



MARIANA DEPRÁ CUOZZO

**HISTÓRIA NATURAL DE *Paraselenis dichroa*
GERMAR, 1824 (COLEOPTERA:
CHRYSOMELIDAE: CASSIDINAE)**

LAVRAS – MG

2016

MARIANA DEPRÁ CUOZZO

**HISTÓRIA NATURAL DE *Paraselenis dichroa* GERMAR, 1824
(COLEOPTERA: CHRYSOMELIDAE: CASSIDINAE)**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós Graduação em Entomologia, área de concentração em Entomologia, para a obtenção do título de Mestre.

Orientadora

Dra. Brígida Souza

Coorientador

Dr. Fernando A. Frieiro-Costa

LAVRAS – MG

2016

**Ficha catalográfica elaborada pelo Sistema de Geração de Ficha Catalográfica da Biblioteca
Universitária da UFLA, com dados informados pelo(a) próprio(a) autor(a).**

Cuozzo, Mariana Deprá.

História natural de *Paraselenis dichroa* Germar,
1824(Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae) / Mariana Deprá
Cuozzo. – Lavras : UFLA, 2016.

86 p. : il.

Dissertação (mestrado acadêmico)—Universidade Federal de
Lavras, 2016.

Orientador(a): Brígida de Souza.

Bibliografia.

1. Cassidíneo. 2. Biologia. 3. Comportamento. 4. Inimigos
naturais. 5. Condições naturais. I. Universidade Federal de Lavras.
II. Título.

MARIANA DEPRÁ CUOZZO

**HISTÓRIA NATURAL DE *Paraselenis dichroa* GERMAR, 1824
(COLEOPTERA: CHRYSOMELIDAE: CASSIDINAE)**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós Graduação em Entomologia, área de concentração em Entomologia, para a obtenção do título de Mestre.

APROVADA em 24 de fevereiro de 2016

Dra. Ronara de Souza Ferreira UFES

Dr. Filipe Machado França UFLA

Dra. Brígida Souza

Orientadora

Dr. Fernando A. Frieiro-Costa

Coorientador

LAVRAS – MG

2016

Aos meus pais, Luiz e Graça, pelo amor incondicional e apoio nesta trajetória.

Aos meus irmãos, Ju e Gu, por vibrarem por mim em todos os momentos,

DEDICO

AGRADECIMENTOS

À Universidade Federal de Lavras (UFLA) e ao Departamento de Entomologia (DEN), pela oportunidade concedida para realização do Mestrado.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pela concessão da bolsa de estudos.

Aos funcionários da Floresta Nacional de Passa Quatro (FLONA), pela atenção, disponibilidade de recursos e afins. Ao Reinaldo, amigo que me acompanhou no campo; não mediu esforços para me ajudar na pesquisa.

À orientadora professora Dr. Brígida, que me apoiou, confiou em mim e me deu forças durante a pesquisa, dedicando-se para compreender os cassidíneos. Sou extremamente grata a você!!!

Ao coorientador Dr. Fernando, que me apresentou os cassidíneos e a FLONA de Passa Quatro, pelos quais eu me apaixonei. Sou muito grata pela sua dedicação, principalmente no campo.

Aos meus amados pais, por todo incentivo, amor e dedicação que me deram! Vocês são meus exemplos, e quero sempre ser guiada por vocês.

Aos meus irmãos, que mesmo distantes, sempre tinham interesse em conhecer meus “bichos”. Obrigada pelo carinho!

Ao meu lindo namorado, Matheus, que sempre me apoiou nas minhas decisões, mostrando sua sinceridade e compreensão com meu trabalho. Obrigada por me ajudar em campo também, sua companhia era a melhor!!!

À Lenira, que sempre se mostrou interessada pelos meus estudos, sempre se prontificando em ajudar!

Ao Dr. Ernesto Prado e MSc Thiago Marinho, pelas identificações dos inimigos naturais.

À Raquel, amiga de todas as horas, que me ajudou em várias etapas dessa trajetória. Auxiliou-me com as análises estatísticas, gráficos, qualificação.

