

A escolha de co-específicos como sítio de postura pode ser um comportamento mais comum em algumas populações de *P. distinctus* do que em outras. Assim, a suposta raridade deste comportamento pode não ser verdade em percevejos oriundos de áreas com maiores taxas de canibalismo, parasitismo ou predação intraguilda. Nesse caso, os benefícios para a prole e a seleção natural podem atuar na co-evolução da oviposição em co-específicos e da utilização de plantas como substrato preferido de postura. *Phyllomorpha laciniata* utiliza co-específicos como sítio de postura, mas fatores ambientais e menor pressão de inimigos naturais podem induzir algumas populações desse inseto a preferir ovipositar na vegetação (Mineo 1984; Kaitala & Smith 2002; Gomendio et al. 2008). A diferença no comportamento das populações é possível, pois adultos possuem a capacidade de se adaptar às condições do ambiente e apresentar o hábito mais apropriado para a situação (Lion & Van Baalen 2007; Gomendio et al. 2008). O hábito de carregar ovos é favorecido pela seleção natural, por aumentar a sobrevivência da prole dos indivíduos que ovipositam em co-específicos. Assim, quanto maior a pressão seletiva sobre a população, mais o hábito de ovipositar em co-específicos deve se perpetuar na espécie, por favorecer a sobrevivência dos insetos que se protegem mais (Reguera & Gomendio 1999; Gomendio et al. 2008).

Comportamentos como a zoofitofagia, o oportunismo e a reconhecimento de parentesco biológico afetam as taxas de predação intra-específica em *P. distinctus* nas criações massais. A suplementação alimentar em seiva pode aumentar a sobrevivência desse predador em ausência de presas ao diminuir os efeitos da alimentação desbalanceada, inibindo o canibalismo, mas este recurso não é suficiente para assegurar o desenvolvimento desse predador. O comportamento oportunista, quando um co-específico encontra outro em desvantagem, pode motivar o canibalismo em *P. distinctus*. A oportunidade, ao encontrar indivíduos menores, injuriados ou em ecdise beneficia os insetos na manipulação da presa, pois aumenta o sucesso dos ataques e diminui as chances de predação recíproca. A reconhecimento de parentesco biológico diminuiu a predação entre ninfas irmãs, o que não havia sido descrito anteriormente para predadores Asopinae e abre um precedente para novos estudos com outras espécies. Outro comportamento descrito neste trabalho é a oviposição sobre outras fêmeas. Ao utilizar co-específicos para ovipositar *P. distinctus* pode diminuir a frequência do canibalismo de ovos e aumentar o *fitness* dos progenitores. Apesar de se tratar de um evento pouco frequente, a utilização de co-específicos como sítios de postura envolve mecanismos complexos, que merecem ser estudados no futuro.

## AGRADECIMENTOS

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) e à Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado de Minas Gerais (FAPEMIG).

## REFERÊNCIAS

- ALABI T, MICHAUD JP, ARNAUD L, HAUBRUGE E. 2008. A comparative study of cannibalism and predation in seven species of flour beetle. *Ecological Entomology* 33, 716-726.
- AMARASEKARE P. 2003. Competitive coexistence in spatially structured environments: a synthesis. *Ecology Letters* 6, 1109-1122.
- ASSIS JR SL, ZANUNCIO TV, SANTOS GP, ZANUNCIO JC. 1998. Efeito da suplementação de folhas de *Eucalyptus urophylla* no desenvolvimento e reprodução do predador *Supputius cincticeps* (Stal) (Heteroptera: Pentatomidae). *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil* 27, 245-253.
- AZEVEDO FR, RAMALHO FS. 1999. Efeitos da temperatura e da defesa da presa no consumo pelo predador *Supputius cincticeps* (Stäl) (Heteroptera: Pentatomidae). *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 34, 165-171.
- BARROS-BELLANDA HCH, ZUCOLOTO FS. 2005. Egg cannibalism in *Ascia monuste* in the field; opportunistic, preferential and very frequent. *Journal of Ethology* 23, 133-138.

- BEAVER RZ. 1974. Intraspecific competition among bark beetle larvae (Coleoptera: Scolytidae). *Journal of Animal Ecology* 43, 455–67.
- BENNETT JA, GILLESPIE DR, SHIPP JL, VANLAERHOVEN SL. 2009. Foraging strategies and patch distributions: intraguild interactions between *Dicyphus hesperus* and *Encarsia formosa*. *Ecological Entomology* 34, 58-65.
- BOOTS M. 1998. Cannibalism and the stage-dependent transmission of a viral pathogen of the Indian meal moth, *Plodia interpunctella*. *Ecological Entomology* 23, 118–122.
- BREED MD, SNYDER LE, LYNN TL, MORHART JA. 1992. Acquired chemical camouflage in a tropical ant. *Animal Behaviour* 44, 519-523.
- BURGIO G, SANTI F, MAINI S. 2002. On intra-guild predation and cannibalism in *Harmonia axyridis* and *Adalia bipunctata* L. (Coleoptera: Coccinellidae). *Biological Control* 24, 110-116.
- CHAPMAN JW, WILLIAMS T, ESCRIBANO A, CABALLERO P, CAVE RD, GOULSON D. 1999. Age-related cannibalism and horizontal transmission of a nuclear polyhedrosis virus in larval *Spodoptera frugiperda*. *Ecological Entomology* 24, 268-275.
- CHOH Y, VAN DER HAMMEN T, SABELIS MW, JANSSEN A. 2010. Cues of intraguild predators affect the distribution of intraguild prey. *Oecologia* 163, 335–340.
- COGNI R, FREITAS AVL, AMARAL FILHO BF. 2002. Influence of prey size on predation success by *Zelus longipes* L. (Heteroptera: Reduviidae). *Journal of Applied Entomology* 126, 74-78.
- COLL M, GUERSHON M. 2002. Omnivory in terrestrial arthropods: mixing plants and prey diets. *Annual Review of Entomology* 47, 267-297.
- DIAL CI, ADLER PH. 1990. Larval behavior and cannibalism in *Heliothis zea* (Lepidoptera: Noctuidae). *Annals of the Entomological Society of America* 83, 258-263.
- DOBLER R, KÖLLIKER M. 2010. Kin-selected siblicide and cannibalism in the European earwig. *Behavioral Ecology* 21, 257-263.
- ELIAS-NETO M, SOARES MPM, BITONDI MMG. 2009. Changes in integument structure during the imaginal molt of the honey bee. *Apidologie* 40, 29–39.
- EUBANKS MD, DENNO RF. 1999. The ecological consequences of variation in plants and prey for an omnivorous insect. *Ecology* 80, 1253-1266.
- EVANGELISTA-JÚNIOR WS, GONDIM-JÚNIOR MGC, TORRES JB, MARQUES EJ. 2004. Fitofagia em *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae) associada a plantas daninhas em algodoeiro. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 39, 413-420.
- FIALHO MCQ, ZANUNCIO JC, NEVES CA, RAMALHO FS, SERRÃO JE. 2009. Ultrastructure of the digestive cells in the midgut of the predator *Brontocoris tabidus* (Heteroptera: Pentatomidae) after different feedings periods on prey and plants. *Annals of the Entomological Society of America* 102, 119-127.
- FOX LR. 1975. Cannibalism in natural populations. *Annual Review of Ecology and Systematics* 6, 87-106.
- GARCÍA-GONZÁLEZ F, NÚÑEZ Y, PONZ F, ROLDÁN ERS, GOMENDIO M. 2005. Paternity analysis in the golden egg bug using AFLPs: do the males preferentially accept their true genetic offspring? *Ecological Entomology* 30, 444-455.
- GARDNER A, WEST SA. 2007. Social evolution: the decline and fall of genetic kin recognition. *Current Biology* 17, 810-812.
- GILLESPIE DR, MCGREGOR RR. 2000. The functions of plant feeding in the omnivorous predator *Dicyphus hesperus*: water places limits on predation. *Ecological Entomology* 25, 380-386.

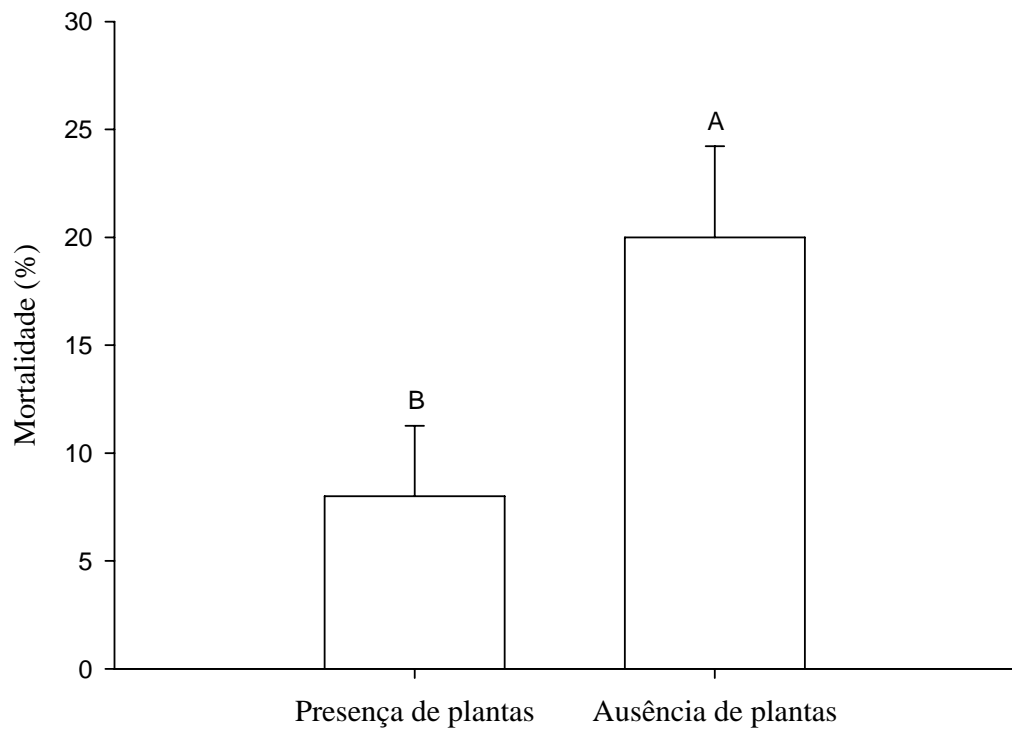
- GREEN WW, MIRZA RS, PYLE GG. 2008. Kin recognition and cannibalistic behaviours by adult male fathead minnows (*Pimephales promelas*). *Naturwissenschaften* 95, 269-272.
- GRIFFIN AS, WEST SA. 2002. Kin selection: fact and fiction. *Trends in Ecology and Evolution* 17, 15-21.
- GOMENDIO M, GARCÍA-GONZÁLEZ F, REGUERA P, RIVERO A. 2008. Male egg carrying in *Phyllomorpha laciniata* is favoured by natural not sexual selection. *Animal Behavior* 75, 763-770.
- GUEDES BAM, ZANUNCIO JC, RAMALHO FS, SERRÃO JE. 2007. Midgut morphology and enzymes of the obligate zoophytophagous stinkbug *Brontocoris tabidus* (Signoret, 1863) (Heteroptera: Pentatomidae). *Pan-Pacific Entomologist* 83, 66-74.
- HAMILTON DW. 1964. Genetical evolution of social behaviour I e II. *Journal of Theoretical Biology* 1-52.
- HENRY TJ, WILSON MR. 2004. First records of eleven true bugs (Hemiptera: Heteroptera) from the Galapagos Islands, with miscellaneous notes and corrections to published reports. *Journal of the New York Entomological Society* 112, 75-86.
- HOLTZ AM, ALMEIDA GD, FADINI MAM, ZANUNCIO-JUNIOR JS, ZANUNCIO TV, ZANUNCIO JC. 2009. Survival and reproduction of *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae): effects of prey scarcity and plant feeding. *Chilean of Journal Agricultural Research* 69, 468-472.
- HOWARD RW, PÉREZ-LACHAUD G, LACHAUD JP. 2001. Cuticular hydrocarbons of *Kapala sulcifacies* (Hymenoptera: Eucharitidae) and its host, the ponerine ant *Ectatomma ruidum* (Hymenoptera: Formicidae). *Annals of the Entomological Society of America* 94,707-716.
- ICHIKAWA T, KURAUCHI T. 2009. Larval cannibalism and pupal defense against cannibalism in two species of tenebrionid beetles. *Zoological Science* 26, 525-529.
- JOSEPH SB, SNYDER WE, MOORE AJ. 1999. Cannibalizing *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) larvae use endogenous cues to avoid eating relatives. *Journal of Evolutionary Biology* 12, 792-797.
- KAITALA A. 1996. Oviposition on the back of conspecifics: an unusual reproductive tactic in a coreid bug. *Oikos* 77, 381-389.
- KAITALA A, ESPADALER X, LEHTONEN R. 2000. Ant predation and the cost of egg carrying in the golden egg bug: Experiments in the field. *Oikos* 89, 254-258.
- KAITALA A, HARDLING R, KATVALA M, MACÍAS ODÓÑEZ R, MIETTINEN M. 2001. Is nonparental egg carrying parental care? *Behavioral Ecology* 12, 367-368.
- KAITALA A, SMITH RL. 2002. Do golden egg bugs (*Phyllomorpha laciniata*: Heteroptera, Coreidae) require conspecifics for oviposition? *Journal of Insect Behavior* 15, 171-180.
- KATVALA M, KAITALA A. 2001. Egg performance on an egg-carrying bug. Experiments in the field. *Oikos* 93, 188-193.
- KHAN MR, KHAN MR, HUSSEIN MY. 2003. Cannibalism and interspecific predation in lady bird beetle *Coccinella septempunctata* (L.) (Coleoptera: Coccinellidae) in laboratory. *Pakistan Journal of Biological Sciences* 6, 2013-2016.
- KLUG H, BONSALE MB. 2007. When to care for, abandon, or eat your offspring: the evolution of parental care and filial cannibalism. *The American Naturalist* 170, 886-891.
- LAYCOCK A, CAMM E, VAN LAERHOVEN S, GILLESPIE D. 2006. Cannibalism in a zoophytophagous omnivore is mediated by prey availability and plant substrate. *Journal of Insect Behavior* 19, 219-229.

