

UNIVERSIDADE FEDERAL DE JUIZ DE FORA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

PAULA AKEHO DE ALBUQUERQUE GOMES

BIOLOGIA, COMPORTAMENTO E INIMIGOS NATURAIS DE  
*Omaspides pallidipennis* BOHEMAN, 1854 (CHRYSOMELIDAE:  
CASSIDINAE)

JUIZ DE FORA  
MINAS GERAIS, BRASIL  
2012

PAULA AKEHO DE ALBUQUERQUE GOMES

BIOLOGIA, COMPORTAMENTO E INIMIGOS NATURAIS DE  
*Omaspides pallidipennis* BOHEMAN, 1854 (CHRYSOMELIDAE:  
CASSIDINAE)

Dissertação apresentada ao Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Juiz de Fora, como parte dos requisitos para a obtenção do Título de Mestre em Ecologia Aplicada ao Manejo e Conservação de Recursos Naturais.

Orientador: Prof. Dr. Fábio Prezoto

Coorientador: Prof. Dr. Fernando Antônio Frieiro-Costa

JUIZ DE FORA  
MINAS GERAIS, BRASIL

2012

Dedico àqueles que me ajudaram nesta caminhada.  
Ao diretor e funcionários da Floresta Nacional de Passa Quatro.  
Aos meus pais biológicos e biólogos, aos meus filhos, e ao meu bem.

*Nothing in biology makes sense except in the light of evolution*

Theodosius Dobzhansky (1973)

## AGRADECIMENTOS

Agradeço

Ao curso de Pós-Graduação em Ecologia (PGEcol) da Universidade Federal de Juiz de Fora (UFJF) pelos recursos oferecidos durante o curso.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de estudos.

À Dr<sup>a</sup>. Simone Alves de Oliveira Cortes pela disponibilidade e pelas futuras sugestões.

Ao Dr. Fábio Prezoto pela orientação. Agradeço ainda pelas conversas e conselhos ao longo desses dois anos de curso.

Ao coorientador Dr. Fernando Antônio Frieiro-Costa por esses oito anos de agradável convivência e aprendizado, mesmo que à distância. Nada que eu diga expressará a minha imensa gratidão. Admiro-te por inúmeras características, mas principalmente pelo amor que dedicas a sua profissão e aos seus alunos. Agradeço pela amizade, confiança, pelas sugestões e acima de tudo pela paciência. Sinto muita falta das idas a campo em sua companhia, de poder compartilhar meus momentos de êxtase como um fenômeno de predação, ou de outros menos esperados, como por exemplo, encontrar um cassidíneo boiando, e vivo, no meio de uma cachoeira. Agradeço, também, à sua esposa, Dr<sup>a</sup>. Maria Cristina Mendes Costa pelos momentos de companhia em campo e na degustação das deliciosas empadas, esfirras, trutas com alho e na interminável macarronada. Afinal de contas, saco vazio não para em pé, ainda mais depois dos períodos de caminhada na subida... é essa mesma! Aliás, antes ela do que escalar as montanhas da Serra do Caraça. Sou grata a vocês dois por terem me levado pra conhecer esse lugar maravilhoso, de beleza ímpar. Obrigada por fazerem parte da minha vida.

Agradeço ainda ao diretor da Floresta Nacional (Flona) de Passa Quatro, Edgard de Souza Andrade Júnior, pelas gentilezas e pelos subsídios prestados.

Ao funcionário da Flona, Marco Aurélio, e à sua esposa, por terem “aturado” minha presença diária durante todos os seis meses de trabalho. Que perdure o desejo de sua filhota de ser bióloga.

Aos demais funcionários da Flona de Passa Quatro, pelas gentilezas e favores prestados.

Ao Alaor Moacyr Dall'Antonia Junior, coordenador geral de Agrometeorologia do Instituto Nacional de Meteorologia (INMET), por agilizar o fornecimento dos dados climáticos.

Ao Dr. Valmir Antônio Costa, pesquisador científico do Instituto Biológico de Campinas, pela identificação dos parasitoides e pelas lindas imagens fornecidas. Agradeço também pela disponibilidade em trocar informações.

À Flávia Rodrigues Fernandes, pela identificação dos Cassidinae.

Ao Rodrigo dos Santos Machado Feitosa, da Universidade de São Paulo (USP), pela identificação das formigas.

À Juliane Floriano Lopes Santos, da Universidade Federal de Juiz de Fora (UFJF), pelo auxílio em estatística.

Às minhas amigas Daniela Mendes e Natalia Amarante, por me receberem em sua casa, sempre que preciso. À Taiane, pelos anos de amizade, e por ser sempre disposta a escutar e compartilhar comigo os bons e os maus momentos.

Aos colegas da Pós-Graduação de Ecologia Aplicada ao Manejo e Conservação dos Recursos Naturais (PGEcol), em especial aos Leitões, e ao Leitão-mor Thiago Amorim pela amizade, disponibilidade em me ajudar e me escutar.

Ao Cristiano Ferrara de Resende por ser meu esteio durante todo este tempo, por viver comigo momentos de alegrias e tristezas, sentindo-os como se fossem seus. Agradeço pela paciência e pelo amor. Só com muito amor para aguentar meus momentos de TPM. Agradeço por compartilhar comigo a sua família. Pelo carinho que me dão nos momentos de saudade e de dificuldades. Amo-te.

Por último, porém não menos importante, agradeço à minha família. Aos meus pais Marcos e Reiko pelo amor incondicional que me dedicam. Agradeço por não terem poupado esforços durante todos esses anos para me dar uma educação adequada. Por não pensarem duas vezes para fornecer o material necessário ao meu trabalho. Por irem a diversos fins de semana a campo comigo me fazer companhia, procurando cassidíneos, ainda que não fossem eles. Nada que eu escreva irá expressar o tamanho do amor e admiração que eu sinto por vocês.

Agradeço à Ryoko por ser, além de tia, minha amiga e companheira. Por sempre me ligar, por sempre se preocupar comigo. Obrigada pelo carinho, cuidado e amor.

O meu muito obrigada a todos!

## SUMÁRIO

<b>Resumo</b> .....	2
<b>Abstract</b> .....	3
<b>1 Introdução Geral</b> .....	4
1.1 Cassidinae Gyllenhal, 1813 (Coleoptera: Chrysomelidae) .....	4
1.1.1 O gênero Neotropical <i>Omaspides</i> Chevrolat, 1837 .....	6
1.1.2 Planta hospedeira de <i>Omaspides pallidipennis</i> : <i>Ipomoea alba</i> Linnaeus, 1753 (Convolvulaceae) .....	7
1.2 Sociabilidade .....	7
1.2.1 Subsociabilidade em insetos .....	8
1.2.1.1 Subsociabilidade em Cassidinae .....	9
1.3 Comportamento altruístico .....	11
1.4 Cicloalexia larval .....	12
1.5 Inimigos naturais de Cassidinae Gyllenhal, 1813 .....	12
1.5.1 Parasitoides .....	13
1.5.1.1 Parasitoides de ovos .....	13
a) Família Eulophidae .....	14
1.5.1.2 Parasitoides de larvas, pupas e adultos .....	16
a) Hymenoptera: Chalcididae .....	16
b) Diptera: Tachinidae .....	17
1.5.2 Predadores .....	18
1.5.2.1 Predadores de estágios imaturos .....	18
a) Ordem Hymenoptera: Formicidae e Vespidae .....	18
b) Ordem Hemiptera .....	19
c) Ordem Lepidoptera .....	20
d) Ordem Coleoptera .....	20
1.5.2.2 Predadores e parasitas de adultos .....	21
<b>Referências Bibliográficas</b> .....	22

<b>Capítulo 1: Biologia de <i>Omaspides pallidipennis</i> Boheman, 1854 (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae)</b> .....	34
Resumo .....	34
1 Introdução .....	35
2 Material e Métodos .....	37
2.1 Área de estudo .....	37
2.2 Estudo biológico de <i>Omaspides pallidipennis</i> Boheman, 1854 .....	38
2.3 Análises estatísticas .....	39
3 Resultados e Discussão .....	39
3.1 Biologia de <i>Omaspides pallidipennis</i> Boheman, 1854 .....	39
3.2 Estágios imaturos .....	40
3.2.1 Ovos .....	40
3.2.2 Larvas .....	44
3.2.3 Pupas .....	47
3.2.4 Adultos .....	49
4 Referências Bibliográficas .....	50
<b>Capítulo 2: Comportamento e Inimigos Naturais de <i>Omaspides pallidipennis</i> Boheman, 1854 (Chrysomelidae: Cassidinae)</b> .....	57
Resumo .....	57
1 Introdução .....	58
2 Material e Métodos .....	60
2.1 Estudo comportamental .....	60
2.2 Investigação dos inimigos naturais e visitantes dos nectários extraflorais .....	60
2.3 Análises estatísticas .....	61

3 Resultados .....	61
3.1 Subsocialidade .....	61
3.2 Comportamento de defesa .....	63
3.3 Comportamento altruístico .....	66
3.4 Inimigos naturais e visitantes dos NEFs de <i>I. alba</i> L .....	68
3.4.1 Inimigos naturais de <i>O. pallidipennis</i> .....	69
3.4.1.1 Porcentual de predação .....	69
3.4.1.2 Inimigos naturais de ovos .....	70
a) Parasitoide de ovos .....	70
b) Predadores de ovos .....	74
3.4.1.3 Inimigos naturais de larvas, pupas e adultos .....	77
a) Parasitoides de larvas e pupas .....	77
b) Predadores de larvas .....	78
c) Predadores de pupas .....	80
d) Predador de adulto .....	83
4 Referências bibliográficas .....	84
<b>Conclusões</b> .....	91
<b>Apêndice 1</b> .....	92
<b>Apêndice 2</b> .....	94

## APRESENTAÇÃO



Fêmea de *Omaspides pallidipennis* Boheman, 1854 (Cassidinae: Stolaini) sobre desova, com *Emersonella pubipennis* Hansson, 2002 (Hymenoptera: Eulophidae) sobre os élitros e superfície foliar.

## RESUMO

Os crisomélídeos apresentam grande diversidade de inimigos naturais e grande variedade de estratégias defensivas contra estes. Dentre as diversas adaptações defensivas da subfamília, destaca-se a subsocialidade por ser um raro fenômeno em Chrysomelidae. Nesta pesquisa foi estudada a espécie subsocial *Omaspides pallidipennis* Boheman, 1854 (Chrysomelidae: Cassidinae), com o objetivo principal de observar a subsocialidade, e de descrever, também, o seu ciclo de vida e suas interações com os inimigos naturais e com a planta hospedeira. As observações e experimentações foram conduzidas em ambiente natural (Mata Atlântica). Foram anotados os horários de oviposição, eclosão e emergência, a fim de conhecer o tempo de desenvolvimento dos imaturos. A experimentação de remoção das fêmeas sobre desova foi realizada para testar a eficiência do cuidado maternal. Fêmeas foram, também, trocadas para a verificação do comportamento altruístico. Os inimigos naturais e os visitantes dos nectários extraflorais foram coletados a fim de verificar se havia uma relação entre os predadores e os visitantes. Experimentos de campo mostraram que *O. pallidipennis* é uma espécie monófaga, alimentando-se unicamente de *Ipomoea alba* L. (Convolvulaceae). A fêmea permanece junto aos imaturos durante todo o período de desenvolvimento destes, alimentando-se somente durante o estágio larval. As larvas, nos dois primeiros estágios, se alimentam entre as nervuras, raspando o limbo foliar. A partir do terceiro estágio alimentam-se, também, das nervuras e pecíolo. Exceto quando se alimentam, permanecem sempre em cicloalexia. A subsocialidade se mostrou essencial para a sobrevivência da prole. Todas as proles experimentalmente testadas foram predadas. As fêmeas que foram trocadas permaneceram sobre as proles que não as delas, contudo não permanecem sobre as proles de outra espécie. Hipotetiza-se que este altruísmo se deva a uma possível seleção de parentesco; contudo, análises filogenéticas devem ser feitas para comprovar tal hipótese. Os inimigos naturais são de diversos táxons: Lepidoptera, Nematoda, Diptera, Hymenoptera e Coleoptera. Espécies predadoras pertencentes às duas últimas ordens foram encontradas, também, nos nectários extraflorais da planta hospedeira. Os Eulophidae foram os maiores inimigos durante o estágio de ovo. Esta pesquisa demonstra a importância dos trabalhos conduzidos em campo para a compreensão e entendimento da biologia e da interação entre organismos.

## ABSTRACT

The chrysomelids exhibit great diversity of natural enemies and wide variety of defensive strategies against these. Among the different defensive adaptations of the subfamily, it highlights the subsociality as it is a rare phenomenon in Chrysomelidae. In this research it was studied the subsocial specie *Omaspides pallidipennis* Boheman, 1854 (Chrysomelidae: Cassidinae), with the main objective to observe the subsociality, and describe, also, their life cycle and its interactions with natural enemies and with the host plant. The observations and experiments were conducted in a natural environment (Atlantic Forest). It were recorded the timetables of oviposition, outbreak and emergency in order to know the time of development of immature. Females were experimentally removed from their egg-clutches to test the efficiency of maternal care. They were also exchanged with other offspring for the verification of altruistic behavior. Natural enemies and the visitors of extrafloral nectaries were collected in order to check if there was a relationship between predators and visitors. Field experiments showed that *O. pallidipennis* is a monophagous specie, feeding only *I. alba* (Convolvulaceae). The female remains close to immature throughout the period of development of these, feeding only when the larvae do. The larvae, in the first two stages, feed between the veins, scraping the leaf surface. From the third stage they feed, also, the veins and petioles. Except when they feed, they remain always in cicloalexy. The subsociality proved to be essential for the survival of offspring. All the offspring experimentally tested were predated. The females that were exchanged remained on the offspring that were not theirs however they did not remain on the offspring of another species. It is speculated that this altruism is due to a possible selection of kin selection, however, phylogenetic analyzes should be performed to confirm this hypothesis. The natural enemies are of various taxa: Lepidoptera, Nematoda, Diptera, Hymenoptera, and Coleoptera. Predatory species belonging to the last two orders were found, also, in extrafloral nectaries of the host plant. The Eulophidae (Hymenoptera) were the greatest enemies during the stage of egg. This research shows the importance of the work conducted in the field for the comprehension and understanding of biology and the interaction between organisms.

# 1 INTRODUÇÃO GERAL

## 1.1 Cassidinae Gyllenhal, 1813 (Coleoptera: Chrysomelidae)

Dentre as diversas subfamílias que compõem a família Chrysomelidae, Cassidinae destaca-se por ser a segunda maior em número de espécies (*ca.* 6.000 espécies), com aproximadamente 16% da diversidade (Chaboo, 2007). A subfamília foi proposta por Gyllenhal em 1813, como “Cassideae”, onde eram agrupadas espécies do gênero *Cassida* Linnaeus, 1758. Posteriormente em 1875, Chapuis em Lacordaire propôs Cryptostomes para agrupar as “tribos” Hispides e Cassidides. Franz Spaeth, autor do primeiro catálogo de Cassidinae do mundo, inicialmente ignorou a classificação de Chapuis, porém, posteriormente, adotou a maioria das “tribos” propostas pelo autor. Um manuscrito com a chave para todas as espécies de cassidíneos do mundo foi feito por Spaeth. O autor iria publicá-lo no *Wytzman's Genera Insectorum*, entretanto, este foi quase que inteiramente destruído durante a segunda guerra mundial, sobrando, assim, apenas algumas páginas do manuscrito e uma cópia do primeiro volume. Após a morte do autor, Hincks, com base do que restou do manuscrito, publicou um trabalho que continha uma lista com todos os gêneros propostos por Spaeth e uma revisão das 19 tribos, com indicação da espécie tipo de cada gênero. Seu sistema de classificação para subfamília foi adotado por Seeno e Wilcox (1982) e é usado até hoje. Finalmente, Staines (2002) propôs o nome Cassidinae para o clado Cassidinae Gyllenhal *sensu stricto* + Hispinae Gyllenhal *s.str.* Para fins práticos, Chaboo (2007) e outros autores ainda consideram a subfamília Cassidinae *s.l.* formada por Cassidinae *s.str.* + Hispinae *s.str.* Este sistema também será utilizado ao longo deste trabalho.

Os cassidíneos são notáveis não só por serem diversos, mas por terem peculiares características morfológicas, ecológicas, biológicas e comportamentais. Dentre os diversos atributos, podemos mencionar os escolos torácicos laterais e o anexo exúvio-fecal presentes nas larvas de Cassidinae *s.str.* (Swietojanska 2008, Swietojanska e Windsor, 2008), e, também, o mimetismo Mülleriano (Müller, 1879; Ricklefs, 2003) ocorrente na espécie polimórfica *Chelymorpha cribaria* Fabricius (Vaconcellos-Neto 1987; 1988). Segundo Eisner *et al.* (1967), os escolos são uma adaptação que visa alertar as larvas da presença de seus predadores. Esta afirmação foi baseada em experimentos que mostraram que a larva de *Cassida rubiginosa* Müller erguia

abruptamente seu anexo-fecal, quando seus escolos eram contatados por *Formica exsectoides* (Formicidae). O anexo exúvio-fecal é um aglomerado composto por exúvias e/ou fezes que são acumuladas na furca anal, último segmento abdominal (Buzzi, 1988). Este proporciona às larvas de algumas espécies proteção física contra a predação e a dissecação (Eisner *et al.*, 1967; Chaboo, 2008). Em *Hemisphaerota cyanea* Say, esse anexo é composto por longos filamentos de fezes, que formam uma espécie de “cabeleira” sob a qual a larva é totalmente escondida. A empupação ocorre sob esse anexo, e após a emergência, o adulto também permanece sob ele até que élitro enrijeça (Eisner e Eisner, 2000). Alguns autores, por outro lado, indicam que a proteção fornecida por estes anexos seja devido aos compostos químicos presentes na estrutura (Nogueira-de-Sá, 2004; Nogueira-de-Sá e Trigo, 2005) que podem ser obtidos a partir da planta hospedeira (Gómez *et al.*, 1999).

A íntima relação com as plantas hospedeiras é outra particularidade importante. Representantes da subfamília têm associações especializadas com plantas eudicotiledôneas e monocotiledôneas (Chaboo, 2008). Um exemplo, é a espécie monófaga *Omaspides tricolorata* Boheman que se alimenta somente da convolvulácea *Ipomoea alba* L. (Buzzi, 1994; Frieiro-Costa e Vasconcellos-Neto, 2003). Esta especialização dos crisomelídeos com as plantas hospedeiras podem lhes conferir vantagens como a maior eficácia na competição e no uso eficiente de uma determinada planta se comparado a um concorrente generalista (Futuyma e Moreno *apud* Silva-Brandão e Freitas, 2011), e, também, no fato de que eles podem evitar melhor seus inimigos naturais em sua planta hospedeira, do que as espécies generalistas (Bernays *apud* Silva-Brandão e Freitas, 2011).

Com relação às características comportamentais, destaca-se a subsocialidade por ser um dos comportamentos mais notáveis e intrigantes. A escassez de informação sobre a biologia de muitas espécies, e, portanto, com relação ao comportamento subsocial, traz dificuldades a respeito do número exato de sequências e de transições entre este e outros modos de vida (solitário e o gregário) (Chaboo, 2010). Tem-se como exemplo, a subsocialidade em Cassidinae que é relatada, até o atual momento, para somente 16 espécies dos gêneros *Acromis*, *Paraselenis*, *Eugenysa* e *Omaspides*, um número pequeno de registros se considerarmos o grande número de espécies existentes na subfamília (Windsor, 1987; Chaboo, 2002; 2007). Windsor e Choe (1994) sugerem que todas as espécies dos gêneros *Acromis*, *Paraselenis* e *Omaspides* são subsociais.

A subsocialidade é apenas um dos comportamentos exibidos por alguns representantes desta subfamília. Tanto a subsocialidade quanto a cicloalexia (comportamento de defesa) serão mais bem discutidas adiante.

### **1.1.1 O gênero Neotropical *Omaspides* Chevrolat, 1837**

O gênero Neotropical *Omaspides* Chevrolat, 1837 compreende 40 espécies, que estão divididas nos subgêneros *Omaspides*, *Parechoma* e *Paromaspidetes*, sendo 34 dessas espécies pertencentes ao subgênero nominotípico (Borowiec e Swietojanska, 2012). A maioria das espécies do gênero é encontrada em regiões montanhosas da América do Sul, especialmente no Peru, Equador e Bolívia (Borowiec, 2003).

Na literatura, considerando o número de espécies existentes, encontram-se poucos trabalhos acerca do gênero (Boheman, 1854; Baly, 1859; Gemminger e Harold, 1876; Maulik, 1916; Bondar, 1930; Monte, 1932; Buzzi, 1988; Borowiec, 1998; 1999; 2002; 2003; 2009; 2012; Rodriguez, 1994; Windsor e Choe, 1994; Frieiro-Costa, 1995; Frieiro-Costa e Vasconcellos-Neto, 2003; Borowiec e Moragues, 2005; Simões e Monné, 2008; Flinte *et al.*, 2009). Os trabalhos sobre *Omaspides* (*Omaspides*) *pallidipennis* Boheman, 1854 (Cassidinae: Stolaini) não são pormenorizados; porém, a subsocialidade é mencionada em todos eles (Costa Lima, 1914; Hinton, 1944; Windsor, 1987; Buzzi, 1988; Freitas e Missagia, 2008). Costa Lima (1914; 1955) discorre sobre o mecanismo de defesa das pupas através da disposição gregária e, também, da forma como se movimentam quando são tocadas. Relata, ainda, o cuidado maternal sobre as pupas, fazendo uma descrição desse estágio imaturo e também dos adultos. O comportamento reprodutivo e alguns inimigos naturais da espécie são descritos por Freitas e Missagia (2008) para o Bioma de cerrado. Sua planta hospedeira, *Ipomoea alba* L. (Convolvulaceae) é citada por Buzzi (1994) e Borowiec e Swietojanska (2012).

A respeito de sua distribuição, *O. pallidipennis* é encontrada no Brasil, nos estados do Espírito Santo, Minas Gerais, Paraná, Rio Grande do Sul, Rio de Janeiro, Santa Catarina e São Paulo (Borowiec e Swietojanska, 2012).

### **1.1.2 Planta hospedeira de *Omaspides pallidipennis* Boheman: *Ipomoea alba* Linnaeus, 1753 (Convolvulaceae)**

A família Convolvulaceae Juss. inclui aproximadamente 55 gêneros e 1.930 espécies (Judd *et al.*, 2009). Seus representantes são cosmopolitas (Souza e Lorenzi, 2005), embora sejam mais diversos nas regiões tropicais e subtropicais do mundo (Judd *et al.*, 2009). Para o gênero *Ipomoea* são descritas 600 espécies, frequentemente encontradas em borda de florestas, aparecendo também como plantas invasoras de culturas (Souza e Lorenzi, 2005). Os nectários extraflorais (NEFs) - glândulas que contêm açúcar e outras substâncias (Oliveira *et al.*, 2012) - são amplamente distribuídos neste gênero (Beckmann e Stucky, 1981; Keeler e Kaul, 1984). Dentre as Convolvulaceae encontram-se diversas espécies que possuem estas glândulas, e que são hospedeiras de cassidíneos. Dentre elas: *I. batatas* L., hospedeira de *Acromis nebulosa* Boheman, *A. spinifex* Linnaeus, *Paraselenis dichroa* Germar e *Omaspides nigrolineata* Boheman; *Merremia umbellata* L., hospedeira de *A. sparsa* Boheman; *I. purpurea* L., alimento de *P. flava* Linnaeus e *I. alba*, utilizada por *O. tricolorata* Boheman (Monte, 1932; Buzzi, 1994; Keeler, 2008; Borowiec, 2012).

*I. alba* é um vegetal latescente de hábito escandente, que apresenta hastes que podem atingir até 10 metros de comprimento. Suas folhas são comumente cordiformes, mas podem ser arredondadas ou ovais. Suas flores são róseas ou brancas, podendo ser solitárias ou reunidas em grupos de até sete exemplares (Blanco, 1978; Flora of China Editorial Committee, 1995; Wagner *et al.*, 2011; Missouri Botanical Garden, 2011). Apresentam, assim como outras espécies do gênero, NEFs na interseção limbo/pecíolo (Keeler e Kaul, 1984). São nativas da América tropical, sendo encontradas também em regiões temperadas. No Brasil aparece nos estados da Bahia, Rio de Janeiro, São Paulo, Paraná, Santa Catarina, Rio Grande do Sul e Ceará embora, muito provavelmente, seja encontrada em outros estados (Blanco, 1978).

## **1.2 Sociabilidade**

Há milhares de anos atrás, ainda na época pré-histórica, os seres humanos já observavam o comportamento dos animais, necessitando deste conhecimento para sobreviver, ou ainda, para compreender suas próprias atitudes (Del-Claro, 2004). Dos

padrões comportamentais estudados pelos homens, sobressaem aqueles referentes aos animais sociais. Têm-se como exemplo, os insetos Eusociais (formigas, vespas, abelhas e cupins) que se destacam por terem sistemas mais bem estudados e conhecidos (Wilson, 1971; 1975; Agosti *et al.*, 2000). Assim, os demais níveis de sociabilidade acabam tornando-se menos evidentes (Chaboo, 2011).

Michener (1969) propôs, para os himenópteros, seis diferentes níveis de sociabilidade, que, posteriormente, ao trabalho de Wilson (1971) passaram a ser aplicados a diversos táxons. São eles:

**1. Solitário:** não há interação entre os pais e a progênie. Este tipo de comportamento ocorre na maioria das espécies. As fêmeas ovipositam e encerram, assim, o seu contato com a prole.

**2. Subsocioal:** um ou ambos os pais permanecem em contato com a prole por algum período de tempo após a oviposição.

**3. Comunal:** membros da mesma geração utilizam-se do mesmo local de nidificação, não cooperando com o cuidado da prole.

**4. Quasisocioal:** semelhante ao comunal, porém há a cooperação no cuidado da prole.

**5. Semisocioal:** semelhante ao quasisocioal, diferindo na existência de castas, onde os indivíduos da casta operária cuidam dos imaturos da casta reprodutiva.

**6. Eusocioal:** como em semisocioal, acrescentando a existência de sobreposição de gerações, onde os pais recebem cuidados de indivíduos da própria prole.

O conhecimento destes diversos níveis de interação entre pais e progênies é essencial não só para o entendimento da biologia e da interação de diversos organismos, como, também, para a compreensão da evolução da Eusocialidade e de outros aspectos referentes a ela.

### **1.2.1 Subsocioalidade em insetos**

Os insetos são tidos como subsociais quando um ou ambos os pais permanecem em contato com a prole após a oviposição (Michener, 1969; Wilson, 1971). Este comportamento é visto como um notável avanço na adaptação dos organismos ao seu ambiente, visando neutralizar a atuação dos fatores bióticos ou abióticos contrários à sobrevivência da prole, aumentando assim, as chances de seu sucesso reprodutivo (Tallamy e Wood, 1986; Trivers, 1972). A forma mais comum de cuidado parental é a

defesa contra seus inimigos naturais. Contudo, o provisionamento de alimento, bem como a proteção de outros recursos essenciais à prole, também ocorre em algumas espécies (Tallamy e Wood, 1986; Kudo e Nakahira, 2004).

Do ponto de vista evolutivo, o cuidado parental evoluiu, independentemente, diversas vezes, tanto nas várias classes de Arthropoda como nas diversas ordens na Classe Insecta (Hinton, 1944; West e Alexander, 1963; Wilson, 1971; 1975; Tallamy, 1984; 2001; Choe, 1989; Windsor e Choe, 1994; Nalepa e Bell, 1997; Coccoft, 1998; 1999; 2002; Tallamy e Iglay, 2004; Williams *et al.*, 2005; Kolliker, 2007; Chaboo, 2010). Tais evidências nos mostram que a subsocialidade é um claro fenômeno de evolução convergente (Wilson, 1975; Tallamy, 1984). Wilson (1971; 1975) atribui essa evolução a quatro condições: habitats estáveis e estruturados, condições físicas geralmente estressantes, fontes de alimento escassas ou especializadas e elevados níveis de predação. Estas forças poderiam atuar tanto isoladamente, quanto em conjunto, e levariam a uma seleção K.

O comportamento subsocial é tido como raro para a família Chrysomelidae (Coleoptera). Das aproximadamente 40.000 espécies descritas (Jolivet *et al.*, 2009) são registradas somente 22 espécies em oito gêneros, das subfamílias Chrysomelinae e Cassidinae, que apresentam cuidado maternal (Chaboo, 2002).

### 1.2.1.1 Subsocalidade em Cassidinae

A subsocialidade em Cassidinae *s.str.* é, provavelmente, uma adaptação convergente à exposição das espécies aos inimigos naturais e as suas plantas hospedeiras de rápido crescimento (Windsor e Choe, 1994). Das aproximadamente 6.000 espécies de Cassidinae descritas, 16 pertencentes às tribos Eugenysini e Stolaini (Tabela 1) exibem tal comportamento (Chaboo, 2007). O cuidado parental é descrito apenas para espécies da região Neotropical (Chaboo, 2011).

Com relação à origem do comportamento na subfamília, Hsiao e Windsor (1999) sugerem que o cuidado maternal tenha duas origens, uma no clado de membros da tribo Stolaini que se alimentam de Convolvulaceae (*Acromis sparsa* Boheman e *Omaspides bistrinata* Boheman) e outra, separadamente e, possivelmente, mais recente dentro de representantes de Stolaini que se alimentam de Asteraceae (*Eugenysa coscaroni* Viana). A árvore proposta pelos autores prediz que os primeiros cassidíneos moveram-se para

palmas e outras monocotiledôneas, posteriormente para Boraginaceae, colonizando assim as Convolvulaceae, Bignoniaceae, Solanaceae e, por último, Asteraceae.