Além, claro, dos conselhos. Admiro muito você amiga, e acredito muito no seu potencial!!!

À Laís, que sempre se disponibilizou em ajudar-me. Agradeço por me ensinar a usar o software R!!! Obrigada amiga.

À amiga Paula, que me proporcionou ensinamentos sobre os cassidíneos, e que me auxiliou em campo. Agradeço também pelo carinho e acolhimento de você e Reiko! Nunca vou esquecer-me dos cachorros! Era sempre alegre estar com vocês.

Aos amigos sempre presentes em minha vida, Carol e Ramon, que me apoiaram e me deram conselhos sempre na hora precisa.

Às amigas Lívia, Luiza, Sandra e Ivana. Vocês são muito especiais e sempre vou levar comigo um pedacinho de cada uma. Obrigada por cada palavra amiga, por cada conselho, pelas diversões e gargalhadas!!!

FILOSOFIA DO SUCESSO

“Se você pensa que é um derrotado, você será derrotado.
Se não pensar “quero a qualquer custo!” Não conseguirá nada.
Mesmo que você queira vencer, mas pensa que não vai conseguir, a vitória não sorrirá para você.

Se você fizer as coisas pela metade, você será fracassado.
Nós descobrimos neste mundo que o sucesso começa pela intenção da gente e tudo se determina pelo nosso espírito.

Se você pensa que é um malgrado, você se torna como tal.
Se almeja atingir uma posição mais elevada, deve, antes de obter a vitória, dotar-se da convicção de que conseguirá infalivelmente.

A luta pela vida nem sempre é vantajosa aos fortes nem aos espertos. Mais cedo ou mais tarde, quem cativa a vitória é aquele que crê plenamente. Eu conseguirei!”

NAPOLEON HILL

RESUMO

Cassidinae Gyllenhal, 1813 é a segunda maior subfamília de Chrysomelidae, com cerca de 6.000 espécies distribuídas no mundo. Esses besouros são muito característicos quanto à morfologia, biologia e comportamento. Este estudo objetivou descrever o ciclo de vida de *Paraselenis dichroa*, alguns aspectos biológicos e comportamentais, bem como identificar os inimigos naturais e determinar seu efeito sobre os estágios imaturos dessa espécie. A pesquisa foi realizada entre fevereiro e abril de 2015, na Floresta Nacional de Passa Quatro (Mata Atlântica), Passa Quatro, MG, Brasil. Para o experimento de biologia e etologia, foram realizadas observações diárias, pela manhã e à tarde, avaliando-se 33 fêmeas e suas proles nas plantas hospedeiras *Ipomoea* sp. e *Merremia macrocalyx* (Convolvulaceae). No experimento sobre os inimigos naturais, foram realizados dois tratamentos, com e sem proteção da prole. Verificou-se que a espécie possui dois ciclos reprodutivos. Os ovos são depositados em massas junto à nervura principal e na face abaxial da folha (n=25). A desova é imbricada, pedunculada e os ovos são desprovidos de qualquer cobertura. As desovas apresentam, em média, 27,7±5,5 ovos (n=30). O período médio de incubação foi de 12,46±1,98 dias (n=13). As larvas permanecem em grupos nas folhas durante todo desenvolvimento, exceto quando se alimentam. Possuem o anexo exúvio-fecal no urogonfo, como mecanismo de defesa. O número médio de larvas eclodidas por prole foi 14,15±11,5 (n=33). O estágio larval é a fase mais longa do desenvolvimento, com duração de 24,9±3,3 dias (n=20). A pupação ocorre no caule da planta e, nesse período, não possuem mais o anexo exúvio-fecal. O número médio de pupas foi 13,4±9,9 (n=23) e a duração média dessa fase foi 9,35±2,2 dias (n=14). O número médio de adultos emergidos foi 11,7±9,0 (n=16). A duração total do ciclo foi 45,6±9,0 dias (n=10). Os adultos possuem dimorfismo sexual quanto ao formato dos élitros. A mãe, ao ser manipulada, defeca e/ou excreta hemolinfa, como mecanismos de defesa. Durante todos os estágios imaturos a fêmea permanece junto à prole, inclusive durante os primeiros dias após a emergência dos adultos. Houve efeito dos tratamentos com e sem proteção sobre a mortalidade total; sobre a mortalidade na fase larval; sobre a mortalidade das pupas; e sobre a sobrevivência dos imaturos. Constatou-se a ocorrência do parasitoide de ovos *Emersonella pubipennis* (Eulophidae). O hemíptero *Stiretrus decengutatus* (Pentatomidae) foi observado predando larvas, bem como os parasitoides da família Tachinidae (Diptera); e as pupas sofreram ataques de *Conura* sp. e *Brachymeria* sp. (Chalcididae). A história natural de *P. dichroa* é importante para servir de ponto de partida e base para compreender questões evolutivas e interações multitróficas.