- LEMOS WP, SERRÃO JE, ZANUNCIO JC, LACERDA MC, ZANUNCIO VV, RIBEIRO RC. 2009a. 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 WP, ZANUNCIO JC, RAMALHO FS, SERRÃO JE. 2009b. Fat body of the zoophytophagous predator *Brontocoris tabidus* (Het.: Pentatomidae) females: impact of the herbivory and age. *Micron* 40, 635-638.
- LEMOS WP, ZANUNCIO JC, RAMALHO FS, ZANUNCIO VV, SERRÃO JE. 2010. Herbivory affects ovarian development in the zoophytophagous predator *Brontocoris tabidus* (Heteroptera, Pentatomidae). *Journal of Pest Science* 83, 69-76.
- LEON-BECK M, COLL M. 2007. Plant and prey consumption cause a similar reductions in cannibalism by an omnivorous bug. *Journal of Insect Behavior* 20, 67-76.
- LION S, VAN BAALEN M. 2007. From infanticide to parental care: why spatial structure can help adults be good parents. *The American Naturalist* 170, 26-46.
- LIZÉ A, CARVAL D, CORTESERO AM, FOURNET S, POINSOT D. 2006. Kin discrimination and altruism in the larvae of a solitary insect. *Proceedings of the Royal Society B* 273, 2381-2386.
- MARTINI X, HACCOU P, OLIVIERI I, HEMPTINNE JL. 2009. Evolution of cannibalism and female's response to oviposition-detering pheromone in aphidophagous predators. *Journal of Animal Ecology* 78, 964-972.
- MAYNTZ D, TOFT S. 2006. Nutritional value of cannibalism and the role of starvation and nutrient imbalance for cannibalistic tendencies in a generalist predator. *Journal of Animal Ecology* 75, 288-297.
- MICHAUD JP, GRANT AK. 2005. Suitability of pollen sources for the development and reproduction of *Coleomegilla maculata* (Coleoptera: Coccinellidae) under simulated drought conditions. *Biological Control* 32, 363-370.
- MIETTINEN M, KAITALA A, SMITH RL, ORDÓÑEZ RM. 2006. Do egg carrying and protracted copulation affect mobility in the golden egg bug? *Journal of Insect Behavior* 19, 171-178.
- MINEO G. 1984. Notizie biologiche su *Phyllomorpha laciniata* (Vill.) (Rhynchota, Het., Coreidae). *Phytophaga* 2, 117-132.
- MOREIRA LA, ZANUNCIO JC, PICANÇO MC, GUEDES RNC. 1997. Effect of *Eucalyptus urophylla* feeding in the development, survival and reproduction of the predator *Tynacantha marginata* Dallas, 1851 (Heteroptera: Pentatomidae). *Revista de Biologia Tropical* 44, 253-257.
- NAKAZAWA T, MIKI T, NAMBA T. 2010. Influence of predator-specific defense adaptation on intraguild predation. *Oikos* 119, 418-427.
- NAYA DE, LARDIES MA, BOZINOVIC F. 2007. The effect of diet quality on physiological and life-history traits in the harvestman *Pachylus paessleri*. *Journal of Insect Physiology* 53, 132-138.
- OLIVEIRA HN, DE CLERCQ P, ZANUNCIO JC, PRATISSOLI D, PEDRUZZI EP. 2004. Nymphal development and feeding preference of *Podisus maculiventris* (Heteroptera: Pentatomidae) on eggs of *Ephestia kuehniella* (Lepidoptera: Pyralidae) parasitised or not by *Trichogramma brassicae* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *Brazilian Journal of Biology* 64, 459-463.
- OLIVEIRA JEM, TORRES JB, MOREIRA AFC, BARROS R. 2002. Efeito das plantas do algodoeiro e do tomateiro, como complemento alimentar, no desenvolvimento e na reprodução do predador *Podisus nigrispinus* Dallas (Heteroptera: Pentatomidae). *Neotropical Entomology* 31, 101-108.

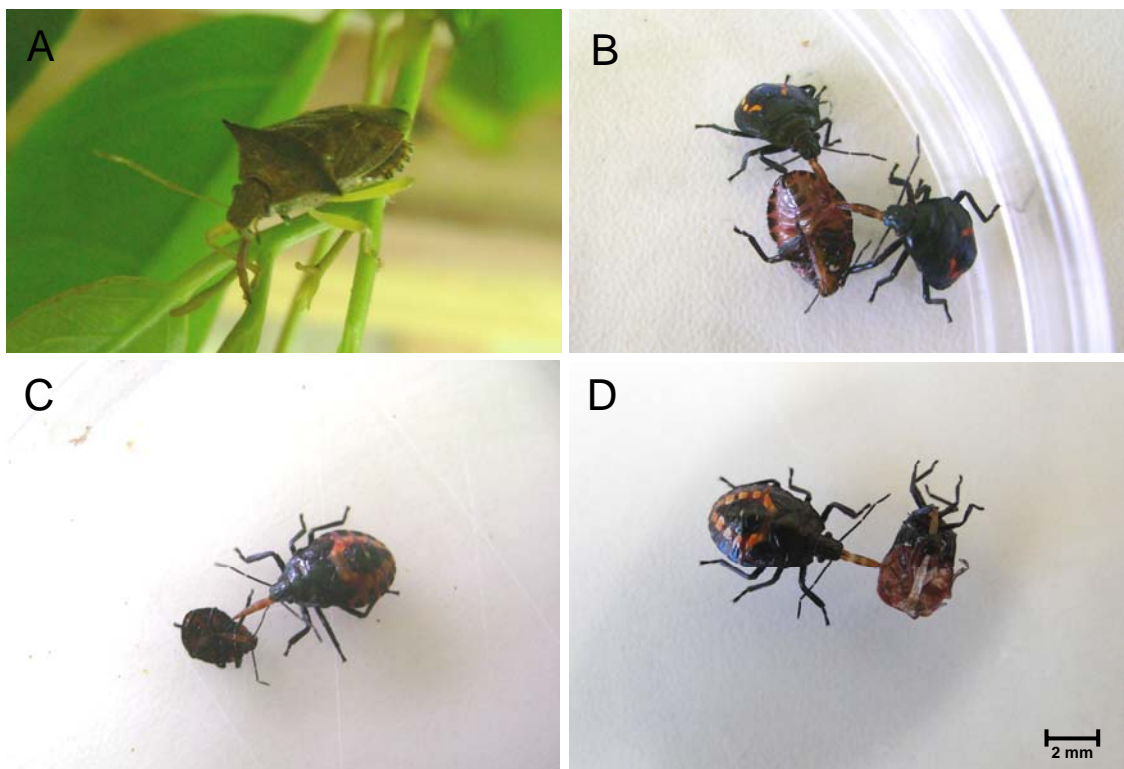
- PERRY JC, ROITBERG BD. 2005. Games among cannibals: competition to cannibalize and parent-offspring conflict lead to increased sibling cannibalism. *Journal of Evolutionary Biology* 18, 1523-1533.
- PFENNIG DW. 1997. Kinship and cannibalism. *Bioscience* 47, 667-675.
- PIRES EM, ZANUNCIO JC, SERRÃO JE. 2010. Cannibalism of *Brontocoris tabidus* and *Podisus nigrispinus* during periods of pre-release without food or fed with *Eucalyptus cloeziana* plants. *Phytoparasitica* 39, 27-34.
- POLIS GA. 1981. The evolution and dynamics of intraspecific predation. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* 12, 225-251.
- RAMALHO FS, MEZZOMO JA, LEMOS WP, BANDEIRA CM, MALAQUIA JB, SILVA JPS, LEITE GLD, ZANUNCIO JC. 2008. Reproductive strategy of *Podisus nigrispinus* females under different feeding intervals. *Phytoparasitica* 36, 30-37.
- REGUERA P, GOMENDIO M. 1999. Predation costs associated with parental care in the golden egg bug *Phyllomorpha laciniata* (Heteroptera: Coreidae). *Behavioral Ecology* 10:541-544.
- REGUERA P, GOMENDIO M. 2002. Flexible oviposition behaviour in the golden egg bug (*Phyllomorpha laciniata*) and its implications for offspring survival. *Behavioral Ecology* 13, 70-74.
- RICHARDSON ML, MITCHELL RF, REAGEL PF, HANKS LM. 2010. Causes and consequences of cannibalism in noncarnivorous insects. *Annual Review of Entomology* 55, 39-53.
- RICKERS S, SCHEU S. 2005. Cannibalism in *Pardosa palustris* (Araneae, Lycosidae): effects of alternative prey, habitat structure, and density. *Basic and Applied Ecology* 6, 471-478.
- RODRIGUES ARS, TORRES JB, SIQUEIRA HAA, TEIXEIRA VW. 2009. *Podisus nigrispinus* requer cópulas longas para o sucesso reprodutivo. *Neotropical Entomology* 38, 746-753.
- SÁ VGM, FONSECA BVC, BOREGAS KGB, WAQUIL JM. 2009. Sobrevivência e desenvolvimento larval de *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) em hospedeiros alternativos. *Neotropical Entomology* 38, 108-115.
- SAMU F, TOFT S, KISS B. 1999. Factors influencing cannibalism in the wolf spider *Pardosa agrestis* (Araneae, Lycosidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 45, 349-54.
- SANTOS AV, ALBUQUERQUE GS. 2001a. Eficiência do cuidado maternal de *Antiteuchus sepulcralis* (Fabricius) (Hemiptera: Pentatomidae) contra inimigos naturais do estágio de ovo. *Neotropical Entomology* 30, 641-646.
- SANTOS AV, ALBUQUERQUE GS. 2001b. Custos ecofisiológicos do cuidado paternal em *Antiteuchus sepulcralis* (Fabricius) (Hemiptera: Pentatomidae). *Neotropical Entomology* 30, 105-111.
- SANTOS GP, ZANUNCIO TV, RIBEIRO GT, SILVA EP, ZANUNCIO JC. 2004. Influência da temperatura no desenvolvimento ninfal de *Podisus distinctus* (Dallas) (Heteroptera: Pentatomidae). *Cerne* 10, 231-221.
- SCHMIDT JM, TAYLOR JR, ROSENHEIM JA. 1998. Cannibalism and intraguild predation in the predatory Heteroptera. In COLL M, RUBERSON J. (eds.). *Predatory Heteroptera in Agroecosystems: Their ecology and use in biological control*. Thomas Say Publication of the Entomological Society of America, 233p.
- SCHNEIDER JM, BILDE T. 2008. Benefits of cooperation with genetic kin in a subsocial spider. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105, 10843-10846.
- SCOTT AJ, KNOTT M. 1974. A cluster analysis method for grouping means in the analysis of variance. *Biometrics* 30, 507-512.

- SEGOLI M, KEASAR T, HARARI AR, BOUSKILA A. 2009. Limited kin discrimination abilities mediate tolerance toward relatives in polyembryonic parasitoid wasps. *Behavioral Ecology* 20, 1262-1267.
- SIMPSON SJ, SWORD GA, LORCH PD, COUZIN ID. 2006. Cannibal crickets on a forced march for protein and salt. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 103, 4152-4156.
- SINIA A, ROITBERG B, MCGREGOR RR, GILLESPIE DR. 2004. Prey feeding increases water stress in the omnivorous predator *Dicyphus hesperus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 110, 243-248.
- SMITH RL. 1976. Male brooding behavior of the water bug *Abedus herberti* (Heteroptera: Belostomatidae). *Annals of the Entomological Society of America* 69, 740-747.
- SMITH RL. 1997. Evolution of paternal care in the giant water bugs (Heteroptera: Belostomatidae). In CHOE JC & CRESPI BJ. (eds.). The evolution of social behavior in insects and arachnids. Cambridge University Press, 541p.
- SOARES MA, ZANUNCIO JC, LEITE GLD, WERMELINGER ED, SERRÃO JE. 2009a. Does *Thyrinteina arnobia* (Lepidoptera: Geometridae) use different defense behaviours against predators? *Journal of Plant Diseases and Protection* 116, 30-33.
- SOARES MA, TORRES-GUTIERREZ C, ZANUNCIO JC, PEDROSA ARP, LORENZON AS. 2009b. Superparasitismo de *Palmistichus elaeisis* (Hymenoptera: Eulophidae) y comportamiento de defensa de dos hospederos. *Revista Colombiana de Entomología* 35, 62-65.
- TALLAMY DW. 1984. Insect parental care. *Bioscience* 34, 20-24.
- TALLAMY DW, SCHAEFER C. 1997. Maternal care in the Hemiptera: ancestry, alternatives, and current adaptive value. In CHOE JC & CRESPI BJ. (eds.). The evolution of social behavior in insects and arachnids. Cambridge University Press, 541p.
- TANAHASHI M, TOGASHI K. 2009. Interference competition and cannibalism by *Dorcus rectus* (Motschulsky) (Coleoptera: Lucanidae) larvae in the laboratory and field. *The Coleopterists Bulletin* 63, 301-310.
- TAY WT, MIETTINEN M, KAITALA A. 2003. Do male golden egg bugs carry eggs they have fertilized? A microsatellite analysis. *Behavioral Ecology* 14, 481-485.
- TAYLOR JR, SCHMIDT JM. 1994. Aggression and risk assessment during predatory interactions between first instar *Sinea diadema* (Fabricius) (Hemiptera: Reduviidae). *Journal of Insect Behavior* 7, 297-311.
- TAYLOR JR, SCHMIDT JM. 1996. Factors regulating predation by first-instar spined assassin bugs [*Sinea diadema* (Fabricius)] (Hemiptera: Reduviidae). *Journal of Insect Behavior* 9, 23-35.
- THOMAS DB. 1992. Taxonomic synopsis of the Asopinae Pentatomidae (Heteroptera) of the western hemisphere. Thomas Say Foundation Monograph, ESA, v.16, 156 p.
- TORRES JB, EVANGELISTA JUNIOR WS, BARROS R, GUEDES RNC. 2002. Dispersal of *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae) nymphs preying on tomato leafminer: effect of predator release time, density and satiation level. *Journal of Applied Entomology* 126, 326-332.
- TRUMBO ST, VALLETTA RC. 2007. The costs of confronting infanticidal intruders in a burying beetle. *Ethology* 113, 386-393.
- VALICENTE FH, O'NEIL RJ. 1995. Effect of host plants and feeding regimes on selected life history characteristics of *Podisus maculiventris* (Say) (Heteroptera: Pentatomidae). *Biological Control* 5, 449-461.
- VENTURA R, SILVA UAT, PERBICHE-NEVES G, OSTRENSKY A, BOEGER WA, PIE MR. 2008. Larval cannibalism rates in the mangrove crab *Ucides cordatus*