**Tabela 1.** Espécies da tribo Solaini Hincks, 1952 (= Mesomphaliini Chapuis, 1875) (Chrysomelidae: Cassidinae) que apresentam cuidado maternal, e suas respectivas plantas-hospedeiras.

<b>Espécies com cuidado maternal</b>	<b>Planta hospedeira</b>	<b>Referências</b>
<i>Acromis sparsa</i> Boheman	<i>Merremia umbellata</i> L. (Convolvulaceae)	Windsor, 1987; Preston-Mafham e Preston-Mafham, 1993
<i>A. spinifex</i> Linnaeus	<i>Ipomoea batatas</i> L. (Convolvulaceae) <i>Ipomoea</i> spp.	Preston-Mafham e Preston-Mafham, 1993; Buzzi, 1994
<i>Eugenysa columbiana</i> Boheman	<i>Mikania</i> sp. (Asteraceae)	Chaboo, 2002
<i>E. coscaroni</i> Viana	<i>Mikania guaco</i> H. & B.	Windsor e Choe, 1994
<i>Omaspides bistriata</i> Boheman	<i>I. philomega</i> H.	Rodriguez, 1994; Windsor e Choe, 1994
<i>O. convexicollis</i> Spaeth	<i>I. philomega</i>	Rodriguez, 1994
<i>O. nigrolineata</i> Boheman	<i>I. batatas</i> L.	Monte, 1932
<i>O. pallidipennis</i> Boheman	<i>I. alba</i> L.	Costa Lima, 1914; 1955; Buzzi, 1994
<i>O. tricolorata</i> Boheman	<i>I. alba</i>	Frieiro-Costa, 1995; Frieiro-Costa e Vasconcellos-Neto, 2003
<i>O. sobrina</i> Boheman	Desconhecida	Jolivet <i>et al.</i> , 1990; Chaboo, 2002; 2007
<i>Omaspides</i> sp.	Desconhecida	O'Toole e Preston-Mafham, 1985
<i>Omaspides</i> sp.	<i>Ipomoea</i> sp.	Chaboo, 2007
<i>Paraselenis flava</i> Linnaeus	<i>I. batatas</i> L.	Monte, 1932; Montes <i>et al.</i> , 2010
<i>P. solieri</i> Boheman	<i>I. batatas</i>	Monte, 1932; Buzzi, 1988
<i>P. dichroa</i> Germar	<i>I. batatas</i> L.	Monte, 1932; Buzzi, 1988
<i>P. tersa</i> Boheman	<i>I. tiliacea</i> Willd.	Windsor e Choe, 1994

A respeito dos trabalhos que melhor narram minuciosamente o cuidado maternal são aqueles referentes às espécies *A. sparsa* (Windsor, 1987) e *O. tricolorata* (Frieiro-Costa, 1995; Frieiro-Costa e Vasconcellos-Neto, 2003). Nestas espécies a fêmea cuida da prole durante os estágios de ovo, larva e pupa, permanecendo, em *O. tricolorata*, junto aos adultos recém emergidos até que ocorra o endurecimento do élitro.

### 1.3 Comportamento altruístico

Toda atividade comportamental na qual um organismo diminui sua capacidade de sobrevivência e reprodução, em prol da capacidade de outro indivíduo, é tido como comportamento altruísta (Krebs e Davies, 1996). Em termos genéticos, a evolução deste comportamento tende a ocorrer mais facilmente quando os indivíduos envolvidos são aparentados, pois há o compartilhamento de genes por descendência comum (Smith e Smith, 2001). Esta reprodução entre indivíduos proximamente aparentados é denominada seleção de parentesco (Ricklefs, 2003). Um importante modelo para compreender tal evolução é a teoria de Hamilton (1964), na qual o *fitness* inclusivo corresponde à soma do ajustamento do indivíduo doador (*fitness* direto) mais o ajustamento do receptor (*fitness* indireto). Em Insecta, o altruísmo é relatado principalmente para insetos sociais (Hamilton, 1964; Krebs e Davies, 1996; Wilson, 2008). Uma colônia de formigas, por exemplo, pode ser considerada uma unidade familiar na qual a casta operária se abstém da própria reprodução para cuidar da prole da rainha, sua mãe. Assim, aquele indivíduo, doador do comportamento altruístico, irá influenciar no ajustamento (*fitness* ou valor adaptativo) do indivíduo receptor (que podem ser irmãos, primos ou outros parentes), com o qual ele vai compartilhar mais genes do que se fosse outro indivíduo retirado ao acaso da população. Um dos fatores que levaria a esta relação entre indivíduos aparentados seria o limite de dispersão, como ocorre nas colônias de formigas e colmeias de abelhas (e.g. Kawata, 1998). Esta estrutura da população é conhecida como *population viscosity* (Hamilton, 1964). O altruísmo aparece também para outros insetos, além de mamíferos, peixes e aves (Mateo e Johnston, 2000; Agrawal, 2001; Lizé *et al.*, 2006; 2007).

## 1.4 Cicloalexia larval

A cicloalexia (*kuklos*: círculo, *alexo*: defender) é um modo de gregarismo e de defesa das larvas, no qual elas se posicionam em círculo com a cabeça ou a porção final do abdômen voltada para a periferia (Jolivet *et al.*, 1990; Capinera, 2008). Este comportamento envolve reações em grupo, tais como, movimentos coordenados de auto-hemorragia, regurgitação ou outras atitudes ameaçadoras que repelem possíveis inimigos naturais (Capinera, 2008). Tanto a cicloalexia, quanto o gregarismo larval, são, frequentemente, porém não sempre, associados ao cuidado maternal (Jolivet *et al.*, 1990; Jolivet, 1999; Capinera, 2008). Do ponto de vista evolutivo, o gregarismo é uma adaptação convergente, pois aparece em diversas ordens de insetos que vivem e se alimentam da superfície foliar (e.g. Hymenoptera, Lepidoptera, Coleoptera). Tais organismos enfrentam restrições como defesas da planta (química e física), condições ambientais adversas, predadores e parasitoides, competição e superexploração de recursos (Grégorie, 1988).

Em um documentário de Nick Upton (1996), larvas da espécie subsocial *Acromis sparsa* Boheman se alimentam juntamente com a fêmea, que permanece sempre próxima a elas. Após se alimentarem as larvas se agregam em cicloalexia, e a fêmea volta a ficar sobre elas. A natureza desta comunicação entre a fêmea e sua prole tem intrigado alguns pesquisadores. Na literatura, esta questão ainda é pouco discutida, porém, Chaboo (2011) sugere que esta comunicação vai além do contato físico, podendo ocorrer, também, por meio de outros sinais como tem sido demonstrado pela espécie *Umbonia crassicornis* (Hemiptera: Membracidae) (Cocroft, 1998; 1999). Frieiro-Costa (1995) relata que a fêmea de *Omaspides tricolorata* Boheman, ao ser importunada, eleva suas pernas e agita seu corpo em movimentos laterais, de um lado para outro, alertando, assim, a sua prole da presença de um possível inimigo natural e, também, ao seu inimigo sobre sua disposição em defender a prole, visto que por diversas vezes a fêmea foi observada sobre desovas e pupas sem se movimentar.

## 1.5 Inimigos naturais de Cassidinae Gyllenhal, 1813

Predadores e parasitoides representam uma importante fonte de mortalidade em Cassidinae. Estes são representados por indivíduos de diversos táxons: Nematoda,

Fungi, Protozoa, aves e diversos Arthropoda como Araneae, Heteroptera, Coleoptera, Diptera, Lepidoptera, Orthoptera e Hymenoptera (Bacher e Luder, 2005; Chaboo, 2007; Nzioka *et al.*, 2007) (Apêndices 1 e 2). Dos inimigos naturais destacam-se os parasitoides, por serem importante fonte de mortalidade para os insetos herbívoros, matando mais indivíduos que qualquer predador ou patógeno (Hawkins *et al.*, 1997).

### **1.5.1 Parasitoides**

O termo parasitoide foi cunhado em 1913 por O. M. Reuter, para distinguir aqueles insetos que parasitam somente durante os estágios imaturos (Reuter *apud* Vinson, 1976). Segundo Doutt (1959) estes diferem dos parasitas verdadeiros devido a seis características: 1) apresentam tamanho maior, se comparado ao seu hospedeiro; 2) normalmente o hospedeiro é da mesma classe taxonômica do parasitoide; 3) o desenvolvimento do organismo destrói o seu hospedeiro; 4) somente os estágios imaturos são parasitas, os adultos são de vida livre; 5) não trocam de hospedeiro enquanto se desenvolvem; 6) como parâmetro de dinâmica de populações, agem mais como predadores do que como parasitas.

Estes organismos apresentam grande importância econômica, pois são encontrados como parasitoides de insetos considerados importantes pragas de vários vegetais cultivados pelo homem, sendo, assim, utilizados como agentes de controle biológico (Clausen, 1940; Doutt, 1959; Gauthier *et al.*, 2000; Noyes, 2012). Em Cassidinae aparecem parasitoidando tanto ovos quanto larvas e pupas de diversas espécies (Eisner *et al.*, 1967; Azevedo *et al.*, 2000; Cuignet *et al.*, 2007; 2008).

#### **1.5.1.1 Parasitoides de ovos**

Trabalhos publicados indicam que o estágio de ovo sofre intenso ataque por parasitoides (Windsor, 1987; Becker e Frieiro-Costa, 1987; Nogueira-de-Sá e Vasconcellos-Neto, 2003; Gómez, 2004). Das espécies que parasitoidam ovos em Cassidinae, encontram-se os himenópteros das famílias Signiphoridae e Eulophidae. Para a região Neotropical, os que aparecem mais comumente são aqueles pertencentes ao gênero *Emersonella* (Eulophidae: Entedoninae) (Becker e Frieiro Costa, 1987; Azevedo *et al.*, 2000; Olivares-Donoso, 2000; Cuignet *et al.*, 2008; Montes e Costa, 2011). No Panamá, Eulophidae e Signiphoridae são responsáveis por parasitoidarem os

ovos de pelo menos 35 das 47 espécies de Cassidinae estudados. Em 33 espécies de cassidíneos, foram encontradas 20 espécies (77%) do gênero *Emersonella* (Cuignet *et al.*, 2008). O parasitoidismo por Signiphoridae é registrado para o cassidíneo *Charidotis abrupta* Boheman por Cuignet *et al.* (2008).

De acordo com Cuignet *et al.* (2008), a eficácia dos parasitoides em encontrar seu hospedeiro parece maior quando os ovos estão dispostos em massas (22%) do que solitários (5%). Os autores hipotetizam que pode ser devido ao fato de que, durante e após a oviposição, poucos compostos voláteis são liberados a partir de ovos solitários. Ademais, para os parasitoides, os ovos solitários são menos conspícuos e tendem a emitir um conjunto de pistas olfativas menos concentradas e mais complexas. Ainda segundo o autor, o cuidado parental poderia reduzir este parasitoidismo de ovos. Contudo, Windsor (1987), relata que a espécie subsocial *Acromis sparsa* Boheman mostrou um elevado índice de parasitoidismo de ovos (77%), contrastando, assim, com a baixa porcentagem de parasitoidismo (7%) encontrada em seu trabalho. Ele explica que tal diferença deve ter ocorrido devido ao menor tempo de exposição dos ovos, em seu trabalho, no ambiente natural.

#### **a) Família Eulophidae**

A família Eulophidae é a maior família em Chalcidoidea formada por 297 gêneros e 4.472 espécies que estão agrupadas em quatro subfamílias: Euderinae, Eulophinae, Entedoninae e Tetrastichinae (Gauthier *et al.*, 2000; Loiácono *et al.*, 2000; Noyes, 2012), sendo as duas últimas subfamílias consideradas as maiores em número de espécies (Loiácono *et al.*, 2000). Das espécies descritas, 88 são registradas para o Brasil.

Os Eulophidae são abundantes tanto nas regiões tropicais e temperadas, aparecendo, geralmente, como parasitoides de insetos holometabólicos (Chrysomelidae, Curculionidae, Heterarthrine, Agromyzidae, Tenthredinidae e Lepidoptera) (Hansson e Nishida, 2002; Bittencourt e Berti-Filho, 2004; Hansson, 2012; Noyes, 2012). Embora, a maioria das espécies seja parasitoide primário, existem também espécies predadoras e fitófagas que exibem diversos estilos de vida (Clausen, 1940; Somerfield, 1976; Hansson, 1998; Gauthier *et al.*, 2000; Raman e Whitters, 2003; Noyes, 2012). Os parasitoides podem ser, ainda: ectoparasitoides ou endoparasitoides; solitários ou gregários; coinobiontes ou idiobiontes; parasitoides primários, hiperparasitoides ou hiperparasitoides facultativos; e especialistas ou generalistas (Morris e Cameron, 1935;

Gauthier *et al.*, 2000; Nakamura e Noda, 2002; Castillo *et al.*, 2004). Um aspecto interessante apresentado por estes insetos é o comportamento forético (fenômeno de transporte de um inseto por outro) exibido por algumas espécies, inclusive em Cassidinae (Apêndice 1) (Clausen, 1976).

O parasitoidismo em ovos por espécies do gênero *Tetrastichus* sp. é registrado para os cassidíneos *Nuzonia pallidula* Boheman, *Oocassida pudibunda* Boheman, e *Stolas chalybea* Germar (Rolston *et al.*, 1965; Rawat e Modi, 1972; Nogueira-de-Sá e Vasconcellos-Neto, 2003). Os ovos de *Anacassis cribrum* Klug são parasitoidados por *Testudicida* sp. (Buzzi *apud* Buzzi 1988). Outras espécies de Eulophidae não identificados foram encontradas em ovos de *Omaspides convexicollis* Spaeth e *Aspidimorpha areata* Klug (Rodriguez, 1994; Heron, 2007). *Aprostocetus* sp. é encontrado em ovos de *Discomorpha salvini* Balye, *Agroiconota propinqua* Boheman (Cuignet *et al.*, 2007; 2008) e *O. pallidipennis* (Freitas e Missagia, 2008). O gênero *Horismenus* sp. é relatado para a espécie *Polychalma multicava* Latreille (Cuignet *et al.*, 2008).

**Subfamília Entodoninae:** a biologia dos representantes desta subfamília é pouco conhecida e estudada (Clausen, 1940; Hansson e Salle, 2010). Estes organismos apresentam ciclo de vida relativamente curto, necessitando de aproximadamente 20 dias para completá-lo, sendo a maior parte do tempo despendida durante o estágio pupal. Embora as fêmeas predominem em número, não são conhecidas evidências concretas de partenogênese (Clausen, 1940). Os entodoníneos podem ser endoparasitas primários ou secundários de larvas, sendo encontrados com menor frequência em ovos e pupas. São solitários ou gregários, e muitos deles parecem ter hospedeiros bem definidos (Noyes, 2012). Por exemplo, grande parte dos entodoníneos atacam besouros (Hansson e Nishida, 2004; Hansson, 2012; Noyes, 2012). Em Cassidinae são descritas somente espécies do gênero *Emersonella* sp. como foréticas destes insetos (Apêndice 1).

Dados publicados sugerem que *Emersonella* sp. parasitoidam exclusivamente desovas (Hansson e Nishida, 2004). Estes organismos são encontrados principalmente na região Neotropical e têm grande impacto na sobrevivência de ovos (Hansson e Nishida, 2004; Cuignet *et al.*, 2007). A família Curculionidae e as subfamílias Cassidinae, Eumolpinae, Criocerinae são os principais hospedeiros destes organismos (De Santis, 1983; Hansson, 2012).

De Santis (1983) relata que os parasitoides *E. saturata* De Santis e *E.nigricans* De Santis ocorrem em ovos de Cassidinae, sendo a última espécie encontrada em ovos de *Colaspis* sp. *E. ooecia* é descrita como parasitoide de *Gratiana spadicea* Klug. Cuignet *et al.* (2008) registra 13 novas espécies do gênero, descritas por Hasson, que parasitoidam cassidíneos.

*E. niveipes* Girault é encontrada em ovos da espécie subsocial *O. tricolorata* Boheman (Frieiro-Costa, 1995) e de *Stolas* sp. (Carrol, 1977). As espécies de cassidíneos subsociais *Acromis sparsa*, *Paraselenis tersa* e *P. flava* têm em comum o mesmo parasitoide, *E. pubipennis* Hanson (Cuignet *et al.*, 2008; Montes e Costa, 2011). Já *O. bistriata* e *O. convexicollis*, também subsociais, têm em comum o parasitoide *E. windsori* Hansson (Cuignet *et al.*, 2008). Outras espécies não identificadas do gênero *Emersonella* são encontradas parasitoidando os ovos de *S. chalybea* Germar e *S. areolata* Germar (Nogueira-de-Sá e Vaconcellos-Neto, 2003).

#### **1.5.1.2 Parasitoides de larvas, pupas e adultos**

Larvas e pupas de Cassidinae são parasitoidados por espécies das ordens Hymenoptera (Chalcididae e Eulophidae) e Diptera (Tachinidae) (Buzzi, 1988). Para a família Eulophidae, é mencionado o parasitoidismo por *Horismenus* sp. que emergem a partir de uma única larva de *Spaethiella marginata* Champion (Cuignet *et al.*, 2008).

##### **a) Hymenoptera: Chalcididae**

A família Chalcididae é formada por 87 gêneros e 1.464 espécies distribuídas nas subfamílias Chalcidinae, Smicromorphinae, Dirhininae, Haltichellinae e Epitraninae (Noyes, 2012). Estes organismos são preponderantemente endoparasitoides primários, solitários de Diptera e Lepidoptera, embora ataquem espécies das ordens de Coleoptera e Hymenoptera (Gil-Santana e Tavares, 2005; Couri *et al.*, 2006; Montes e Raga, 2010; Noyes, 2012). As espécies podem ser ainda hiperparasitoides, ectoparasitoides (algumas espécies tropicais) e de hábito gregário. São predominantemente idiobiontes ovipositando em hospedeiros bem desenvolvidos como pupas e larvas, embora sejam encontradas, também, espécies coinobiontes de dípteros (Noyes, 2012).

Na subfamília Cassidinae, as espécies do gênero *Brachymeria* sp. aparecem comumente parasitoidando larvas e pupas. Até o momento, foram registrados casos de

parasitoidismo por *B. russelli* em larvas e pupas de *Chelymormpha alternans* Boheman e *C. sericea* Boheman (Cuignet *et al.*, 2008). Outras espécies deste gênero aparecem, também, em larvas de *Botanochara impressa* Panzer e nas espécies subsociais *Omaspides tricolorata* Boheman e *Paraselenis flava* (Habib e Vasconcellos-Netto, 1979; Frieiro-Costa, 1995; Montes e Raga, 2010). Larvas e pupas de *Oocassida pudibunda* Boheman, *Eugenysa coscaroni* Viana e pupas de *Stolas* sp., *Eurypedus nigrosignatus* Boheman e *Aspidimorpha areata* Klug, também são relatadas como hospedeiras de *Brachymeria* sp. (Rawat e Modi, 1972; Carrol, 1977; Gómez, 2004; Heron, 2007; Cuignet *et al.*, 2008). Outros Chalcididae como *Spilochalcis sanguineiventris* e *Conura* sp. parasitoidam pupas de *Gratiana pallidula* Boheman e larvas e pupas de *Stolas* sp., respectivamente (Rolston *et al.*, 1965; Cuignet *et al.*, 2008). *Conura* sp. aparece ainda parasitoidando a espécie *E. nigrosignatus*, e outras espécies de calcidídeos não identificados aparecem em *Chelymormpha* sp. (Monte, 1932; Gómez, 2004).

#### **b) Diptera: Tachinidae**

Os dípteros são encontrados atacando larvas, pupas e adultos de Cassidinae. Estes são pertencentes à família Tachinidae, considerada importante do ponto de vista econômico, pois seus indivíduos são utilizados no controle biológico de pragas (Clausen, 1940; O'Hara, 2012). Para Cassidinae, os dípteros da espécie *Eucelatoria parkeri* Sabroski são responsáveis por parasitoidarem larvas e pupas de *Anacassis fuscata* Klug, *A. prolixa* Boheman, *Chelymormpha varians* Blanchard e larvas de *Stolas chalybea* Germar e *A. phaeopoda* Buzzi (Buzzi, 1988; Boldt *et al.*, 1991; Olivares-Donoso *et al.*, 2000; Nogueira-de-Sá e Vasconcellos-Neto, 2003). Outras espécies do gênero *Eucelatoria* utilizam-se como hospedeiras de larvas e pupas dos cassidíneos, *Omocera casta* Boheman, *Discomorpha salvini* Baly, *Physonota alutacea* Boheman, *S. xanthospila* Champion e *Omaspides bistriata* Boheman (Cuignet *et al.*, 2008). Parasitoidam, ainda, larvas da espécie *Cistudinella foveolata* Champion e das espécies subsociais *Paraselenis tersa* Boheman, *O. convexicollis* Spaeth e *O. tricolorata* Boheman (Frieiro-Costa, 1995; Cuignet *et al.*, 2008). O gênero *Ebenia* é encontrado atacando larvas de *Spaethiella marginata* Champion e larvas e adultos de *C. alternans* Boheman (Cuignet *et al.*, 2008). Espécies não identificadas de Tachinidae aparecem

como hospedeira de *Agroiconota propinqua* Boheman e *E. nigrosignatus* (Gómez, 2004; Cuignet *et al.*, 2008).

Considerando a grande importância dos parasitoides como poderosa fonte de mortalidade em Cassidinae, ainda são escassos os estudos referentes à biologia das diversas espécies e a interação com seus hospedeiros.

## **1.5.2 Predadores**

### **1.5.2.1 Predadores de estágios imaturos**

#### **a) Ordem Hymenoptera: Formicidae e Vespidae**

As formigas são um grupo diverso dentre os insetos sociais, com registro de 26 subfamílias e 438 gêneros (Bolton, 2012). Apresentam dieta variada, atuando como predadoras de diversos Arthropoda, alimentando-se, também, de substâncias provindas de hemípteros (*honeydew*) e dos nectários extraflorais (NEFs), dentre outras fontes de alimento (Blüthgen e Feldhaar, 2010).

Em Cassidinae são poucos os estudos que registram formigas predadoras em nível específico. Uma grande dificuldade é que estudos taxonômicos e filogenéticos de muitos grupos de formigas ainda estão por serem resolvidos. Grupos amplos como *Camponotus*, *Pheidole* e *Solenopsis* ainda precisam de revisão taxonômica (Alonso, 2010).

A formiga *Ectatomma ruidum* L. aparece como predadora de larvas de *Eurypedus nigrosignatus* Boheman. A larva é apreendida pelo Ectatomminae, que após a remoção do anexo larval, é levada para o ninho (Gómez, 2004). *E. ruidum* ocorre nos arbustos de *Cordia curassavica* (Jacq.) Roen. & Schult, planta hospedeira de *E. nigrosignatus*. Outros gêneros de Formicidae também são encontrados na planta hospedeira, porém não foram vistos predando as larvas do cassidíneo. Dentre eles encontra-se a espécie *Paratrechina longicornis* Latreille, e os gêneros *Camponotus* sp., *Crematogaster* sp., *Tapinoma* sp. e *Wasmannia* sp. que, exceto pelo último gênero mencionado, foram encontrados alimentando-se dos líquidos liberados do tecido da planta quando ferida.

Em seu estudo, Nogueira-de-Sá e Vasconcellos-Netto (2003), especulam que a predação por formigas deve ser o principal fator da mortalidade nos cassidíneos

estudados, pois foram encontradas frequentemente atendendo ninfas de Homoptera (Aleyrodidae).

As formas de forrageamento de *Pseudomyrmex* sp. e *Crematogaster* sp. em desovas de *Omaspides tricolorata* Boheman são descritas por Frieiro-Costa (1995). Segundo o autor, *Pseudomyrmex* sp. atua de forma solitária, enquanto que *Crematogaster* sp. são cooperativas, cortando as desovas em pedaços e levando-as para seu ninho. O Dolichoderinae *Iridomyrmex* sp. também foi encontrando atacando conjunto de larvas desguarnecida da proteção materna. As desovas de outro cassidíneo subsocial, *Acromis sparsa* Boheman foram atacadas por espécies não identificadas de Myrmecine (Windsor, 1987). Juntamente com *Polybia* sp. (Hymenoptera: Vespidae), foram os principais predadores de larvas deste cassidíneo.

Com relação à predação por Vespidae, *Polistes dominulus* Christ (Hymenoptera: Vespidae) é descrito como um importante predador de *Cassida rubiginosa* Muller, sendo responsável por 99,4% da predação das larvas deste cassidíneo (Schenk e Bacher, 2002). Outras espécies do gênero *Polistes* aparecem predando larvas de *E. nigrosignatus* Boheman e *Chelymorpha reimoseri* Spaeth (Gómez, 2004; Bottcher *et al.*, 2009). A larva *C. reimoseri* é “mandibulada” pelo predador que, após retirar o anexo larval, forma uma pequena bola, facilitando o transporte durante o voo. Os vespídeos *Polistes* sp. e *Belonogaster* sp. são predadores de larvas de *Aspidimorpha areata* Klug (Heron, 2007).

## **b) Ordem Hemiptera**

Os hemípteros são encontrados como predadores frequentes de imaturos de diversos cassidíneos. Estes pertencem principalmente às famílias Scutelleridae, Reduviidae e Pentatomidae (Chaboo, 2007).

Os reduvídeos são constituídos principalmente por espécies predadoras, havendo, também, espécies que se alimentam de sangue (Triplehorn e Johnson, 2011). Larvas de *Acromis sparsa* Boheman foram predadas por espécies não identificadas de Reduviidae e também de Scutelleridae (Upton, 1996).

Já para Pentatomidae são encontradas espécies fitófagas, que pertencem às subfamílias que agrupam a maioria das espécies (Discocephalinae, Edessinae, Podopinae, Pentatominae) havendo, também, aquelas espécies que são predadoras e que pertencem à subfamília Asopinae (Triplehorn e Johnson, 2011). Na subfamília

Asopinae estão registradas a maioria das espécies predadoras de Cassidinae e que são do gênero *Stiretrus*. Na literatura encontram-se registros de predação de pupas de *Gratiana pallidula* Boheman e *A. fuscata* Klug por *S. anchorago* Fabr. e *S. decastigmata* Herr., respectivamente (Rolston *et al.*, 1965; Boldt *et al.*, 1991). Larvas de *S. chalybea* são predadas por *S. decemguttatus* e *Oplonus catena* (Nogueira-de-Sá e Vasconcellos-Neto, 2003). Espécies não identificadas do gênero *Stiretrus* foram responsáveis pela predação de larvas desguarnecidas de *A. sparsa* (Windsor, 1987).

### c) Ordem Lepidoptera

Embora a maioria dos lepidópteros seja fitófaga, existem também aquelas espécies que são ectoparasitoides e predadoras de Cassidinae (Wilson, 1987; Frieiro-Costa, 1995). Espécies da família Pyralidae têm sido consideradas por alguns autores como parasitoide e por outros como predadora. *Schacontia* sp (Pyralidae) e *Eupoca* sp. (Pyralidae: Glaphyriinae), são tidas como predadores de larvas e pupas das espécies *Acromis sparsa* Boheman e *Omaspides tricolorata* Boheman, respectivamente (Windsor, 1987; Frieiro-Costa, 1995). Já Cuignet *et al.* (2008) considera *Schacontia* sp. como parasitoide de larvas de *Polychalma multicava*.

### d) Ordem Coleoptera

Os coleópteros constituem a maior ordem dentre os Insecta, com aproximadamente 40% das espécies conhecidas de Hexapoda (Triplehorn e Johnson, 2011). Os indivíduos desta ordem possuem hábitos alimentares diversificados, podendo ser predadores, fungívoros, fitófagos, coprófagos, necrófagos, havendo, também, algumas poucas espécies parasitas (Costa e Ide, 2006; Triplehorn e Johnson, 2011). Dentre os coleópteros que predam cassidíneos, aparece a espécie *Calleida viridipennis* Say (Carabidae), predadora de larvas de *Hemisphaerota cyanea* Say, que são predadas mesmo com seu elaborado anexo exúvio-fecal (Eisner e Eisner, 2000). Heron (2007) registra o primeiro caso de predação de larvas de *Aspidimorpha areata* Klug por larvas do coccinelídeo *Cheilomenes* sp.

Apesar da grande diversidade e da ampla importância ecológica apresentada por este grupo, são poucas informações a respeito da relação de predação através de organismos dessa ordem.

### 1.5.2.2 Predadores e parasitas de adultos

Os predadores e parasitas de adultos de Cassidinae pertencem aos seguintes táxons: Araneae, Diptera, Hemiptera, Nematoda e Cuculiformes (Apêndice 2).

Para os nematódeos, é registrado o parasitismo de *Stolas cuculata* por *Nematophora* sp. (Cuignet *et al.*, 2008). Para ave é registrada a predação de larvas e adultos de *Chelymorpha reimoseri* Spaeth por *Piaya cayana* Linnaeus (Cuculiformes: Coccozidae). Já os adultos de *Stolas chalybea* Germar foram encontrados em teias de *Nephila clavipes* (Araneae: Tetragnathidae) (Nogueira-de-Sá e Vasconcellos-Neto, 2003).