Palavras-chave: Cassidíneo. Biologia. Comportamento. Inimigos naturais. Condições naturais.

ABSTRACT

Cassidinae Gyllenhal, 1813 is the second largest subfamily of Chrysomelidae, with about 6000 species distributed worldwide. They are extremely characteristic in terms of morphology, biology and behavior. The objective of the present work was to describe the life cycle of the *Paraselenis dichroa*, their biological and behavioral aspects as well as to identify their natural enemies and determine their effect on the immature stages. The study was conducted between February and April 2015, in the Nacional Forest of Passa Quatro (Atlantic Forest Biome), Passa Quatro, MG, Brazil. For the experiment on biology and ethology, daily observations were conducted in the morning and afternoon, evaluating 33 females and their offspring on the host plants *Ipomoea* sp. and *Merremia macrocalyx* (Convolvulaceae). In the experiment on natural enemies, there were two treatments with and without offspring protection. The species has two reproductive cycles of 2.5 months. Eggs are laid in groups on the main vein of the leaf on the abaxial face (n=25). The egg clusters are imbricated, pedunculated and the eggs are uncovered. The egg clusters presented, on average, 27.7±5.5 eggs (n=30). The average of incubation period of the eggs was 12.46±1.98 days (n=13). Larvae remain in cycloalexy during development on the leaves, except when feeding. They have the exuvio-fecal shield, on the urogomphus, as a defense mechanism. The average number of larvae that eclosed per spawn was, 14.15±11.5 individuals (n=33). The larval phase is the longest stage of the development of the immatures, lasting 24.9±3.3 days (n=20). The pupation occurs on the stem of the host plant and in this period the exuvio-fecal shield is not present. The average number of pupae was 13.4±9.9 individuals (n=23). The pupal stage duration, on average, was 9.35±2.2 days (n=14). The number of the emerged adults, on average, was 11.7±9.0 (n=16), and the total cycle time was 45.6±9.0 days (n=10). There is a clear sexual dimorphism in adults. Mothers, when manipulated, defecate and/or excrete hemolymph, as a defense mechanism. During all immature stages the females stay together with their offspring, until the first days of the newly emerged adults. There was an effect of treatments with and without offspring protection on total mortality; larval mortality; pupa mortality and survival of immatures. The natural enemy of the eggs was *Emersonella pubipennis* (Eulophidae). The Hemiptera *Stiretrus decengutatus* (Pentatomidae) was observed preying on the larvae, as well as the parasitoids of Tachinidae (Diptera), and the pupae suffered attacks by *Conura* sp. and *Brachymeria* sp. (Chalcididae). The natural history of *P. dichroa* is important as a starting point and basis for understanding evolutionary questions and multispecies interactions.