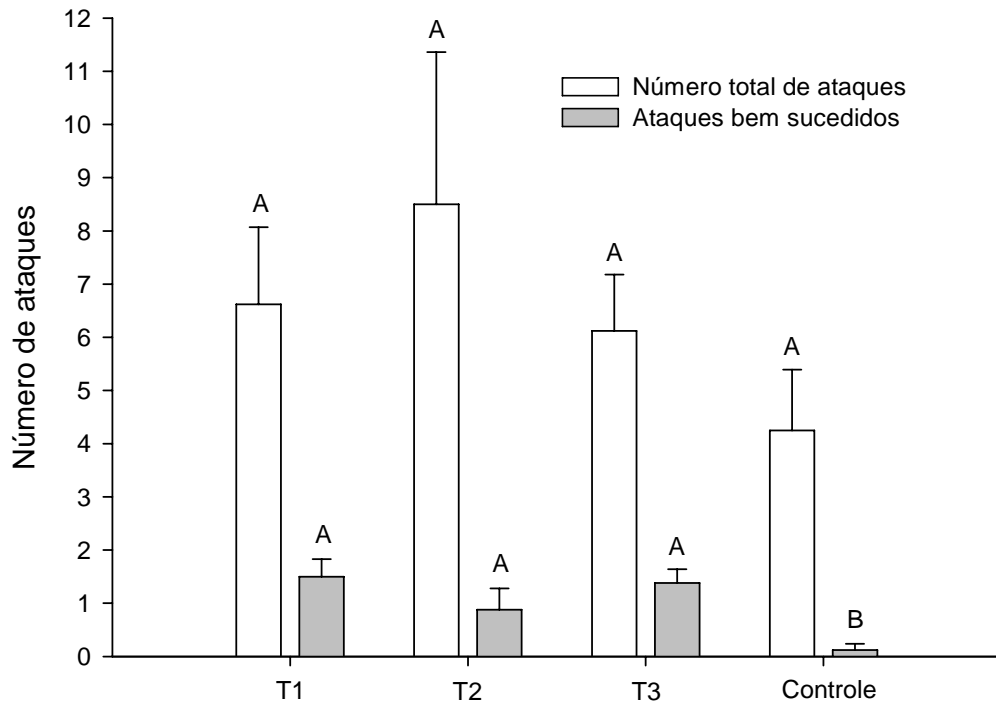
- (Decapoda: Ocypodidae) under laboratory conditions. *Aquaculture Research* 39, 263-267.
- VIVAN LM, TORRES JB, VEIGA AFSL. 2003. Development and reproduction of a predatory stinkbug, *Podisus nigrispinus* in relation to two different prey types and environmental conditions. *BioControl* 48, 155-168.
- WADE MJ. 1980. An experimental study of kin selection. *Evolution* 38, 1039-1046.
- WARE VL, STEPHEN FM. 2006. Facultative intraguild predation of red oak borer larvae (Coleoptera: Cerambycidae). *Environmental Entomology* 35, 443-447.
- ZANUNCIO JC, ZANUNCIO TV, GUEDES RNC, RAMALHO FS. 2000. Effect of feeding on three *Eucalyptus* species on the development of *Brontocoris tabidus* (Heteroptera: Pentatomidae) fed with *Tenebrio molitor* (Coleoptera: Tenebrionidae). *Biocontrol Science and Technology* 10, 443-450.
- ZANUNCIO JC, LACERDA MC, ZANUNCIO-JUNIOR JS, ZANUNCIO TV, SILVA AMC, ESPINDULA MC. 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.
- ZENG F, COHEN AC. 2000. Comparison of alpha-amylase and protease activities of a zoophytophagous and two phytozoophagous Heteroptera. *Comparative Biochemistry and Physiology* 126, 101-106.



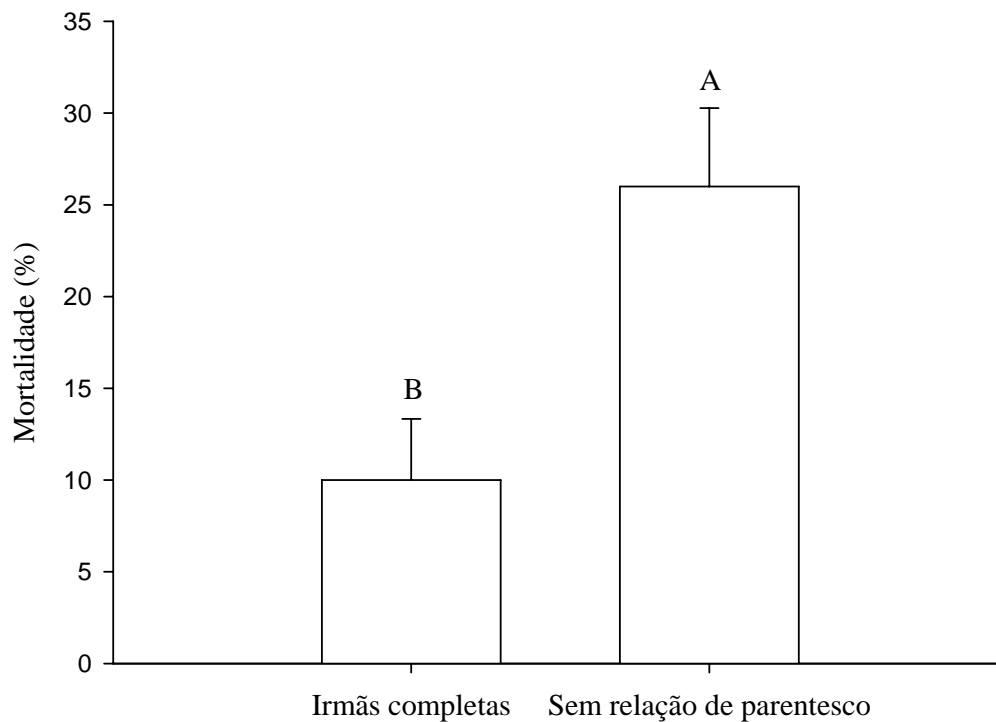
**Figura 1** - Mortalidade (média  $\pm$  erro padrão) de ninfas de quarto estágio de *Podisus distinctus* (Heteroptera: Pentatomidae) em função do canibalismo, na presença ou ausência de *Eucalyptus cloeziana*. Colunas com mesma letra não diferem pelo teste F a 5% de probabilidade.



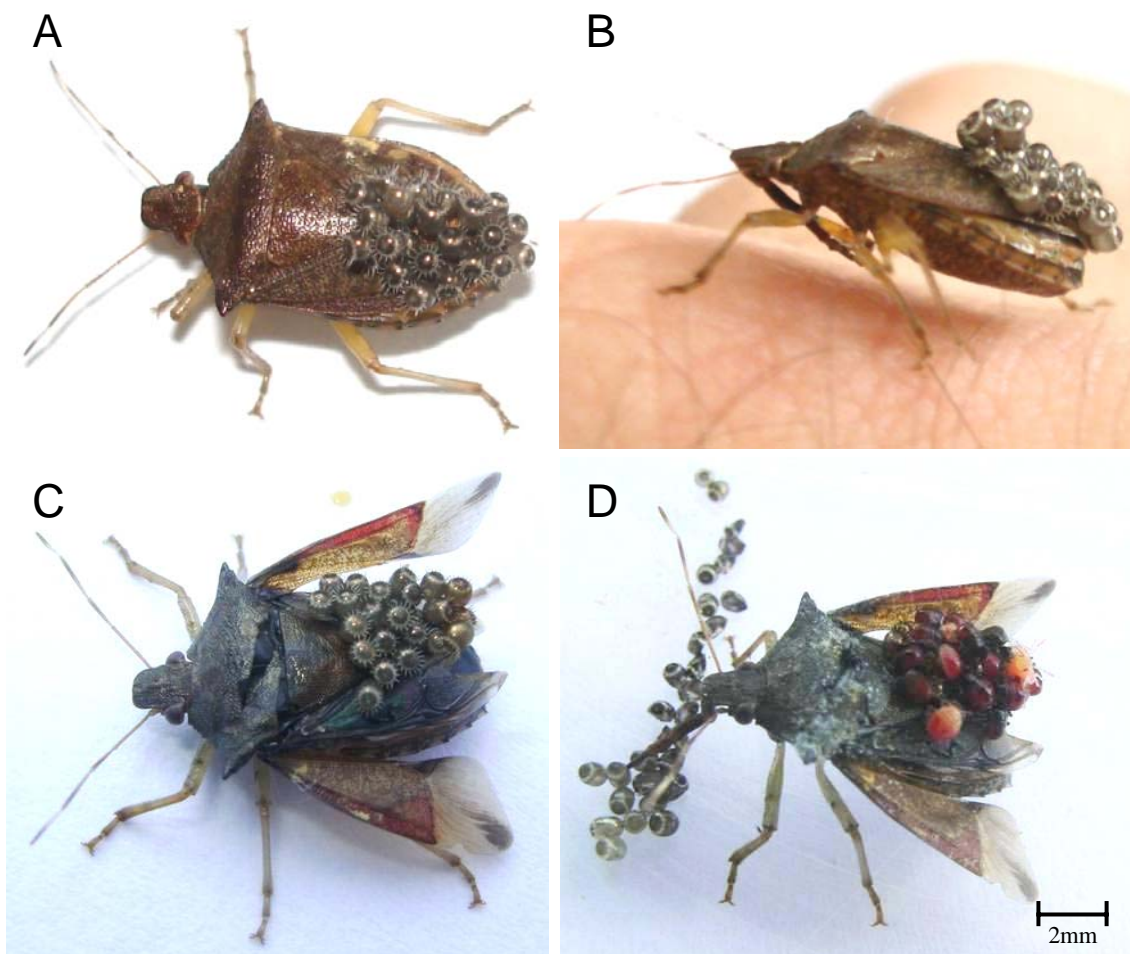
**Figura 2** - *Podisus distinctus* (Heteroptera: Pentatomidae) alimentando-se em *Eucalyptus cloeziana* (A), em indivíduo amputado (B), em co-específico menor (C) e em indivíduo em muda (ecdise) (D).



**Figura 3** - Número de ataques de *Podisus distinctus* (Heteroptera: Pentatomidae) na presença de indivíduos amputados (T1), indivíduos menores (T2), indivíduos em muda (ecdise) (T3) e indivíduos na mesma condição (Controle). Colunas com mesma letra não diferem pelo teste de Scott-Knott a 5% de probabilidade.



**Figura 4** - Mortalidade (média  $\pm$  erro padrão) de ninfas de quarto estágio de *Podisus distinctus* (Heteroptera: Pentatomidae) em função do canibalismo, com indivíduos com irmandade completa ou não relacionados. Colunas com mesma letra não diferem pelo teste F a 1% de probabilidade.



**Figura 5** - Fêmeas de *Podisus distinctus* (Heteroptera: Pentatomidae) com posturas de outro indivíduo sobre seu dorso. Vista dorsal (A) e lateral (B) de fêmea com aproximadamente 25 ovos sobre o dorso. Vista dorsal de outra fêmea de *P. distinctus* (C) e quatro dias após (D), alimentando-se em sua própria postura e com ninfas emergidas sobre o dorso.

## **CAPÍTULO III**

**Desenvolvimento, reprodução e tabela de vida de *Podisus distinctus* (Heteroptera: Pentatomidae) alimentado com co-específicos e presa alternativa *Tenebrio molitor* (Coleoptera: Tenebrionidae)**

## RESUMO

A dieta é um fator chave na história de vida de predadores, afetando o desenvolvimento e reprodução dos indivíduos. Tabelas de vida e fertilidade com diferentes presas e/ou co-específicos podem ajudar a compreender o canibalismo e os custos e benefícios deste hábito. Assim, este trabalho objetivou avaliar o desenvolvimento e as tabelas de vida e fertilidade de *Podisus distinctus* (Heteroptera: Pentatomidae), alimentado com presa alternativa *Tenebrio molitor* (Coleoptera: Tenebrionidae) e co-específicos. Para isto, foram determinadas curvas de sobrevivência da fase ninfal; a duração dos estádios, da fase ninfal, da reprodução das fêmeas e os parâmetros da tabela de vida foram analisados. Por último, foram plotados os valores de sobrevivência de fêmeas de *P. distinctus* em função de sua fertilidade específica. Os resultados do desenvolvimento da fase ninfal, da tabela de vida e fertilidade mostraram que co-específicos são presas de baixa qualidade por não permitirem que ninfas sobrevivam além do terceiro estágio. A alimentação em co-específicos causou aumento do período ninfal e diminuiu a sobrevivência de ninfas em 40%, reduziu o número de ovos por fêmea, número de ovos por postura, número de ninfas por fêmea e peso de adultos. Entretanto, o número de posturas por fêmea; o período de pré, pós e oviposição (dias); a viabilidade de ovos (%) e a longevidade de fêmeas (dias) não diferiram entre os tratamentos. *Podisus distinctus* apresentou queda acentuada da sobrevivência de adultos e menores picos de produção de ovos e ninfas quando os indivíduos se alimentam em co-específicos e, ainda, este hábito reduziu a taxa líquida de reprodução, a razão infinitesimal e finita de aumento populacional. Entretanto, a duração de uma geração e o tempo necessário para o predador dobrar sua população não diferiram entre os tratamentos. Fêmeas alimentadas exclusivamente em *T. molitor* apresentaram maior fertilidade específica (92%), que aquelas com dieta misturada (60%). Apesar de *P. distinctus* não obter benefícios nutricionais na alimentação em co-específicos esse hábito é importante para a espécie e deve atuar, provavelmente, na diminuição da competição.

**Palavras-chave:** Asopinae, qualidade de presas, predação intra-específica, tabela de vida, reprodução.

## INTRODUÇÃO

Predadores Pentatomidae são importantes no controle de pragas agrosilviculturais, por serem agressivos e terem alta capacidade reprodutiva (Zanuncio et al. 1994), atacando insetos de diversas Ordens, em diferentes estágios, incluindo ovos, larvas, pupas e adultos. O controle biológico de insetos-praga com predadores Pentatomidae pode reduzir o uso de produtos químicos e os custos de produção e impactos ambientais (Zanuncio et al. 1994; Matos Neto et al. 2004). Espécies do gênero *Podisus* são encontradas em surtos de Lepidoptera em eucalipto, o que tem levado ao desenvolvimento de estudos para utilização desses predadores em programas de controle biológico (Zanuncio et al. 1994; Torres & Zanuncio 2001; Lemos et al. 2005; Soares et al. 2009).