A predação por Diptera (Asilidae) e por ninfas e adultos de *Arilus carinatus* (Reduviidae: Zelinae) são encontradas, respectivamente, para *Physonota* sp., e *Omaspides tricolorata* Boheman (Frieiro-Costa, 1995; Nzioka *et al.*, 2007).

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Agosti, D.; Majer, J.D.; Alonso, L.E.; Schultz, T.R. 2000. **Ants: standard methods for measuring and monitoring biodiversity**. Washington: Smithsonian Institution Press, 280 p.
- Agrawal, A.F. 2001. Kin recognition and the evolution of altruism. **Proceedings of the Royal Society B** 268: 1099-1104.
- Alonso, L.E. 2010. Ant conservation: current status and a call to action. In: Lach, L.; Parr, C.L.; Abbott, K.L. **Ant Ecology**. Nova York: Oxford University Press, 59-74.
- Azevedo, C.O.; Silva-Jr, J.C.; Campos, L.A. de O. 2000. Description of a new species of *Emersonella* (Hymenoptera: Eulophidae) from Brazil, with preliminary observations on its biology. **Journal of Hymenoptera Research** 9(2): 298-304.
- Bacher, S.; Luder, S. 2005. Picky predators and the function of the faecal shield of a cassidine larva. **Functional Ecology** 19(2): 263-272.
- Baker, H.G. 1977. Non-sugar chemical constituents of nectar. **Apidologie** 8(4): 349-356.
- Baly, J.S. 1859. Descriptions of new species of phytophagous insects. **Transactions of the Entomological Society of London** 10: 146-161.
- Becker, M.; Frieiro-Costa, F. 1987. An analysis of the fate of eggs of *Gratiana spadicea* (Klug, 1829) (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae) in relation to the position in the ootheca. **Revista Brasileira de Zoologia** 47(3): 195-205.
- Beckmann, R.L., Jr.; Stucky, J.M. 1981. Extrafloral nectaries and plant guarding in *Ipomoea pandurata* (L.) G. F. W. Mey. (Convolvulaceae). **American Journal of Botany** 68(1): 72-79.
- Bittencourt, M.A.L.; Berti-Filho, E. 2004. Desenvolvimento dos estágios imaturos de *Palmistichus elaeisis* Delvare & La Salle (Hymenoptera, Eupholidae) em pupas de Lepidoptera. **Revista Brasileira de Entomologia** 48(1): 65-68.
- Blanco, H.G. 1978. Catálogo das espécies de mato infestantes de áreas cultivadas no Brasil - Família das Campainhas (Convolvulaceae). **O Biológico** 64: 259-78.
- Blüthgen, N.; Feldhaar, H. 2010. Food and shelter: how resources influence ant ecology. In: Lach, L.; Parr, C.L.; Abbott, K.L. **Ant Ecology**. Nova York: Oxford University Press, 115-136.
- Boheman, C.H. 1854. **Monographia Cassididarum**. Tomus secundus. Holmiae, 506 p.

- Boldt, P.E.; Cordo, H.A.; Gandolfo, D. 1991. Life history of *Stolas (Anacassis) fuscata* (Klug) (Coleoptera: Chrysomelidae) on seepwillow, *Baccharis salicifolia* (R.&P.) Pers. (Asteraceae). **Proceedings of the Entomological Society of Washington** 93(4): 839-844.
- Bolton, B. AntWeb. 2012. Bolton World Catalog Ants. Disponível em: <http://www.antweb.org/world.jsp>. Último acesso em março de 2012.
- Bondar, G. 1930. Insetos daninhos e moléstias da batata doce no Brasil. **O Campo** 1: 33-36.
- Borowiec, L. 1998. Review of the Cassidinae of Ecuador, with a description of thirteen new species (Coleoptera: Chrysomelidae). **Genus** 9(2): 155-246.
- Borowiec, L. 1999. **A world catalogue of the Cassidinae (Coleoptera: Chrysomelidae)**. Wrocław: Biologica Silesiae, 476 p.
- Borowiec, L. 2002. New records of Neotropical Cassidinae, with description of three new species (Coleoptera: Chrysomelidae). **Genus** 13(1): 43-138.
- Borowiec, L. 2003. *Omaspides boliviana* n. sp., with a key to *Omaspides* s. str. (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae). **Genus** 14(3): 397-402.
- Borowiec, L. 2009. New records of Neotropical tortoise beetles (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae). **Genus** 20(4): 615-722.
- Borowiec, L.; Moragues, G. 2005. Tortoise beetles of the French Guyana - a faunistic review (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae). **Genus** 16(2): 247-278.
- Borowiec, L.; Swietojska, J. 2012. Cassidinae of the world- an interactive manual (Coleoptera: Chrysomelidae). Disponível em: <http://www.biol.uni.wroc.pl/cassidae/katalog%20internetowy/index.htm>. Último acesso em janeiro de 2012.
- Bottcher, A.; Zolin, J.P.; Nogueira-de-Sá, F.; Trigo, J.R. 2009. Fecal shield chemical defence is not important in larvae of the tortoise beetle *Chelymorpha reimoseri* (Chrysomelidae, Cassidinae, Stolaini). **Chemoecology** 19(1): 63-66.
- Buzzi, Z.J. 1988. Biology of Neotropical Cassidinae. In: Jolivet, P.; Petitpierre, E.; Hsiao, T.H. **Biology of Chrysomelidae**. London: Kluwer Academic Publishers, 217-232.
- Buzzi, Z.J. 1994. Host plants of Neotropical Cassidinae. In: Jolivet, P.; Cox, M.L.; Petitpierre, E. **Novel aspects of the biology of Chrysomelidae**. London: Kluwer Academic Publishers, 205-212.

- Capinera, J.L. 2008. **Encyclopedia of entomology** (2<sup>a</sup> ed.). Dordrecht: Springer, 4346 p.
- Carrol, C.R. 1977. Besouros, parasitóides e *Ipomoea* (Convolvulaceae): um estudo sobre discriminação de hospedeiro. **Acta Amazônica** 7(1): 15-22.
- Castillo, A.; Infante, F.; Vera-Graziano, J.; Trujillo, J. 2004. Host-discrimination by *Phymastichus coffea*, a parasitoid of the coffee berry borer. **Biocontrol** 49(6): 655-663.
- Chaboo, C.S. 2002. First report of immature stages, genitalia and maternal care in *Eugenysa columbiana* (Boheman) (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae: Stolaini). **The Coleopterists Bulletin** 56(1): 50-67.
- Chaboo, C.S. 2007. Biology and phylogeny of the Cassidinae Gyllenhal sensu lato (tortoise and leaf-mining beetles) (Coleoptera: Chrysomelidae). **Bulletin of the American Museum of Natural History** 305: 250 p.
- Chaboo, C.S. 2010. Maternal care by a species of *Pselaphacus* Percheron (Coleoptera: Erotylidae: Erotylinae) from Peru. **The Coleopterists Bulletin** 64(2): 116-118.
- Chaboo, C.S. 2011. Defensive behaviors in leaf beetles: from the unusual to the weird. In: Vivanco, J.M.; Weir, T. (eds.). **Chemical Biology of the Tropics**. Berlin: Springer-Verlag, 59-69.
- Chaboo, C.S.; Engel, M.S. 2008. Eocene tortoise beetles from the Green River formation in Colorado, U.S.A. (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae). **Systematic Entomology** 34: 202-209.
- Choe, J.C. 1989. Maternal care in *Labidomera suturella* Chevrolat (Coleoptera: Chrysomelidae: Chrysomelinae) from Costa Rica. **Psyche** 96(1/2): 63-67.
- Clausen, C.P. 1940. **Entomophagous insects**. Nova York: McGraw-Hill Book Company, 688 p.
- Clausen, C.P. 1976. Phoresy among entomophagous insects. **Annual Review of Entomology** 21: 343-367.
- Cocroft, R.B. 1998. Offspring-parent communication in a subsocial treehopper (Hemiptera: Membracidae: *Umbonia crassicornis*). **Behaviour** 136(1):1-21.
- Cocroft, R.B. 1999. Parent-offspring communication in response to predators in a subsocial treehopper (Hemiptera: Membracidae: *Umbonia crassicornis*). **Ethology** 105(7): 553-568.
- Cocroft, R.B. 2002. Antipredator defense as a limited resource: unequal predation risk in broods of an insect with maternal care. **Behavioral Ecology** 13(1): 125-133.

- Costa, C.; Ide, Sergio. 2006. Coleoptera,. In: Costa, C.; Ide, S.; Simonka, C.E. **Insetos imaturos: metamorfose e identificação**. Ribeirão Preto: Holos, 107-145.
- Costa Lima, A. 1914. Nota relativa ao cassidideo *Omoplata pallidipennis* (Dejean). **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz** 6: 112-145.
- Costa Lima, A. 1955. **Insetos do Brasil**. 9 Tomo, capítulo 29. Coleópteros, 3ª parte, 289 p.
- Couri, M.S.; Tavares, M.T.; Stenzel, R.R. 2006. Parasitoidism of chalcidid wasps (Hymenoptera, Chalcididae) on *Philornis* sp. (Diptera, Muscidae). **Brazilian Journal of Biology** 66(2): 553-557.
- Cuignet, M.; Hance, T.; Windsor, D.M. 2007. Phylogenetic relationships of egg parasitoids (Hymenoptera: Eulophidae) and correlated life history characteristics of their Neotropical Cassidinae hosts (Coleoptera, Chrysomelidae). **Molecular Phylogenetics and Evolution** 42(3): 573-584.
- Cuignet, M.; Windsor, D.; Reardon, J.; Hance, T. 2008. The diversity and specificity of parasitoids attacking Neotropical tortoise beetles (Chrysomelidae: Cassidinae). In: Jolivet, P.; Santiago-Blay, J.; Schmitt, M. (eds.): **Research on Chrysomelidae**. Leiden: Brill, 345-367.
- Del-Claro, K. 2004. **Comportamento Animal: Uma introdução à ecologia comportamental**. São Paulo: Editora livraria Conceito, 132 p.
- De Santis, L. 1983. Las espécies argentinas, uruguayias y brasileñas del género *Emersonella* Girault, 1916 (Insecta, Hymenoptera, Eulophidae). **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil** 12(2): 249-259.
- Doutt, R.L. 1959. The biology of parasitic hymenoptera. **Annual Review of Entomology** 4: 161-182.
- Eisner, T.; Eisner, M. 2000. Defensive use of a fecal thatch by a beetle larva (*Hemisphaerota cyanea*). **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America** 97(6): 2632-2636.
- Eisner, T.; Van Tassel, E.; Carrel, J.E. 1967. Defensive use of a "fecal shield" by a beetle larva. **Science** 158: 1471-1473.
- Flinte, V.; Borowiec, L.; de Freitas, S.; Viana, J.H.; Fernandes, F.R.; Nogueira-de-Sá, F.; de Macedo, M.V.; Monteiro, R.F. 2009. Tortoise beetles of the state of Rio de Janeiro, Brazil (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae). **Genus** 20(4): 571-614.
- Flora of China Editorial Committee. 1995. Flora of China (Gentianaceae through Boraginaceae). **Flora of China** 16: 301-312.

- Freitas, M.G.; Missagia, R.V. 2008. **Comportamento reprodutivo e inimigos naturais de *Omaspides pallidipennis* Boheman, 1854 (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae)**. Trabalho de conclusão de curso, Centro Universitário de Lavras, 40 p.
- Friero-Costa, F.A. 1995. **Biologia de populações e etologia de *Omaspides tricolorata* (Boheman, 1954) (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae) na Serra do Japi, Jundiá-SP**. Tese de Doutorado, UNICAMP, Campinas, 97 p.
- Friero-Costa, F.A.; Vasconcellos-Neto, J. 2003. Biological and ecological studies on the tortoise beetle *Omaspides tricolorata* Boheman, 1854 (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae). In: Furth, D.G. **Special Topics in Leaf Beetle Biology**. Moscow: Pensoft, 213-225.
- Gauthier, N.; LaSalle, J.; Quicke, D.L.J.; Godfray, H.C.J. 2000. Phylogeny of Eulophidae (Hymenoptera: Chalcidoidea), with reclassification of Eulophinae and the recognition that Elasmidae are derived eulophids. **Systematic Entomology** 25(4): 521-539.
- Geminger, Dr.; Harold, B. de. 1876. **Catalogus Coleopterorum hucusque descriptorum synonymicus et systematicus**. Monachii: Tomo XII, 3823.
- Gil-Santana, H.R.; Tavares, M.T. 2005. *Brachymeria pandora* (Crawford) (Hymenoptera: Chalcididae): a new parasitoid of *Historis odius* Fabricius (Lepidoptera: Nymphalidae). **Revista Brasileira de Zoologia** 22(4): 1211-1212.
- Gómez, N.E. 2004. Survivorship of immature stages of *Eurypedus nigrosignatus* Boheman (Chrysomelidae: Cassidinae: Physonotini) in Central Panama. **Coleopterists Bulletin** 58(4): 489-500.
- Gómez, N.E.; Witte, L.; Hartmann, T. 1999. Chemical defense in larval tortoise beetles: essential oil composition of fecal shields of *Eurypedus nigrosignatus* and foliage of its host plant, *Cordia curassavica*. **Journal of Chemical Ecology** 25(5): 1007-1027.
- Gregoire, J. C. 1988. Larval gregariousness in the Chrysomelidae. In: Jolivet, P.; Petitpierre, E.; Hsiao, T.H. **Biology of Chrysomelidae**. London: Kluwer Academic Publishers, 253-260.
- Habib, M.E.M.; Vasconcellos-Neto, J. 1979. Biological studies on *Botanochara impressa* Panzer, 1789 (Coleoptera: Chrysomelidae). **Revista de Biologia Tropical** 27(1): 103-110.

- Hamilton, W.D. 1964. The genetical evolution of social behavior: I, II. **Journal of Theoretical Biology** 7: 1-52.
- Hansson, C. 1998. A new genus and species of Entedoninae (Hymenoptera: Eulophidae) from the Neotropical region. **Proceedings of the Entomological Society of Washington** 100(4): 689-694.
- Hansson, C. 2012. Neotropical Eulophidae. Disponível em: <http://www.neotropicaleulophidae.com>. Último acesso em março de 2012.
- Hansson, C.; La Salle, J. 2010. The Neotropical genus *Klyngon* Hansson (Hymenoptera: Eulophidae), with new species and biological information. **ZooTaxa** 2498: 1-27.
- Hansson, C.; Nishida, K. 2002. A new species of *Pediobius* (Hymenoptera: Eulophidae) from *Epilachna* (Coleoptera: Coccinellidae) in Costa Rica. **Revista de Biología Tropical** 50(1): 121-125.
- Hansson, C.; Nishida, K. 2004. A new species of *Emersonella* (Hymenoptera: Eulophidae), parasitoid on weevil eggs (Coleoptera: Curculionidae), from Costa Rica. **ZooTaxa** 607: 1-6.
- Hawkins, B.A.; Cornell, H.V.; Hochberg, M.E. 1997. Predators, parasitoids, and pathogens as mortality agents in phytophagous insect populations. **Ecology** 78(7): 2145-2152.
- Heron, H.D.C. 2007. The life history of *Aspidimorpha areata* (Klug, 1835) (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae). **African Entomology** 15(1): 75-87.
- Hill, P.; Hulley, P.E. 1995. Biology and host range of *Gratiana spadicea* (Klug, 1829) (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae), a potential biological control agents for the weed *Solanum sisymbriifolium* Lamarck (Solanaceae) in South Africa. **Biological Control**, 5(3): 345-352.
- Hinton, H.E. 1944. Some general remarks on sub-social beetles, with notes on the biology of the staphylinid, *Platystethus arenarius* (Fourcroy). **Proceedings of the Royal Entomological Society of London** 19(10/12): 115-130.
- Hsiao, T.H.; Windsor, D.M. 1999. Historical and biological relationships among Hispinae inferred from 12S MTDNA sequence data. In: Cox, M.L. **Advances in Chrysomelidae Biology**. Leiden: Backhuys Publishers, 39-50.
- Jolivet, P. 1999. Sexual behaviour among Chrysomelidae. In: Cox, M.L. **Advances in Chrysomelidae Biology**. Leiden: Backhuys Publishers, 391-409.
- Jolivet, P.; Santiago-Blay, J.S.; Schmitt, M. 2009. **Research on Chrysomelidae**. Volume 2. Netherlands: Brill Publishers, 299p.

- Jolivet, P.; Vasconcellos-Neto, J.; Weinstein, P. 1990. Cicloalexys: a new concept in the larval defense of insects. **Insecta Mundi** 4(1): 133-142.
- Judd, W.S.; Campbell, C.S.; Kellogg, E.A.; Stevens, P.F.; Donoghue, M.J. 2009. **Sistemática vegetal: um enfoque filogenético**. 3ª ed. Porto Alegre, Brasil: Artmed, 632p.
- Kawata, M. 1998. The role of male dispersal in evolution of altruistic behavior. **Ecological Research** 13(3): 367-375.
- Keeler, K.H. 2008. World list of angiosperms with extrafloral nectaries. Disponível em: <http://bsweb.unl.edu/Emeriti/keeler/extrafloral/CONVOLVULACEAE.HTM>.  
Último acesso em abril de 2012.
- Keeler, K.H.; Kaul, R.B. 1984. Distribution of defense nectaries in *Ipomoea* (Convolvulaceae). **American Journal of Botany** 71(10): 1364-1372.
- Kolliker, M. 2007. Benefits and costs of earwig (*Forficula auricularia*) family life. **Behavioral Ecology and Sociobiology** 61(9): 1489-1497.
- Krebs, J.R.; Davies, N.B. 1996. **Introdução a Ecologia Comportamental**. São Paulo: Atheneu, 420 p.
- Krombein, K.V.; Hurd, Jr, P.D.; Smith, D.R.; Burks, B.D. 1979. **Catalogue of Hymenoptera in America North of Mexico**. Washington: Smithsonian Institution Press, 2735 p.
- Kudo, S.; Nakahira, T. 2004. Effects of trophic-eggs on offspring performance and rivalry in a subsocial bug. **Oikos** 107(1): 28-35.
- Lizé, A.; Carval, D.; Cortesero, A.M.; Fournet, S.; Poinso, D. 2006. Kin discrimination and altruism in the larvae of a solitary insect. **Proceedings of the Royal Society of London B** 273: 2381-2386.
- Lizé, A.; Cortesero, A.M.; Atlan, A.; Poinso, D. 2007. Kin recognition in *Aleochara bilineata* could support the kinship theory of genomic imprinting. **Genetics** 175(4): 1735-1740.
- Loiácono, M.S.; Margaría, C.B.; Gallardo, F.E.; Diaz, N.B. 2002. The types of Eulophidae (Hymenoptera: Chalcidoidea) housed at the Museo de La Plata, Argentina. **Revista de la Sociedad Entomológica Argentina**. 61(1/2): 69-78.
- Mateo, J.M.; Johnston, R.E. 2000. Kin recognition and the 'armpit effect': Evidence of self-referent phenotype matching. **Proceedings of the Royal Society of London B** 267: 695-700.

- Maulik, S. 1916. On Cryptostome beetles in the Cambridge University Museum of Zoology. **Proceedings of the Zoological Society of London** 86: 567-589.
- Michener, C.D. 1969. Comparative social behavior of bees. **Annual Review of Entomology** 14: 299-342.
- Missouri Botanical Garden. 2011. W3Tropicos, (rev. 1.5.). St. Louis. Missouri. Disponível em: <http://www.tropicos.org/>. Último acesso em outubro de 2011.
- Monte, O. 1932. Alguns Cassidideos, pragas da batata doce. **Boletim de Agricultura Zootechnica e Veterinaria** 5: 43-46
- Montes, S.M.N.M.; Costa, V.A. 2011. Parasitismo de huevos de *Paraselenis flava* (Coleoptera: Chrysomelidae) en batata (*Ipomoea batatas*). **Revista Colombiana de Entomologia** 37 (2): 249-250.
- Montes, S.M.N.M.; Raga, A. 2010. “Fusquinha” *Paraselenis flava* (L. 1758) praga da batata-doce. São Paulo: Instituto Biológico (Documento Técnico nº 004), 1-8.
- Morris, K.R.S.; Cameron, E. 1935. The Biology of *Microplectron fuscipennis*, Zett. (Chalcid.), a parasite of the Pine Sawfly (*Diprion sertifer*, Geoff.). **Bulletin of Entomological Research**. 26: 407-418.
- Müller, J.F.T. 1879. Ituna und Thyridia. Ein merkwürdiges Beispiel von Mimicry bei Schmetterlingen. **Kosmos (Leipzig)** 5:100-108. [tradução em **Proceedings of the Entomological Society of London** 1879(1872): 20-24 (1877 August), (1873/1874): 25-29.
- Nalepa, C.A.; Bell, W.J. 1997. Postovulation parental investment and parental care in cockroaches. In: Choe, J.C.; Crespi, B.J. **The evolution of social behavior in insects and arachnids**. Cambridge: Cambridge University Press, 26-51.
- Nogueira-de-Sá, F. 2004. Defensive strategies of two Cassidinae larvae: the role of fecal shields and chemical substances. **Chrysomela** 43: 6-8.
- Nogueira-de-Sá, F.; Trigo, J.R. 2005. Faecal shield of the tortoise beetle *Plagiometriona aff. flavescens* (Chrysomelidae: Cassidinae) as chemically mediated defence against predators. **Journal of Tropical Ecology** 21(2): 189-194.
- Nogueira-de-Sá, F.; Vasconcellos-Neto J. 2003. Natural enemies of Neotropical Cassidinae (Coleoptera: Chrysomelidae). In: Furth, D.G. **Special Topics in Leaf Beetle Biology**. Moscow: Pensoft, 161-173.

- Noyes, J.S. 2012. Universal Chalcidoidea Database: The Natural History Museum. London: NHM. Disponível em: <http://www.nhm.ac.uk/research-curation/research/projects/chalcidoids/eulophidae1.html>. Último acesso em: março de 2012.
- Nzioka, M.; Kinuthia, W.; Lange, C. 2007. National Museums of Kenya. **Chrysomela** 49: 6.
- O'Hara, J.E. 2012. World genera of the Tachinidae (Diptera) and their regional occurrence. Disponível em: [http://www.nadsdiptera.org/Tach/Genera/Gentach\\_ver6.pdf](http://www.nadsdiptera.org/Tach/Genera/Gentach_ver6.pdf). Último acesso em março de 2012.
- Olivares-Donoso, R.; Fuentes-Contreras, E.; Niemeyer, H.M. 2000. Identificación de parasitoides de *Chelymormpha varians* Blanchard (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae) en una localidad de Chile central. **Revista Chilena de Entomología** 27: 65-69.
- Oliveira, P.S.; Sendoya, S.F.; Del-Claro, K. 2012. Defesas bióticas contra herbívoros em plantas do Cerrado: Interações entre formigas, nectários extraflorais e insetos trofobiontes. In: Del-Claro, K.; Torezan-Silingard, H.M. **Ecologia das Interações Plantas-Animais: Uma Abordagem Ecológico-Evolutiva**. Rio de Janeiro: Technical Books, 157-165.
- O'toole, C.; Preston-Mafham, K. 1985. **Insects in camera: a photographic essay on behaviour**. Oxford: Oxford University Press, 154 p.
- Preston-Mafham, R.; Preston-Mafham, K. 1993. **Encyclopedia of land invertebrate behaviour**. Cambridge: MIT Press, 320 p.
- Raman, A.; Withers, T.M. 2003. Oviposition by introduced *Ophelimus eucalypti* (Hymenoptera: Eulophidae) and morphogenesis of female-induced galls on *Eucalyptus saligna* (Myrtaceae) in New Zealand. **Bulletin of Entomological Research** 93(1): 55-63.
- Rawat, R.R.; Modi, B.N. 1972. Preliminary study on the biology and natural enemies of tortoise-beetle, *Oocassida pudibunda* Boh. (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae) in Madhya Pradesh. **Indian Journal of Agricultural Sciences** 42(9): 854-856.
- Ricklefs, R.E. 2003. **A economia da natureza**. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 501p.

- Rodriguez, V. 1994. Sexual behavior in *Omaspides convexicollis* Spaeth and *O. bistrriata* Boheman (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae), with notes on maternal care of eggs and young. **Coleopterists Bulletin** 48(2): 140-144.
- Rolston, L.H.; Mayes, R.; Edwards, P.; Wingfield, M. 1965. Biology of the eggplant tortoise beetle (Coleoptera, Chrysomelidae). **Journal of Kansas Entomological Society** 38 (4): 362-366.
- Schenk, D.; Bacher, S. 2002. Functional response of a generalist insect predator to one of its prey species in the field. **Journal of Animal Ecology** 71(3): 524-531.
- Seeno, T.N.; Wilcox, J.A. 1982. Leaf beetle genera. **Entomography** 1: 1-221.
- Silva-Brandão, K.L.; Freitas, A.V.L. 2011. Interações entre borboletas e plantas. In: Del-Claro, K.; Torezan-Silingardi, H.M. **Ecologia das Interações Plantas-Animais: uma abordagem ecológico-evolutiva**. Rio de Janeiro: Technical books, 171-180.
- Simões, M.V.; Monné, M.L. 2008. New records of South American Cassidinae (Coleoptera: Chrysomelidae). **Genus** 19(4): 709-715.
- Smith, R.L.; Smith, T.M. 2001. **Ecology and Field Biology**. 6<sup>a</sup> ed. São Francisco: Benjamin Cummings, 771 p.
- Somerfield, K.G. 1976. Host range of *Rhicnopeltella* spp. (Hymenoptera: Eulophidae). **New Zealand Entomologist** 6(2): 194-196.
- Souza, V.C.; Lorenzi, H. 2005. **Botânica sistemática - guia ilustrado para identificação das famílias de Angiospermas da flora brasileira, baseado em APG II**. Nova Odessa: Plantarum, 639 p.
- Staines, C.L. 2002. The New World tribes and genera of Hispines (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae). **Proceedings of the Entomological Society of Washington** 104(3): 721-784.
- Swietojanska, J. 2008. Description of immatures of *Cyrtonota lateralis* (Linnaeus, 1758) (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae: Mesomphalini). **Annales Zoologici** 58(3): 621-639.
- Swietojanska, J.; Windsor, L. 2008. Immature stages of *Asteriza flavicornis* (Olivier) and *Physonota alutacea* Boheman (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae). **Annales Zoologici** 58(3): 641-665.
- Tallamy, D.W. 1984. Insect parental care. **Bioscience** 34(1): 20-24.
- Tallamy, D.W. 2001. Evolution of exclusive paternal care in arthropods. **Annual Review of Entomology** 46: 139-165.

- Tallamy, D.W.; Iglay, R.B. 2004. Maternal care in *Compseuta picta*, an african lace bug (Heteroptera: Tingidae). **Journal of Insect Behavior** 17(2): 247-249.
- Tallamy, D.W.; Wood, T.K. 1986. Convergence patterns in subsocial insects. **Annual Review of Entomology** 31: 369-390.
- Triplehorn, C.A.; Johnson, N.F. 2011. **Estudo dos Insetos**. São Paulo: Cengage Learning, 809 p.
- Trivers, R. 1972. Parental investment and sexual selection. In: Campbell, B. (Org.). **Sexual Selection and the Descent of Man 1871-1971**. Los Angeles: Aldine Press, 136-179.
- Upton, N. 1996. Beetlemania. Green Umbrella Ltd. and National Geographic television, Bristol, UK. Disponível em: <http://video.google.com/videoplay?docid=1500950407676094849>. Último acesso em dezembro de 2011.
- Vasconcellos-Neto, J. 1987. **Genética ecológica de *Chelymorpha cribaria*, F. 1775 (Cassidinae, Chrysomelidae)**. Tese de Doutorado, UNICAMP, 254 p.
- Vasconcellos-Neto, J. 1988. Genetics of *Chelymorpha cribaria*, Cassidinae: colour patterns and their ecological meanings. In: Jolivet, P.; Petitpierre, E.; Hsiao, T.H. **Biology of Chrysomelidae**. London: Kluwer Academic Publishers, 217-232.
- Vinson, S.B. 1976: Host selection by insect parasitoids. **Annual Review of Entomology** 21: 109-133.
- Wagner, W.L.; Herbst, D.R.; Lorence, D.H. 2011. Flora of the Hawaiian Islands. Disponível em: <http://botany.si.edu/pacificislandbiodiversity/hawaiianflora/index.htm>. Último acesso em Outubro de 2011.
- West, M.J.; Alexander, R.D. 1963. Sub-social behavior in a burrowing cricket *Anurogryllus muticus* (De Geer). **Ohio Journal of Science** 63(1): 19-24.
- Williams, L III.; Coscarón, M.C.; Dellapé, P.M.; Roane, T.M. 2005. The shield-backed bug, *Pachycoris stallii*. Description of immature stages, effect of maternal care on nymphs, and notes on life history. **Journal of Insect Science** 5: 1-13.
- Wilson, E.O. 1971. **The insect societies**. Cambridge: Belknap Press of Harvard University Press, 697 p.
- Wilson, E.O. 1975. **Sociobiology - The new synthesis**. Cambridge: Belknap Press of Harvard University Press, 366 p.