Key-words: Cassidinae. Biology. Behavior. Natural enemies. Natural conditions.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 Área da Floresta Nacional de Passa Quatro, MG. Fonte: ICMBio, 2009..... 30
- Figura 2 Gaiola de *voile* usada para proteção contra os inimigos naturais de *Paraselenis dichroa* Germar, 1824. Floresta Nacional de Passa Quatro, Minas Gerais, Brasil. Foto: Cuozzo, M.D..... 34
- Figura 3 Planta hospedeira de *Paraselenis dichroa* Germar, 1824: A) *Ipomoea* sp. B) *Merremia macrocalyx* (Convolvulaceae). Floresta Nacional de Passa Quatro, Minas Gerais, Brasil. Foto: Cuozzo, M.D. 38
- Figura 4 Fêmea de *Paraselenis dichroa* Germar, 1824 próxima à desova, agrupada e imbricada junto à nervura principal, na superfície abaxial de uma folha de *Ipomoea* sp. Floresta Nacional de Passa Quatro, Minas Gerais, Brasil. Foto: Cuozzo, M.D..... 38
- Figura 5 Médias (barras) e desvio padrão (linhas verticais) do número de indivíduos dos estágios de desenvolvimento de *Paraselenis dichroa* Germar, 1824. Floresta Nacional de Passa Quatro, Minas Gerais, Brasil, fevereiro a abril de 2015. 39
- Figura 6 *Paraselenis dichroa* Germar, 1824: A) Larvas em cicloalexia, protegidas pela mãe, e sinais de herbivoria causada pelo primeiro estágio. B) Sinais de herbivoria causada pelos 4º e 5º estádios. Floresta Nacional de Passa Quatro, Minas Gerais, Brasil. Foto: Cuozzo, M. D..... 40
- Figura 7 *Paraselenis dichroa* Germar, 1824: A) Pré-pupas. B) Pupas. Floresta Nacional de Passa Quatro, Minas Gerais, Brasil. Foto: Cuozzo, M.D..... 42

- Figura 8 Adultos de *Paraselenis dichroa* Germar, 1824 recém-emergidos e agrupados juntamente da mãe. Floresta Nacional de Passa Quatro, Minas Gerais, Brasil. Foto: Cuozzo, M.D. 43
- Figura 9 Médias (barras) e desvio padrão (linhas verticais) da mortalidade nas fases imaturas de *Paraselenis dichroa* Germar, 1824, em função do uso de gaiolas para proteção das proles. Floresta Nacional de Passa Quatro, Minas Gerais, Brasil, fevereiro a abril de 2015. Teste estatístico: GLM, $p \leq 0,05$. *Diferenças significativas. 44
- Figura 10 Médias (barras) e desvio padrão (linhas verticais) da mortalidade do estágio de ovos de *Paraselenis dichroa* Germar, 1824, em função do uso de gaiolas para proteção das proles. Floresta Nacional de Passa Quatro, Minas Gerais, Brasil, fevereiro a abril de 2015. Teste estatístico: GLM, $p \leq 0,05$ 45
- Figura 11 Médias (barras) e desvio padrão (linhas verticais) da mortalidade de larvas de *Paraselenis dichroa* Germar, 1824, em função do uso de gaiolas para proteção das proles. Floresta Nacional de Passa Quatro, Minas Gerais, Brasil, fevereiro a abril de 2015. Teste estatístico: GLM, $p \leq 0,05$. *Diferenças significativas. 46
- Figura 12 Médias (barras) e desvio padrão (linhas verticais) da mortalidade de pupas de *Paraselenis dichroa* Germar, 1824, em função do uso de gaiolas para proteção das proles. Floresta Nacional de Passa Quatro, Minas Gerais, Brasil, fevereiro a abril de 2015. Teste estatístico: GLM, $p \leq 0,05$. *Diferenças significativas. 47
- Figura 13 *Emersonella pubipennis* Hansson, 2002 (Hymenoptera: Eulophidae), parasitoide coletado de ovos de *Paraselenis dichroa* Germar, 1824. Floresta Nacional de Passa Quatro, Minas Gerais, Brasil. Foto: Cuozzo, M.D..... 48