O predador *Podisus distinctus* (Stal) (Heteroptera: Pentatomidae) foi relatado na América do Sul, da Argentina à Venezuela, incluindo as Ilhas Galápagos (Thomas 1992; Henry & Wilson 2004) como importante agente natural de controle biológico, mas o canibalismo em criações massais dificulta a produção de um grande número de indivíduos da espécie. O estabelecimento de criação massal é necessário para programas de controle de pragas e envolve desafios, como custos e a dificuldade para manter a produção estável (Kuriwada et al. 2009), entretanto, fatores como o canibalismo podem dificultar ou inviabilizar a criação de insetos (Khan et al. 2003). A predação em co-específicos pode ser o principal fator de mortalidade em criações (Hironori & Katsuhiko 1997), limitando o crescimento de populações de insetos (Matthews et al. 2009). No entanto, a alimentação em co-específicos pode prolongar a vida do predador em escassez de presa (Rickers & Scheu 2005), diminuir o tempo de desenvolvimento e gerar adultos mais pesados (Michaud & Grant 2005), e aumentar a taxa de crescimento, sobrevivência, vigor, longevidade e fecundidade dos indivíduos (Khan et al. 2003; Ware & Stephen 2006; Vries & Lakes-Harlan 2007; Tanahashi & Togashi 2009; Richardson et al. 2010). O canibalismo pode ser importante quando presas de alta qualidade não estão disponíveis, pois co-específicos podem atuar como bioacumuladores, concentrando recursos nutricionais, ou como filtros biológicos, eliminando compostos tóxicos (Snyder et al. 2000). Entretanto, esse hábito gera riscos de injúria e predação recíproca (Mayntz & Toft 2006), pode ser via de transmissão de patógenos e aumentar a pressão seletiva sobre indivíduos canibais (Williams & Hernández 2006).

A construção de tabelas de esperança de vida e fertilidade é um método comumente usado para estudar o desenvolvimento, padrões de fecundidade e sobrevivência, fundamentais para a compreensão da dinâmica populacional de um

organismo (Southwood 1978; Hansen et al. 1999). Estes estudos são de grande valia para a compreensão da dinâmica populacional das espécies, uma vez que permitem uma visão integrada das características biológicas de uma população, sob condições ambientais determinadas (Coppel & Mertins 1977) e representa um excelente método para estudos biológicos inter e intra-específicos (Pratissoli & Parra 2000). Apesar de cada indivíduo na tabela de vida apresentar sua própria velocidade de desenvolvimento, longevidade e fecundidade, esses fatores são expressos em termos médios da população (Silveira Neto et al. 1976).

O canibalismo, especialmente em predadores Asopinae, é pouco estudado e a literatura registra apenas relatos breves da ocorrência do fenômeno, sem maiores explicações sobre fatores que o regem (Wiedenmann & O'Neil 1990; Ramalho et al. 2008), sendo os estudos mais detalhados sobre o tema observados para aracnídeos (Samu et al. 1999; Rickers & Scheu 2005; Wise 2006; Mayntz & Toft 2006). A dieta é um fator chave na história de vida, afetando o desenvolvimento e reprodução dos indivíduos (Taylor et al. 2005; Naya et al. 2007). Predadores generalistas preferem dietas com vários tipos de presas, o que otimiza a obtenção de nutrientes (Greenstone 1979; Uetz et al. 1992), entretanto, dietas variadas podem ser nocivas para predadores, pois os indivíduos não conseguem diferenciar e evitar a alimentação em espécies tóxicas ou com baixa qualidade nutricional (Toft & Wise 1999a; 1999b; Oelbermann & Scheu 2002; Allard & Yeorgan 2005). A confecção de tabelas de vida e fertilidade com diferentes presas e co-específicos pode ajudar na compreensão do canibalismo e dos custos e benefícios deste hábito. Assim, este trabalho objetivou avaliar o desenvolvimento e as tabelas de vida e fertilidade de *P. distinctus*, alimentado com presa alternativa *Tenebrio molitor* (Linnaeus) (Coleoptera: Tenebrionidae) e co-específicos.

## **MATERIAL E MÉTODOS**

O experimento foi realizado no Laboratório de Controle Biológico de Insetos do Instituto de Biotecnologia Aplicada à Agropecuária (BIOAGRO), e em casa de vegetação do Departamento de Biologia Geral (DBG) da Universidade Federal de Viçosa (UFV) em Viçosa, Minas Gerais, Brasil.

### **Obtenção de presa alternativa *Tenebrio molitor***

Pupas do hospedeiro alternativo *T. molitor* foram obtidas da criação massal do Insetário da Universidade Federal de Viçosa, onde são criadas à temperatura de  $25 \pm 2$  °C,  $70 \pm 10\%$  de umidade relativa e fotoperíodo de 12 horas.

### **Obtenção de ovos e ninfas de *Podisus distinctus***

Ninfas de *P. distinctus* foram obtidas da criação massal do Laboratório de Controle Biológico de Insetos, onde são mantidas a  $25 \pm 2$ °C,  $70 \pm 10\%$  de umidade relativa e fotoperíodo de 12 horas e criadas por uma geração em plantas de *Eucalyptus cloeziana* (Myrtaceae). Posturas e ninfas, de primeiro estágio, da segunda geração de *P. distinctus* em *E. cloeziana* foram mantidas em placas de Petri (9,0 cm de diâmetro x 1,2 cm de altura) com chumaço de algodão embebido em água destilada (Lemos et al. 2006; Ramalho et al. 2008).

### **Experimento 1: Desenvolvimento e sobrevivência de ninfas do percevejo predador *Podisus distinctus* quando alimentadas com pupas de *Tenebrio molitor* e co-específicos.**

Setenta e cinco ninfas de *P. distinctus*, no início do segundo estágio, foram transferidas para 15 sacos de tecido branco de organza (20,0 x 30,0 cm) envolvendo folhas de plantas de *E. cloeziana* em casa de vegetação (Lemos et al. 2006).

Os tratamentos foram: 25 ninfas de *P. distinctus* alimentadas com pupas de *T. molitor* (T1); 25 ninfas de *P. distinctus* com co-específicos indefesos e pupas de *T. molitor* em proporções equivalentes (1:1) (T2); e 25 ninfas de *P. distinctus* com co-específicos indefesos (T3). Para proceder à condição de “indefeso”, foi feita a amputação das pernas de ninfas de quarto estágio para torná-las pouco móveis e incapazes de se protegerem dos ataques dos co-específicos e de revidarem. Para isto, os insetos foram imobilizados a  $-18^{\circ}\text{C}$  por cinco minutos e com o auxílio de fórceps e micro-tesouras foram retiradas duas pernas do lado direito e duas do esquerdo, aleatoriamente. Para evitar a perda de hemolinfa, o que poderia levar os insetos a morte, os predadores foram colocados em temperatura reduzida, entre  $15$  e  $16^{\circ}\text{C}$ , por dez minutos, para que a coagulação da hemolinfa ocorresse (Ichikawa & Kurauchi 2009).

Co-específicos e pupas de *T. molitor* foram fornecidos de acordo com a necessidade e a água foi borrifada na superfície dos sacos de organza diariamente. A mudança de estágio foi avaliada pela morfologia externa e presença de exúvia do

predador *P. distinctus*. As ninfas tiveram, ainda, sua sobrevivência e razão sexual observadas.

### **Análises estatísticas**

O delineamento experimental foi inteiramente casualizado. As curvas de sobrevivência da fase ninfal de *P. distinctus* foram determinadas com o modelo Kaplan-Meyer utilizando-se o programa BioEstat 5.0. A razão sexual (RS) foi calculada com a fórmula  $RS = \frac{\text{número de fêmeas}}{\text{número de machos} + \text{número de fêmeas}}$ . Os dados da duração dos estádios e da fase ninfal foram submetidos à análise de variância (ANOVA) e as médias comparadas pelo teste Scott-Knott (Scott & Knott 1974) a 5% de probabilidade com o sistema de Análises Estatísticas (SAEG®) 9.0.

### **Experimento 2: Reprodução e tabela de vida e fertilidade do percevejo predador *Podisus distinctus* quando alimentado com pupas de *Tenebrio molitor* e co-específicos em plantas de *Eucalyptus cloeziana*.**

Cento e cinquenta ninfas de *P. distinctus*, no início do segundo estágio, foram transferidas para 30 sacos de tecido branco de organza (20,0 x 30,0 cm) envolvendo folhas de plantas de *E. cloeziana* em casa de vegetação (Lemos et al. 2006).

Os tratamentos foram: 50 ninfas de *P. distinctus* alimentadas com pupas de *T. molitor* (T1); 50 ninfas de *P. distinctus* com co-específicos indefesos e pupas de *T. molitor* em proporções equivalentes (1:1) (T2). As 50 ninfas que recebiam somente co-específicos como alimento (T3) não sobreviveram até a fase adulta, o que impossibilita a confecção das tabelas de vida e reprodução destes indivíduos. Co-específicos e pupas de *T. molitor* foram fornecidos de acordo com a necessidade e a água foi borrifada na superfície dos sacos de organza diariamente (Figura 1 A-E).

Após a emergência, os adultos de *P. distinctus* receberam a mesma dieta das ninfas que os originaram. Esse predador, com menos de 24 horas de idade, foi sexado e individualizado em sacos brancos de organza (20,0 x 30,0 cm), envolvendo folhas de *E. cloeziana* e acasalado aos quatro dias de idade, com um casal por saco de organza (Zanuncio et al. 1992). Machos de *P. distinctus* que morreram antes das fêmeas foram substituídos por novos de mesma idade. Os números de ovos e de ninfas, a duração dos períodos de pré-oviposição, oviposição e pós-oviposição, longevidade, viabilidade dos ovos, período de incubação dos ovos, números de ovos e de ninfas por postura, total de posturas, taxa de oviposição e de eclosão das ninfas por fêmea de *P. distinctus* foram avaliados diariamente. As posturas desse predador foram coletadas, diariamente, e

aconditionadas em placas de Petri (9,0 cm de diâmetro x 1,2 cm de altura) com um chumaço de algodão embebido em água destilada e as ninfas contadas 24 horas após sua eclosão (Ramalho et al. 2008). E ainda, o peso seco de 20 indivíduos por tratamento, dez machos e dez fêmeas, foi avaliado. Para isto os insetos foram mortos em freezer, onde ficaram a 18°C negativos por dez minutos, e levados para estufa a 50-60°C durante 48 horas (Mikolajewski et al. 2008; Baldin & Pereira 2010).

### Análises estatísticas

O delineamento experimental foi inteiramente casualizado, com 10 repetições, sendo um casal por saco de organza. Os dados reprodutivos foram submetidos à análise de variância (ANOVA) e as médias comparadas pelo teste F a 5% de probabilidade com o Sistema de Análises Estatísticas (SAEG<sup>®</sup>). Os parâmetros da tabela de vida foram analisados com o programa SAS<sup>®</sup> (SAS Institute 1999-2001) utilizando-se o modelo Jacknife (Maia et al. 2000) para se obter a taxa líquida de reprodução ( $R_o$ ), a duração de uma geração ( $DG$ ), a razão infinitesimal ( $r_m$ ) e finita ( $\lambda$ ) de aumento populacional e o tempo necessário para o predador dobrar sua população em número de indivíduos ( $TD$ ) sendo: a) taxa líquida de reprodução ( $R_o$ ) (contribuição média de descendentes, por fêmea, para a população) dada pela fórmula de Krebs (1994):

$R_o = \sum_{x=0}^y l_x m_x$  em que  $l_x$  é a proporção de indivíduos vivos no ponto médio do intervalo da idade  $x$  e  $m_x$  a fertilidade específica; b) duração de uma geração ( $DG$ ) (nascimento dos pais ao de seus descendentes) foi obtida pela fórmula de Krebs (1994):

$DG = \ln(R_o) / r_m$ ; c) taxa intrínseca de crescimento ( $r_m$ ) (taxa de aumento populacional

por unidade de tempo) calculada com a equação de Lotka (1907):  $\sum_{x=0}^y \exp^{-R_x} l_x m_x = 1$ ,

onde  $x$  é a classe de idade;  $y$ , a de idade mais velha;  $m_x$ , o número de fêmeas produzidas por fêmea de idade  $x$ ; e  $l_x$ , proporção de indivíduos vivos no ponto médio do intervalo da idade  $x$ ; d) razão finita de aumento populacional ( $\lambda$ ) (número de fêmeas adicionadas à população, por fêmea, por unidade de tempo) calculada pela fórmula de Krebs (1994):  $\lambda = \text{anti log}(r_m \times 0,4343)$ ; e) tempo necessário para o predador dobrar sua população em número de indivíduos ( $TD$ ) calculado com a fórmula de Krebs (1994):  $TD = \ln(2) / r_m$ .

Os valores de sobrevivência ( $l_x$ ) de fêmeas de *P. distinctus* em função de sua fertilidade específica ( $m_x$ ), a partir da emergência das mesmas, foram plotados para se

descrever a produção de descendentes fêmeas por tratamento. Os dados foram obtidos com o programa estatístico SAS<sup>®</sup> (SAS Institute 1999-2001).

## RESULTADOS

Ninfas de *P. distinctus* alimentadas exclusivamente com co-específicos na presença de plantas de *E. cloeziana* sobreviveram, somente, até o terceiro estágio. A duração do estágio I foi semelhante nos três tratamentos. O estágio II foi maior em ninfas alimentadas exclusivamente com co-específicos que naquelas alimentadas com dieta mista de *T. molitor* e co-específicos ou apenas com presa alternativa *T. molitor*. A duração do estágio III foi semelhante entre ninfas alimentadas com dieta mista e exclusivamente em *T. molitor*, mas a duração dos estágios IV e V foi maior naquelas com dieta mista. O período ninfal de *P. distinctus* foi maior, aproximadamente, seis dias quando ninfas apresentaram canibalismo que naquelas que consumiram apenas presa alternativa (Tabela 1).

A curva de sobrevivência das ninfas de *P. distinctus* foi maior naquelas alimentadas exclusivamente com presa alternativa (92%), que naquelas ninfas com dieta mista (52%) ou apenas com co-específicos (0%), que não obteve ninfas vivas após o terceiro instar (Figura 2).

A razão sexual de *P. distinctus* foi de 0,52 nos predadores alimentados apenas com *T. molitor* e 0,62 naqueles com dieta mista.

O número de ovos por fêmea, de ovos por postura e de ninfas por fêmea de *P. distinctus* diferiu entre tratamentos, com maior valor nos insetos alimentados apenas com presa alternativa. Entretanto, o número de posturas por fêmea; os períodos de pré, pós e de oviposição (dias); a viabilidade de ovos (%) e a longevidade de fêmeas (dias) foram semelhantes nos tratamentos com dieta mista e apenas presa alternativa. O peso seco (mg) de machos e fêmeas foi maior nos insetos alimentados exclusivamente em *T. molitor* (Tabela 2).