- Wilson, E.O.2008. One Giant Leap: How insects achieved altruism and colonial life. **BioScience** 58(1): 17-25.
- Windsor, D.M. 1987. Natural history of a subsocial tortoise beetle, *Acromis sparsa* Boheman (Chrysomelidae, Cassidinae) in Panama. **Psyche** 94(1/2): 127-150.
- Windsor, D.M.; Choe, J.C. 1994. Origins of parental care in chrysomelid beetles. In: Jolivet, P.; Cox, M.L.; Petitpierre, E. **Novel aspects of the biology of Chrysomelidae**. London: Kluwer Academic Publishers, 111-117.

## CAPÍTULO 1

### **BIOLOGIA DE *Omaspides pallidipennis* BOHEMAN, 1854 (COLEOPTERA: CHRYSOMELIDAE: CASSIDINAE)**

**RESUMO:** A subfamília Cassidinae é a segunda maior em número de espécies dentro da família Chrysomelidae. Contudo, pouco se conhece sobre a biologia, ecologia e história natural da maioria de seus representantes. No presente estudo foram investigados, na Floresta Nacional de Passa Quatro, MG/BR (Mata Atlântica), aspectos da biologia e hábito alimentar de *Omaspides pallidipennis*, espécie subsocial. Foram marcadas 170 fêmeas com desovas, no período de outubro/2010 a abril/2011. A espécie mostrou-se bivoltina, iniciando seu ciclo reprodutivo e alimentar durante a primavera (outubro) e procurando seus sítios de diapausa no mês de abril (outono). Os imaturos levaram cerca de dois meses (54,3 dias) para completar seu desenvolvimento, período no qual a fêmea permaneceu junto aos imaturos, alimentando-se apenas durante o estágio larval. Tanto os adultos quanto os imaturos se alimentaram unicamente da convolvulácea *Ipomoea alba* L. No primeiro ciclo, o número médio de ovos foi de  $57,7 \pm 15,5$  ovos por desova ( $n = 1.837$  ovos em 33 desovas) e no segundo foi de  $61,6 \pm 14,2$  ovos por desova ( $n = 5.607$  ovos em 91 desovas). Picos de oviposição foram observados nos meses de novembro e fevereiro, com nítida predileção pela superfície abaxial da folha do vegetal hospedeiro. A duração média do período de incubação, do desenvolvimento larval e do desenvolvimento pupal no primeiro ciclo, foi de  $19,2 \pm 1,4$ ;  $26,0 \pm 1,5$  e  $8,7 \pm 0,8$  dias, respectivamente. Para o segundo ciclo o tempo correspondeu a  $16,7 \pm 1,4$ ;  $27,0 \pm 2,4$  e  $10,2 \pm 1,5$  dias, respectivamente. O presente trabalho demonstra como estudos experimentais e observacionais em campo contribuem para melhor entendimento da biologia e ecologia das espécies.

## 1 INTRODUÇÃO

A família Chrysomelidae é uma das maiores entre os insetos da ordem Coleoptera (Blatchley, 1924). Devido à diversidade de seus representantes, a família é subdividida em 19 subfamílias (Lawrence, 1982). Dentre estas sobressai Cassidinae, por ser a segunda maior em número de espécies (*ca.* 6.000 espécies), com aproximadamente 16 % da diversidade (Chaboo, 2007). Seus representantes destacam-se, ainda, por terem singulares características morfológicas, ecológicas e biológicas (Vasconcellos-Neto, 1988). Contudo, um problema evidente que se tem com relação a essa subfamília é a escassez de informação a respeito da biologia de muitas espécies. Embora a maioria seja solitária, existem várias subsociais. O estudo dessas características pode esclarecer a determinação da sequência e do número exato de transições entre os modos de vida solitário, gregário e subsocial (Chaboo, 2010). Conhecer a relação entre o desempenho da prole e a preferência de oviposição é essencial para compreender a dinâmica de populações de insetos herbívoros, bem como sua distribuição (Craig *et al.*, 1989).

Grande parte das pesquisas existentes em Cassidinae sobre a biologia das espécies, solitárias ou não, é conduzida em laboratório (Habib e Vasconcellos-Neto, 1979; Garcia e Paleari, 1993; Buzzi, 1996; Rossini *et al.*, 2002). Em campo a biologia de espécies subsociais é descrita, minuciosamente, para *Acromis sparsa* Boheman (Windsor, 1987; ver também Upton, 1996) e *Omaspides tricolorata* Boheman (Frieiro-Costa, 1995; Frieiro-Costa e Vasconcellos-Neto, 2003). Porém, o número de espécies que apresentam esse comportamento é bem maior (16 espécies descritas até o momento, para as tribos Stolaini e Eugenyssini) e deve crescer ainda mais, com o maior número de pesquisadores trabalhando com estes insetos. Assim sendo, esta quantidade não nos permite conhecimento suficiente da biologia dos cassidíneos subsociais.

Para a espécie subsocial *Omaspides pallidipennis* Boheman, 1854, não foram encontrados dados sobre a biologia. Informações sobre a descrição da pupa e adultos foram dadas por Costa Lima (1914), sendo registrada, também, a presença do comportamento subsocial (Costa Lima, 1914; 1955; Hinton, 1944; Windsor, 1987; Buzzi, 1988). Quanto a sua distribuição no Brasil, a espécie é encontrada nos estados do Espírito Santo, Minas Gerais, Paraná, Rio Grande do Sul, Rio de Janeiro, Santa Catarina e São Paulo (Borowiec e Swietojanska, 2012). Em relação à planta hospedeira, também, são escassas as informações (Buzzi, 1994; Borowiec e Swietojanska, 2012). Embora a maioria dos cassidíneos subsociais tenha sido observada em apenas uma espécie de

planta hospedeira, algumas espécies podem ser encontradas em vegetais hospedeiros diferentes. Observações recentes não têm encontrado *O. pallidipennis* em outras plantas (Fernando Frieiro-Costa, informação pessoal).

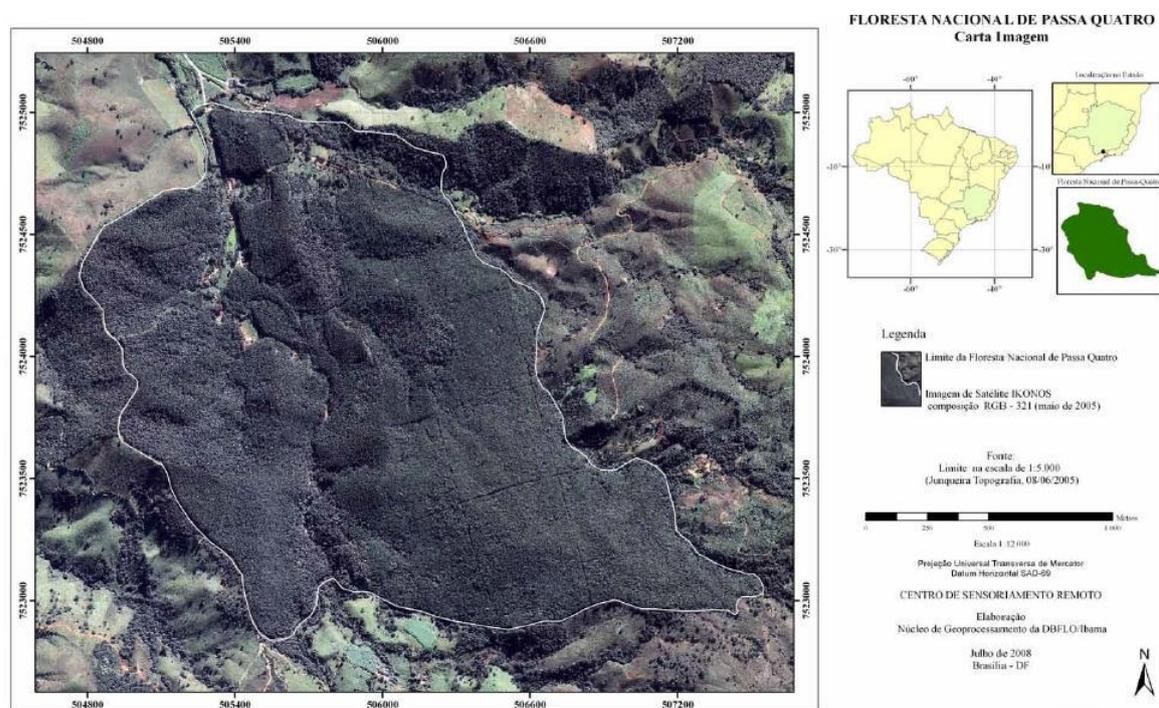
Trepadeira latescente *I. alba* ocorre, frequentemente, em borda de florestas. Pode, também, ser encontrada em áreas de culturas, onde se constitui sério competidor de plantas cultivadas (Souza e Lorenzi, 2005). As flores são solitárias ou reunidas em grupos, com coloração branca ou rósea (Blanco, 1978; Flora of China Editorial Committee, 1995; Wagner *et al.*, 2011; Missouri Botanical Garden, 2011). Na interseção limbo/pecíolo há nectários extraflorais (NEFs) os quais são constantemente visitados por várias espécies de outros insetos, especialmente formigas. No Brasil, ocorre nos estados da Bahia, Rio de Janeiro, São Paulo, Paraná, Santa Catarina, Rio Grande do Sul e Ceará (Blanco, 1978).

O presente trabalho tem por objetivo descrever a biologia da espécie subsocial *O. pallidipennis* em ambiente natural em bioma de Mata Atlântica.

## 2 MATERIAL E MÉTODOS

### 2.1 Área de estudo

A pesquisa foi conduzida na Floresta Nacional (Flona) de Passa Quatro, Município de Passa Quatro, MG/BR (22° 23' S, 44°56' O; altitude média de 900 m; 335 ha), em área de recuperação de Mata Atlântica (Fig. 1). A Unidade de Conservação (UC) apresenta estradas que são utilizadas pelos turistas para visitação e pelos guardas no patrulhamento local. O estudo foi realizado nas plantas hospedeiras que crescem nas bordas de um trecho de um desses caminhos.



**Figura 1.** Localização da área de estudo, Floresta Nacional de Passa Quatro, Município de Passa Quatro, Minas Gerais/Brasil. Fonte: ICMBio, 2009.

A vegetação da UC é caracterizada pela inserção da Floresta Estacional Semidecidual no Bioma de Mata Atlântica, com predomínio de coberturas vegetais plantadas de pinus, araucária e eucalipto. Em âmbito regional, são encontradas na área, além da Floresta Estacional Semidecidual, as tipologias da Floresta Ombrófila Densa e Floresta Ombrófila Mista (ICMBio, 2009).

A Flona de Passa Quatro está localizada no Planalto do Itatiaia, apresentando dois padrões morfoesculturais bem diferenciados: conjunto padronizado em morros e morrotes embasados por gnaisses do Pré-Cambriano, e relevo montanhoso emoldurado em nefelina-sienitos (ICMBio, 2009).

O clima da região, de acordo com a classificação de Köppen, é Cwa - temperaturas moderadas com verões quentes e chuvosos e invernos secos. Os dados climáticos foram fornecidos pelo Instituto Nacional de Meteorologia (INMET), e apresentaram médias de temperatura de 21,4°C, com precipitação e umidade relativa do ar de 291,9 mm e 76%, respectivamente, para o primeiro ciclo de vida da espécie (outubro/janeiro). Para o segundo ciclo (fevereiro/abril) as médias de temperatura, precipitação e umidade relativa do ar foram de 21,6°C, 116,9 mm e 75%, respectivamente.

## **2.2 Estudo biológico de *Omaspides pallidipennis* Boheman, 1854**

A população de *O. pallidipennis* foi observada diariamente, pela manhã e à tarde (em horários alternados), durante o período compreendido entre os meses de outubro de 2010 a abril de 2011.

As fêmeas receberam uma marcação em seu élitro direito com caneta permanente de cor preta (Frieiro-Costa e Vasconcellos-Neto, 2003). Inicialmente, o indivíduo a ser marcado foi retirado cuidadosamente sobre a desova, segurando-o entre o dedo indicador e polegar. Este procedimento foi realizado apenas quando o inseto não estava com as pernas sobre a desova, pois na tentativa de resistir à apreensão poderia arrancar os ovos com as garras. Posteriormente, o élitro foi raspado para a remoção da camada de cera ali presente, e então foi numerado. Esta marcação permitiu o acompanhamento do número de ovos depositados em cada ciclo e a duração do desenvolvimento dos estágios imaturos.

Para posterior contagem dos ovos as desovas eram fotografadas quando a guardiã não estava sobre elas. Os horários de oviposição e de eclosão foram anotados. Em nenhum momento se levou em consideração o horário de verão.

## 2.3 Análises estatísticas

Os dados foram submetidos ao teste de Kolmogorov-Smirnov, para verificar o tipo de distribuição dos dados de tempo de desenvolvimento dos estágios imaturos, sendo expressos em média  $\pm$  desvio-padrão. Para comparar os dados entre um ciclo e outro, utilizou-se o teste t de Student para dados com distribuição normal e o teste de Mann-Whitney para os de distribuição livre. Para as análises utilizou-se o software Bioestat versão 5.3 (Ayres *et al.*, 2007).

## 3 RESULTADOS E DISCUSSÃO

### 3.1 Biologia de *Omaspides pallidipennis* Boheman, 1854.

Coleoptera bivoltino, *O. pallidipennis* iniciou suas atividades reprodutivas e alimentares no mês de outubro (primavera) e procuraram os sítios de diapausa em meados de abril (outono). Neste período foram acompanhadas e marcadas 170 fêmeas com desovas. Durante todo o ciclo os imaturos receberam a proteção unicamente da fêmea, que os guardava de qualquer perigo iminente.

Espécies de cassidíneos tropicais, subsociais, como *O. pallidipennis*, *O. tricolorata* Boheman (Frieiro-Costa e Vasconcellos-Netto, 2003) e *O. brunneosignata* Boheman (dados não publicados) normalmente não apresentam mais de duas gerações anuais, pois dependem muito tempo e energia cuidando de uma única prole. Por não estarem expostos aos extremos sazonais que impedem a reprodução e crescimento, cassidíneos tropicais e subtropicais, subsociais ou não, podem apresentar maior número de gerações (Boldt *et al.*, 1991; Heron, 2007), se comparadas as espécies de regiões temperadas que são normalmente univoltinas (Majka e Lesage, 2008; Lee *et al.*, 2009). Todavia, eles estão expostos às alterações das estações secas e chuvosas que estão relacionadas, também, à adequada disponibilidade de alimentos (Tauber *et al.*, 1986). Em algumas dessas espécies tropicais, a sincronização do ciclo de vida com as condições variáveis é feita através da diapausa (Tauber *et al.*, 1986).

Na Flona de Passa Quatro, *O. pallidipennis* apresentou hábito monófago. Tanto adultos como imaturos alimentaram-se unicamente da Convolvulaceae *Ipomoea alba* L., embora tenham sido encontradas na UC outras espécies da mesma família e mesmo

gênero. Além de *O. pallidipennis* foram encontradas desovas e adultos da espécie solitária *Chelymorpha inflata* Boheman (Cassidinae: Stolaini) alimentando-se também de *I. alba*. Em nenhum momento observaram-se ambas as espécies se alimentando da mesma folha. Além de *C. inflata*, também foram encontrados gafanhotos, larvas de crisomelíneos e de lepidópteros alimentando-se das folhas.

*I. alba* foi observada na Flona de Passa Quatro, tanto em área de campo aberto quanto em borda de estrada. Os exemplares da planta hospedeira permaneciam a maior parte do dia sob incidência direta da luz solar, havendo poucas porções sombreadas.

### 3.2 Estágios imaturos

Estes insetos são holometabólicos, sendo seu ciclo completado em aproximadamente dois meses (54,4 dias em média, de ovo a adulto).

#### 3.2.1 Ovos

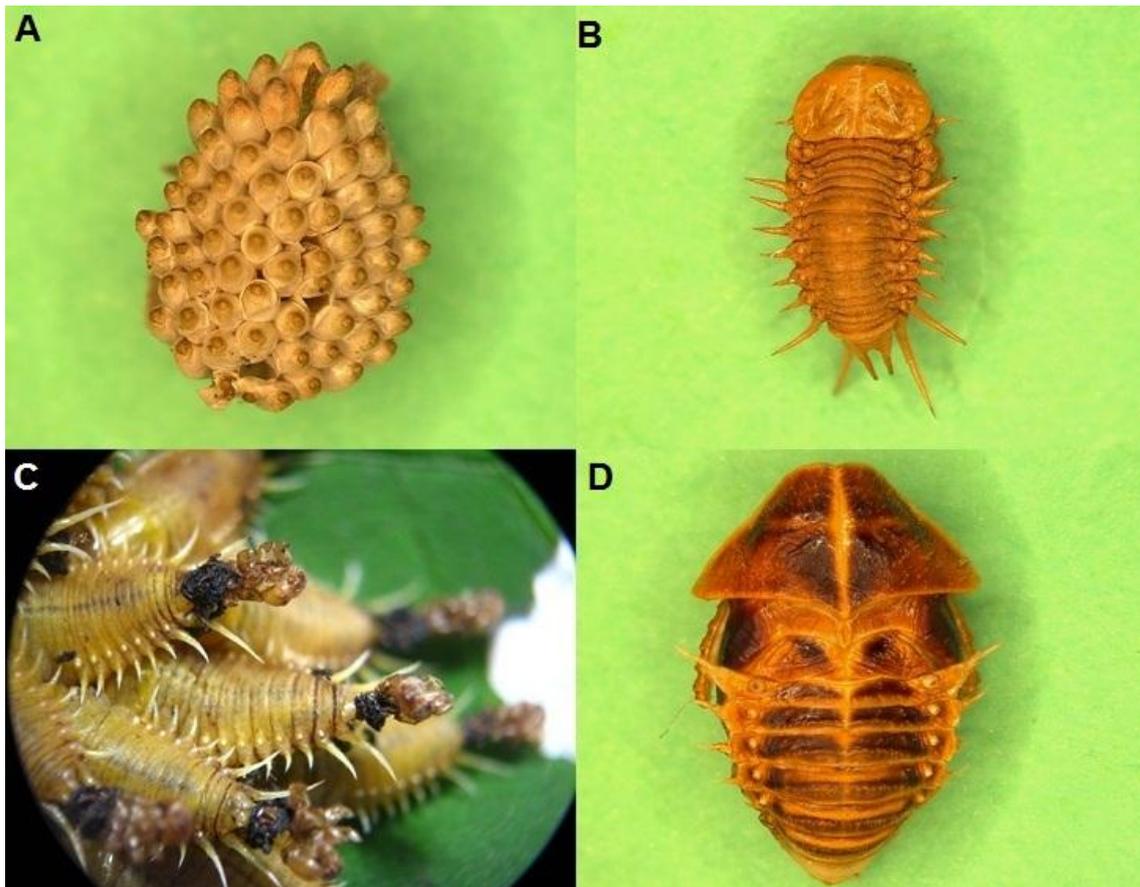
A desova de *O. pallidipennis* apresenta formato que lembra um losango, com ovos alongados, aproximadamente 2,8 vezes mais longos que sua maior largura e desprovidos de qualquer cobertura (Fig. 2A) (dados não publicados). Quando recém-ovipositados apresentaram coloração âmbar (Fig. 3A) tornando-se posteriormente amarelo-palha na medida em que ocorria o endurecimento do córion (Fig. 3B). Essa diferença na coloração permitiu a distinção das desovas mais antigas das recém-ovipositadas. No primeiro ciclo (outubro a dezembro) as desovas apresentaram, em média,  $55,7 \pm 15,5$  ovos/desova ( $n = 1.837$  ovos em 33 desovas; amplitude 12-80 ovos), sendo que no segundo ciclo (fevereiro a abril) a média correspondeu a  $61,6 \pm 14,2$  ovos/desova ( $n = 5.607$  ovos em 91 desovas; amplitude 13-80 ovos). A relação entre o número de desovas do primeiro e segundo ciclo foi significativamente diferente ( $U = 1106,00$ ;  $Z(U) = 2,2362$ ;  $p = 0,0253$ ). Os fatores para esta diferença podem ser atribuídos à disparidade existentes entre uma fêmea e outra com relação ao estado fisiológico e nutricional, ao estado nutricional das folhas da planta hospedeira (folhas jovens, em crescimento têm maior nível de nitrogênio do que folhas maduras) (Obermaier e Zwölfer, 1999) e aos fatores abióticos. Em muitos insetos, a produção de ovos é controlada por um ou mais hormônios produzidos nos *corpora allata*, que controlam os estágios iniciais da oogênese e da deposição do vitelo. Fatores como a

temperatura podem atuar sobre estas estruturas, afetando, assim, a produção de ovos (Triplehorn e Johnson, 2010).

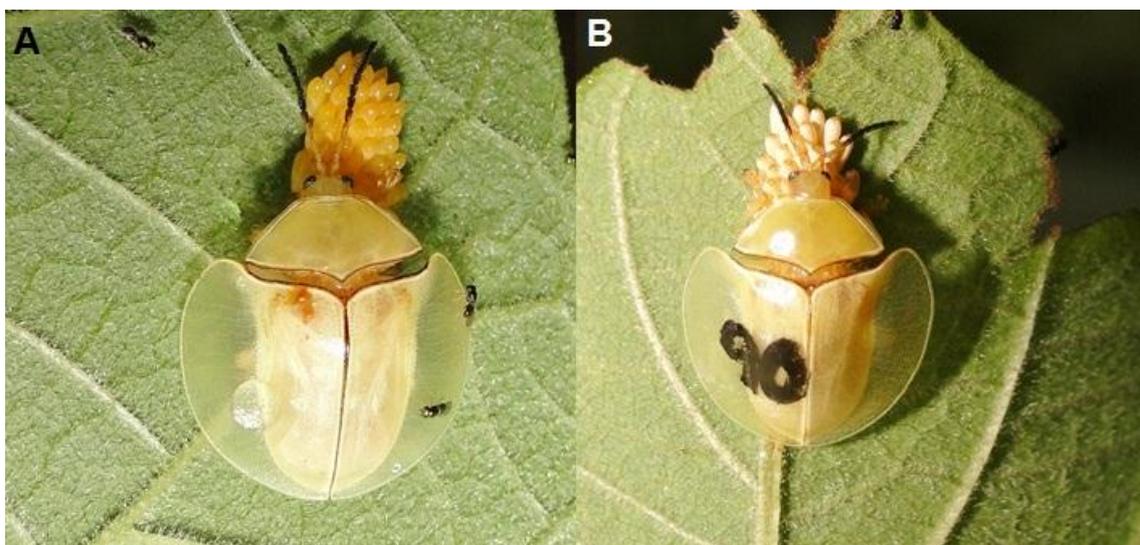
Espécies subsociais do mesmo gênero, como *O. tricolorata* Boheman (Frieiro-costa e Vasconcellos-Neto, 2003) e *O. convexicollis* Spaeth (Rodriguez, 1994) também apresentam grande número de ovos por desova (média de 55,1 e 48,8, respectivamente), se comparadas a outras espécies não subsociais como *Anacassis dubia* Boheman com média de 9,1 ovos por desova e *A. languida* Boheman com média de 6,7 ovos por desova (Buzzi e Garcia, 1983; Buzzi, 1996). A fêmea de *Charidotis punctatostriata* Boheman produz, anualmente, média de  $235,5 \pm 41$  ovos por fêmea (Garcia e Paleari, 1993), número que pode ser atribuído ao grande esforço reprodutivo devido à semelparidade apresentada.

O grande número de ovos em espécies subsociais pode ser, também, explicado pelo elevado esforço reprodutivo, pois passam grande parte do tempo investindo na defesa da prole e na alocação de recursos, ao invés de realizar várias oviposições. Contudo, a subsocialidade é uma dentre as várias adaptações que visam enfrentar condições adversas (Tallamy, 1984). Ao contrário da proteção física proporcionada aos ovos pela mãe, como em *Acromis sparsa* Boheman (Talamy, 1999), os cassidíneos não subsociais podem fazer uso de diferentes adaptações, como a proteção dos ovos através de ooteca (Rawat e Modi, 1972; Koji e Nakamura, 2006; Casari e Teixeira, 2010), ooteca e fezes (Becker e Frieiro-Costa, 1987) ou de uma matriz gelatinosa com fezes como em *Hemisphaerota cyanea* Say (Eisner e Eisner, 2000), tornando assim o acesso mais difícil aos inimigos naturais.

Com relação ao local de oviposição, as desovas de *O. pallidipennis* foram todas depositadas na superfície abaxial de *I. alba*, comportamento também ocorrente em outras espécies subsociais (Windsor, 1987; Frieiro-Costa, 1995; Montes e Raga., 2010; Chaboo, 2011) e não subsociais (Rawat e Modi, 1972; Koji e Nakamura, 2006; Chaboo *et al.*, 2010). Nas espécies *Gratiana spadicea* Klug e *O. tricolorata* este padrão comportamental é relacionado à temperatura (Fieiro-Costa, 1984; Frieiro-Costa e Vasconcellos-Neto, 2003). Embora não tenha sido mensurado, atribui-se, também, a temperatura como fator determinante deste comportamento, uma vez que grande parte das folhas da planta hospedeira ficava sob exposição direta da luz do sol várias horas por dia.



**Figura 2.** Estágios imaturos de *Omaspides pallidipennis* Boheman, 1854. **A.** Desova. **B.** Vista dorsal da larva em último estágio. **C.** Anexo exúvio-fecal. **D.** Pupa em vista dorsal. Fotos: A, B e D: Flávia Fernandes.



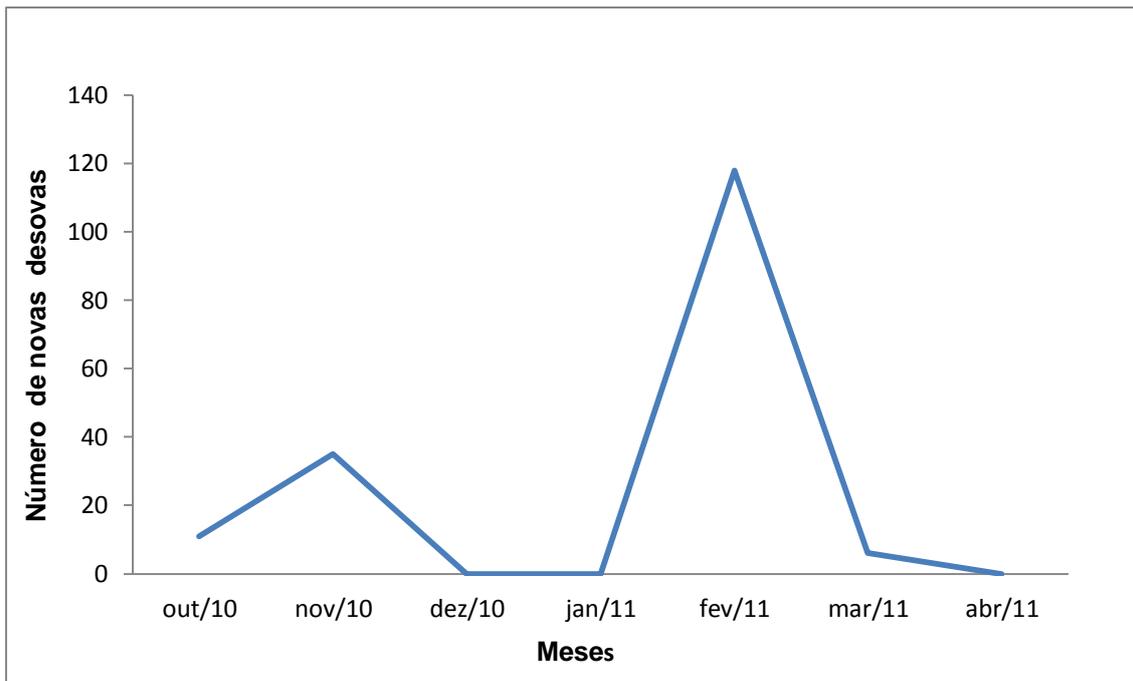
**Figura 3.** Fêmea de *Omaspides pallidipennis*, Boheman 1854 **A.** sobre desova recém-ovipositada **B.** e após alguns dias. Floresta Nacional de Passa Quatro, MG/BR.

A escolha da fêmea pelo local de oviposição é um fator importante para o crescimento e a sobrevivência de suas larvas (De-Silva *et al.*, 2011). Ao ovipositar a

fêmea deve considerar um lugar adequado ao desenvolvimento dos seus imaturos, maximizando assim o seu valor adaptativo. Fatores como o risco de predação (Carrasco e Kaitala, 2009; De-Silva *et al.*, 2011), a qualidade ou quantidade da planta hospedeira (Obermaier e Zwölfer, 1999; Agosta, 2008), a mobilidade da larva (Janz, 2002) e a competição intraespecífica (Craig *et al.*, 2000) devem ser considerados. Das 170 desovas observadas, 159 desovas permitiram saber com certeza o local da oviposição. Destas, 116 (73%) se encontravam na nervura principal e 43 (27%) no limbo foliar, não sendo nenhuma das desovas colocadas na metade proximal em relação ao pecíolo. Essa preferência por ovipositar nas porções distais pode ser explicada pela presença das formigas predadoras que, constantemente, visitavam os NEFs da planta hospedeira. Dentre elas foram encontradas diversas formigas dos gêneros *Pseudomyrmex* sp. e *Crematogaster* sp. predando ovos e larvas. A preferência pela oviposição na planta hospedeira não foi alterada pela competição intraespecífica. Não sendo encontradas mais de uma desova da espécie ou de outras espécies de cassidíneos na mesma folha.