- Figura 14 Formiga (Hymenoptera: Formicidae) rondando a desova de *Paraselenis dichroa* Germar, 1824 e fêmea tentando repeli-la. Floresta Nacional de Passa Quatro, Minas Gerais, Brasil. Foto: Cuozzo, M.D.....49
- Figura 15 *Paraselenis dichroa* Germar, 1824: A) Diptera (Tachinidae) parasitando uma larva; B) Pré-pupas parasitadas (coloração mais escura) por Tachinidae (Diptera). Floresta Nacional de Passa Quatro, Minas Gerais, Brasil. Foto: Cuozzo, M.D..... 50
- Figura 16 Ninfa de *Stiretrus decastigmus* (Herrich-Schaeffer, 1838) (Hemiptera: Pentatomidae) predando larva de *Paraselenis dichroa* Germar, 1824. Floresta Nacional de Passa Quatro, Minas Gerais, Brasil. Foto: Cuozzo, M.D..... 51
- Figura 17 Parasitoides (A, B) de *Paraselenis dichroa* Germar, 1824 e pupas atacadas (C): A) Hymenoptera: Chalcididae: *Brachymeria* sp. sobre pupas. B) Hymenoptera: Chalcididae: *Conura* sp. C) Pupas de *P. dichroa* de cor escura devido ao ataque por parasitoides. Floresta Nacional de Passa Quatro, Minas Gerais, Brasil. Foto: Cuozzo, M.D..... 52

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1 Duração dos estágios de desenvolvimento de *Paraselenis dichroa* Germar, 1824, no período de fevereiro a abril de 2015. Floresta Nacional de Passa Quatro, Minas Gerais, Brasil. 39
- Tabela 2 Mortalidade média (%) nas fases de ovo, larva, pupa e mortalidade total nas fases imaturas de *Paraselenis dichroa* Germar, 1824, em função do uso de gaiolas para proteção das proles, no período de fevereiro a abril de 2015. Floresta Nacional de Passa Quatro, Minas Gerais, Brasil. *Diferenças significativas. Teste estatístico: GLM, $p \leq 0,05$ 44

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	15
2 REFERENCIAL TEÓRICO	17
2.1 Sobre a subfamília Cassidinae Gyllenhal, 1813 (Coleoptera: Chrysomelidae)	17
2.2 Sobre o gênero <i>Paraselenis</i> Spaeth, 1913	18
2.3 Plantas hospedeiras de <i>Paraselenis dichroa</i> Germar, 1824: Gêneros <i>Ipomoea</i> e <i>Merremia</i> (Convolvulaceae)	19
2.4 Aspectos biológicos de Cassidinae Gyllenhal, 1813 (Coleoptera: Chrysomelidae)	20
2.5 Subsociedade em Cassidinae Gyllenhal, 1813 (Coleoptera: Chrysomelidae)	24
2.6 O papel dos inimigos naturais	26
2.6.1 Parasitoides de Cassidinae	27
2.6.2 Predadores de Cassidinae	28
3 MATERIAL E MÉTODOS	30
3.1 Área de estudo	30
3.2 Biologia e etologia de <i>Paraselenis dichroa</i> Germar, 1824	31
3.2.1 Análise de dados	32
3.3 O efeito de estruturas protetoras sobre as proles de <i>Paraselenis dichroa</i> Germar, 1824 contra os inimigos naturais	33
3.3.1 Análise de dados	35
3.4 Levantamento de inimigos naturais de <i>Paraselenis dichroa</i> Germar, 1824	35
3.4.1 Análises de dados	36
4. RESULTADOS	37
4.1 Aspectos biológicos e etológicos de <i>Paraselenis dichroa</i> Germar, 1824	37
4.1.1 Ovos	38
4.1.2 Larvas	40
4.1.3 Pupas	41
4.1.4 Adultos	42

4.2 O efeito de estruturas protetoras sobre as proles de <i>Paraselenis dichroa</i> Germar, 1824 contra os inimigos naturais	43
4.3 Inimigos naturais dos estágios imaturos de <i>Paraselenis dichroa</i> Germar, 1824.....	47
4.3.1 Inimigos naturais dos ovos	48
4.3.2 Inimigos naturais das larvas	49
4.3.3 Inimigos naturais das pupas.....	51
5. DISCUSSÃO.....	53
5.1 Aspectos biológicos e etológicos de <i>Paraselenis dichroa</i> Germar, 1824	53
5.1.1 Ovos	54
5.1.2 Larvas	57
5.1.3 Pupas.....	59
5.1.4 Adultos.....	60
5.2 O efeito de estruturas protetoras sobre as proles de <i>Paraselenis dichroa</i> Germar, 1824 contra os inimigos naturais	62
5.3 Os inimigos naturais dos estágios imaturos de <i>Paraselenis dichroa</i> Germar, 1824.....	64
5.3.1 Inimigos naturais dos ovos	64
5.3.2 Inimigos naturais das larvas	65
5.3.3 Inimigos naturais das pupas.....	67
6. CONCLUSÃO.....	68
REFERÊNCIAS.....	69