O padrão da sobrevivência e a produção diária de ovos e de ninfas por fêmea de *P. distinctus* variou entre tratamentos, com prolongamento da sobrevivência média de adultos e menores picos de produção de ovos e ninfas no tratamento alimentado em dieta mista (Figura 3).

Fêmeas de *P. distinctus* alimentadas apenas com presa alternativa apresentaram maiores taxas líquidas de reprodução ( $R_0$ ), taxa intrínseca de crescimento ( $rm$ ) e razão finita de aumento ( $\lambda$ ) que as fêmeas que receberam co-específicos e *T. molitor* como alimento. Entretanto, ambos os tratamentos não apresentaram diferença na duração de

uma geração ( $DG$ ), embora os insetos alimentados em dieta mista tenham apresentado maior tempo para dobrar sua população em número de indivíduos ( $TD$ ) que aqueles que receberam apenas presa alternativa (Tabela 3).

As curvas de fertilidade específica ( $mx$ ) de *P. distinctus* mostraram picos em períodos semelhantes em ambos os tratamentos, nas classes de idade dois a quatro. Entretanto, as fêmeas alimentadas apenas com *T. molitor* apresentaram maior fertilidade específica máxima (92%) que as alimentadas com dieta mista (60%). A primeira interseção da curva de sobrevivência ( $lx$ ) com a de fertilidade específica ( $mx$ ) ocorreu, aproximadamente, nas classes de idade seis e três nos tratamentos apenas com presa alternativa e no com dieta mista, respectivamente, com probabilidade de 64 e 52% dos indivíduos chegarem a essa idade (Figura 4).

## DISCUSSÃO

A maior mortalidade e duração da fase ninfal em *P. distinctus* predando co-específicos prejudicou o desenvolvimento e diminuiu o número de gerações por ano desse predador. O canibalismo é amplamente distribuído entre predadores (Polis 1981) o que sugere que a predação intra-específica oferece benefícios que superam os custos deste hábito (Snyder et al. 2000). Entretanto, esses benefícios podem não estar diretamente ligados aos ganhos nutricionais da alimentação em co-específicos (Oelbermann & Scheu 2002). A qualidade da presa é resultado da combinação das necessidades do predador e da oferta de energia, nutrientes e substâncias tóxicas e/ou deterrentes da presa, e pode ser mensurada pelos efeitos no *fitness* dos insetos, como sobrevivência, crescimento, desenvolvimento e reprodução (Toft & Wise 1999b; Oelbermann & Scheu 2002). Presas de “alta qualidade” permitem o desenvolvimento completo dos indivíduos, com baixa mortalidade e desenvolvimento rápido; as presas de “boa qualidade” inicialmente proporcionam bom crescimento e desenvolvimento, mas com alta mortalidade dos indivíduos; as de “baixa qualidade” permitem pouco crescimento e resultam na sobrevivência dos indivíduos por um ou dois estádios, quando todos morrem; as presas “inadequadas” não permitem o crescimento e o desenvolvimento, levando os indivíduos à morte antes da muda, nas mesmas taxas que indivíduos sem alimento; e por último as presas “tóxicas” levam à morte em taxas maiores que indivíduos sem alimento (Toft & Wise 1999b; Oelbermann & Scheu 2002). *Tenebrio molitor* é uma presa de alta qualidade, pois permitiu a sobrevivência de mais de 90% das ninfas de *P. distinctus*, enquanto co-específicos são presas de baixa qualidade por não permitirem que ninfas sobrevivam além do terceiro estágio e por

ocasionarem diminuição no *fitness* dos predadores alimentados em dietas mistas. A qualidade da presa alternativa *T. molitor* foi comprovada para os percevejos predadores (Zanuncio et al. 1998; Jusselino-Filho et al. 2001; 2003; Pires et al. 2009) e por isso, é utilizada como alimento nas criações massais.

No tratamento com dieta mista *P. distinctus* tinha a possibilidade de escolha de se alimentar em co-específicos ou *T. molitor*, pois as presas estavam continuamente disponíveis *ad libitum* para o predador. Predadores generalistas preferem dietas com vários tipos de presas, o que pode otimizar a obtenção de nutrientes e aumentar as chances de uma alimentação equilibrada (Greenstone 1979; Uetz et al. 1992). A mistura das presas *Drosophila melanogaster* (Meigen) (Diptera: Drosophilidae) e *Heteromurus nitidus* (Templeton) (Collembola: Entomobryidae) resultou em aumento nas taxas de crescimento, desenvolvimento e reprodução da aranha *Pardosa lugubris* (Walckenaer) (Aranea: Lycosidae), comparadas à alimentação em dietas com essas presas separadamente (Oelbermann & Scheu 2002). Entretanto, dietas variadas podem ser nocivas para predadores, quando os indivíduos não diferenciam ou evitam a alimentação em espécies tóxicas ou com baixa qualidade nutricional (Toft & Wise 1999a; 1999b; Oelbermann & Scheu 2002; Allard & Yeorgan 2005). Isto pode ter ocorrido para *P. distinctus*, que mesmo com a possibilidade de exclusão de presa, alimentou-se em *T. molitor* e co-específicos, apesar das perdas para seu *fitness*. A capacidade de diferenciação da qualidade das presas é esperada em indivíduos que vivam em ambientes com grande número de presas com baixa qualidade nutricional ou que apresentem algum nível de deterrência/toxicidade para os predadores (Oelbermann & Scheu 2002). Apesar de atacar e se alimentar em todas as presas oferecidas *Schizocosa* sp. (Araneae: Lycosidae) apresentou diferenças na sobrevivência, desenvolvimento e crescimento de acordo com alimentação, revelando que algumas presas, como co-específicos, não são adequadas. A alimentação exclusiva em co-específicos resultou em baixa taxa de crescimento, desenvolvimento e sobrevivência comparado à alimentação em *Drosophila* sp. (Diptera: Drosophilidae) (Toft & Wise 1999a). E ainda, o consumo de presas tóxicas reduziu o crescimento de *Schizocosa* sp. pela inibição da alimentação e prejudicou a utilização de nutrientes derivados de presas de alta qualidade (Toft & Wise 1999b). A aranha *Phalangium opilio* (Linnaeus) (Aranea: Phalangidae) ao se alimentar no pulgão *Aphis glycines* (Matsumura) (Hemiptera: Aphididae) apresentou maior mortalidade e período de desenvolvimento e menor tamanho corporal que aquelas alimentadas com ovos de *Helicoverpa zea* (Boddie) (Lepidoptera: Noctuidae). Mesmo em dietas mistas, com a oferta de pulgões e

ovos de *H. zea*, simultaneamente, houve aumento do período de pré-oviposição e redução na postura de ovos de *P. opilio*, o que indica incapacidade do predador em reconhecer e evitar presas de baixa qualidade nutricional ou que apresentam efeito tóxico/deterrente (Allard & Yeorgan 2005). *Pardosa prativaga* (Koch) (Aranea: Lycosidae) também não foi capaz de selecionar a melhor presa entre três espécies de pulgões (Toft 2000), e a aranha *P. lugubris* teve seu *fitness* comprometido pela incapacidade de reconhecer e evitar espécies prejudiciais. Nessas aranhas, a alimentação em co-específicos diminuiu o crescimento e causou a morte de 90% dos indivíduos antes do terceiro instar (Oelbermann & Scheu 2002).

As curvas de sobrevivência de *P. distinctus* evidenciaram que o canibalismo nesta espécie não é motivado pela qualidade nutricional de co-específicos, como para *P. lugubris*, onde a predação em co-específicos pode ter outra função, como diminuir a competição entre indivíduos (Oelbermann & Scheu 2002). No entanto, a predação intra-específica em *Coccinella transversalis* (Fabricius) (Coleoptera: Coccinellidae) pode aumentar na ausência de presas de qualidade e equilibrar dietas pobres (Gupta et al. 2006). Em *P. distinctus* a alimentação em co-específicos diminuiu a sobrevivência de ninfas, ocasionando menores taxas de crescimento populacional. Entretanto, ao adicionar co-específicos à dieta do predador *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae) foi observado aumento de 270% na sobrevivência e diminuição no tempo de desenvolvimento ninfal. Mas, como acontece com *P. distinctus*, a alimentação exclusiva em co-específicos ocasionou a morte de todas as ninfas de *H. axyridis* antes que estas completassem seu desenvolvimento (Snyder et al. 2000).

*Podisus distinctus* apresentou prolongamento da sobrevivência média dos indivíduos quando se alimentou em co-específicos, pois 90% dos predadores estavam vivos aos 40 dias da emergência dos adultos, enquanto neste mesmo período, a sobrevivência daqueles alimentados em presa alternativa era, somente, 60%. E ainda, a alimentação em co-específicos causou a diminuição nos parâmetros reprodutivos das fêmeas, com menor número de ovos, posturas e ninfas por fêmea, sugerindo menor disponibilidade energética para a reprodução, ocasionada pela nutrição inadequada, ou um *trade-off* fisiológico desencadeado pela predação intra-específica. O *trade-off* fisiológico consiste na necessidade de um organismo em alocar a energia para dois ou mais processos que competem por recursos limitados em um mesmo indivíduo (Stearns 1994). *Podisus nigrispinus* (Dallas) (Heteroptera: Pentatomidae) pode sobreviver por longos períodos com presas de baixa qualidade, mas precisam de presas em quantidade e qualidade para recuperar seu potencial reprodutivo (Zanuncio et al. 1996; Vivan et al.

2002; Holtz et al. 2009). Esses predadores priorizam a reprodução em situação de abundância de alimento, mas à medida que o alimento diminui em qualidade e quantidade os parâmetros reprodutivos são comprometidos e os insetos passam a investir na sobrevivência (Vivan et al. 2002; Holtz et al. 2009). O aumento do intervalo de ausência de presas causou a diminuição do período de oviposição, número de posturas, de ovos e de ninfas de *Supputius cincticeps* (Stal) (Heteroptera: Pentatomidae), enquanto sua longevidade permaneceu inalterada, caracterizando investimentos na sobrevivência em detrimento da reprodução (Mourão et al. 2003). *Podisus rostralis* (Stal) e *Podisus maculiventris* (Say) (Heteroptera: Pentatomidae) também apresentaram redução na fertilidade em benefício da sobrevivência, o que melhorou sua permanência no sistema florestal (Legaspi et al. 1996; Molina-Rugama et al. 1998; 2001).

O prolongamento da sobrevivência média e diminuição dos parâmetros reprodutivos observado em *P. distinctus* canibais podem ter sido ocasionados, além da baixa qualidade nutricional de co-específicos, pela expressão de respostas fisiológicas ao hábito canibal. O ataque a co-específicos pode liberar pistas químicas no ambiente que induzem outros insetos a comportamentos anti-predação, como a diminuição da atividade, o que indiretamente, pode levar à redução de outros hábitos como a busca por parceiros e alimento (Brodin et al. 2006; Mikolajewski et al. 2008). A presença de co-específicos e o risco de predação e injúrias pode, também, ocasionar *stress* nos insetos, aumentando a atividade imune através da produção de fenoloxidase e hemócitos, utilizados na cicatrização e proteção contra patógenos, respectivamente (Mikolajewski et al. 2008). Investimentos no sistema imune demandam grande parte dos recursos energéticos dos insetos (Schmid-Hempel 2005), que podem sofrer *trade-offs*, o que diminui seu *fitness* (Mikolajewski et al. 2008). Isto foi observado no predador *Coccinella septempunctata* (Linnaeus) (Coleoptera: Coccinellidae), que produziu maior número de ovos por dia com afídeos sadios, do que com pulgões infectados pelo fungo entomopatogênico *Neozygites fresenii* (Simelane et al. 2008).

O menor peso e o aumento da razão sexual de *P. distinctus* canibais pode ajudar a explicar as alterações observadas nos parâmetros reprodutivos destes predadores. Apesar do número de posturas por fêmea; os períodos de pré, pós e de oviposição; a viabilidade dos ovos e a longevidade de fêmeas terem sido semelhantes em ambos os tratamentos, a produção de neonatos é superior em indivíduos que se alimentaram exclusivamente em *T. molitor*. Isto ocorreu, pois presas inapropriadas podem ocasionar deficiência nutricional e apresentar metabólitos inibidores que geram

diminuição no *fitness* dos indivíduos (Naya et al. 2007). A menor massa corpórea de adultos de *P. distinctus* alimentado com presa alternativa e co-específico indica subnutrição do predador. A massa corpórea tem correlação positiva com a fecundidade de fêmeas de percevejos Pentatomidae (Oliveira et al. 2003; 2005; Espindula et al. 2006) e nos machos, pode influenciar o sucesso na fertilização dos ovos (McClain et al. 1991). As condições adversas, pela alimentação em co-específicos, podem ter causado a maior mortalidade de machos de *P. distinctus*, que seriam menos resistentes que as fêmeas, o que explicaria o aumento da razão sexual de 0,52 no tratamento com insetos alimentados apenas com *T. molitor* para 0,62 no tratamento com dieta mista. A maior proporção de fêmeas é benéfica nas populações e pode influenciar no potencial reprodutivo das espécies e, conseqüentemente, no seu potencial biótico.

O padrão de posturas relativamente bem distribuído ao longo do ciclo de *P. distinctus*, independente da dieta, com reduzida concentração da segunda à oitava semana de vida é semelhante ao observado para *P. nigrispinus*, indicando que esta variável é pouco depende da idade das fêmeas (Espindula et al. 2006). A distribuição de ovos durante toda a vida aumenta a presença do predador no ambiente, em fases diferentes do seu ciclo biológico (Zanuncio et al. 1992) e, ainda, protege os predadores de parasitóides, favorecendo sua sobrevivência (Torres et al. 1997).

O maior número de ovos e ninfas/fêmea viva/dia de fêmeas alimentadas apenas com pupas de *T. molitor* que aquelas com dieta mista significam maior produção de insetos. Apesar da menor fertilidade de fêmeas em dieta mista, os resultados deste trabalho apresentam valores referentes ao número de ovos e posturas por fêmea superiores aos relatados previamente para *P. distinctus* em presa alternativa *T. molitor* e plantas de *E. cloeziana* (Zanuncio et al. 1998; Lacerda et al. 2004; Pires et al. 2009) e, ainda, o período de oviposição foi três vezes maior que o observado em outros estudos (Zanuncio et al. 1998; Lacerda et al. 2004; Pires et al. 2009). Isto pode ser explicado pelo fato de estudos anteriores terem sido conduzidos em potes plásticos de 500ml com folhas em tubetes com água, enquanto sacos de organza envolvendo galhos de plantas de *E. cloeziana* foram utilizados nesse trabalho.