Os picos de oviposições ocorreram durante os meses de novembro e fevereiro, não sendo observada, nos meses de dezembro, janeiro e abril, nenhuma nova desova (Fig. 4). O período médio de incubação dos ovos foi de  $19,2 \pm 1,4$  dias ( $n = 31$  proles), para o primeiro ciclo e de  $16,7 \pm 1,4$  dias ( $n = 71$  proles) para o segundo ciclo (Tab. 2). O tempo de incubação diferiu significativamente nos dois ciclos ( $U = 239,00$ ;  $Z(U) = 6.2678$ ;  $p < 0.0001$ ). Características como as variações nos fatores abióticos podem explicar tal diferença. Em *Mettriona eatior* Klug o tempo médio de incubação dos ovos é menor a 30 °C (5.6 dias) do que a 20°C (11.3 dias) (Gandolfo, *et al.*, 2008). Outro fator a ser considerado é a qualidade e a quantidade da planta hospedeira, que podem alterar a aquisição de nutrientes, interferindo, assim, na produção de ovos (Wheeler, 1996). Contudo, são necessárias mais pesquisas para esclarecer estas características.

Durante os ciclos biológicos, por três vezes fêmeas ovipositaram duas vezes durante o mesmo ciclo. Em todos esses casos as suas primeiras desovas haviam sido predadas, a amplitude entre uma oviposição e outra foi de 1 a 19 dias.



**Figura 4.** Número mensal de novas desovas encontradas durante dois ciclos biológicos de *Omaspides pallidipennis* Boheman, 1854. Floresta Nacional de Passa Quatro, MG/BR.

### 3.2.2 Larvas

As larvas de *O. pallidipennis* são amarelo-claras, apresentando corpo levemente achatado dorso-ventralmente. Há nove pares de escolos laterais e uma furca anal (Fig. 2 B) onde se fixa o anexo exúvio-fecal (Buzzi, 1988) (Fig. 2C). Em algumas espécies de Cassidinae *s.str.*, esta estrutura funciona como proteção física contra a dissecação e a predação (Eisner *et al.*, 1967; Chaboo e Engel, 2008). É evidenciada, também, em outras espécies a função de defesa química através de compostos que estão presentes neste anexo (Vencl *et al.*, 1999; Nogueira-de-Sá, 2004; Nogueira-de-Sá e Trigo, 2005). *Eurypedus nigrosignatus* Boheman (Cassidinae: Physonotini) obtém esses compostos químicos a partir de sua planta hospedeira *Cordia curassavica* (Jacq.) Roem. & Schult (Gómez *et al.*, 1999). Estudos evidenciam que estas estruturas têm se mostrado eficientes contra alguns inimigos naturais, porém não contra outros. Em *Cassida rubiginosa* Müller, o anexo exúvio-fecal foi eficaz contra *Formica exsectoides* (Hymenoptera: Formicidae) (Eisner *et al.*, 1967), mas não contra *Polistes dominulus* Christ (Hymenoptera: Vespidae) (Bacher e Luder, 2005). O anexo fecal também não foi eficaz para *Chelymorpha reimoseri* Spaeth contra *Polistes* sp. e *Piaya cayana* (Cuculiformes:Coccyzidae) (Bottcher *et al.*, 2009). Já em *Hemisphaerota cyanea* Say, o

anexo fecal foi eficiente contra o coccinelídeo *Cycloneda sanguinea* Linnaeus e o hemíptero *Stiretrus anchorago* Fabricius, mas não contra *Calleida viridipennis* Say (Coleoptera: Carabidae) (Eisner e Eisner, 2000).

Em relação aos escolos, Eisner *et al.* (1967) encontraram em *C. rubiginosa* evidências de que atuam na defesa, visto que quando são tocados, as larvas respondem prontamente erguendo o seu anexo fecal.

Grande parte das larvas de Cassidinae parece ter cinco estádios de desenvolvimento, como *O.pallidipennis* (dados não publicados), *O. tricolorata* Boheman (Frieiro-Costa e Vasconcellos-Neto, 2003), *Cassida obtusata* Boheman (Gressit, 1952) e *Mettriona elatior* Klug (Rossini *et al.*, 2002). Entretanto, algumas espécies apresentam ampla variação nos estádios larvais (Chaboo, 2007), chegando em *Chelobasis perplexa* Baly (Hispininae *s.str.*) a oito estádios de desenvolvimento. Essa determinação do número de estádios pode ser feita através da medição da cápsula cefálica (Buzzi, 1996; Buzzi *et al.*, 2000) ou pela contagem das exúvias acumuladas no anexo exúvio-fecal (Frieiro-Costa e Vaconcellos-Netto, 2003).

Logo após a eclosão, as larvas começam a alimentar-se ao redor da desova, movendo-se em direção à extremidade distal foliar. Em todos os estágios larvais foram sempre observadas se alimentando das bordas da folha em direção ao pecíolo. Nos primeiros estágios, “raspavam” as partes entre as nervuras, deixando a folha com aspecto rendado (Fig. 5). A partir do terceiro estágio, alimentaram-se da folha por inteiro (nervuras primárias, secundárias e pecíolo), mudando para outra folha apenas quando a anterior estivesse totalmente comida. As larvas alimentam-se tanto na superfície abaxial, quanto na superfície adaxial, unindo-se sempre, após a alimentação, em cicloalexia – uma forma de gregarismo (Jolivet *et al.*, 1990). O gregarismo larval proporciona às larvas de estádios iniciais algumas vantagens, como a facilitação da alimentação, a utilização econômica de um recurso restrito e proteção em grupo contra seus inimigos naturais (Grégoire, 1988; Costa e Pierce, 1997), não havendo interferência, portanto, da competição intraespecífica, como já mencionada, na escolha do local de oviposição pela fêmea. Durante todo o período de desenvolvimento dos imaturos, a fêmea só foi observada se alimentando durante o estágio larval. No fim do quinto estágio, as larvas moveram-se através da haste da planta e posicionaram-se de forma agrupada e imbricada, fixando a porção final do abdômen ao ramo, para então empupar (Fig. 6).



**Figura 5.** Folha com sinais de herbivoria causada pelos dois primeiros estádios larvais de *Omaspides pallidipennis* Boheman, 1854.

A etapa larval é o estágio imaturo mais longo. Para o primeiro ciclo, o desenvolvimento larval foi de  $26,0 \pm 1,5$  dias ( $n = 19$  proles), período contado desde a eclosão até atingirem o estágio pupal. No segundo ciclo o tempo foi de  $27,0 \pm 2,4$  dias ( $n = 35$  proles) (Tab.1). O  $n$  amostral corresponde ao grupo de larvas que passaram para o estágio o pupal. O tempo de desenvolvimento larval entre os dois ciclos não mostrou diferença significativa (teste  $t$ ,  $p = 0,0555$ ).

Durante a pesquisa foram vistas proles com número visivelmente menor de indivíduos. Pode-se considerar outro fator, além da predação. Como a planta hospedeira de *O. pallidipennis* ficava sob exposição constante da luz solar é possível que a morte por dissecação tenha ocorrido. Gandolfo *et al.* (2008) criaram *Mettriona elatior* Klug em diferentes temperaturas ( $20^{\circ}\text{C}$ ,  $25^{\circ}\text{C}$  e  $30^{\circ}\text{C}$ ) e os seus imaturos tiveram desenvolvimentos mais rápidos em temperaturas maiores. Porém, a  $30^{\circ}\text{C}$  as larvas sofreram danos não chegando a atingir o estágio pupal. Frieiro-Costa e Vasconcellos-

Netto (2003), sugerem que as larvas de *O. tricolorata* expostas a altas temperaturas podem desidratar e morrer.



**Figura 6.** Pupas de *Omaspides pallidipennis* Boheman, 1854 imbricadas em caule de sua planta hospedeira *Ipomoea alba* L. (Convolvulaceae). Floresta Nacional de Passa Quatro, MG/BR.

### 3.2.3 Pupas

Logo após atingirem o estágio pupal apresentaram coloração amarelada, tornando-se, depois de um período de 24 horas, castanho-amarelada com manchas escuras espalhadas sobre o corpo (Fig. 2D e Fig. 6). Como na espécie *Anacassis languida* Boheman (Buzzi e Garcia, 1983), *O. pallidipennis* não retiveram o anexo exúvio-fecal ao empupar. Contudo, há espécies de cassidíneos que retêm o anexo exúvio-fecal (Flinte *et al.*, 2010) ou somente as exúvias (Grobbelar e Chaboo, 2008).

O estágio pupal foi o mais curto das etapas de desenvolvimento. No primeiro ciclo, a duração foi de  $8,7 \pm 0,8$  dias ( $n = 20$  proles), apresentando a média de  $10,2 \pm 1,$

5 dias (n = 30 proles) para o ciclo seguinte (Tabela 1). A diferença no tempo de desenvolvimento entre os ciclos foi altamente significativa (teste t,  $p < 0,005$ ), razão que pode ser atribuída, assim como no período de incubação, à variação dos fatores abióticos. Na duração do tempo de desenvolvimento pupal, tomaram-se por base os grupos de indivíduos do estágio larval que atingiram o estágio subsequente. O período pré pupal não foi considerado devido ao curto tempo de duração desse estágio, o que não permitia a verificação com precisão.

De 43 conjuntos estudados, 35 empuparam em caule, sendo que sete destes empuparam em planta que não a hospedeira, mas eram suporte para *I. alba*. Os oito grupos restantes empuparam na superfície abaxial foliar. Dos conjuntos, 19 foram encontradas empupando em áreas sob incidência da luz solar e os demais em locais sombreados. Quando as pupas permaneciam sob exposição direta à luz do sol, elas se projetavam para fora, provavelmente para aumentar a circulação de ar entre elas. Temperaturas elevadas podem dificultar ou impedir o desenvolvimento de estágios imaturos (Gandolfo *et al.*, 2008).

**Tabela 2.** Duração do desenvolvimento dos estágios imaturos de *Omaspides pallidipennis*, para o primeiro e segundo ciclo. Floresta Nacional de Passa Quatro, MG/BR.

	<b>Primeiro ciclo</b>	<b>Segundo ciclo</b>
	<b>Média ± Desvio padrão</b>	<b>Média ± Desvio padrão</b>
<b>Ovo</b>	19.2 ± 1.4 (n=31)	16.7 ± 1.4 (n=71)
<b>Larva</b>	26.0 ± 1.5 (n=19)	27.0 ± 2.4 (n=35)
<b>Pupa</b>	8.7 ± 0.8 (n=20)	10.2 ± 1.5 (n=30)
<b>Tempo total</b>	54.3 ± 9.0	54.4 ± 8.7

### 3.3 Adultos

Os adultos são gregários e não apresentam dimorfismo sexual evidente. Ao emergirem os élitros e pronotos eram de coloração amarelo translúcido, passando a coloração amarelo-palha após total esclerotinização, que ocorreu em aproximadamente sete dias. Durante este período a fêmea se mantinha junto aos jovens na superfície abaxial foliar da planta hospedeira. Em *Hemisphaerota cyanea*, o adulto, ao emergir, ficava sob seu anexo exúvio-fecal até a total esclerotinização dos élitros (Eisner e Eisner, 2000). Não foram encontrados adultos recém-emergidos em cópula.

A alimentação dos jovens foi iniciada após cerca de sete dias. Os adultos iniciavam a alimentação a partir das bordas da folha de *I. alba* ou de buracos preexistentes na lâmina foliar.

O presente trabalho explicita a importância dos estudos observacionais em campo para a compreensão da biologia e ecologia das espécies. Cassidíneos subsociais nos propiciam um excelente material de estudo, pois são facilmente observados já que permanecem restritos ao local de desenvolvimento dos imaturos, durante todo o desenvolvimento destes. Contudo, novas pesquisas devem ser realizadas a fim de melhor elucidar as relações entre cassidíneos subsociais (ou não) e suas plantas hospedeiras.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Agosta, S.J. 2008. Fitness consequences of host use in the field: temporal variation in performance and a life history tradeoff in the moth *Rothschildia lebeau* (Saturniidae). **Oecologia** 157(1): 69-82.
- Ayres, M.; Ayres JR., M.; Ayres, D.L.; Santos, A.A.S. 2007. **BioEstat - aplicações estatísticas nas áreas das ciências bio-médicas**. Version 5.3. Belém, Sociedade Civil Mamirauá, MCT – CNPq, 324p.
- Bacher, S.; Luder, S. 2005. Picky predators and the function of the faecal shield of a cassidine larva. **Functional Ecology** 19(2): 263-272.
- Becker, M.; Friero-Costa, F.A. 1987. An analysis of the fate of eggs of *Gratiana spadicea* (Klug, 1829) (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae) in relation to the position in the ootheca. **Revista Brasileira de Zoologia** 4(3): 195-205.
- Blanco, H.G. 1978. Catálogo das espécies de mato infestantes de áreas cultivadas no Brasil - Família das Campainhas (Convolvulaceae). **O Biológico**, 44: 259-278.
- Blatchley, W.S. 1924. The Chrysomelidae of Florida. **Florida Entomologist**, 7: 33-39.
- Boheman, C. H. 1854. **Monographia Cassidarum**. Tomus secundus. Holmiae, 506 p.
- Boldt, P.E.; Hugo, A.; Gandolfo, D. 1991. Life history of *Stolas (Anacassis) fuscata* Klug (Coleoptera: Chrysomelidae) on seepwillow, *Baccharis salicifolia* (R. & P.) Pers. (Asteraceae). **Proceedings of the Entomological Society of Washington** 93(4): 839-844.
- Borowiec, L; Swietojanska, J. (Criado em 2002). Cassidinae of the world - an interactive manual (Coleoptera: Chrysomelidae). Disponível em: <http://www.biol.uni.wroc.pl/cassidae/katalog%20internetowy/index.htm> . Último acesso em abril de 2012.
- Bottcher, A.; Zolin, J.P.; Nogueira-de-Sá, F.; Trigo, J.R. 2009. Fecal shield chemical defence is not important in larvae of the tortoise beetle *Chelymorpha reimoseri* (Chrysomelidae, Cassidinae, Stolaini). **Chemoecology** 19(1): 63-66.
- Buzzi, Z.J. 1988. Biology of Neotropical Cassidinae. In: Jolivet, P.; Petitpierre, E.; Hsiao, T.H. (eds.). **Biology of Chrysomelidae**. London: Kluwer Academic Publishers, 559-580.

- Buzzi, Z.J. 1994. Host plants of Neotropical Cassidinae. In: Jolivet, P.H.; Cox, M.L.; Petitpierre, E. (eds.). **Novel aspects of the biology of Chrysomelidae**. London: Kluwer Academic Publishers, 205-212.
- Buzzi, Z.J. 1996. Morfologia dos imaturos e ciclo evolutivo de *Anacassis dubia* (Boheman), *A.fuscata* (Klug), *A.languida* (Boheman), *A.phaeopoda* Buzzi e *A.punctulata* (Klug) (Coleoptera, Chrysomelidae, Cassidinae). **Revista Brasileira de Zoologia** 13(1): 215-289.
- Buzzi, Z.J.; Frieiro-Costa, F.A.; Filho, M.F. 2000. Imaturos de *Cyrtanota conglomerata* (Boheman, 1862) (Coleoptera, Chrysomelidae, Cassidinae). **Revista Brasileira de Entomologia** 44(1/2): 21-26.
- Buzzi, Z.J.; Garcia, C. 1983. Immature stages and life cycle of *Anacassis languida* (Boheman, 1854) (Coleoptera, Chrysomelidae, Cassidinae). **Coleopterists Bulletin** 37(2): 193-198.
- Carrasco, D.; Kaitala, A. 2009. Egg-laying tactic in *Phyllomorpha laciniata* in the presence of parasitoids. **Entomologia Experimentalis et Applicata** 131 (3): 300-307.
- Casari, S.A.; Teixeira, E.P. 2010. Immatures of *Gratiana conformis* (Boheman) (Coleoptera, Chrysomelidae, Cassidinae). **Revista Brasileira de Entomologia** 54 (2): 235-242.
- Chaboo, C.S. 2007. Biology and phylogeny of the Cassidinae Gyllenhal sensu lato (tortoise and leaf-mining beetles) (Coleoptera: Chrysomelidae). **Bulletin of the American Museum of Natural History** 305: 250 p.
- Chaboo, C.S. 2010. Maternal care by a species of *Pselaphacus* Percheron (Coleoptera: Erotylidae: Erotylinae) from Peru. **The Coleopterists Bulletin** 64(2): 116-118.
- Chaboo, C.S. 2011. Defensive behaviors in leaf beetles: from the unusual to the weird. In: Vivanco, J.M.; Weir, T. (eds.). **Chemical Biology of the Tropics**. Berlin: Springer-Verlag, 59-69.
- Chaboo, C.S.; Engel, M.S. 2008. Eocene tortoise beetles from the Green River formation in Colorado, U.S.A. (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae). **Systematic Entomology** 34(2): 202-209.
- Chaboo, C.S.; Grobbelaar, E.; Heron, H.D.C. 2010. An African leaf miner, *Oncocephala promontorii* Péringuey, 1898 (Chrysomelidae: Cassidinae: Oncocephalini): biological notes and host records. **The Coleopterists Bulletin** 64 (1): 21-29.

- Costa Lima, A. 1914. Nota relativa ao cassidideo *Omoplata pallidipennis* (Dejean). **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz** 6: 112-117.
- Costa, J.T.; Pierce, N.E. 1997. Social evolution in the Lepidoptera: ecological content and communication in larval societies. In: Choe, J.C.; Crespi, B.J. **The Evolution of Social Behaviour in Insects and Arachnids**. New York: Cambridge University Press, 407-442.
- Costa Lima, A. 1955. **Insetos do Brasil**. 9 Tomo, capítulo XXIX. Coleópteros, 3. Parte, 289 p.
- Craig, T.P.; Itami, J.K.; Price, P.W. 1989. A strong relationship between oviposition preference and larval performance in a shoot-galling sawfly. **Ecology** 70(6): 1691-1699.
- Craig, T.P.; Itami, J.K.; Shantz, C.; Abrahamson, W.G.; Horner, J.D.; Craig, J.V. 2000. The influence of host plant variation and intraspecific competition on oviposition preference and offspring performance in the host races of *Eurosta solidaginis*. **Ecological Entomology** 25(1): 7-18.
- De-Silva, D.L.; Vásquez, A.S.; Mallet, J. 2011. Selection for enemy-free space: eggs placed away from the host plant increase survival of a Neotropical ithomiine butterfly. **Ecological Entomology** 36(6): 667-672.
- Eisner, T.; Eisner, M. 2000. Defensive use of a fecal thatch by a beetle larva (*Hemisphaerota cyanea*). **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America** 97(6): 2632-2636.
- Eisner, T.; Van TasseL, E.E.; Carrel, J. 1967. Defensive use of a "fecal shield" by a beetle larva. **Science** 158(3807): 1471-1473.
- Flinte, V.; Windsor, D.; Sekerka, L.; Macedo, M.V.; Monteiro, R.F. 2010. *Plagiometriona emarcida* (Boheman, 1855) and *Plagiometriona forcipata* (Boheman, 1855) (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae), a single species differing in larval performance and adult phenotype. **Journal of Natural History** 44(5): 891-904.
- Flora of China Editorial Committee. 1995. Flora of China (Gentianaceae through Boraginaceae). **Flora of China** 16: 301-312.
- Friero-Costa, F. A. 1984. **Natalidade e mortalidade no estágio de ovo em *Gratiana spadicea* (Klug, 1829) (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae) em *Solanum sisymbriifolium* Lam. (Solanaceae)**. Dissertação de Mestrado, UFRGS, Porto Alegre, 116 p.

- Frieiro-Costa, F.A. 1995. **Biologia de populações e etologia de *Omaspides tricolorata* (Boheman, 1954) (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae) na Serra do Japi, Jundiá-SP**. Tese de Doutorado, UNICAMP, Campinas, 97 p.
- Frieiro-Costa, F. A.; Vasconcellos-Neto, J. 2003. Biological and ecological studies on *Omaspides tricolorata* Boheman 1854 (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae). In: Furth, D.G. **Special topics in leaf beetle biology**. Moscow: Pensoft, 213-226.
- Gandolfo, D.; Medal, J.C.; Cuda, J.P. 2008. Effects of temperature on the development and survival of *Metriona elatior* (Coleoptera: Chrysomelidae) immatures. **Florida Entomologist** 91: 491-493.
- Garcia, M.A.; Paleari, L.M. 1993. Ciclo de vida e potencial reprodutivo de *Charidotis punctatostrata* (Chrysomelidae, Cassidinae) em laboratório. **Revista Brasileira de Entomologia** 37(2): 329-334.
- Gómez, N.E.; Witte, L.; Hartmann, T. 1999. Chemical defense in larval tortoise beetles: essential oil composition of fecal shields of *Eurypedus nigrosignata* and foliage of its host plant, *Cordia curassavica*. **Journal of Chemical Ecology** 25(5):1007-1027.
- Grégoire, J.C. 1988: Larval gregariousness in the Chrysomelidae. In Jolivet, P.; Petitpierre, E.; Hsio, T.H. (eds.) **Biology of the Chrysomelidae**. Dodrecht: Kluwer Academic Publishers, 253-260.
- Gressitt, J.L. 1952. The tortoise beetles of China (Chrysomelidae: Cassidinae). **Proceedings of the California Academy of Sciences** 27(17): 433-592.
- Grobbelaar, E.; Chaboo, C.S. 2008. *Metrionepepla inornata* (Waterhouse) (Chrysomelidae: Cassidinae: Basiprionotini): newly recorded from South Africa with biological notes. **African Entomology** 16(1): 134-136.
- Habib, M.E.M.; Vasconcellos-Neto, J. 1979. Biological studies on *Botanochara impressa* Panzer, 1789 (Coleoptera: Chrysomelidae). **Revista de Biologia Tropical** 27(1): 103-110.
- Heron, H.D.C. 2007. The life history of *Aspidimorpha areata* (Klug, 1835) (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae). **African Entomology** 15(1): 75-87.
- Hinton, H.E. 1944. Some general remarks on sub-social beetles, with notes on the biology of the staphylinid, *Platystethus arenarius* (Fourcroy). **Proceedings of the Royal Entomological Society of London** 19(10/12): 115-130.

- Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio). 2009. **Plano de Manejo, Floresta Nacional de Passa Quatro, Minas Gerais: Diagnóstico**. Brasília: ICMBio, 7-206.
- Janz, N. 2002. Evolutionary ecology of oviposition strategies. In: Hilker, M.; Meiners, T. (eds.). **Chemoecology of Insect Eggs and Egg Deposition**. Germany: Blackwell, 349-376.
- Jolivet, P.; Vasconcellos-Neto, J.; Weinstein, P. 1990. Cicloalexy: a new concept in the larval defense of insects. **Insecta Mundi** 4(1/4): 133-142.
- Koji, S.; Nakamura, K. 2006. Seasonal fluctuation, age structure and annual changes in a population of *Cassida rubiginosa* (Coleoptera: Chrysomelidae) in a natural habitat. **Annals of the Entomological Society of America** 99(2): 292-299.
- Lawrence, J.F. 1982. Coleoptera. In: Parker, S.P. (ed.). **Synopses and classification of living organisms 2**. New York: McGraw Hill, 482-553.
- Lee, C.-F.; Swietojanska, J.; Staines, C.L. 2009. *Prionispa houjayi*, a newly recorded genus and a new species from Taiwan, with description of immature stages and notes on its bionomy (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae: Oncocephalini). **Zoological Studies** 48(4): 558-568.
- Majka, C.G.; Lesage, L. 2008. Introduced leaf beetles of the Maritime Provinces, 7: *Cassida rubiginosa* Müller and *Cassida flaveola* Thunberg (Coleoptera: Chrysomelidae). **Zootaxa** 1811: 37-56.
- Missouri Botanical Garden. 2011. W3Tropicos, (rev. 1.5.). St. Louis. Missouri. Disponível em: <http://www.tropicos.org/>. Último acesso em outubro de 2011.
- Montes, S.M.N.M.; Raga, A. 2010. **“Fusquinha” *Paraselenis flava* (L. 1758) praga da batata-doce**. São Paulo: Instituto Biológico (Documento Técnico nº 004), 1-8.
- Nogueira-de-Sá, F. 2004. Defensive strategies of two Cassidinae larvae: the role of fecal shields and chemical substances. **Chrysomela** 43: 6-8.
- Nogueira-de-Sá, F.; Trigo, J.R. 2005. Faecal shield of the tortoise beetle *Plagiometriona* aff. *flavescens* (Chrysomelidae: Cassidinae) as chemically mediated defence against predators. **Journal of Tropical Ecology** 21(2): 189-194.
- Obermaier, E.; Zwölfer, H. 1999. Plant quality or quantity? host exploitation strategies in three Chrysomelidae species associated with Asteraceae host plants. **Entomologia Experimentalis et Applicata** 92(2): 165-177.

- Rawat, R.R.; Modi, B.N. 1972. Preliminary study on the biology and natural enemies of tortoise beetle, *Oocassida pudibunda* Boh. (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae) in Madhya Pradesh. **Indian Journal of Agricultural Science** 42 (9): 854-856.
- Rodriguez, V. 1994. Sexual behavior in *Omaspides convexicollis* Spaeth and *O. bistrriata* Boheman (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae), with notes on maternal care of eggs and young. **Coleopterists Bulletin** 48(2): 140-144.
- Rossini, A.; Gravena, R.; Bortoli, S.A.; Pitelli, R.A.; Santana, A.E. 2002. Aspectos biológicos de *Metriona elatior* Klug (Coleoptera, Chrysomelidae, Cassidinae) sobre plantas de *Solanum viarum* Dunal (Solanaceae). **Acta Scientiarum** 24(5): 1433-1438.
- Souza, V.C.; Lorenzi, H. 2005. **Botânica sistemática - guia ilustrado para identificação das famílias de Angiospermas da flora brasileira, baseado em APG II**. Nova Odessa: Plantarum, 639 p.
- Tallamy, D.W. 1984. Insect parental care. **Bioscience** 34(1): 20-24.
- Tallamy, D.W. 1999: Child care among the insects. **Scientific American** 280(1): 72-77.
- Tauber, M.J.; Tauber, C.A.; Masaki, S. 1986. **Seasonal Adaptations of Insects**. Oxford: Oxford University Press, 192-217.
- Triplehorn, C. A.; Johnson, N. F. 2010. **Estudos dos Insetos – translation of the 7<sup>th</sup> edition of Borror and DeLong Introduction to the study of insects**. São Paulo: Cengage Learning.
- Upton, N. 1996. Beetlemania. Green Umbrella Ltd. and National Geographic Television, Bristol, UK. Disponível em: <http://video.google.com/videoplay?docid=1500950407676094849>. Último acesso em janeiro de 2012.
- Vasconcellos-Neto, J. 1988. Genetics of *Chelymorpha cribraria*, Cassidinae: colour patterns and their ecological meaning. In: Jolivet, P.; Petitpierre, E.; Hsiao, T.H. (eds.). **Biology of Chrysomelidae**. London: Kluwer Academic Publishers, 217-232.
- Vencl, F.V.; Morton, T.C.; Mumma, R.O.; Schultz, J.C. 1999. Shield defense of a larval tortoise beetle. **Journal of Chemical Ecology** 25(3): 549-566.

- Wagner, W.L; Herbst, D.R.; Lorence, D.H. 2011. Flora of the Hawaiian Islands. Disponível em: <http://botany.si.edu/pacificislandbiodiversity/hawaiianflora/index.htm>. Último acesso em novembro de 2011.
- Wheeler, D.E. 1996. The role of nourishment in oogenesis. **Annual Review of Entomology** 41: 345 – 369.
- Windsor, D.M. 1987. Natural history of a subsocial tortoise beetle, *Acromis sparsa* Boheman (Chrysomelidae, Cassidinae) in Panama. **Psyche** 94(1/2): 127-150.

## CAPÍTULO 2

### **COMPORTAMENTO E INIMIGOS NATURAIS DE *Omaspides pallidipennis* BOHEMAN, 1854 (CHRYSOMELIDAE: CASSIDINAE)**

**Resumo:** As características comportamentais são valiosas ferramentas na compreensão das histórias de vida dos organismos e das relações evolutivas entre estes. A presente pesquisa investigou os inimigos naturais de *Omaspides pallidipennis*, verificando a ocorrência destes nos nectários extraflorais de sua planta hospedeira. Verificou-se ainda a eficiência do cuidado maternal e a presença do comportamento altruístico na espécie. O estudo ocorreu na Floresta Nacional de Passa Quatro, MG/BR (Mata Atlântica) durante os meses de outubro de 2010 a abril de 2011. Os inimigos naturais e os visitantes dos nectários extraflorais (NEFs) foram coletados e enviados para identificação. Foram marcadas e acompanhadas 170 fêmeas de *O. pallidipennis* com desovas; destas, 15 foram removidas para verificar a eficiência do cuidado maternal e 12 foram trocadas para verificar a presença do comportamento altruístico. Um novo registro de cuidado maternal foi feito para a espécie *Omaspides* (*Paromaspides*) *brunneosignata* Boheman. A fêmea de *O. pallidipennis* permaneceu junto à prole durante todo o desenvolvimento desta, alimentando-se somente quando sua prole estava na fase larval. Todos os conjuntos manipulados experimentalmente foram predados e/ou parasitoidados e das 12 fêmeas trocadas, 11 permanecerem junto às proles que não as delas. Este processo ocorreu naturalmente ao longo do estudo. Foram encontrados como inimigos naturais de ovos o micro-himenóptero *Emersonella pubipennis* Hansson e formigas dos gêneros *Crematogaster*, *Megalomyrmex*, *Pheidole*, *Solenopsis*, *Wasmannia*, *Pseudomyrmex* e *Tapinoma*. Das oito espécies de Formicidae encontradas nos NEFs, cinco foram observadas predando algum estágio imaturo do cassidíneo. As larvas foram parasitoidadas por Tachinidae (Diptera) e Chalcididae (Hymenoptera) e predadas por espécies de Formicidae e Coccinellidae. As pupas foram parasitoidadas por espécies de Chalcididae e predadas por *Conoderus* sp (Elateridae), *Crematogaster* sp. (Formicidae) e por uma espécie de micro-lepidóptero. Os adultos sofreram o ataque de Nematoda e Hemiptera.