1 INTRODUÇÃO

Cassidinae Gyllenhal, 1813 é a segunda maior subfamília de Chrysomelidae, com cerca de 6.000 espécies descritas. Estão distribuídas em todo o mundo, com grande diversidade nas regiões tropicais e subtropicais (BOROWIEC; MORAGUES, 2005; CHABOO, 2007). São coleópteros notáveis no que se refere aos aspectos morfológicos, biológicos e comportamentais (CHABOO, 2007).

Os inimigos naturais representam fatores significativos de mortalidade a diversas espécies de cassidíneos (HAWKINS et al., 1997) e importantes adaptações para defesas contra esses organismos surgiram em resposta às fortes pressões seletivas exercidas. A subsocialidade é uma característica encontrada na tribo Mesomphaliini, em várias espécies pertencentes à *Omaspides*, *Acromis* e *Paraselenis* (CHABOO et al., 2014), porém, ainda é elevado o número de espécies a serem estudadas comportamentalmente.

Estudos sobre história natural podem explicar a grande diversidade de formas e hábitos em vários grupos de organismos, como em Cassidinae, particularmente nos seus estágios imaturos (CHABOO, 2007). Porém, as informações sobre esse grupo de insetos se restringem a somente cerca de 6% das espécies conhecidas, faltando estudos para mais de 5.600 espécies, os quais representam enormes lacunas na compreensão da biologia do táxon (CHABOO, 2007).

Paraselenis dichroa foi descrita por Germar, 1824 (Chrysomelidae: Cassidinae) e está distribuída nos estados de Minas Gerais, Paraná e São Paulo, Brasil (BOROWIEC; SWIETOJANSKA, 2016). Assim como outras espécies de cassidíneos, *P. dichroa* apresenta preferência em relação à planta hospedeira (JOLIVET et al., 1988) sendo constatada em *Calonyction speciosum* (= *Ipomoea alba*) (SILVA et al., 1968 APUD BUZZI, 1988), *Ipomoea batatas* (MONTE,

1932) e *Ipomoea purpurea* (SILVA *et al.*, 1968 APUD BUZZI, 1988), *Merremia glyocalyx* (BUZZI, 1994) (Convolvulaceae).

Entre as espécies menos estudadas, encontra-se *P. dichroa*. Silva et al (1968) apud Buzzi (1988) fizeram observações quanto ao tempo de vida desse cassidíneo em laboratório, porém o número de repetições não foi citado, e tampouco foi mencionada a metodologia do estudo. Também foi notado que esta espécie possui cuidado maternal, mas não foram informados detalhes desse comportamento. Dessa forma, não existem informações sobre a biologia, comportamentos, inimigos naturais, bem como estudos filogenéticos de várias espécies de cassidíneos (CHABOO et al., 2014). Contudo, a compreensão desses aspectos se mostra como fundamental para o conhecimento das relações existentes entre a planta hospedeira, os cassidíneos e os seus inimigos naturais.

O objetivo da pesquisa foi conhecer o ciclo de vida e aspectos biológicos e comportamentais de *P. dichroa*, bem como identificar seus inimigos naturais e determinar a taxa de mortalidade causada por eles. Teve-se como objetivos específicos:

1. Determinar as taxas de viabilidade, o número de indivíduos e o tempo de desenvolvimento de cada estágio imaturo de *P. dichroa*.
2. Descrever características biológicas e comportamentais dos estágios de desenvolvimento de *P. dichroa*.
3. Identificar os inimigos naturais e descrever sua atuação sobre os estágios imaturos de *P. dichroa*.
4. Quantificar e comparar a mortalidade para cada estágio de desenvolvimento de *P. dichroa* em função da proteção contra seus inimigos naturais. Testou-se a hipótese que a mortalidade dos estágios imaturos é maior em proles sem proteção do que naquelas com proteção, devido à estarem expostas aos inimigos naturais.