A taxa líquida de reprodução ( $R_0$ ) de *P. distinctus* duas vezes maior nos insetos alimentados apenas com presa alternativa que com dieta mista contendo co-específicos, justifica a maior razão infinitesimal ( $rm$ ) e finita ( $\lambda$ ) de aumento populacional no primeiro tratamento. A taxa líquida de reprodução, razão infinitesimal e finita de aumento populacional representam o potencial reprodutivo intrínseco de uma espécie em uma situação específica (Rabinovich 1978; Maia et al. 2000; Zanuncio et al. 2005;

2006) e apesar de crescer em menor velocidade, indivíduos que se alimentam em co-específicos e *T. molitor* não sofrem risco de extinção local da população, pois os valores observados do *rm* em sua tabela de vida foi positivo. O tempo de duração de uma geração (DG) foi semelhante nos dois tratamentos, pois a duração da fase ninfal e a longevidade das fêmeas não foram diferentes entre eles. Os valores do DG indicam a possibilidade de mais de oito gerações desse predador por ano. *Podisus distinctus* alimentado apenas com pupas de *T. molitor* apresentou menor tempo para duplicar sua população (TD) que aqueles com dieta mista, resultado do seu maior aumento populacional e dos valores semelhantes na duração de uma geração entre os tratamentos.

Os valores elevados da curva de fertilidade específica (*mx*), com presa alternativa, mostram que a alimentação em co-específicos pode reduzir a fertilidade de *P. distinctus*. Os maiores picos de fertilidade desse predador ocorreram na dieta com pupas de *T. molitor* sendo, aproximadamente, 50% maiores que no segundo tratamento. Entretanto, os picos de fertilidade coincidiram na mesma época (entre o 14° e 28° dias), indicando que esse parâmetro seja intrínseco da espécie. Os picos de fertilidade do predador *S. cincticeps*, com presa e planta, foram maiores do 42° ao 63° dia de idade (Zanuncio et al. 2005). A ocorrência precoce dos picos de fertilidade em *P. distinctus* é uma vantagem ecológica importante, pois predadores devem atingir a fertilidade específica máxima com a menor idade possível, pois quanto mais tardia sua ocorrência, menor será a probabilidade do predador estar vivo naquela classe de idade (Rabinovich 1978; Zanuncio et al. 2005). A interseção das curvas de sobrevivência (*lx*) e fertilidade específica (*mx*) ocorrendo no início do ciclo e com elevada probabilidade de sobrevivência dos indivíduos nessa idade é importante para *P. distinctus* alimentados, ou não, em co-específicos, pois a interseção entre essas curvas indica o ponto de maior tendência de aumento populacional para a espécie (Rabinovich 1978). A maior inclinação das curvas de sobrevivência de *P. distinctus* com presa e co-específicos, a partir da classe de idade sete acarreta perdas expressivas para a população em um curto espaço de tempo. As perdas acentuadas na sobrevivência se devem, provavelmente, ao *stress* gerado pelo canibalismo.

O desenvolvimento da fase ninfal e da tabela de vida e fertilidade mostraram que *T. molitor* pode ser classificado como presa de alta qualidade por ter permitido a sobrevivência de mais de 90% das ninfas de *P. distinctus*, enquanto co-específicos são presas de baixa qualidade por não permitirem que ninfas sobrevivam além do terceiro estágio. A alimentação em co-específicos aumentou o período ninfal em,

aproximadamente, seis dias e diminuiu a sobrevivência de ninfas em 40%, reduziu o número de ovos por fêmea, de ovos por postura, de ninfas por fêmea e o peso de adultos de *P. distinctus*. Entretanto, o número de posturas por fêmea; o período de pré, pós e oviposição (dias); a viabilidade de ovos (%) e a longevidade de fêmeas (dias) não diferiram entre os tratamentos. *Podisus distinctus* apresentou queda acentuada da sobrevivência de adultos e menores picos de produção de ovos e ninfas quando os indivíduos se alimentam em co-específicos e ainda, este hábito reduziu a taxas líquidas de reprodução, taxa intrínseca de crescimento e a razão finita de aumento populacional. Entretanto, a duração de uma geração e tempo para dobrar sua população em número de indivíduos não diferiu entre tratamentos. Fêmeas alimentadas exclusivamente em *T. molitor* apresentaram maior fertilidade específica máxima (92%), que aquelas com dieta mista (60%). O número de ovos, posturas por fêmea e o período de oviposição foram maiores que os relatados previamente para *P. distinctus* em presa alternativa *T. molitor* e na presença de *E. cloeziana*. A confecção das tabelas de vida e fertilidade com presa e co-específicos mostraram que, apesar do canibalismo não ser motivado pela qualidade nutricional de co-específicos, este hábito é importante para a sobrevivência de *P. distinctus* na ausência de presas.

## AGRADECIMENTOS

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) e à Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado de Minas Gerais (FAPEMIG).

## REFERÊNCIAS

- ALLARD CM, YEARGAN KV. 2005. Effect of diet on development and reproduction of the Harvestman *Phalangium opilio* (Opiliones: Phalangidae). *Environmental Entomology* 34, 6-13.
- BALDIN ELL, PEREIRA JM. 2010. Resistência de genótipos de feijoeiro a *Zabrotes subfasciatus* (Bohemann, 1833) (Coleoptera: Bruchidae). *Ciência e Agrotecnologia* 34, 1507-1513.
- BRODIN T, MIKOLAJEWSKI DJ, JOHANSSON F. 2006. Behavioural and life history effects of predator diet cues during ontogeny in damselfly larvae. *Oecologia* 85, 2927-2932.
- COPPEL HC, MERTINS JW. 1977. Biological insect pest suppression. New York: Springer-Verlag, 314p.
- ESPINDULA MC, OLIVEIRA HN, CAMPANHARO M, PASTORI PL, MAGEVSKI GC. 2006. Influência da massa corporal sobre características reprodutivas e longevidade de fêmeas de *Podisus nigrispinus* (Dallas) (Heteroptera: Pentatomidae). *Idesia* 24, 19-25.
- GREENSTONE MH. 1979. Spider feeding behaviour optimizes dietary essential amino acid composition. *Nature* 282, 501-503.

- GUPTA AK, SRIVASTVA S, MISHRA G, SINGH K. 2006. Survival, development and life tables of two congeneric ladybirds in aphidophagous guilds. *Insect Science* 13, 119-126.
- HANSEN DL, BRODSGAAD HF, ENKEGAARD A. 1999. Life table characteristics of *Macrolophus caliginosus* preying upon *Tetranychus urticae*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 93, 269-275.
- HENRY TJ, WILSON MR. 2004. First records of eleven true bugs (Hemiptera: Heteroptera) from the Galapagos Islands, with miscellaneous notes and corrections to published reports. *Journal of the New York Entomological Society* 112, 75-86.
- HIRONORI Y, KATSUHIRO S. 1997. Cannibalism and interspecific predation in two predatory ladybirds in relation to prey abundance in the field. *Entomophaga* 42, 153-163.
- HOLTZ AM, ALMEIDA GD, FADINI MAM, ZANUNCIO JUNIOR JS, ZANUNCIO TV, ZANUNCIO JC. 2009. Survival and reproduction of *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae): effects of prey scarcity and plant feeding. *Chilean Journal of Agricultural Research* 69, 468-472.
- ICHIKAWA T, KURAUCHI T. 2009. Larval cannibalism and pupal defense against cannibalism in two species of tenebrionid beetles. *Zoological Science* 26, 525-529.
- JUSSELINO-FILHO P, ZANUNCIO JC, GUEDES RNC, FRAGOSO DB. 2001. Desarrollo y reproducción del depredador *Brontocoris tabidus* (Heteroptera: Pentatomidae) alimentado com larvas de *Tenebrio molitor* (Coleoptera: Tenebrionidae). *Revista Colombiana de Entomologia* 27, 45-48.
- JUSSELINO-FILHO P, ZANUNCIO JC, FRAGOSO DB, SERRÃO JE, LACERDA MC. 2003. Biology of *Brontocoris tabidus* (Heteroptera: Pentatomidae) fed with *Musca domestica* (Diptera: Muscidae) larvae. *Brazilian Journal of Biology* 63, 463-468.
- KHAN MR, KHAN MR, HUSSEIN MY. 2003. Cannibalism and interspecific predation in lady bird beetle *Coccinella septempunctata* (L.) (Coleoptera: Coccinellidae) in laboratory. *Pakistan Journal of Biological Sciences* 6, 2013-2016.
- KURIWADA T, KUMANO N, SHIROMOTO K, HARAGUCHI D. 2009. High population density and egg cannibalism reduces the efficiency of mass-rearing in *Euscepes postfasciatus* (Coleoptera: Curculionidae). *Florida Entomologist* 92, 221-228.
- LACERDA MC, FERREIRA AMRM, ZANUNCIO TV, ZANUNCIO JC, BERNARDINO AS, ESPINDULA MC. 2004. Development and reproduction of *Podisus distinctus* (Heteroptera: Pentatomidae) fed on larva of *Bombyx mori* (Lepidoptera: Bombycidae). *Brazilian Journal of Biology* 64, 237-242.
- LEGASPI JC, O'NEIL RJ, LEGASPI JR. BC. 1996. Trade-offs in body weights, egg loads, and fat reserves of field-collected *Podisus maculiventris* (Heteroptera: Pentatomidae). *Environmental Entomology* 25, 155-164.
- LEMOS WP, ZANUNCIO JC, SERRÃO JE. 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 WP, RAMALHO FS, SERRÃO JE, ZANUNCIO JC, BAUCE E. 2006. Diet affects reproduction and number of oocytes per ovary of the predator *Podisus nigrispinus* (Dallas) (Heteroptera: Pentatomidae). *Animal Biology* 56, 279-287.
- MAIA HNM, LUIZ AJB, CAMPANHOLA C. 2000. Statistical inference on associated fertility life table parameters using jackknife technique: computational aspects. *Journal of Economic Entomology* 93, 511-518.
- MATOS NETO FC, ZANUNCIO JC, CRUZ I, GUEDES RNC, PIKANÇO MC. 2004. Progeny production and parasitism by *Campoletis flavicincta* (Hym.:

- Ichneumonidae) as affected by female ageing. *Biological Agriculture and Horticulture* 22, 369–378.
- MATTHEWS RW, GONZÁLEZ JM, MATTHEWS JR, DEYRUP LD. 2009. Biology of the parasitoid *Mellitobia* (Hymenoptera: Eulophidae). *Annual Review of Entomology* 54, 251-266.
- MAYNTZ D, TOFT S. 2006. Nutritional value of cannibalism and the role of starvation and nutrient imbalance for cannibalistic tendencies in a generalist predator. *Journal of Animal Ecology* 75, 288–297.
- MCCLAIN DK. 1991. Heritability of size: a positive correlate of multiple fitness components in the Southern green stink bug (Hemiptera: Pentatomidae). *Annals of the Entomological Society of America* 84, 174-178.
- MICHAUD JP, GRANT AK. 2005. Suitability of pollen sources for the development and reproduction of *Coleomegilla maculata* (Coleoptera: Coccinellidae) under simulated drought conditions. *Biological Control* 32, 363-370.
- MIKOLAJEWSKI DJ, STOKS R, JOOP G. 2008. Predators and cannibals modulate sex-specific plasticity in life-history and immune traits. *Functional Ecology* 22, 114-120.
- MOLINA-RUGAMA AJ, ZANUNCIO JC, VINHA E, RAMALHO FS. 2001. Daily rate of egg laying of the predator *Podisus rostralis* (Stal, 1860) (Heteroptera, Pentatomidae) under different feeding intervals. *Revista Brasileira de Entomologia* 45, 1-5.
- MOLINA-RUGAMA AJ, ZANUNCIO JC, ZANUNCIO TV, CECON PR, MENIN E. 1998. Efecto de la escasez de alimento em la reproducción y longevidade de *Podisus rostralis* (Stal) (Heteroptera: Pentatomidae: Asopinae). *Tropical Ecology* 39, 185-191.
- MOURÃO SA, ZANUNCIO JC; MOLINA-RUGAMA, AJ, VILELA EF, LACERDA MC. 2003. Efeito da escassez de presa na sobrevivência e reprodução do predador *Supputius cincticeps* (Stål) (Heteroptera: Pentatomidae). *Neotropical Entomology* 32, 469-473.
- NAYA DE, LARDIES MA, BOZINOVIC F. 2007. The effect of diet quality on physiological and life-history traits in the harvestman *Pachylus paessleri*. *Journal of Insect Physiology* 53, 132-138.
- OELBERMANN K, SCHEU S. 2002. Effects of prey type and mixed diets on survival, growth and development of a generalist predator, *Pardosa lugubris* (Araneae: Lycosidae). *Basic and Applied Ecology* 3, 285-291.
- OLIVEIRA I, ZANUNCIO JC, SERRÃO JE, PEREIRA JMM. 2003. Reproductive potential of the predator *Supputius cincticeps* (Heteroptera: Pentatomidae) affected by female body weight. *Acta Scientiarum* 25, 49-53.
- OLIVEIRA I, ZANUNCIO JC, SERRÃO JE, ZANUNCIO TV, PINON TBM, FIALHO MCQ. 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.
- PIRES EM, AZEVEDO DO, LIMA ER, PELÚZIO RJE, SERRÃO JE, ZANUNCIO JC. 2009. Desenvolvimento, reprodução e performance predatória do percevejo zoofitófago *Podisus distinctus* (Hemiptera: Pentatomidae) alimentado com larvas de *Musca domestica* (Diptera: Muscidae) imobilizadas ou soltas. *Revista Brasileira de Biociências* 7, 280-284.
- PRATISSOLI D, PARRA JRP. 2000. Desenvolvimento e exigências térmicas de *Trichogramma pretiosum* Riley, criados em duas traças do tomateiro. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 35, 1284-1288.
- POLIS GA. 1981. The evolution and dynamics of intraspecific predation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 12, 225-251.