## 1 INTRODUÇÃO

Embora Cassidinae Gyllenhal, 1813 seja a segunda maior subfamília de Chrysomelidae em número de espécies, pouco se conhece sobre o comportamento e os inimigos naturais destes organismos (Chaboo, 2007). Uma das características comportamentais mais notáveis e intrigantes apresentadas por estes insetos é a subsocialidade (Costa Lima, 1914; 1955; Monte, 1932; Buzzi, 1988; 1994; Rodriguez, 1994; Windsor e Choe, 1994; Chaboo, 2002; 2007; Montes *et al.*, 2010). Esta adaptação, assim como outras químicas e morfológicas foram desenvolvidas diante a pressão seletiva imposta por seus inimigos naturais (Eisner, 1967; Nogueira-de-Sá e Vasconcellos-Neto, 2003; Vencl *et al.*, 2005; Chaboo, 2011). Windsor e Choe (1994) sugerem que a subsocialidade em Cassidinae ocorre para todas as 72 espécies dos gêneros *Acromis*, *Paraselenis* e *Omaspides*. Apesar do grande número de espécies registradas para estes gêneros e para Cassidinae (*ca.* 6.000 espécies), o cuidado maternal é relatado, até o presente, para somente 16 espécies das tribos Stolaini Hincks e Eugenysini Hincks (Chaboo, 2007). Os trabalhos que discutem mais detalhadamente tal comportamento são os referentes às espécies *Acromis sparsa* Boheman e *Omaspides tricolorata* Boheman (Windsor, 1987; Frieiro-Costa, 1995; Frieiro-Costa e Vasconcellos-Neto, 2003).

A subsocialidade em *Omaspides pallidipennis* Boheman é registrada em vários trabalhos; porém, não é discutida em minúcias (Costa Lima 1914; 1955; Hinton, 1944; Windsor, 1987; Buzzi, 1988). Ideias sobre a origem deste comportamento são discutidas por Windsor e Choe (1994). Com relação ao fato de que o cuidado parental aumenta a probabilidade de sobrevivência da prole, existem poucos dados quantitativos sobre a sobrevivência da prole quando os pais são experimentalmente removidos (Windsor, 1987; Frieiro-Costa, 1995).

Além da subsocialidade são observados outros comportamentos defensivos, como a cicloalexia. Neste, as larvas se posicionam em círculo com a cabeça ou a porção final do abdômen voltada para a periferia, envolvendo, também, reações em grupo tais como movimentos coordenados e regurgitação (Jolivet *et al.*, 1990; Capinera, 2008). Mesmo com estes diversos atributos defensivos, a atuação dos inimigos naturais parece ser um importante regulador populacional de Cassidinae, assim como para outros insetos fitófagos (Hawkins *et al.*, 1997; Nogueira-de-Sá e Vasconcellos-Neto, 2003; Cuijnet *et al.*, 2008). Os inimigos naturais de Cassidinae pertencem a diversos táxons

que vão desde bactérias endocelulares a grandes predadores como as aves (Keller *et al.*, 2004; Bottcher *et al.*, 2009). Dentre estes se destacam os parasitoides por ser importante fonte de mortalidade para os insetos herbívoros, matando mais indivíduos que qualquer predador ou patógeno (Hawkins *et al.*, 1997). Já as formigas evidenciam-se por ser um dos predadores que mais visitam as plantas hospedeiras de Cassidinae, seja para atender homópteros, seja para se alimentar nos nectários extraflorais (NEFs) ou para alguma outra forma de forrageamento (Nogueira-de-Sá e Vasconcellos-Neto, 2003; Gómez, 2004). Os NEFs - glândulas que contêm açúcar, aminoácidos e outros compostos orgânicos - são amplamente distribuídos no gênero *Ipomoea* (Convolvulaceae) (Baker, 1977; Beckmann e Stucky, 1981; Keeler e Kaul, 1984). *I. alba* L., planta hospedeira de *O. pallidipennis*, apresenta em sua interseção limbo/pecíolo NEFs que ao longo do estudo foram visitados por espécies de diversas ordens.

Este trabalho teve como objetivo investigar os inimigos naturais de *O. pallidipennis*, verificando, também, se estes ocorriam como visitantes dos NEFs da planta hospedeira. Foi observada ainda, a eficiência do cuidado maternal e a possível presença do comportamento altruístico entre as fêmeas de *O. pallidipennis*, visto que o cuidado das fêmeas pelas proles que não as delas foi observado para *A. sparsa* e *O. tricolorata* (Windsor, 1987; Frieiro-Costa, 1995).

## **2 MATERIAL E MÉTODOS**

O comportamento altruístico e subsocial, e os inimigos naturais de *Omaspides pallidipennis* Boheman foram estudados em ambiente de Mata Atlântica na Floresta Nacional (Flona) de Passa Quatro, Minas Gerais/BR (22°23' S, 44°56' O; altitude média de 900 m; 335 ha), durante o período de outubro de 2010 a abril de 2011.

### **2.1 Estudo comportamental**

As fêmeas foram marcadas e observadas diariamente com a finalidade de acompanhar o cuidado maternal, o deslocamento dos indivíduos e alguma possível alteração comportamental da espécie. As observações foram feitas em horários alternados, totalizando 403 horas. De 170 fêmeas marcadas, 12 que estavam sobre suas proles foram trocadas entre elas para verificar a existência do comportamento altruístico entre as fêmeas e 15 foram removidas de suas desovas para verificar a eficiência do cuidado maternal. Para as marcações foi utilizada a metodologia de Frieiro-Costa e Vasconcellos-Neto (2003). Para as observações utilizou-se a metodologia animal-focal proposta por Altmann (1974). Nas observações não foi considerado o horário de verão.

### **2.2 Investigação dos inimigos naturais e visitantes dos nectários extraflorais (NEFs)**

Os inimigos naturais encontrados atuando sobre os diversos estágios de desenvolvimento dos imaturos de *O. pallidipennis*, e os visitantes dos NEFs da planta hospedeira, *Ipomoea alba* L., foram coletados manualmente e acondicionados em eppendorfs contendo álcool 70%. A coleta destes organismos visou estabelecer se há relação entre os visitantes do NEFs e os inimigos naturais da espécie. Os insetos coletados foram identificados por especialistas e os espécimes depositados nas coleções das suas respectivas instituições.

## 2.3 Análises estatísticas

Os registros de predação do primeiro e segundo ciclo de *O. pallidipennis* foram submetidos ao teste de qui-quadrado para verificar se há correlação entre a mortalidade dos imaturos e a frequência de visitantes nos NEFs ( $p < 0,05$ ).

## 3 RESULTADOS

### 3.1 Subsocialidade

No total, foram acompanhadas diariamente, no período da manhã e da tarde, 170 fêmeas com desova. Somente as fêmeas realizaram o cuidado parental em *Omaspides pallidipennis*. Os machos foram encontrados na mesma planta hospedeira, não sendo observado o cuidado por eles em qualquer estágio imaturo. As fêmeas permaneceram junto à prole durante todos os estágios de desenvolvimento dos imaturos, alimentando-se somente quando a prole estava no estágio larval. A não alimentação durante a fase de ovo deve-se à existência de um grande número de inimigos que visitavam os NEFs. Como os adultos na maioria das vezes se alimentavam das bordas, teriam que deixar a desova desguarnecida por um período de tempo. Algumas fêmeas de Scutelleridae também se comportam da mesma maneira, permanecendo sem se alimentar até que seus imaturos atinjam o segundo estágio ninfal (Peredo, 2002; Williams III *et al.*, 2005).

O cuidado maternal é citado para várias espécies de Cassidinae (Windsor, 1987; Rodriguez, 1994; Windsor e Choe, 1994; Frieiro-Costa e Vasconcellos-Neto, 2003). As razões para o cuidado maternal podem ser explicadas pelo maior investimento por parte da fêmea e pela certeza de investir em uma prole que de fato lhe pertence (Tallamy e Wood, 1986; Alcock, 2001). Ainda que o macho acasale com a fêmea, isso não lhe garante a paternidade (Tallamy, 1984), pois as fêmeas de *O. pallidipennis* frequentemente copulam com mais de um macho, podendo haver assim, a competição espermática (Rodriguez, 1994; Trillo, 2008). As fêmeas de *O. pallidipennis* copulavam mesmo quando estavam sobre suas desovas. Como passam muito tempo cuidando de uma única prole (54,3 dias em média), copulam e armazenam os espermatozoides, não perdendo assim um potencial parceiro.

As fêmeas somente abandonaram suas proles, quando foram perturbadas de forma brusca, se deixando cair ao solo somente por alguns minutos. Quando não estavam cuidando de sua prole seu comportamento era diferente, caindo ao menor movimento que ocorresse na folha. Após emergirem os adultos permaneceram agregados, na superfície abaxial foliar, por cerca de sete dias, continuando a fêmea próxima a eles durante esse período.

Além da espécie em estudo, foram observadas mais três espécies da mesma subfamília que apresentavam cuidado maternal: *O. (Paromaspides) brunneosignata* Boheman, 1854 (Fig. 7A), *Paraselenis (Spaethiechoma) dichroa* Germar (Fig. 7B) e *P. (Spaethiechoma) decipiens* Boheman (Fig. 7C), sendo novo o registro de cuidado maternal para a primeira espécie. Essas espécies também foram encontradas guardando ovos, larvas e pupas. No mesmo ambiente foi encontrada a espécie *Doryphora reticulata* Fabricius (Chrysomelinae) sobre ovos e larvas (Fig. 7D).



**Figura 7.** Cuidado maternal **A.** *Omaspides (Paromaspides) brunneosignata* Boheman, 1854 sobre desova recém-ovipositada **B.** *Paraselenis dichroa* Germar, 1824 sobre larvas **C.** *Paraselenis decipiens* Boheman, 1854 junto a pupas e recém-emergidos **D.** *Doryphora reticulata* Fabricius, 1787 (Chrysomelidae: Chrysomelinae) sobre larvas. Floresta Nacional de Passa Quatro, MG/BR.

### 3.2 Comportamento de defesa

Diversas famílias de coleópteros, quando molestados, liberam compostos defensivos. Estes compostos podem também ser liberados, por glândulas exócrinas, através dos processos de auto-hemorragia, regurgitação ou por apenas estarem presentes na hemolinfa (Pasteels *et al.*, 1988; Dobler *et al.*, 1998; Pasteels *et al.*, 2001; Hartmann *et al.*, 2003) ou no anexo fecal (Morton e Vencl, 1998), como ocorre em algumas espécies de Cassidinae (Nogueira-de-Sá, 2004; Nogueira-de-Sá e Trigo, 2005). O processo auto-hemorragico ocorreu em *O. pallidipennis*, quando as fêmeas foram manuseadas, liberando, assim, a hemolinfa através da boca. Este comportamento aparece, também, em *Botanochara impressa* Panzer e *O. tricolorata* Boheman que extravasam hemolinfa pela boca e pelas antenas e na espécie *Eugenysa columbiana* Boheman (Vasconcellos-Neto, 1988; Chaboo, 2002; Frieiro-Costa e Vasconcellos-Neto, 2003). O processo auto-hemorragico tem função deterrente, expondo, assim, um possível inimigo natural a uma substância tóxica (Resh e Cardé, 2003). Vasconcellos-Neto (1987; 1988) realizou um experimento de predação por aves em Cassidinae e verificou que algumas das espécies demonstraram tal comportamento e que com isso, os predadores acabavam soltando rapidamente suas presas. Outro aspecto, mencionado pelo autor, que contribui na defesa é a morfologia e a dureza dos élitros destes besouros que dificultam a sua mandibulação e preensão.

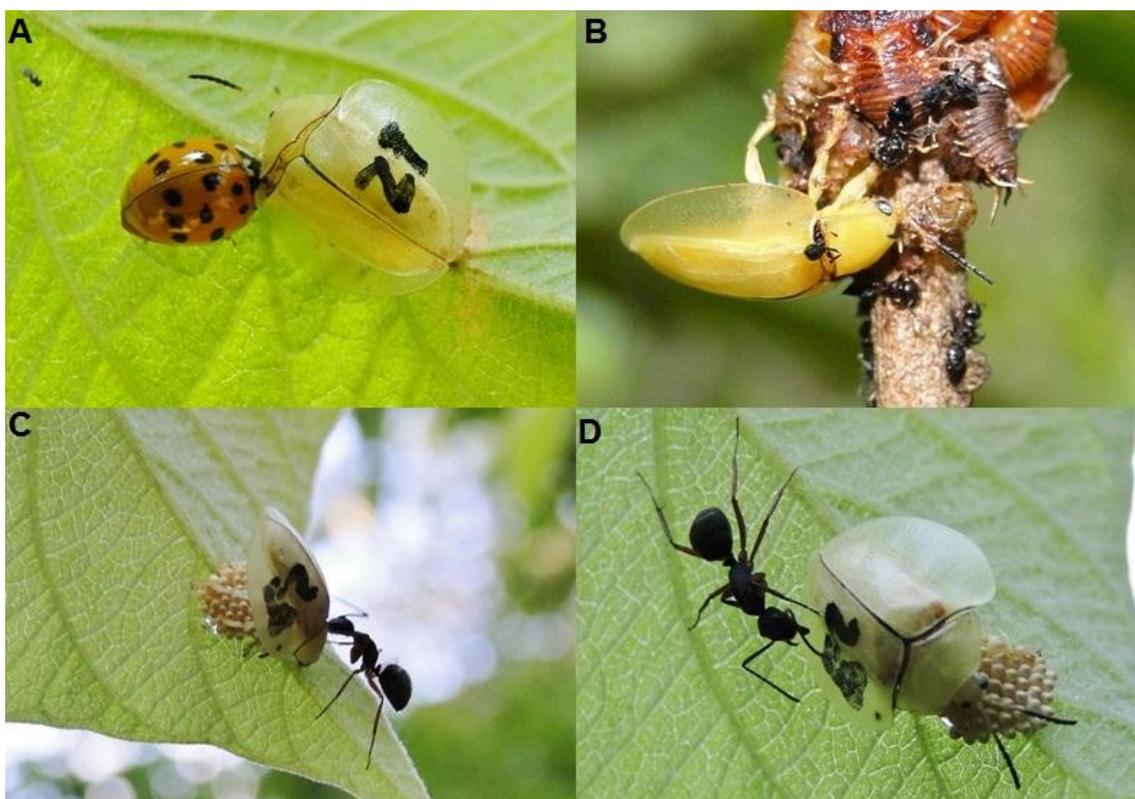
As fêmeas de *O. pallidipennis* ao detectarem a presença de um possível inimigo, pela vibração da folha ou pela movimentação das larvas, realizavam as seguintes unidades comportamentais:

- 1) erguiam suas pernas, agitando-se rapidamente em movimentos laterais, de um lado para o outro, como as fêmeas de *O. tricolorata* (Frieiro-Costa, 1995).
- 2) iam de encontro ao inimigo, comportamento semelhante à *Acromis sparsa* Boheman (Windsor, 1987; Upton, 1996).
- 3) por outras vezes, na tentativa de barrar ou desalojar o inimigo, utilizavam-se de seus élitros como escudo (Figs. 8A, 8C e 8D), posicionando-se, algumas vezes, quase perpendicular ao caule (8B).

Exceto pela unidade comportamental 1, que não foi observada apenas na defesa de pupas, as demais unidades foram observadas em todos os estágios de desenvolvimento dos imaturos. Estes comportamentos, provavelmente, visavam alarmar e/ou defender a prole, ou ainda alertar o inimigo natural de sua disposição em enfrentá-

lo, visto que foram encontradas, também, fêmeas sobre pupas que não se movimentavam.

Na fase de desova, a fêmea sempre se posicionava com metade do corpo sobre a desova, com as antenas cobrindo a outra metade. Por cinco vezes foram observadas a aproximação de parasitoides quando a fêmea estava em cópula. Ainda assim, ela ia de encontro ao parasitoide e/ou realizava a unidade comportamental 1. O macho não participou do comportamento de defesa.



**Figura 8.** Comportamento de defesa da fêmea de *Omaspides pallidipennis* Boheman, 1854 contra **A.** Coccinellidae **B.** *Crematogaster* sp. **C** e **D.** *Camponotus* sp. Floresta Nacional de Passa Quatro, MG/BR.

As larvas de *O. pallidipennis*, exceto quando se alimentavam, permaneciam sempre em cicloalexia (Jolivet *et al.*, 1990), ou seja, unidas de forma circular, com a porção final do abdômen voltada para a periferia, movimentando-o simultaneamente, para cima e para baixo. Observou-se, também, que as larvas em cicloalexia erguiam seus abdomens formando uma “paliçada”, ao redor (ou não) da fêmea (n = 22 observações) (Fig. 9). A cada furca anal estavam fixadas fezes e exúvias; porém, ao contrário das espécies *O. tricolorata* e *Zatrephina meticulosa* Spaeth (Buzzi, 1976; Friero-Costa e Vasconcellos-Neto, 2003), as larvas não reuniam todas as exúvias de

cada muda. Por quatro vezes as larvas foram observadas posicionando-se em dois círculos; nas demais vezes, formaram um círculo único, mesmo quando havia uma grande massa com três ou mais conjuntos de proles de fêmeas distintas.



**Figura 9.** Larvas de *Omaspides pallidipennis* Boheman, 1854 em cicloalexia, e em paliçada. Lavras, MG/BR. Foto: Fernando Antônio Frieiro-Costa.

A cicloalexia é frequentemente associada ao cuidado maternal (Jolivet *et al.*, 1990; Jolivet, 1999; Capinera, 2008). As larvas de *Stolas lineaticollis* Boheman apresentam o mesmo comportamento que as de *O. pallidipennis*, e não são subsociais, embora estejam sujeitas às mesmas pressões ambientais e explorem o mesmo recurso que *O. pallidipennis* (Frieiro-Costa, dados não publicados). Hsiao e Windsor (1999) apresentam em seu trabalho espécies do gênero *Stolas* sp. e *Chelymorpha* sp., dentre outras, que são gregárias e que também não apresentam cuidado parental.

Todos os conjuntos que foram manipulados experimentalmente (n = 15 desovas) foram predados. Os resultados mostraram que o cuidado maternal em *O. pallidipennis*,

assim como em outros insetos, é extremamente eficaz na sobrevivência do estágio de ovo.

### **3.3 Comportamento altruístico**

No segundo ciclo foram trocadas entre si 12 fêmeas sobre larvas, para verificar a presença do comportamento altruístico das fêmeas. Onze delas não distinguiram a prole da outra fêmea da mesma espécie e uma não permaneceu sobre as larvas, talvez pelo longo tempo de manuseio. Esse processo ocorreu, também, de forma natural ao longo do estudo, o que resultou na união de 38 conjuntos de larvas. Como as larvas são gregárias, ao se deslocarem em busca de nova folha moviam-se sempre para as folhas mais próximas - geralmente as folhas vizinhas - resultando, assim, na união de algumas proles (Fig. 10). Contudo, outras larvas ao chegarem à folha, já ocupada por outra fêmea e sua prole, buscavam por outra folha.

Quando estavam em estádios semelhantes, as proles permaneciam juntas à fêmea até completarem seu desenvolvimento. Quando estavam em estádios muito diferentes, inicialmente permaneciam unidas, se separando mais tarde quando um dos grupos fosse empupar, ficando, assim, um dos grupos sem a guardiã. As larvas, embora fossem acompanhadas pela fêmea ao se deslocar, não eram orientadas por ela. Não se conseguiu verificar como era feita a escolha da fêmea que iria permanecer com as duas proles e se havia alguma “disputa” entre elas. Somente por duas vezes foram observadas duas fêmeas sobre larvas prestes a pré-empupar. Nesses dois casos havia mais de um conjunto de larvas unidas e as fêmeas não ficavam próximas uma da outra. Não houve qualquer diferença no comportamento da fêmea quando estava com a prole de outra. Mesmo não distinguindo sua prole das de outra da mesma espécie, em momento algum aceitaram larvas de outra espécie, ainda que estas tivessem o mesmo comportamento gregário de cicloalexia, e que se alimentassem da mesma planta (dados não publicados).

O fato de não reconhecerem e guardarem outra prole da mesma espécie que não a sua pode ser explicado pelo altruísmo e possível seleção de parentesco.



**Figura 10.** União de larvas de *Omaspides pallidipennis* Boheman, 1854 em estágio inicial e estágio mais avançado. Floresta Nacional de Passa Quatro, MG/BR.

*O. pallidipennis*, assim como outras espécies subsociais, tem comportamento gregário. Ao longo do estudo não foram observados adultos da espécie se afastando das proximidades de sua planta hospedeira. Esse fato pode ter ocorrido pela tendência filopátrica da espécie ou devido à distribuição da planta hospedeira, que se desenvolveu em manchas descontínuas e relativamente distantes, para estes cassidíneos. *O. pallidipennis* dificilmente voa, mas quando o faz, apresenta voo curto. Assim, estes organismos acabam por ter uma dispersão limitada, levando-os possivelmente a terem relações endogâmicas. Essa estrutura populacional que leva os organismos a terem uma alta taxa de interação com seus aparentados foi chamada por Hamilton (1964) de *population viscosity*. Portanto, a hipótese levantada é de que ao proteger imaturos de outras mães a fêmea de *O. pallidipennis* pode estar contribuindo para o seu sucesso reprodutivo e o de organismos que compartilham parte de seu genoma, aumentando, portanto, o seu *fitness inclusivo*. O custo e benefício da relação dependerão da proximidade desta (Smith e Smith, 2001). Além disso, a presença de várias fêmeas

com/sem prole na planta hospedeira pode ser relacionada a uma estratégia altruística de defesa da espécie, pois a presença destes indivíduos leva a um aumento da densidade em sua planta hospedeira e conseqüentemente a maior probabilidade de sobrevivência da espécie, visto que a presença de vários organismos juntos poderia servir para que um predador “aprendesse” a evitá-los.

Segundo Trivers (1971), a seleção agiria favoravelmente para organismos altruístas quando ao longo de sua vida este organismo interagir repetidas vezes com um pequeno conjunto de indivíduos e quando várias espécies semelhantes apresentarem o mesmo comportamento, de modo que ambos se beneficiem de forma igual. Ainda segundo o autor há seis elementos biológicos nos quais as últimas condições citadas seriam selecionadas favoravelmente: 1) longo tempo de vida do indivíduo, 2) baixo grau de dispersão, 3) alto grau de dependência mútua, 4) cuidado parental, 5) dominância hierárquica, 6) auxílio no combate. *O. pallidipennis* não se adequaria somente nos dois últimos parâmetros biológicos. As fêmeas apresentam cuidado maternal, e longo período de vida, pois sobreviveram a pelo menos duas estações reprodutivas (n = 14 fêmeas), ou seja, cerca de dois anos sem se dispersarem a grandes distâncias. Estas condições explicariam, também, a atuação das fêmeas tomando conta de proles que não as suas. A atuação da fêmea sobre os dois conjuntos e a constatação da não diferenciação de suas próprias proles de outras de mesma espécie, demonstram que a possibilidade de serem submetidas a situações altruísticas existe e há estreito grau de dependência mútua entre as fêmeas, apesar de não se auxiliarem diretamente.

O ato altruístico parece existir em larvas de algumas espécies que apresentam cicloalexia, onde as larvas da periferia parecem proteger as larvas do centro do círculo (Capinera *et al.*, 2008). Esta hipótese foi descartada para *O. pallidipennis*, pois foi verificada a ausência de liderança entre elas. Larvas que estavam na vanguarda se deslocavam para a parte traseira e vice e versa, e as demais continuavam a seguir seu caminho.

### **3.4 Inimigos naturais e visitantes dos NEFs de *I. alba* L.**

Os diversos parasitoides e predadores reduzem a sobrevivência dos insetos fitófagos (Hawkins *et al.*, 1997). Dentre os fitófagos, podemos incluir *O. pallidipennis*, que ao longo dos seus estágios de desenvolvimento sofreu o ataque de diversas espécies de insetos. Durante o estudo, todas as proles sofreram o ataque de inimigos naturais,

sendo essas predadas parcialmente ou totalmente por eles. Dentre esses inimigos, se encontravam aqueles que também eram visitantes dos NEFs de *Ipomoea alba* L (Convolvulaceae), planta hospedeira de *O. pallidipennis*.

Os NEFs de *I. alba* foram ativos durante o período de estudo, atraindo diversos visitantes. Entretanto, no período entre os meses de janeiro/abril (segundo ciclo), houve diminuição dos visitantes ao nectário. A secreção de substâncias dos NEFs é associada com o período de crescimento vegetativo, pois é principalmente neste período que as plantas necessitam de defesa contra os herbívoros (Pemberton e Vandenberg, 1993; Lundgren, 2009).

Foram encontrados visitando estes nectários, indivíduos pertencentes a diversos táxons: Hymenoptera, Neuroptera, Diptera e Coleoptera (elaterídeos, coccinelídeos), dentre outros. A maioria das formigas (5 de 7 espécies) encontrados nos nectários extraflorais é predadora de algum estágio imaturo de *O. pallidipennis*. As outras três, todas do gênero *Camponotus* sp., foram observadas se alimentando somente nos NEFs.

### **3.4.1 Inimigos Naturais de *O. pallidipennis***

#### **3.4.1.1 Porcentual de predação**

No primeiro ciclo, foram observadas 35 proles. 14 delas (40%) chegaram à fase adulta e 21 proles (60%) foram completamente predadas/parasitoidadas por seus inimigos naturais, não completando o ciclo de vida. Destas, 15 (71,4%) sofreram ataque durante o estágio de ovo, 5 durante larva (23,8%) e uma (4,8%) durante o estágio pupal. Das proles atacadas durante o estágio de ovo, 11 foram predadas, podendo ou não também ter sido parasitoidadas (73,3%), e 4 (26,7%) foram somente parasitoidadas. Já no segundo ciclo (n=81), o porcentual de proles completamente predadas/parasitoidadas foi de 72,8% (59), sendo que, destas, 46 sofreram ataque durante estágio de ovo (78%), 11 durante larva (18,6%) e duas durante estágio pupal (3,4%). Das proles atacadas durante estágio de ovo, 11 (24%) foram somente parasitoidadas, e 35 (76%) foram predadas, podendo ou não também ter sido parasitoidadas. Observa-se, portanto, que o maior porcentual de predação/parasitoidismo ocorreu nas proles ainda no estágio de ovo. É interessante destacar que todas as proles foram atacadas por seus inimigos naturais, havendo perdas de indivíduos em qualquer um dos estágios imaturos.

Segundo Hawkins *et al.* (1997) os parasitoides são a maior fonte de mortalidade de insetos herbívoros. E de fato, estes organismos mostram taxas elevadas de parasitoidismo para diversos cassidíneos. Em alguns casos é considerado o maior fator de mortalidade no estágio de ovo (Becker e Frieiro-Costa, 1987). Segundo Olivares-Donoso *et al.* (2000), o maior responsável pela mortalidade de *Chelymopha varians* Blanchard foi *E. rotunda* Blanchard. Através da coleta de desovas feitas durante quatro períodos, o autor mostrou índices de mortalidade de 100% para três amostras (n = 35, n = 47, n = 92 ovos coletados) e de 85% para uma amostra de desovas coletados (n = 241 ovos). O cuidado parental poderia ser um atenuador destas altas taxas de parasitoidismo. Porém, *Acromis sparsa* Boheman e *Paraselenis flava* Linnaeus, apresentaram taxas de parasitoidismo de 77% e 31%, respectivamente (Windsor, 1987; Montes e Costa, 2011).

Das 170 proles estudadas nos dois ciclos, foram desconsiderados aquelas em que as larvas se uniram, ou que sumiram ao empupar, impossibilitando o acompanhamento destas. Foram desconsideradas, também, aquelas proles cujas plantas foram arrancadas por visitantes e não puderam ser recuperadas e aquelas manipuladas experimentalmente.

Os resultados mostraram que o cuidado maternal em *O. pallidipennis* aumenta a sobrevivência da prole, assim como observado em outros insetos (Windsor, 1987; Mappes *et al.*, 1997; Frieiro-Costa e Vasconcellos-Neto, 2003). Embora as fêmeas invistam muito tempo e energia em uma única prole, este custo é adaptativo, pois os jovens atingem a maturidade reprodutiva, não implicando, assim, na perda de fecundidade pelas fêmeas ao se absterem de realizar novas oviposições. Algumas larvas em estádios finais, além de pupas desguarnecidas, conseguiram atingir o estágio adulto.