2 REFERENCIAL TEÓRICO

2.1 Sobre a subfamília Cassidinae Gyllenhal, 1813 (Coleoptera: Chrysomelidae)

Chrysomelidae é uma das famílias mais abundantes e diversas da ordem Coleoptera, com mais de 37.000 espécies descritas e distribuídas em 19 subfamílias e 2.000 gêneros (LAWRENCE, 1982; SEENO; WILCOX, 1982; JOLIVET, 1988; CHABOO, 2007). Os crisomelídeos são exclusivamente herbívoros (HSIAO, 1988) e, dentre as subfamílias, Cassidinae apresenta 16% da diversidade de espécies e forma o segundo maior grupo da família, possuindo cerca de 43 tribos, 325 gêneros e 6.000 espécies (CHABOO, 2007). As tribos que apresentam espécies com cuidado maternal são Eugenysini Hincks, 1952 e Mesomphaliini Hope, 1840 (CHABOO et al., 2014).

Cassidíneos apresentam, além da diversidade, características morfológicas, ecológicas, biológicas e comportamentais muito peculiares (NOGUEIRA-DE-SÁ; TRIGO, 2005; SWIETOJANSKA; WINDSOR, 2008; CHABOO et al., 2014). Dentre elas podem-se destacar os escolos laterais das larvas para alertá-las da presença de inimigos naturais, e o anexo exúvio-fecal, utilizado para protegê-las fisicamente contra esses inimigos (EISNER et al., 1967; SWIETOJANSKA; WINDSOR, 2008).

A forte relação com suas plantas hospedeiras é outra singularidade dos cassidíneos, tais como associações especializadas com plantas eudicotiledôneas e monocotiledôneas (CHABOO, 2007). Segundo Jolivet (1988), esses insetos compõem a subfamília mais especializada dentro de Chrysomelidae, o que pode conferir grande eficácia no uso e na competição pelo recurso em relação aos organismos generalistas (FUTUYMA; MORENO, 1988). Apresentam, ainda, maiores habilidades para evitar seus inimigos naturais quando comparados a espécies generalistas (BERNAYS, 1989). Como exemplo pode-se citar

Omaspides pallidipennis (Boheman, 1854), espécie monófaga que se alimenta unicamente da convolvulácea *Ipomoea alba* Linnaeus, 1753 (GOMES et al., 2012). Entretanto, existem outros graus de especialização alimentar do herbívoro com sua planta hospedeira, como os oligófagos (BERNAYS; CHAPMAN, 1994).

Outra característica notável em alguns insetos é a subsocialidade, que é restrita ao período pós-oviposição no qual um ou ambos os pais cuidam da prole (MICHENER, 1969; WILSON, 1971). Na tribo Mesomphaliini, a subsocialidade está presente nas espécies de *Acromis* e de *Omaspides*, e em um subgênero de *Paraselenis* (CHABOO et al., 2014). Estudos em condições naturais identificaram tal comportamento em *O. pallidipennis* e *Omaspides tricolorata* (Boheman, 1854) (FRIEIRO-COSTA; VASCONCELLOS-NETO, 2003; GOMES et al., 2012).

O cuidado maternal em Mesomphaliini proporciona o aumento da sobrevivência das proles (WINDSOR, 1987; MAPPES et al., 1997; FRIEIRO-COSTA; VASCONCELLOS-NETO, 2003; GOMES et al., 2012), uma vez que os jovens permanecem agrupadas em todos os estágios de desenvolvimento. Porém, informações sobre o modo de vida dos cassidíneos em geral são escassos, indicando a necessidade de estudos para compreender sua biologia e seu comportamento (WINDSOR, 1987; FRIEIRO-COSTA, 1995; CHABOO, 2010; GOMES et al., 2012).