- RABINOVICH JE. 1978. Ecología de poblaciones animales. Washington: Secretaria General de la Organización de los Estados Americanos, 114 p.
- RAMALHO FS, MEZZOMO JA, LEMOS WP, BANDEIRA CM, MALAQUIA JB, SILVA JPS, LEITE GLD, ZANUNCIO JC. 2008. Reproductive strategy of *Podisus nigrispinus* females under different feeding intervals. *Phytoparasitica* 36, 30-37.
- RICHARDSON ML, MITCHELL RF, REAGEL PF, HANKS LM. 2010. Causes and consequences of cannibalism in noncarnivorous insects. *Annual Review of Entomology* 55, 39-53.
- RICKERS S, SCHEU S. 2005. Cannibalism in *Pardosa palustris* (Araneae, Lycosidae): effects of alternative prey, habitat structure, and density. *Basic and Applied Ecology* 6, 471-478.
- SAMU F, TOFT S, KISS B. 1999. Factors influencing cannibalism in the wolf spider *Pardosa agrestis* (Araneae, Lycosidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 45, 349-54.
- SCHMID-HEMPEL P. 2005. Evolutionary ecology of insect immune defenses. *Annual Review of Entomology* 50, 529-551.
- SCOTT AJ, KNOTT M. 1974. A cluster analysis method for grouping means in the analysis of variance. *Biometrics* 30, 507-512.
- SILVEIRA NETO S, NAKANO O, BARBIN D. 1976. Manual de ecologia dos insetos. São Paulo: Ceres, 419p.
- SIMELANE DO, STEINKRAUS DC, KRING TJ. 2008. Predation rate and development of *Coccinella septempunctata* L. influenced by *Neozygites fresenii* - infected cotton aphid prey. *Biological Control* 44, 128-135.
- SNYDER WE, JOSEPH SB, PREZIOSI RF, MOORE AJ. 2000. Nutritional benefits of cannibalism for the lady beetle *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) when prey quality is poor. *Environmental Entomology* 29, 1173-1178.
- SOARES MA, TORRES-GUTIERREZ C, ZANUNCIO JC, PEDROSA ARP, LORENZON AS. 2009. Superparasitismo de *Palmistichus elaeisis* (Hymenoptera: Eulophidae) y comportamiento de defensa de dos hospederos. *Revista Colombiana de Entomología* 35, 62-65.
- SOUTHWOOD TRE. 1978. Ecological methods. 2ª ed. New York, Chapman and Hall, 524 p.
- STEARNS SC. 1994. The evolution of Life Histories. Oxford, Oxford University Press, 249p.
- TAYLOR EN, MALAWY MA, BROWNING DM, LEMAR SV, DENARDO, DF. 2005. Effects of food supplementation on the physiological ecology of the female Western diamond-backed rattlesnakes (*Crotalus atrox*). *Oecologia* 144, 206-213.
- TANAHASHI M, TOGASHI K. 2009. Interference competition and cannibalism by *Dorcus rectus* (Motschulsky) (Coleoptera: Lucanidae) larvae in the laboratory and field. *The Coleopterists Bulletin* 63, 301-310.
- THOMAS DB. 1992. Taxonomic synopsis of the Asopinae Pentatomidae (Heteroptera) of the western hemisphere. Thomas Say Foundation Monograph, ESA, v.16, 156 p.
- TOFT S, WISE DH. 1999a. Growth, development, and survival of a generalist predator fed single- and mixed-species diets of different quality. *Oecologia* 119, 191-197.
- TOFT S, WISE DH. 1999b. Behavioral and ecophysiological responses of a generalist predator to single- and mixed-species diets of different quality. *Oecologia* 119, 198-207.
- TOFT S. 2000. Species and age effects in the value of cereal aphids as food for a spider (Araneae). *Ekologia Bratislava* 19, 273-278.
- TORRES JB, PRATISSOLI D, ZANUNCIO JC. 1997. Exigências térmicas e potencial de desenvolvimento dos parasitóides *Telenomus podisi* Ashmead e *Trissolcus*

- brochymenae* (Ashmead) em ovos do percevejo predador *Podisus nigrispinus* (Dallas). *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil* 26, 445-453.
- TORRES JB, ZANUNCIO JC. 2001. Effect of sequential mating by males on reproductive output of the stinkbug predator, *Podisus nigrispinus*. *BioControl* 46, 469-480.
- UETZ GW, BISCHOFF J, RAVER J. 1992. Survivorship of Wolf spiders (Lycosidae) reared on different diets. *Journal of Arachnology* 20, 207-211.
- VIVAN LM, TORRES JB, VEIGA AFSL, ZANUNCIO JC. 2002. Comportamento de predação e conversão alimentar de *Podisus nigrispinus* sobre a traça-do-tomateiro. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 37, 581-587.
- VRIES T, LAKES-HARLAN R. 2007. Prenatal cannibalism in an insect. *Naturwissenschaften* 94, 477-482.
- WARE VL, STEPHEN FM. 2006. Facultative intraguild predation of red oak borer larvae (Coleoptera: Cerambycidae). *Environmental Entomology* 35, 443-447.
- WISE DH. 2006. Cannibalism, food limitation, intraspecific competition, and the regulation of spider populations. *Annual Review of Entomology* 51, 441-65.
- WIEDENMANN RN, O'NEIL RJ. 1990. Effects of low rates of predation on selected life-history characteristics of *Podisus maculiventris* (Say) (Heteroptera: Pentatomidae). *Canadian Entomologist* 22, 271-283.
- WILLIAMS T, HERNÁNDEZ O. 2006. Costs of cannibalism in the presence of an iridovirus pathogen of *Spodoptera frugiperda*. *Ecological Entomology* 31, 106-113.
- ZANUNCIO JC, DIDONET J, SANTOS GP, ZANUNCIO TV. 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 JC, ALVES JB, ZANUNCIO TV, GARCIA JF. 1994. Hemipterous predators of eucalypt defoliator caterpillars. *Forest Ecology and Management* 65, 65-73.
- ZANUNCIO JC, SAAVEDRA JL, ZANUNCIO TV, SANTOS GP. 1996. Incremento en el peso de ninfas y adultos de *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae) alimentados com dos tipos de larva. *Revista de Biología Tropical* 44, 241-245.
- ZANUNCIO TV, TORRES JB, ZANUNCIO JC, SANTOS GP. 1998. Ciclo de vida e reprodução de *Podisus distinctus* (Stal) (Heteroptera: Pentatomidae) alimentado com dois tipos de presas. *Revista Brasileira de Entomologia* 41, 335-337.
- ZANUNCIO TV, ZANUNCIO JC, SERRÃO JE, MEDEIROS RS, PINON TBM, SEDIYAMA CAZ. 2005. Fertility and life expectancy of the predator *Supputius cincticeps* (Heteroptera: Pentatomidae) exposed to sublethal doses of permethrin. *Biological Research* 38, 31-39.
- ZANUNCIO JC, LEMOS WP, LACERDA MC, ZANUNCIO TV, SERRÃO JE, BAUCE E. 2006. Age-dependent fecundity and fertility life tables of the predator *Brontocoris tabidus* (Heteroptera: Pentatomidae) under field conditions. *Journal of Economic Entomology* 99, 401-407.

**Tabela 1.** Duração em dias (média  $\pm$  erro padrão) do I, II, III, IV e V estádios e da fase ninfal de *Podisus distinctus* (Heteroptera: Pentatomidae) alimentados com pupas de *Tenebrio molitor* (Coleoptera: Tenebrionidae) (T1); *T. molitor* e co-específicos em proporções equivalentes (1:1) (T2); ou co-específicos (T3). Viçosa, Minas Gerais, Brasil

Estádios	Duração (dias)		
	T1	T2	T3
I	3,00 $\pm$ 0,00a	3,00 $\pm$ 0,00a	3,00 $\pm$ 0,00a
II	4,00 $\pm$ 0,00b	4,60 $\pm$ 0,24 b	7,40 $\pm$ 1,17a
III	5,40 $\pm$ 0,21a	5,95 $\pm$ 0,49a	*
IV	5,61 $\pm$ 0,21b	7,35 $\pm$ 0,90a	*
V	8,00 $\pm$ 0,24b	10,21 $\pm$ 1,02a	*
Período ninfal	26,99 $\pm$ 0,32b	33,22 $\pm$ 2,37a	*

Médias seguidas de mesma letra por linha não diferem pelo teste de Scott-Knott a 5% de probabilidade. \*Nenhum indivíduo completou o estágio.

**Tabela 2.** Parâmetros reprodutivos e biológicos de *Podisus distinctus* (Heteroptera: Pentatomidae) com pupas de *Tenebrio molitor* (Coleoptera: Tenebrionidae) (T1) e *T. molitor* e co-específicos em proporções equivalentes (1:1) (T2). Viçosa, Minas Gerais, Brasil

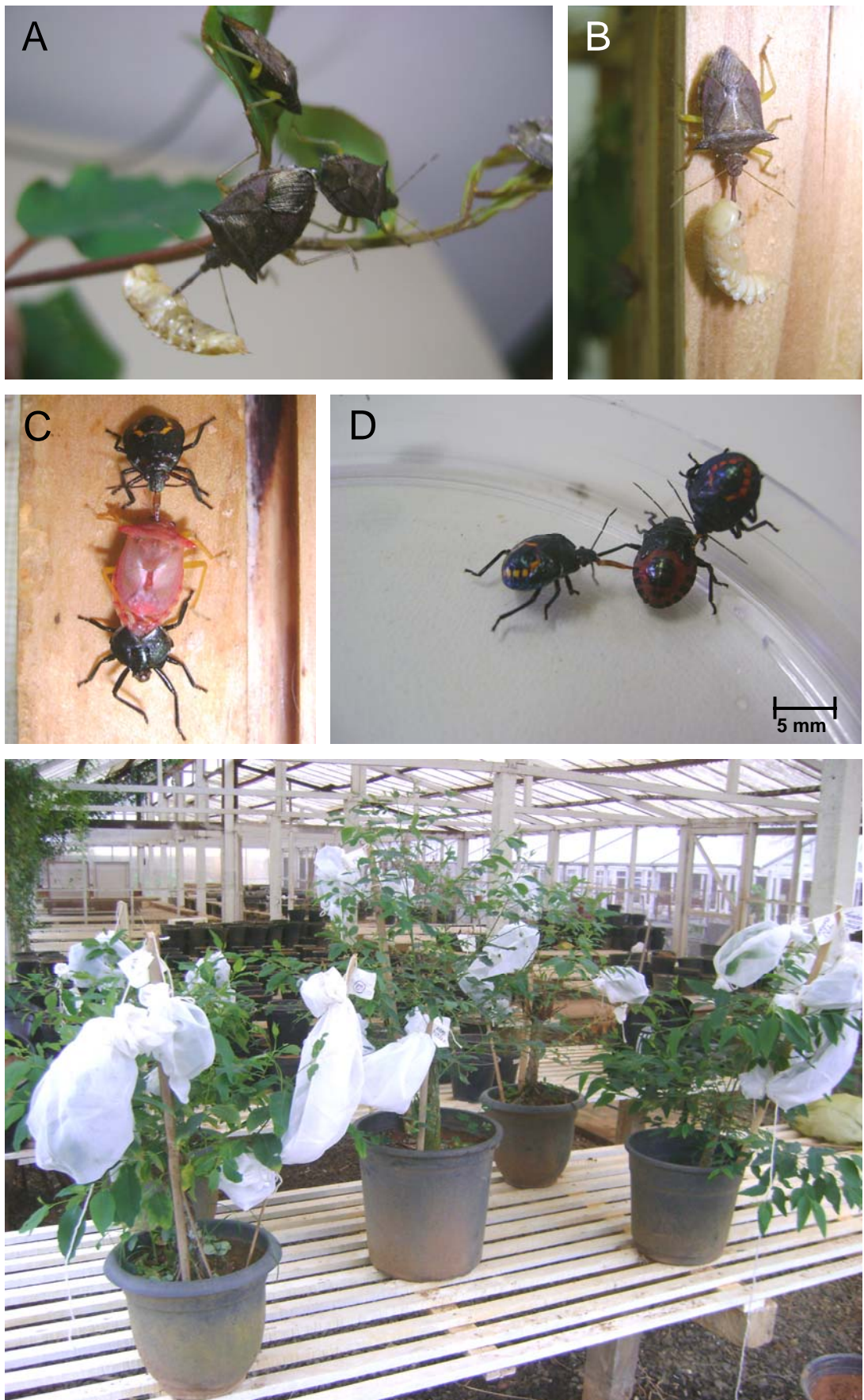
Parâmetros reprodutivos	Tratamentos	
	T1	T2
Número de ovos por fêmea	390,30 $\pm$ 42,69a	246,80 $\pm$ 32,72b
Número de posturas por fêmea	16,70 $\pm$ 1,60a	13,70 $\pm$ 1,90a
Número de ovos por postura	23,13 $\pm$ 0,59a	16,49 $\pm$ 2,00b
Período de pré-oviposição (dias)	9,50 $\pm$ 0,34a	12,4 $\pm$ 1,94a
Período de oviposição (dias)	34,40 $\pm$ 4,30a	33,80 $\pm$ 4,70a
Período de pós-oviposição (dias)	1,20 $\pm$ 0,63a	4,70 $\pm$ 1,80a
Viabilidade dos ovos (%)	77,73 $\pm$ 2,42a	66,18 $\pm$ 7,94a
Número de ninfas por fêmea	301,90 $\pm$ 34,10a	181,90 $\pm$ 25,21b
Longevidade de fêmeas (dias)	45,10 $\pm$ 4,18a	50,90 $\pm$ 4,15a
Peso seco (mg) de machos	33,02 $\pm$ 1,03a	28,99 $\pm$ 0,73b
Peso seco (mg) de fêmeas	59,69 $\pm$ 2,93a	41,32 $\pm$ 1,83b

Médias seguidas de mesma letra por linha não diferem pelo teste F a 5% de probabilidade.