### **3.4.1.2 Inimigos naturais de ovos**

#### **a) Parasitoide de ovos**

Foi obtido a partir dos ovos de *O. pallidipennis* somente o microhymenoptera *Emersonella pubipennis* Hansson, 2002 (Hymenoptera: Eulophidae: Entedoninae) (Fig. 11). A maioria dos estudos indica que o gênero *Emersonella* ataca principalmente espécies das tribos Cassidini Gyllenhal e Stolaini Hincks, ocorrendo também nas tribos Ischyrosomychni Chapuis e Goniocheniini Spaeth (Krombein, 1979; De Santis, 1983; Becker e Frieiro-Costa, 1987; Hill e Hulley, 1995; Loiácono *et al.*, 2002; Cuignet *et al.*, 2007; 2008). *E. pubipennis* é encontrado nos ovos das espécies subsociais *Paraselenis*

*tersa* Boheman, *P. flava* Linnaeus e *Acromis sparsa* Boheman, todas pertencentes à tribo Stolaini Hincks, 1952 (Cuignet *et al.*, 2008; Montes e Costa, 2011). Esta estreita relação entre as espécies subsociais e sua planta hospedeira e, portanto, entre *O. pallidipennis* e *I. alba*, leva a especular-se que esta relação poderia favorecer o parasitoide a encontrar seu hospedeiro, através de uma possível liberação de compostos químicos de *I. alba* ou das fezes de *O. pallidipennis*, visto que *E. pubipennis* é forética deste organismo. Entretanto, é necessário maior número de pesquisas para testar esta hipótese e para confirmar, também, se existe especificidade entre as espécies do gênero *Emersonella* e as espécies subsociais.



**Figura 11.** *Emersonella pubipennis* Hansson, 2002 (Hymenoptera: Eulophidae: Entedoninae). Foto: Valmir Antonio Costa.

Durante os dois ciclos biológicos da espécie, observou-se o comportamento de ataque dos parasitoides a esses organismos ( $n = 5$ ). Essas observações foram feitas tanto de manhã quanto à tarde, sendo que em todas elas o fenômeno já tinha sido iniciado. Não foi possível observar, portanto, como era feita a localização dos recursos pelos inimigos naturais. O parasitoide aproximava-se da desova por qualquer um dos lados da fêmea, pousando na folha e caminhando em direção à desova. Por outras vezes, pousava

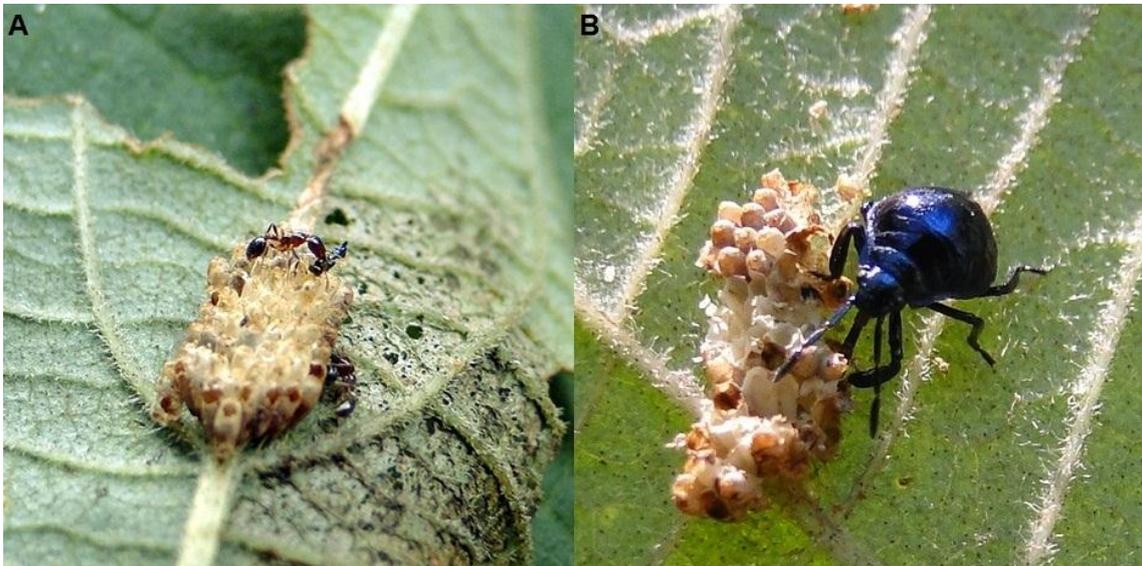
sobre o élitro da fêmea, passando para a parte debaixo do élitro e chegando a desova, normalmente pelo espaço existente entre a lâmina foliar e o pedúnculo. Quando ocorria a aproximação da fêmea, ele voava, pousando no local mais próximo na folha. Estas táticas podem ser um dos fatores responsáveis pelas altas taxas de parasitoidismo para as espécies subsociais. Após a atuação da fêmea parasitoide os ovos parasitoidados apresentavam cor acinzentada.

A emergência de *E. pubipennis* ocorreu quase que simultaneamente com a eclosão das larvas de *O. pallidipennis*. Após emergirem, os parasitoides permaneciam sobre o élitro da fêmea para depois alçarem voo (Fig. 12). Especula-se que sejam machos esperando a emergência das fêmeas (Frieiro-Costa, 1995). Em um dos casos, parasitoides, provavelmente recém-emergidos, permaneceram sobre a desova - as larvas de *O. pallidipennis* já tinham eclodido - e acabaram sendo predados por formigas do gênero *Solenopsis* sp. (Fig. 13A).

Portanto, fica evidente, que o sincronismo entre a eclosão das larvas do hospedeiro e a emergência do parasitoide, é de fundamental importância para o sucesso reprodutivo do inimigo natural. Após as larvas do hospedeiro eclodirem os ovos com o parasitoide em desenvolvimento não têm mais a proteção da fêmea, podendo, assim, ser atacados por inimigos naturais. Portanto, o parasitoide precisa sincronizar o seu ciclo com o de seu hospedeiro (Lawrence, 1980; Tauber *et al.*, 1986). Os parasitoides foram encontrados também sobre os élitros dos machos e das fêmeas sem prole, utilizando-se desses foreticamente.



**Figura 12.** *Emersonella pubipennis*, Hansson recém-emergidos sobre élitro da fêmea de *Omaspides pallidipennis* Boheman. Floresta Nacional de Passa Quatro, MG/BR.



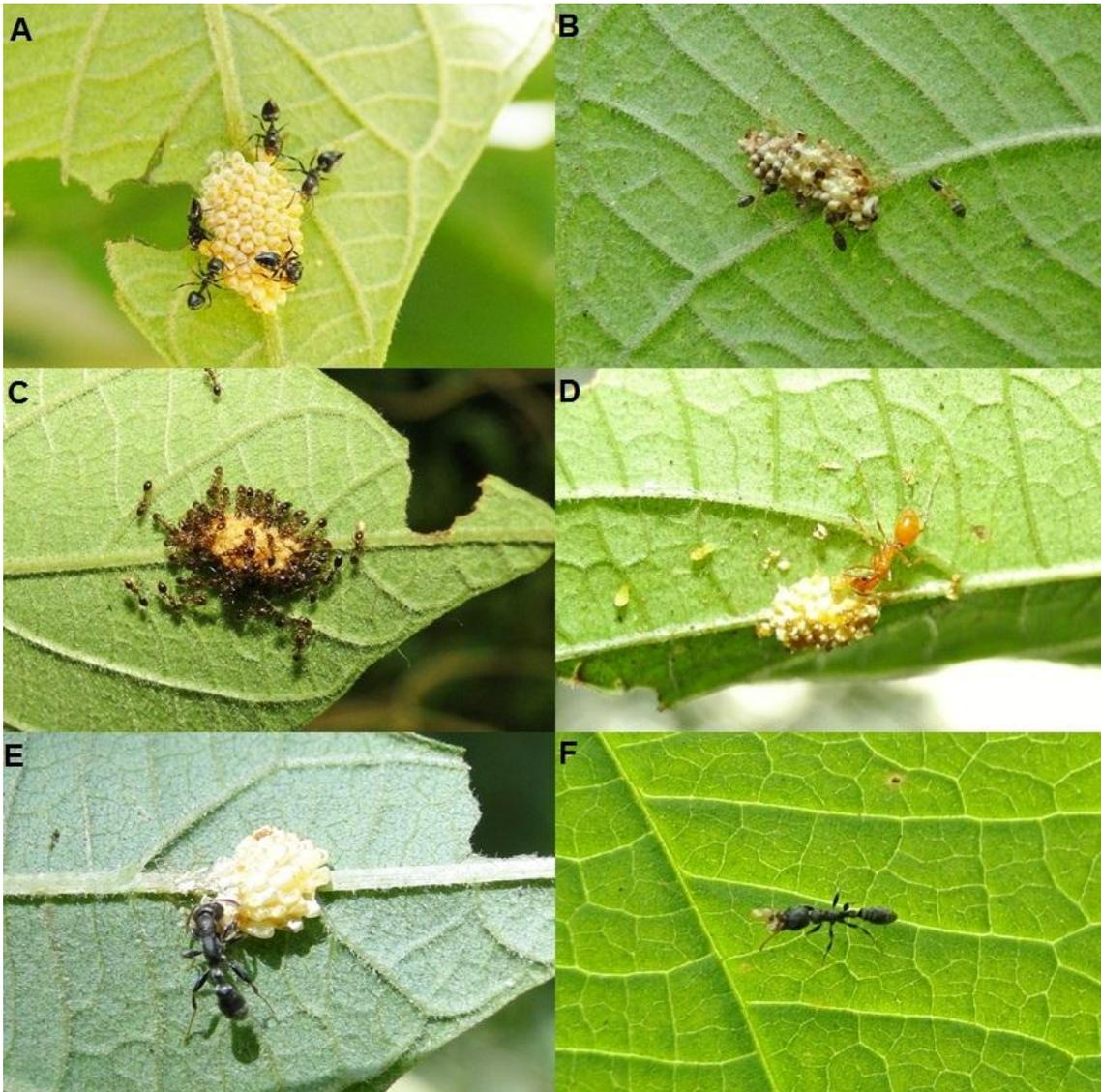
**Figura 13.** **A.** *Solenopsis* sp. (Hymenoptera: Formicidae: Myrmicinae) predando *Emersonella pubipennis* Hansson, 2002 (Hymenoptera: Eulophidae: Entodoninae) **B.** Ninfa de *Stiretrus* sp. (Hemiptera: Pentatomidae) predando desovas aparentemente parasitoidas de *O. pallidipennis*. Floresta Nacional de Passa Quatro, MG/BR.

## b) Predadores de ovos

Foram encontradas formigas e o hemíptero do gênero *Stiretrus* predando os ovos de *O. pallidipennis*. Estas pertenciam aos gêneros *Crematogaster* sp., *Pseudomyrmex* sp, *Pheidole* sp. e *Solenopsis* sp., e às espécies *C. goeldii* Forel, *P. phyllophilus* Smith, *Megalomyrmex goeldii* Forel, *Wasmannia auropunctata* Roger e *Tapinoma melanocephalum* Fabricius (Figs. 14A, B, C, D, E e F). Das formigas predadoras foram encontradas, alimentando-se também nos NEFs de *I. alba*, *Crematogaster* sp. (Fig. 15 A), *Pheidole* sp., *Solenopsis* sp. (também encontradas em nectários de *I. pandurata* (L.) G. F. W. Mey. (Beckmann e Stucky, 1981)), *Pseudomyrmex* sp. e *T. melanocephalum*. Entre os Hymenoptera, somente as formigas foram constatadas como visitantes dos NEFs. Foram encontradas ainda como visitantes as espécies *Camponotus renggeri* Emery, *C. Cingulatus* Mayr e *C. Melanoticus* Emery. Embora fossem vistas constantemente nos NEFs, não foram vistas predando qualquer estágio imaturo de *O. pallidipennis*. Uma única vez foi observado *Camponotus* sp. indo de encontro à fêmea de *O. pallidipennis*. Neste caso, a formiga parecia tentar desalojar o cassidíneo da folha. Estas formigas atuavam da mesma forma contra outras formigas e coccinelidae que visitavam os NEFs. A presença de NEFs em diversas plantas é frequentemente associada à proteção proporcionada pelas formigas e outros organismos que são atraídos pelas substâncias ali produzidas. Muitas formigas têm interações mutualísticas com Hemiptera, nas quais as formigas protegem estes organismos e recebem *honeydew* como recompensa, resultando, assim, em benefícios para as formigas, os Hemiptera e para a planta (Del-Claro *et al.*, 2006). Segundo Byk e Del-Claro (2011), *Cephalotes pusillus* Klug, que se alimentam das substâncias presentes no NEFs, aumentam o desempenho da colônia em termos de crescimento e desenvolvimento.

As formigas do gênero *Crematogaster* sp. predavam em conjunto, cortando as desovas em pedaços que eram carregados por elas. As do gênero *Pseudomyrmex* sp foram sempre vistas sozinhas, ora predando no local, ora carregando pedaços dos ovos. *Pseudomyrmex* sp. foi encontrada, ainda, predando desovas nas quais as larvas já tinham eclodido. A predação das formigas, em ambos os ciclos, se deu em intervalos irregulares, com variação de 1 a 6 dias, e intervalos de 3 a 5 horas. Grande dificuldade que se tem com relação à identificação dos diversos grupos de formigas deve-se aos estudos filogenéticos e taxonômicos de muitos ainda estarem por ser resolvidos. Grupos amplos como *Camponotus*, *Pheidole* e *Solenopsis* ainda precisam de revisão

taxonômica (Alonso, 2010). Assim sendo, poucos são os estudos que identificam formigas, principalmente em nível de espécie. Para Cassidinae é mencionada, na literatura, a predação de desovas de *A. sparsa* e *O. tricolorata* por espécies não identificadas de Myrmecinae, e por formigas do gênero *Pseudomyrmex* e *Crematogaster*, respectivamente (Windsor, 1987; Frieiro-Costa, 1995).



**Figura 14.** Desova de *O. pallidipennis* sendo predada por **A.** *Crematogaster goeldii* **B.** *Tapinoma melanocephalum* **C.** *Solenopsis* sp. **D.** *Pseudomyrmex* sp **E.** *Pseudomyrmex phyllophilus* **F.** *Pseudomyrmex* sp. predando resto de desova . Floresta Nacional de Passa Quatro, MG/BR.



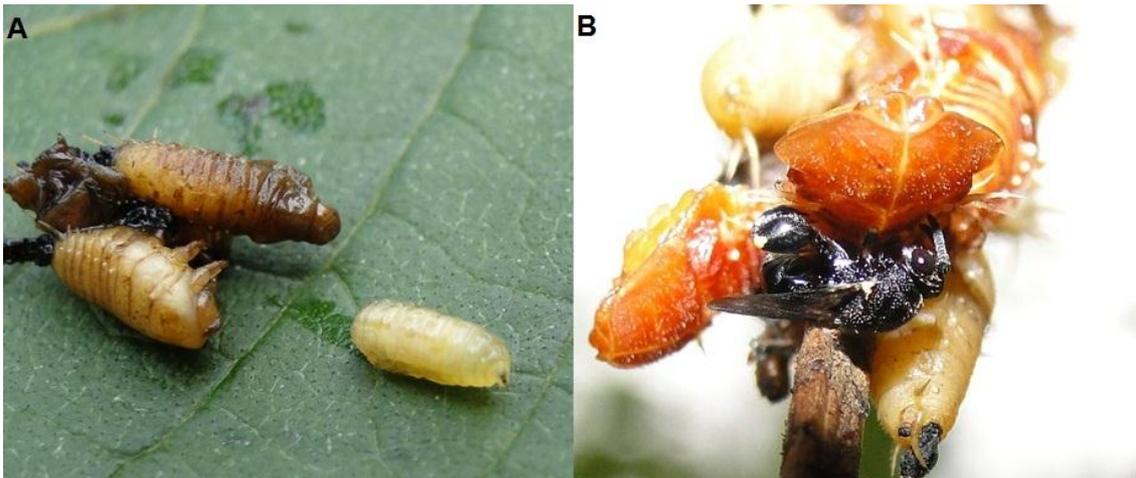
**Figura 15.** Visitantes dos nectários extraflorais de *Ipomoea alba* L. (Convolvulaceae) **A.** *Crematogaster* sp. **B.** Coccinellidae e *Camponotus* sp.

Uma única vez foi observada a ninfa de hemíptero do gênero *Stiretrus* (Pentatomidae) inserindo o rostro em diversos ovos de *O. pallidipennis*. A desova estava sem a presença da fêmea e parcialmente predada. Como os ovos apresentavam coloração acinzentada, acredita-se que as desovas estavam parasitoidadas. Assim, foi considerado que o hemíptero pode ser, também, um potencial predador de *E. pubipennis* durante seu estágio imaturo (Fig. 13B).

### 3.4.1.3 Inimigos naturais de larvas, pupas e adultos

#### a) Parasitoides de larvas e pupas

*O. pallidipennis* foi parasitoidada, na fase larval, por espécies não identificadas de Tachinidae (Diptera) (Fig. 16A) e Chalcididae (Hymenoptera) e, na fase pupal, também por calcidídeos (Fig.16B).



**Figura 16.** A. Larvas de *O. pallidipennis* parasitoidadas por Tachinidae (Diptera). B. Chalcididae parasitoide de larvas e pupas de *O. pallidipennis*. Floresta Nacional de Passa Quatro, MG/BR.

Os dípteros foram encontrados atacando as larvas do cassidíneo, abandonando-as antes que atingissem o estágio pupal. Como predadores dos estágios imaturos dos dípteros foram encontradas formigas do gênero *Crematogaster* sp. O parasitoidismo por Tachinidae é relatado, principalmente, para espécies do gênero *Eucelatoria* (Buzzi, 1988; Boldt *et al.*, 1991; Frieiro-Costa, 1995; Olivares-Donoso *et al.*, 2000; Nogueira-de-Sá e Vasconcellos-Neto, 2003; Cuignet *et al.*, 2008). O gênero *Ebenia* é encontrado atacando larvas de *Spaethiella marginata* Champion e larvas e adultos de *C. alternans* Boheman (Cuignet *et al.*, 2008).

O parasitoidismo em *O. pallidipennis* por Chalcididae ocorreu nos estágios larval e pupal. Diante o ataque do inimigo natural, as pupas de *O. pallidipennis* movimentavam seu corpo para cima e para baixo visando dificultar a fixação de inimigos naturais sobre o corpo (Costa Lima, 1914). Essa movimentação do corpo da pupa/larva, não afetou o comportamento do microhimenóptero, que andava sobre elas muitas vezes pousando do pronoto de um hospedeiro para outro. Os calcidídeos

coletados emergiram em torno de seis dias após os hospedeiros atingirem o estágio adulto. O local de saída de emergência dos parasitoides foi facilmente identificado devido ao orifício presente no pronoto do hospedeiro. Em Cassidinae são encontradas como parasitoides de larvas e/ou pupas Chalcididae das espécies do gênero *Brachymeria*, *Conura* e *Spilochalcis* (Monte, 1932; Rolston *et al.*, 1965; Rawat e Modi, 1972; Habib e Vasconcellos-Netto, 1979; Gómez, 2004; Heron, 2007; Cuignet *et al.*, 2008; Montes e Raga, 2010).

## **b) Predadores de larvas**

As larvas de *O. pallidipennis* foram predadas por insetos das ordens Hymenoptera e Coleoptera. A predação por Hymenoptera ocorreu unicamente por formigas que pertencem aos gêneros *Pseudomyrmex* sp., *Crematogaster* sp. e *Solenopsis* sp. Todas estas espécies foram encontradas visitando, frequentemente, os NEFs de *I. alba*. Acredita-se, que, devido a este fato, estas formigas tenham sido o principal fator de mortalidade no estágio larval. Nogueira-de-Sá e Vasconcellos-Netto (2003) levantam a mesma hipótese, já que as predadoras foram encontradas frequentemente atendendo ninfas de Aleyrodidae (Homoptera). Embora vários estudos tenham demonstrado que a associação de formigas ou outros organismos a plantas com NEFs diminuem a herbivoria foliar, algumas pesquisas, demonstram que esta consequência não é uma regra geral (Rutter e Rausher, 2004; Bächtold *et al.*, 2012). Hipotetiza-se que os visitantes dos NEFs de *I. alba* diminuam a herbivoria foliar. Pesquisas são necessárias para verificação de tal hipótese.

Para o cassidíneo *Eurypedus nigrosignatus* Boheman é registrado a predação de suas larvas por *Ectatomma ruidum* L (Formicidae: Ectatomminae). Ao predar, a formiga remove seu anexo larval, levando-a, assim, para o ninho (Gómez, 2004). Essa característica de remoção do anexo exúvio-fecal não foi observada para qualquer espécie de Myrmecinae e Pseudomyrmecinae predadora de *O. pallidipennis*.

Uma única vez foi observada a predação de uma larva de *O. pallidipennis* por espécie não identificada de Coccinellidae (Fig. 17). Nesta situação, as larvas estavam em cicloalexia e sem a presença da fêmea. Conforme o coccinelídeo predava a larva, as demais começavam a se alimentar, mantendo-se todas agregadas. O processo desde o início da predação até o Coccinellidae deixar a folha durou 23 minutos. Assim como as formigas, os coccinelídeos foram encontrados frequentemente visitando os NEFs de *I.*

*alba* (Fig 15B). Recursos como o néctar presente nos nectários florais e extraflorais, seiva, *honeydew* e pólen são fontes de alimento incluídas na dieta de diversos coccinélídeos predadores (Pemberton e Vandenberg, 1993; Lundgren, 2009; Almeida *et al.*, 2011). Tais recursos auxiliam estes organismos durante a ausência de presas, melhoram suas capacidades reprodutivas, servem como combustível para migração e aumentam a sobrevivência, através dos períodos de repouso e diapausa (Lundgren, 2009). Ainda segundo Lundgren (2009), adultos e larvas de Coccinellidae predadores que se alimentam também de açúcares têm melhor desempenho se comparado àqueles que predam somente.



**Figura 17.** Coccinellidae predando larva de *Omaspides pallidipennis* Boheman, 1854. Floresta Nacional de Passa Quatro, MG/BR

A presença do anexo exúvio-fecal da larva de *O. pallidipennis* não foi eficaz na defesa contra a joaninha. O mesmo ocorreu na espécie *Hemisphaerota cyanea* Say, que mesmo com seu elaborado anexo exúvio-fecal, acabou sendo predada pelo Carabidae *Calleida viridipennis* Say (Eisner e Eisner, 2000). A predação de Cassidinae por Coccinellidae foi encontrada apenas no trabalho de Heron (2007), que registra o

primeiro caso de predação de larvas de *Aspidimorpha areata* Klug por larvas do coccinelídeo *Cheilomenes* sp.

Embora não se tenha visto a predação por Hemiptera, é muito provável que ela tenha ocorrido já que estes organismos são responsáveis pela mortalidade de diversos cassidíneos (Rolston *et al.*, 1965; Windsor, 1987; Boldt *et al.*, 1991; Upton, 1996; Nogueira-de-Sá e Vasconcellos-Neto, 2003).

### **c) Predadores de pupas**

As pupas de *O. pallidipennis* foram predadas por *Conoderus* sp. (Coleoptera: Elateridae), *Crematogaster* sp. (Formicidae: Mymicinae) e por uma espécie não identificada de microlepidoptero. As pupas, ao contrário das desovas, dificilmente foram predadas por formigas. Juntamente a elas haviam, na maioria das vezes, diversas larvas parasitoidadas. Talvez por esta razão as formigas predavam “preferencialmente” as larvas parasitoidadas, pois estas não apresentavam a mesma dureza que o envoltório das pupas.

O coleóptero *Conoderus* sp. (Elateridae) foi observado por uma vez, predando pupa de *O. pallidipennis* (Fig. 18). Na oportunidade registrada, a predação já havia iniciado e a fêmea não se encontrava presente. A predação ocorreu no final da tarde. O predador mastigou ativamente, alimentando-se de apenas uma pupa. Algumas espécies do gênero *Conoderus* sp. são tidas como pragas de culturas, atacando espécies como a batata doce, *Ipomoea batatas* L. (Convolvulaceae) (Chalfant *et al.*, 1990). Uma espécie não identificada de Elateridae foi encontrada visitando o NEF.



**Figura 18.** *Conoderus* sp. (Coleoptera: Elateridae) predando pupa de *Omaspides pallidipennis* Boheman, 1854. Floresta Nacional de Passa Quatro, MG/BR

Baseando-se nas características propostas por Doutt (1959) para classificar espécies com hábitos parasitas, parasitoides ou predadores, os microlepidópteros apenas não atenderam a uma característica, a de que não se mantêm em um único hospedeiro, embora pouco se conheça sobre os hábitos dos adultos. Embora *Schacontia* sp. (Crambidae) tenha sido classificado como parasitoide no trabalho de Cuignet *et al.* (2008), preferiu-se identificá-la aqui como predador, já que englobava vários imaturos da espécie. As pupas de *O. pallidipennis* foram observadas desenvolvendo-se concomitantemente com o microlepidóptero, sempre utilizando-se da pupa do hospedeiro, como alimento e suporte. A larva do microlepidóptero tecia um casulo, englobando várias pupas do cassidíneo pela porção final do abdômen (Fig. 19 e 20).



**Figura 19.** Larva de microlepidóptero predador junto a pupas de *Omaspides pallidipennis* Boheman, 1854. Floresta Nacional de Passa Quatro, MG/BR.

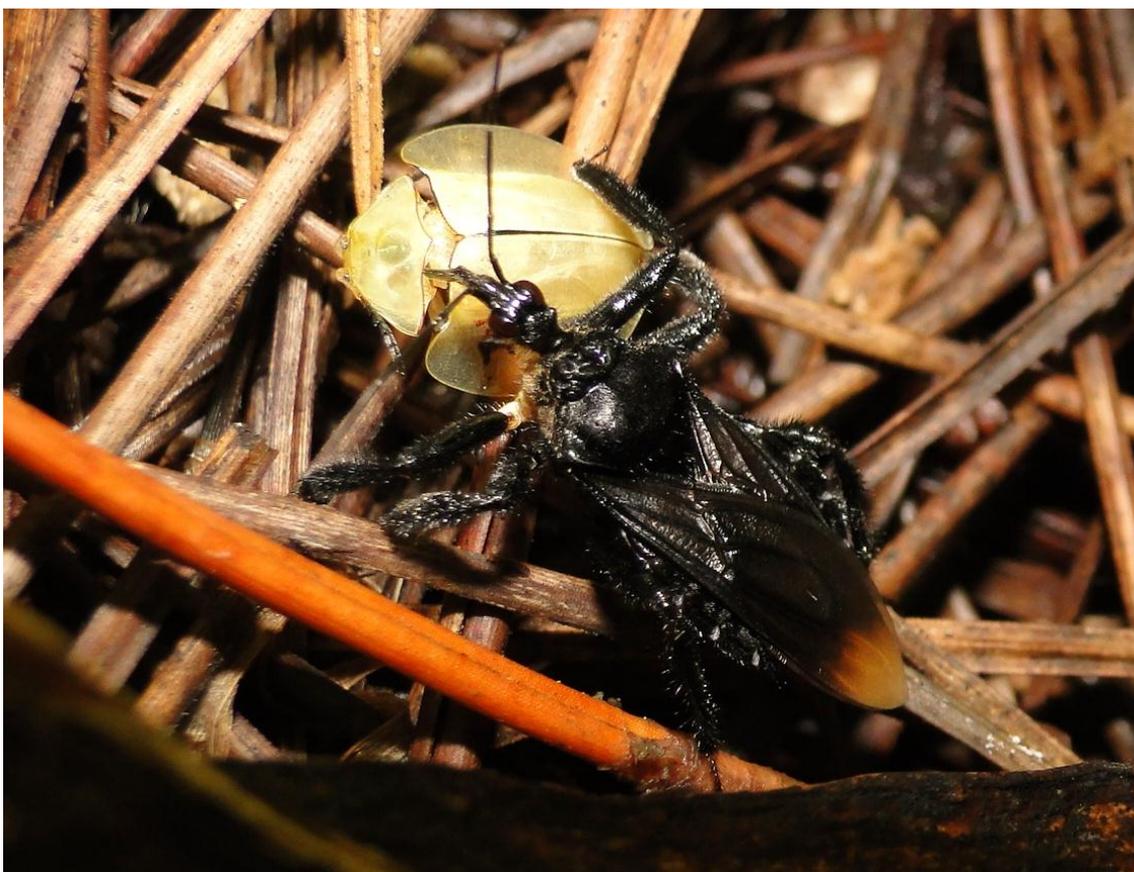


**Figura 20.** Casulo de microlepidóptero envolvendo pupas de *Omaspides pallidipennis* Boheman, 1854. Floresta Nacional de Passa Quatro, MG/BR

O parasitoidismo realizado por microlepidópteros é uma ocorrência rara, ocorrendo em apenas 3,7% (n=3 proles) dos conjuntos de pupas estudados durante os dois ciclos. Frieiro-Costa (1995) registrou 15 ataques dessa categoria em um total de 205 pupas, resultando em um índice de 7,34%. Não foi possível estabelecer como as mariposas encontravam suas presas. Nos três casos observados o inimigo natural já estava agregado ao seu hospedeiro.

#### d) Predador de adulto

Apenas foi observado o ataque por uma espécie não identificada de Hemiptera (Fig. 21). Adultos e ninfas de *Arilus carinatus* (Reduviidae: Zelinae) são predadores da espécie também subsocial, *O. tricolorata* Boheman, 1854.