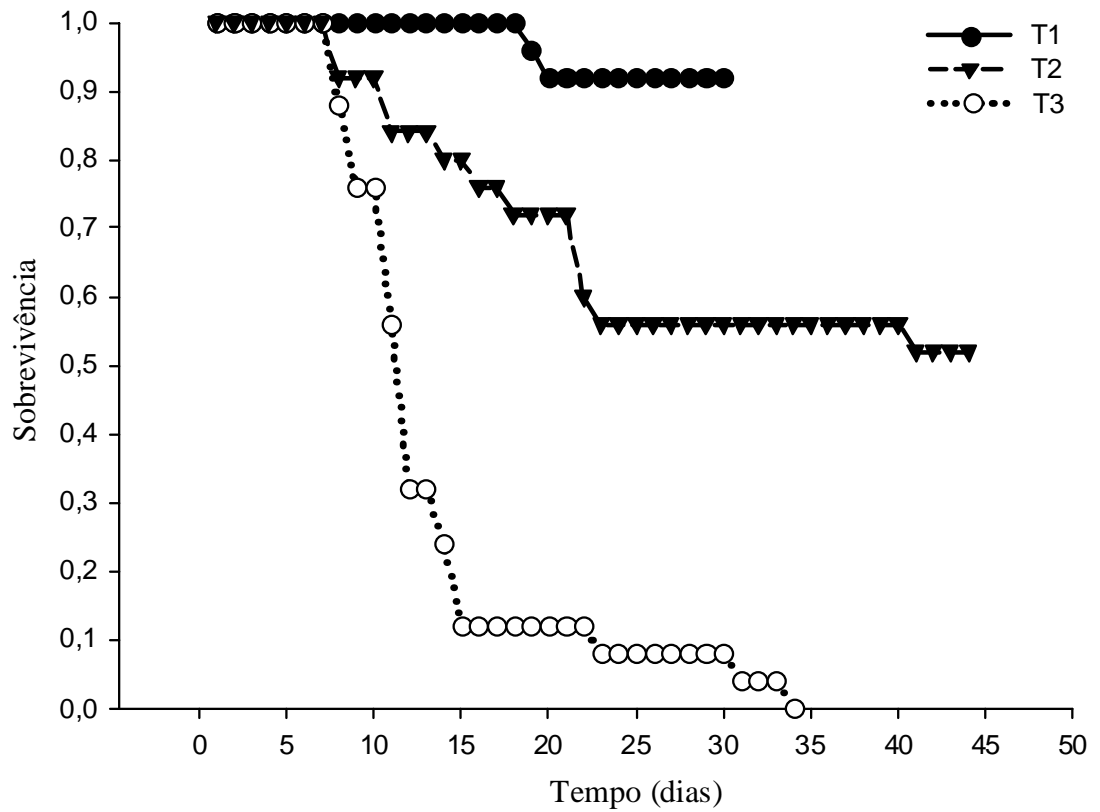
**Tabela 3.** Parâmetros da tabela de vida de *Podisus distinctus* (Heteroptera: Pentatomidae) com pupas de *Tenebrio molitor* (Coleoptera: Tenebrionidae) (T1) e pupas de *T. molitor* e co-específicos em proporções equivalentes (1:1) (T2). Viçosa, Minas Gerais, Brasil

Tratamentos	Parâmetros*				
	<i>Ro</i>	<i>DG</i>	<i>TD</i>	<i>rm</i>	$\lambda$
T1	186,14 ± 20,15a	42,76 ± 1,82a	5,66 ± 0,20b	0,122 ± 0,004a	1,13 ± 0,004a
T2	78,93 ± 10,46b	43,76 ± 1,48a	6,92 ± 0,33a	0,099 ± 0,004b	1,11 ± 0,005b

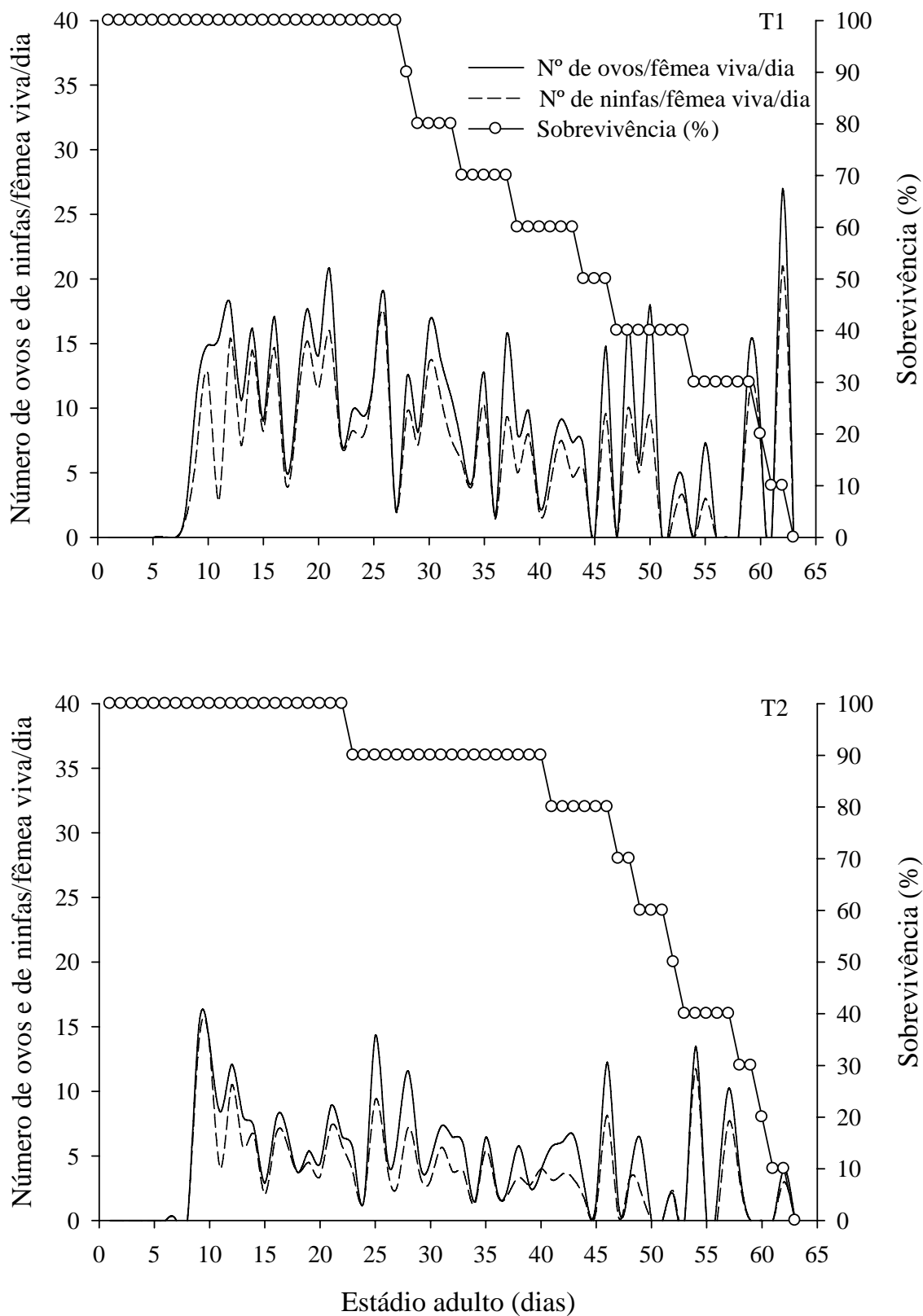
Médias obtidas pela técnica Jackknife seguidas de mesma letra, por coluna, não diferem pelo teste de Student a 5% de probabilidade. \* Taxa líquida de reprodução (*Ro*); duração de uma geração (dias) (*DG*); tempo para duplicar sua população (dias) (*TD*); razão infinitesimal (*rm*) e razão finita ( $\lambda$ ) de aumento populacional.



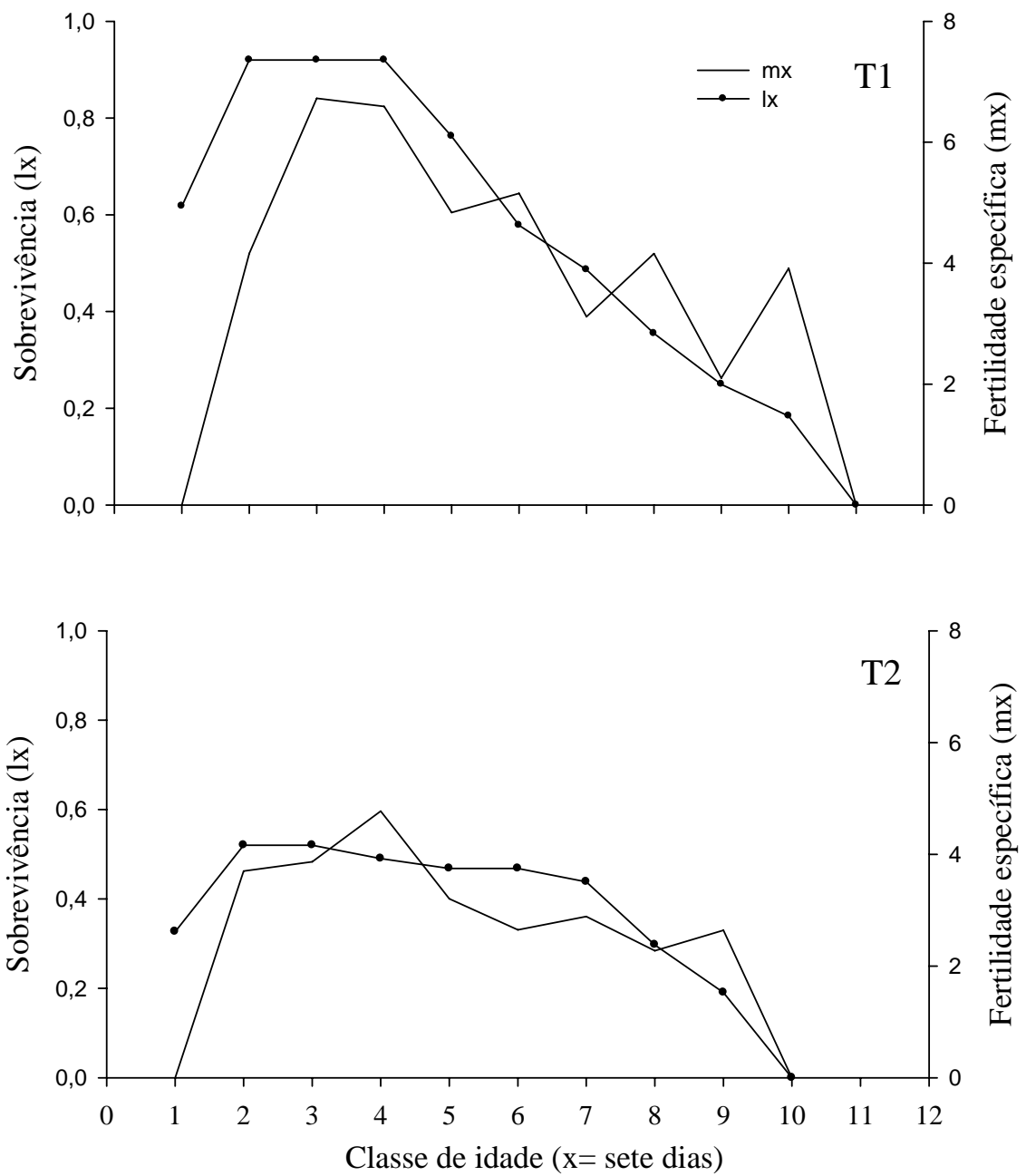
**Figura 1.** *Podisus distinctus* (Heteroptera: Pentatomidae) alimentando-se em *Tenebrio molitor* (A e B) e em co-específicos (C e D). Plantas de *Eucalyptus cloeziana* envoltas em sacos de organza (E).



**Figura 2.** Curvas de sobrevivência obtidas com o estimador Kaplan-Meier de ninfas de *Podisus distinctus* (Heteroptera: Pentatomidae) alimentadas com pupas de *Tenebrio molitor* (Coleoptera: Tenebrionidae) (T1); *T. molitor* e co-específicos em proporções equivalentes (1:1) (T2); ou co-específicos (T3). Viçosa, Minas Gerais, Brasil.



**Figura 3.** Sobrevivência, produção diária de ovos e ninfas por fêmea viva de *Podisus distinctus* (Heteroptera: Pentatomidae) com pupas de *Tenebrio molitor* (Coleoptera: Tenebrionidae) (T1) ou pupas de *T. molitor* e co-específicos em proporções equivalentes (1:1) (T2). Viçosa, Minas Gerais, Brasil.



**Figura 4.** Sobrevivência (lx) e fertilidade específica (mx) do predador *Podisus distinctus* (Heteroptera: Pentatomidae) com pupas de *Tenebrio molitor* (Coleoptera: Tenebrionidae) (T1) ou pupas de *T. molitor* e co-específicos em proporções equivalentes (1:1) (T2). Viçosa, Minas Gerais, Brasil.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

Fatores populacionais podem explicar parte do canibalismo em *P. distinctus*. O controle da densidade populacional e a diminuição da competição entre os indivíduos ocasionam o canibalismo em ninfas e adultos de forma diferente. O canibalismo de ninfas se estabiliza em menores densidades, enquanto em adultos a predação intra-específica cresce linearmente, mas em taxas menores. A idade das ninfas e o sexo dos adultos também são importantes para a determinação das taxas predatórias em co-específicos. Ninfas de segundo instar canibalizam menos que as de terceiro, quarto e quinto instar, entretanto, essas canibalizam mais do que adultos. Fêmeas canibalizam mais do que machos e isto deve ocorrer devido às maiores necessidades nutricionais das fêmeas para a reprodução.

*Podisus distinctus* apresenta comportamentos que podem alterar o canibalismo na espécie. A zoofitofagia, a reconhecimento de parentesco biológico e a utilização de co-específicos como sítio de postura podem diminuir a predação intra-específica nas criações massais e aumentar a produção de insetos. Entretanto, o oportunismo favorece o sucesso das investidas canibais e pode aumentar as perdas e os custos da produção de insetos.

A predação intra-específica não oferece vantagens nutricionais a *P. distinctus*. Ao alimentar-se em co-específicos este predador teve aumento no período de desenvolvimento ninfal e diminuição dos parâmetros das tabelas de vida e fertilidade. Apesar de co-específicos serem presas de baixo valor nutricional o canibalismo nesses predadores pode atuar na manutenção da sobrevivência até que presas de qualidade estejam disponíveis. O mesmo vale para as plantas, que não permitem o desenvolvimento de todo o ciclo do predador, mas são benéficas para os insetos e podem, inclusive, atrasar ou diminuir a necessidade de ataques a co-específicos.

A manutenção de um número moderado de indivíduos nos recipientes e gaiolas de criação e a estratificação por idade pode melhorar o rendimento das criações massais, por diminuir a competição por recursos e a geração de situações oportunas, como a diferença de tamanho entre os indivíduos. No campo não se espera que as taxas de canibalismo atinjam o mesmo patamar que nas criações, devido à possibilidade de dispersão dos insetos.

A reconhecimento de parentesco biológico e a escolha de outras fêmeas como sítios de postura de ovos são comportamentos que não haviam sido descritos para predadores Asopinae e abrem precedente para novos estudos com outras espécies predadoras utilizadas em programas de controle biológico de pragas.