**Figura 21.** Hemiptera predando *Omaspides pallidipennis* Boheman, 1854. Floresta Nacional de Passa Quatro, MG/BR

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alcock, J. 2001. **Animal Behavior** (7<sup>a</sup> ed). Sunderland: Sinauer Associates, 496 p.
- Almeida, L.M.; Correa, Geovan, H.; Giorgi, J.A.; Grossi, P. C. 2011. New record of predatory ladybird beetle (Coleoptera, Coccinellidae) feeding on extrafloral nectaries. **Revista Brasileira de Entomologia** 55(3): 447-450.
- Alonso, L.E. 2010. Ant conservation: current status and a call to action. In: Lach, L.; Parr, C.L.; Abbott, K.L. **Ant Ecology**. Nova York: Oxford University Press, 59-74.
- Altmann, J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. **Behaviour** 49 (3): 227-267.
- Bächtold, A.; Del-Claro, K.; Kaminski, L.A.; Freitas, A.V.L.; Oliveira, P.S. 2012. Natural history of an ant-plant-butterfly interaction in a Neotropical savanna, **Journal of Natural History** 46(15/16): 943-954.
- Baker, H.G. 1977. Non-sugar chemical constituents of nectar. **Apidologie** 8(4): 349-356.
- Becker, M.; Frieiro-Costa, F. 1987. An analysis of the fate of eggs of *Gratiana spadicea* (Klug, 1829) (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae) in relation to the position in the ootheca. **Revista Brasileira de Zoologia** 47(3): 195-205.
- Beckmann, R.L.Jr; Stucky, J.M. 1981. Extrafloral nectaries and plant guarding in *Ipomoea pandurata* (L.) G. F. W. Mey. (Convolvulaceae). **American Journal of Botany** 68(1): 72-79.
- Boldt, P.E.; Cordo, H.A.; Gandolfo, D. 1991. Life history of *Stolas (Anacassis) fuscata* (Klug) (Coleoptera: Chrysomelidae) on seepwillow, *Baccharis salicifolia* (R.&P.) Pers. (Asteraceae). **Proceedings of the Entomological Society of Washington** 93(4): 839-844.
- Bottcher, A.; Zolin, J.P.; Nogueira-de-Sá, F.; Trigo, J.R. 2009. Fecal shield chemical defence is not important in larvae of the tortoise beetle *Chelymorpha reimoseri* (Chrysomelidae, Cassidinae, Stolaini). **Chemoecology** 19(1): 63-66.
- Buzzi, Z.J. 1976. Contribuição ao conhecimento da biologia de *Zatrephina meticulosa* Spaeth, 1909 (Coleoptera, Chrysomelidae). **Revista Brasileira de Biologia** 36 (2): 381-385.

- Buzzi, Z.J. 1988. Biology of Neotropical Cassidinae. In: Jolivet, P.; Petitpierre, E.; Hsiao, T.H. **Biology of Chrysomelidae**. London: Kluwer Academic Publishers, 217-232.
- Byk, J.; Del-Claro, K. 2011. Ant-plant interaction in the Neotropical savanna: direct beneficial effects of extrafloral nectar on ant colony fitness. **Population Ecology** 53(2): 327-332.
- Capinera, J. L. 2008. **Encyclopedia of entomology** (2<sup>a</sup> ed). Dordrecht: Springer, 4346 p.
- Chaboo, C.S. 2002. First report of immature stages, genitalia and maternal care in *Eugenysa columbiana* (Boheman) (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae: Stolaini). **The Coleopterists Bulletin** 56(1): 50-67.
- Chaboo, C.S. 2007. Biology and phylogeny of the Cassidinae Gyllenhal sensu lato (tortoise and leaf-mining beetles) (Coleoptera: Chrysomelidae). **Bulletin of the American Museum of Natural History** 305: 250 p.
- Chaboo, C.S. 2011. Defensive behaviors in Leaf Beetles: from the unusual to the weird. In: Vivanco, J.M.; Weir, T. (eds.). **Chemical Biology of the Tropics**. Berlin: Springer-Verlag 59-69.
- Chalfant, R.B.; Jansson, R.K.; Seal, D.R.; Schalk, J.M. 1990. Ecology and management of sweet potato insects. **Annual Reviews of Entomology** 35: 157-180.
- Costa Lima, A. 1914. Nota relativa ao cassidideo *Omplata pallidipennis* (Dejean). **Memórias do Instituto Oswaldo Cruz** 6: 112-145.
- Costa Lima, A. 1955. **Insetos do Brasil**. 9 Tomo, capítulo XXIX. Coleópteros, 3<sup>a</sup> parte, 289 p.
- Cuignet, M.; Hance, T.; Windsor, D.M. 2007. Phylogenetic relationships of egg parasitoids (Hymenoptera: Eulophidae) and correlated life history characteristics of their Neotropical Cassidinae hosts (Coleoptera, Chrysomelidae). **Molecular Phylogenetics and Evolution** 42(3): 573-584.
- Cuignet, M.; Windsor, D.; Reardon, J.; Hance, T. 2008. The diversity and specificity of parasitoids attacking Neotropical tortoise beetles (Chrysomelidae: Cassidinae). In: Jolivet, P.; Santiago-Blay, J.; Schmitt, M. (eds.). **Research on Chrysomelidae** volume 1. Leiden: Brill, 345-367.
- Del-Claro, K.; Byk, J.; Yugue, G.M.; Morato, M.G. 2006. Conservative benefits in an ant-hemipteran association in the Brazilian tropical savanna. **Sociobiology** 47(2): 415-421

- De Santis, L. 1983. Las especies argentinas, uruguayas y brasileñas del género *Emersonella* Girault, 1916 (Insecta, Hymenoptera, Eulophidae). **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil** 12(2): 249-259.
- Dobler, S.; Dalozze, D.; Pasteels, J.M. 1998. Sequestration of plant compounds in a leaf beetle's secretion: cardenolides in *Chrysochus*. **Chemoecology** 8(3):111-118.
- Doutt, R.L. 1959. The biology of parasitic Hymenoptera. **Annual Review of Entomology** 4: 161-182.
- Eisner, T.; Eisner, M. 2000. Defensive use of a fecal thatch by a beetle larva (*Hemisphaerota cyanea*). **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America** 97(6): 2632-2636.
- Eisner, T.; Van Tassel, E.; Carrel, J.E. 1967. Defensive use of a "fecal shield" by a beetle larva. **Science** 158: 1471-1473.
- Friero-Costa, F.A. 1995. **Biologia de populações e etologia de *Omaspides tricolorata* (Boheman, 1954) (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae) na Serra do Japi, Jundiá-SP**. Tese de Doutorado, UNICAMP, Campinas, 97 p.
- Friero-Costa, F.A.; Vasconcellos-Neto, J. 2003. Biological and ecological studies on the tortoise beetle *Omaspides tricolorata* Boheman, 1854 (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae). In: Furth, D.G. **Special Topics in Leaf Beetle Biology**. Moscow: Pensoft, 213-225.
- Gómez, N.E. 2004. Survivorship of immature stages of *Eurypedus nigrosignatus* Boheman (Chrysomelidae: Cassidinae: Physonotini) in Central Panama. **Coleopterists Bulletin** 58(4): 489-500.
- Habib, M.E.M.; Vasconcellos-Neto, J. 1979. Biological studies on *Botanochara impressa* Panzer, 1789 (Coleoptera: Chrysomelidae). **Revista de Biologia Tropical** 27(1): 103-110.
- Hamilton, W.D. 1964. The genetical evolution of social behavior: I, II. **Journal of Theoretical Biology** 7: 1-52.
- Hartmann, T.; Theuring, C.; Witte, L.; Schulz, S.; Pasteels, J.M. 2003. Biochemical processing of plant acquired pyrrolizidine alkaloids by the neotropical leaf-beetle *Platyphora boucardi*. **Insect Biochemistry and Molecular Biology** 33(5): 515-523.
- Hawkins, B.A.; Cornell, H.V.; Hochberg, M.E. 1997. Predators, parasitoids, and pathogens as mortality agents in phytophagous insect populations. **Ecology** 78(7): 2145-2152.

- Heron, H.D.C. 2007. The life history of *Aspidimorpha areata* (Klug, 1835) (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae). **African Entomology** 15(1): 75-87.
- Hill, P.; Hulley, P.E. 1995. Biology and host range of *Gratiana spadicea* (Klug, 1829) (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae), a potential biological control agents for the weed *Solanum sisymbriifolium* Lamarck (Solanaceae) in South Africa. **Biological Control** 5(3): 345-352.
- Hinton, H.E. 1944. Some general remarks on sub-social beetles, with notes on the biology of the staphylinid, *Platystethus arenarius* (Fourcroy). **Proceedings of the Royal Entomological Society of London** 19(10/12): 115-130.
- Hsiao, T.H.; Windsor, D.M. 1999. Historical and biological relationships among Hispinae inferred from 12S MTDNA sequence data. In: Cox, M.L. **Advances in Chrysomelidae Biology** 1. Leiden: Backhuys Publishers, 39-50.
- Jolivet, P. 1999. Sexual behaviour among Chrysomelidae. In: Cox, M.L. **Advances in Chrysomelidae Biology** 1. Leiden: Backhuys Publishers, 391-409.
- Jolivet, P.; Vasconcellos-Neto, J.; Weinstein, P. 1990. Cicloalexys: a new concept in the larval defense of insects. **Insecta Mundi** 4(1): 133-142.
- Keller, G.P.; Windsor, D.M.; Saucedo, J.M.; Werren, J.H. 2004. Reproductive effects and geographical distributions of two *Wolbachia* strains infecting the Neotropical beetle, *Chelymorpha alternans* Boh. (Chrysomelidae, Cassidinae). **Molecular Ecology** 13(8): 2405-2420.
- Keeler, K.H.; Kaul, R.B. 1984. Distribution of defense nectaries in *Ipomoea* (Convolvulaceae). **American Journal of Botany** 71(10): 1364-1372.
- Krombein, K.V.; Hurd Jr, P.D.; Smith, D.R.; Burks, B.D. 1979. **Catalogue of Hymenoptera in America North of Mexico**. Washington: Smithsonian Institution Press, 2735 p.
- Lawrence, P.O. 1980. Host-parasite hormonal interactions: an overview. **Journal of Insect Physiology** 32(4): 295-298.
- Loiácono, M.S.; Margaría, C.B.; Gallardo, F.E.; Diaz, N.B. 2002. The types of Eulophidae (Hymenoptera: Chalcidoidea) housed at the Museo de La Plata, Argentina. **Revista de la Sociedad Entomológica Argentina**. 61(1/2): 69-78.
- Lundgren, J.G. 2009. Nutritional aspects of non-prey foods and the life histories of predaceous Coccinellidae. **Biological Control** 51(2): 294-305.
- Mappes, J.; Mappes, T.; Lappalainen, T. 1997. Unequal investment in offspring quality in relation to predation risk. **Evolutionary Ecology** 11: 237-243.

- Monte, O. 1932. Alguns Cassidideos, pragas da batata doce. **Boletim de Agricultura Zootecnica e Veterinaria** 5: 43-46
- Montes, S.M.N.M.; Costa, V.A. 2011. Parasitismo de huevos de *Paraselenis flava* (Coleoptera: Chrysomelidae) en batata (*Ipomoea batatas*). **Revista Colombiana de Entomologia** 37(2): 249-250.
- Montes, S.M.N.M.; Raga, A. 2010. “Fusquinha” *Paraselenis flava* (L. 1758) praga da batata-doce. São Paulo: Instituto Biológico (Documento Técnico nº 004), 1-8.
- Morton, T.C.; Vencl, F.V. 1998. Larval beetles form a defense from recycled host-plant chemicals discharged as fecal wastes. **Journal of Chemical Ecology** 24(5):765-785.
- Nogueira-de-Sá, F. 2004. Defensive strategies of two Cassidinae larvae: the role of fecal shields and chemical substances. **Chrysomela** 43: 6-8.
- Nogueira-de-Sá, F.; Trigo, J.R. 2005. Faecal shield of the tortoise beetle *Plagiometriona* aff. *flavescens* (Chrysomelidae: Cassidinae) as chemically mediated defence against predators. **Journal of Tropical Ecology** 21(2): 189-194.
- Nogueira-de-Sá, F.; Vasconcellos-Neto J. 2003. Natural enemies of Neotropical Cassidinae (Coleoptera: Chrysomelidae). In: Furth, D.G. **Special Topics in Leaf Beetle Biology**. Moscow: Pensoft, 161-173.
- Olivares-Donoso, R.; Fuentes-Contreras, E.; Niemeyer, H.M. 2000. Identificación de parasitoides de *Chelymorpha varians* Blanchard (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae) en una localidad de Chile central. **Revista Chilena de Entomología** 27: 65-69.
- Pasteels, J.M.; Braekman, J.C.; Dalozé, D. 1988. Chemical defense in the Chrysomelidae. In: Jolivet, P.; Petitpierre, E.; Hsiao, T.H. **Biology of the Chrysomelidae**. NL-Den Hague: Kluwer Academic Publisher. 233-252.
- Pasteels, J.M.; Termonia, A.; Windsor, D.M.; Ludger, W.; Theuring, C.; Hartmann, T. 2001. Pyrrolizidine alkaloids and pentacyclic triterpene saponins in the defensive secretions of *Platyphora* leaf beetles. **Chemoecology** 11(3): 113-120.
- Pemberton, R.W.; Vandenberg, N.J.. 1993. Extrafloral nectar feeding by ladybird beetles (Coleoptera: Coccinellidae). **Proceedings of the Entomological Society of Washington** 95(2): 139-151.
- Peredo, L.C. 2002. Description, biology, and maternal care of *Pachycoris klugii* (Heteroptera: Scutelleridae). **The Florida Entomologist** 85(3):464-473.

- Rawat, R.R.; Modi, B.N. 1972. Preliminary study on the biology and natural enemies of tortoise-beetle, *Oocassida pudibunda* Boh. (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae) in Madhya Pradesh. **Indian Journal of Agricultural Sciences** 42(9): 854-856.
- Resh, V.H.; Cardé, R.T. 2003. **Encyclopedia of insects**. California: Academic Press, 1266 p.
- Rodriguez, V. 1994. Sexual behavior in *Omaspides convexicollis* Spaeth and *O. bistrriata* Boheman (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae), with notes on maternal care of eggs and young. **Coleopterists Bulletin** 48(2): 140-144.
- Rolston, L.H.; Mayes, R.; Edwards, P.; Wingfield, M. 1965. Biology of the eggplant tortoise beetle (Coleoptera, Chrysomelidae). **Journal of Kansas Entomological Society** 38(4): 362-366.
- Rutter, M.T.; Rausher, M.D. 2004. Natural selection on extrafloral nectar production in *Chamaecrista fasciculata*: the costs and benefits of a mutualism trait. **Evolution** 58(12): 2657-2668.
- Smith, R.L.; Smith, T.M. 2001. **Ecology and Field Biology**. 6<sup>a</sup> ed. São Francisco: Benjamin Cummings, 771 p.
- Tallamy, D.W. 1984. Insect parental care. **Bioscience** 34(1): 20-24
- Tallamy, D.W. Wood, T.K. 1986. Convergence patterns in subsocial insects. **Annual Review of Entomology** 31: 369-390.
- Tauber, M.J.; Tauber, C.A; Masaki, S. 1986. **Seasonal adaptations of insects**. New York: Oxford University Press, 411 p.
- Trillo, P.A. 2008. **Pre- and post-copulatory sexual selection in the tortoise beetle *Acromis sparsa* (Coleoptera: Chrysomelidae)**. Dissertação, Universidade da Califórnia, San Diego, Califórnia, 108 p.
- Trivers, R.L. 1971. The evolution of reciprocal altruism. **Quarterly Review of Biology** 46(1): 35-57.
- Upton, N. 1996. Beetlemania. Green Umbrella Ltd. and National Geographic Television, Bristol, UK. Disponível em: <http://video.google.com/videoplay?docid=1500950407676094849>. Último acesso em dezembro de 2011.
- Vasconcellos-Neto, J. 1987. **Genética ecológica de *Chelymorpha cribaria*, F. 1775 (Cassidinae, Chrysomelidae)**. Tese de Doutorado, UNICAMP, 254 p.

- Vasconcellos-Neto, J. 1988. Genetics of *Chelymorpha cribaria*, Cassidinae: colour patterns and their ecological meanings. In: Jolivet, P.; Petitpierre, E.; Hsiao, T.H. **Biology of Chrysomelidae**. London: Kluwer Academic Publishers, 217-232.
- Vencl, F.V.; Nogueira-de-Sá, F.; Allen, B.J.; Windsor, D.M.; Futuyma, D.J. 2005. Dietary specialization influences the efficacy of larval tortoise beetle shield defenses. **Oecologia** 145(3): 409-414.
- Williams, L III.; Coscarón, M.C.; Dellapé, P.M.; Roane, T.M. 2005. The shield-backed bug, *Pachycoris stallii*. Description of immature stages, effect of maternal care on nymphs, and notes on life history. **Journal of Insect Science** 5: 1-13.
- Wilson, E.O. 1971. **The insect societies**. Cambridge: Belknap Press of Harvard University Press, 697 p.
- Windsor, D.M. 1987. Natural history of a subsocial tortoise beetle, *Acromis sparsa* Boheman (Chrysomelidae, Cassidinae) in Panama. **Psyche** 94(1/2): 127-150.
- Windsor, D.M.; Choe, J.C. 1994. Origins of parental care in chrysomelid beetles. In: Jolivet, P.; Cox, M.L.; Petitpierre, E. **Novel aspects of the biology of Chrysomelidae**. London: Kluwer Academic Publishers, 111-117.

## CONCLUSÕES

- *Omaspides pallidipennis* é uma espécie monófaga, alimentando-se, na Flona de Passa Quatro, unicamente de *Ipomoea alba* (Convolvulaceae).
- As fêmeas de *O. pallidipennis* ovipõem em folhas da planta hospedeira e têm nítida predileção pela superfície abaxial. Preferem ovipositar na nervura principal, na extremidade distal.
- A massa de ovos é desprovida de qualquer cobertura (lamelas e/ou fezes).
- O aspecto da folha da hospedeira é um indicador seguro do estágio de desenvolvimento das larvas.
- As larvas apenas buscam nova folha para se alimentar quando a que estão já não tem mais qualquer recurso disponível.
- Ao chegarem a uma nova folha as larvas andam pela nervura principal até à região distal foliar e então, iniciam a alimentação, deslocando-se gradativamente em direção ao pecíolo.
- *O. pallidipennis* é uma espécie subsocial, com cuidado maternal, permanecendo junto a prole desde a desova até a emergência dos novos adultos.
- As fêmeas não diferem a sua própria prole daquela proveniente de outra fêmea da mesma espécie.
- Todas as desovas e larvas de primeiro estágio que ficam sem a presença da fêmea são predadas.
- As larvas de 5º estágio embricam-se em um dos ramos da planta hospedeira normalmente abaixo das plantas suportes antes de atingirem o estágio pupal.
- As fêmeas guardiãs só se alimentam durante o estágio larval da prole.
- As várias espécies de insetos parasitoides que atacam as proles de *O. pallidipennis* apesar de serem diversas e atuarem em estágios diferentes do hospedeiro, têm comportamentos de ataque semelhantes, mostrando uma evolução convergente.
- A proteção da fêmea de *O. pallidipennis* é eficiente contra ataques de formigas predadoras e coccinelídeos, mas não contra parasitoides que desenvolveram características que permitem enganar a guardiã.
- O orifício de saída feito por Hymenoptera parasitoides de larvas e pupas, é indicador seguro do número de parasitoides que emergiram de um conjunto.

## APÊNDICE 1

Parasitoides de ovos de Cassidinae Gyllenhal, 1813 (Coleoptera: Chrysomelidae)

Parasitoide	Espécie de Cassidinae hospedeiro	Referências
Hymenoptera (Eulophidae: Entodoninae)		
<i>Emersonella albicoxa</i>	<i>Hilarocassis evanida</i>	Cuignet <i>et al.</i> , 2007; 2008
<i>E. carballoi</i>	<i>Agroiconota propinqua</i> * <i>Charidotella zona</i> * <i>Deloyala guttata</i> *	Cuignet <i>et al.</i> , 2007; 2008
<i>E. cuignetae</i>	<i>Chelymorpha alternans</i>	Cuignet <i>et al.</i> , 2007; 2008
<i>E. desantisi</i>	<i>Charidotella zona</i>	Cuignet <i>et al.</i> , 2008
<i>E. nr hastata</i>	<i>Hybosa melicula</i>	Cuignet <i>et al.</i> , 2008
<i>E. horismenoides</i>	<i>Cistudinella foveolata</i>	Cuignet <i>et al.</i> , 2007; 2008
<i>E. reticulata</i>	<i>Polychalma multicava</i>	Cuignet <i>et al.</i> , 2007; 2008
<i>E. niveipes</i>	<i>Chelymorpha alternans</i> <i>Chelymorpha cassidea</i> <i>Chelymorpha variabilis</i> <i>Chelymorpha indigesta</i> <i>Hilarocassis evanida</i> <b><i>Omaspides tricolorata</i></b> <i>Stolas angulata</i> <i>Stolas pictilis</i> <i>Stolas xanthospila</i>	Krombein, 1979; De Santis, 1983; Frieiro-Costa, 1995; Cuignet <i>et al.</i> , 2007; 2008
<i>E. oecia</i>	<i>Gratiana spadicea</i>	De Santis, 1983; Becker e Frieiro-Costa, 1987; Hill e Hulley, 1995; Loiácono <i>et al.</i> , 2002
<i>E. planiscuta</i>	<i>Stolas lebasii</i> *	Cuignet <i>et al.</i> , 2007; 2008
<i>E. pubipennis</i>	<b><i>Acromis sparsa</i></b> * <b><i>Paraselenis tersa</i></b> * <b><i>Paraselenis flava</i></b>	Cuignet <i>et al.</i> , 2007; 2008; Montes e Costa, 2011
<i>E. rotunda</i>	<i>Agroiconota propinqua</i> * <i>Agroiconota judaica</i> * <i>Charidotella zona</i> * <i>Charidotella sexpunctata</i> *	Olivares-Donoso <i>et al.</i> , 2000; Cuignet <i>et al.</i> , 2008

<b>Parasitoide</b>	<b>Espécie de Cassidinae hospedeiro</b>	<b>Referências</b>
<b><i>E. rotunda</i></b>	<i>Charidotella proxima</i> *	Olivares-Donoso <i>et al.</i> , 2000;
	<i>Charidotella sinuata</i> *	Cuignet <i>et al.</i> , 2008
	<i>Charidotella ventricosa</i> *	
	<i>Charidotis vitreata</i> *	
	<i>Chelymorpha varians</i>	
	<i>Deloyala guttata</i> *	
	<i>Metrionella erratica</i> *	
	<i>Microctenochira fraterna</i> *	
	<i>Microctenochira nigrocincta</i> *	
	<i>Microctenochira nr nigrocincta</i> *	
<b><i>E. saturata</i></b>	<i>Anacassis fuscata</i>	Loiácono <i>et al.</i> , 2002
	<i>Stolas prolixa</i>	
<b><i>E. tanigaster</i></b>	<i>Charidotis abrupta</i>	Cuignet <i>et al.</i> , 2007; 2008
<b><i>E. trimaculata</i></b>	<i>Zatrephina meticulosa</i>	Azevedo <i>et al.</i> , 2000
<b><i>E. varicolor</i></b>	<i>Tapinaspis waesmali</i>	Cuignet <i>et al.</i> , 2007; 2008
<b><i>E. windsori</i></b>	<b><i>Omaspides bistrata</i></b>	Cuignet <i>et al.</i> , 2008
	<b><i>Omaspides convexicollis</i></b>	
<b><i>Tetrastichus</i> sp.</b> (Eulophidae: Tetrastichinae)	<i>Cassida rubiginosa</i>	Eisner <i>et al.</i> , 1967
<b><i>Aprostocetus</i> sp.</b> (Signiphoridae)	<i>Agroiconota propinqua</i>	Cuignet <i>et al.</i> , 2008
	<i>Discomorpha salvini</i>	
-	<i>Charidotis abrupta</i>	Cuignet <i>et al.</i> , 2008

(\*) Espécie de Cassidinae relatado com espécie de parasitoide forético. (-) Espécie não identificada. As espécies de Cassidinae em negrito apresentam cuidado parental.

## APÊNDICE 2

Parasitoides e predadores de larvas (L), pupas (P) e adultos (A) de Cassidinae Gyllenhal, 1813.

Taxa do inimigo natural	Espécie de Cassidinae predada ou parasitoida	Estágio de desenvolvimento afetado	Referências
Hymenoptera			
(Chalcididae)			
<i>Brachymeria russelli</i>	<i>Chelymorpha alternans</i> <i>C. sericea</i>	L – P (Parasitoidismo)	Cuignet <i>et al.</i> , 2008
<i>Spilochalcis sanguineiventris</i>	<i>Gratiana pallidula</i>	P (Parasitoidismo)	Rolston, <i>et al.</i> , 1965
Diptera			
(Tachinidae)			
<i>Eucelatoria parkeri</i>	<i>Anacassis fuscata</i> <i>A. prolixa</i> <i>Chelymorpha varians</i>	L – P (Parasitoidismo)	Buzzi, 1988; Boldt <i>et al.</i> , 1991; Olivares-Donoso <i>et al.</i> , 2000
Nematoda			
(Nematomorpha)			
<i>Nematophora sp.</i>	<i>Stolas cuculata</i>	L – A (Parasitismo)	Cuignet <i>et al.</i> , 2008
<i>Nematophora sp.</i>	<i>Agroiconota propinqua</i>	L (Parasitoidismo)	Cuignet <i>et al.</i> , 2008
<i>Nematophora sp.</i>	<i>Acromis sparsa</i>	L (Parasitoidismo)	Cuignet <i>et al.</i> , 2008
Coleoptera			
(Carabidae)			
<i>Calleida viridipennis</i>	<i>Hemisphaerota cyanea</i>	(Predação)	Eisner e Eisner, 2000
Diptera			
(Asilidae)			
-	<i>Physonota sp</i>	A (Predação)	Nzioka <i>et al.</i> , 2007.
Neuroptera			
(Chrysopidae)			
<i>Chrysoperla sp.</i> <i>C. carnea</i>	<i>Cassida rubiginosa</i>	L (Predação)	Schenk e Backer, 2002; Bacher e Luder, 2005
Orthoptera			
(Conocephalidae)			
<i>Conocephalus sp.</i>	<i>Omaspides tricolorata</i>	P (Predação)	Friero-Costa, 1995
(Mantidae)			
<i>Pseudomioteryx sp.</i>	<i>E. nigrosignatus</i>	L (Predação)	Gómez, 2004
Hymenoptera			
(Vespidae)			
<i>Polistes dominulus</i>	<i>Cassida rubiginosa</i>	L (Predação)	Schenk e Backer, 2002; Bacher e Luder, 2005

Taxa do inimigo natural	Espécie de Cassidinae predada ou parasitoida	Estágio de desenvolvimento afetado	Referências
(Formicidae)			
<i>Ectatomma ruidum</i>	<i>E. nigrosignatus</i>	L (Predação)	Gómez, 2004
Hemiptera			
(Pentatomidae)			
<i>Stiretrus anchorago</i>	<i>Gratiana pallidula</i>	P (Predação)	Rolston <i>et al.</i> , 1965
<i>S. decastigmata</i>	<i>Anacassis fuscata</i>	L (Predação)	Boldt <i>et al.</i> , 1991
<i>S. decemguttatus</i>	<i>Stolas chalybea</i>	L (Predação)	Nogueira-de-Sá e Vasconcellos-Neto, 2003
<i>Oplomus catena</i>	<i>Stolas chalybea</i>	L (Predação)	Nogueira-de-Sá e Vasconcellos-Neto, 2003
(Reduviidae: Zelinae)			
<i>Arilus carinatus</i>	<i>Omaspides tricolorata</i>	A (predação)	Friero-Costa, 1995
Heteroptera (Nabidae)			
<i>Eocanthecona furcellata</i>	<i>Craspedonta leayana</i>	L (Predação)	Garthwaite <i>apud</i> Chaboo, 2007
Heteroptera (Pentatomidae)			
<i>Cantheconidae furcellata</i>	<i>Oocasida pudibunda</i>	L (Predação)	Rawat e Modi, 1972
Aves (Cuculiformes: Coccyzidae)			
<i>Piaya cayana</i>	<i>Chelymorpha reimoseri</i>	L – A (Predação)	Bottcher, <i>et al.</i> , 2009
Aranae (Thomisidae)			
<i>Misumenops sp.</i>	<i>Stolas chalybea</i>	L (Predação)	Nogueira-de-Sá e Vasconcellos Neto, 2003
(Theridiidae)			
<i>Achearanea tessellata</i>	<i>Stolas chalybea</i>	L (Predação)	Nogueira-de-Sá e Vasconcellos Neto, 2003
(Tetragnathidae)			
<i>Nephila clavipes</i>	<i>Stolas chalybea</i>	A (Predação)	Nogueira-de-Sá e Vasconcellos Neto, 2003
(Oxyopidae)			
<i>Oxyopes sp.</i>	<i>Eurypedus nigrosignatus</i>	- (Predação)	Gómez, 2004
<i>Peucetia sp.</i>			

<b>Taxa do inimigo natural</b>	<b>Espécie de Cassidinae predada ou parasitoida</b>	<b>Estágio de desenvolvimento afetado</b>	<b>Referências</b>
Lepidoptera (Pyralidae)			
<b><i>Schaconthia</i> sp.</b>	<i>Acromis sparsa</i>	L (Predação)	Windsor, 1987
<b><i>Eupoca</i> sp.</b>	<i>Omaspides tricolorata</i>	L – P (Predação)	Friero-Costa, 1995
(Crambidae)			
<b><i>Schaconthia</i> sp.</b>	<i>Polychalma multicava</i>	L (parasitoide)	Cuignet <i>et al.</i> , 2008