2.2 Sobre o gênero *Paraselenis* Spaeth, 1913

O gênero *Paraselenis* é dividido em três subgêneros: *Paraselenis* s. str., *Pseudechoma* e *Spaethiechoma*, e compreende 29 espécies, das quais 26 pertencem a *Spaethiechoma* (BOROWIEC; ŚWIĘTOJAŃSKA, 2016). Em *Spaethiechoma*, seis espécies são tidas como subsociais: *Paraselenis (Spaethiechoma) decipiens* (Boheman), *Paraselenis (Spaethiechoma) dichroa*

(Germar) (= *Echoma dichroa* Germar) (BONDAR APUD MONTE, 1932; BUZZI, 1988), *Paraselenis (Spaethiechoma) flava* Linnaeus (= *Omoطلا flava* L.) (JOLIVET, 1988; MONTES; RAGA, 2010), *Paraselenis (Spaethiechoma) solieri* (Boheman) (MONTE, 1932; BUZZI, 1988), *Paraselenis (Spaethiechoma) tersa* (Boheman) (WINDSOR et al., 1992; WINDSOR; CHOE, 1994), *Paraselenis (Spaethiechoma) aulica* Boheman (MACEDO et al., 2015). Todas essas espécies foram encontradas em Convolvulaceae, sendo *P. flava* a única, entre os cassidíneos, conhecida como praga de *Ipomoea batatas* no Brasil (MONTES; RAGA, 2010).

Apenas uma espécie de *Paraselenis* foi registrada do norte da América Central até a Costa Rica. As demais foram registradas na América do Sul, principalmente, no Brasil (BOROWIEC; ŚWIĘTOJAŃSKA, 2016).

Na literatura há poucos trabalhos científicos acerca do gênero *Paraselenis* quando se considera a quantidade de espécies na subfamília (BOHEMAN, 1824; BUZZI, 1988; WINDSOR; CHOE, 1994; BOROWIEC, 2003; MONTES, 2010; BOROWIEC; TAKIZAWA, 2011; CHABOO et al., 2014). Embora já tenham sido relatadas características de *P. dichroa* observadas em laboratório (BUZZI, 1988), não há estudos sobre a biologia, comportamentos e inimigos naturais dessa espécie, e tampouco trabalhos que relatam o cuidado maternal (BUZZI, 1988; GOMES, 2012; CHABOO et al., 2014).

2.3 Plantas hospedeiras de *Paraselenis dichroa* Germar, 1824: Gêneros *Ipomoea* e *Merremia* (Convolvulaceae)

A preferência por uma espécie hospedeira é fundamental para a escolha do local de oviposição e desempenho da prole em insetos herbívoros. É ainda de suma importância na compreensão de aspectos relacionados à sua biologia, tal como o ciclo de vida (CRAIG et al., 1989; DANKS, 2006).

Buzzi (1994) revisou os registros de plantas hospedeiras de Cassidinae e encontrou 170 espécies para a região Neotropical, sendo o maior número de registros em Convolvulaceae (48,3%), seguido por Asteraceae (14,7%), Bignoniaceae (8,8%), Solanaceae (8,3%), Arecaceae (7,6%) e Lamiaceae (3,5%).

Convolvulaceae é uma família que compreende, aproximadamente, 1.900 espécies agrupadas em cerca de 60 gêneros (JUDD et al., 2009). Apresenta rica diversidade de características morfológicas e ocupa diversos habitats (STEFANOVIC et al., 2002). Apresentam distribuição global, porém maior diversidade nas regiões tropicais e subtropicais do mundo (JUDD et al., 2009), geralmente, em bordas de florestas (SOUZA; LORENZI, 2005).

Os registros de plantas hospedeiras de *P. dichroa* encontrados na literatura referem-se às espécies de Convolvulaceae pertencentes aos gêneros *Ipomoea* (MONTE, 1932; SILVA et al., 1968 APUD BUZZI, 1988) e *Merremia* (BUZZI, 1994).

Dentro de Convolvulaceae, o gênero *Ipomoea* possui cerca de 600 espécies (SOUZA; LORENZI, 2005), e pelo menos a metade está distribuída nas Américas (AUSTIN; HUÁMAN, 1996). Seus indivíduos variam em habitats e morfologia vegetativa e reprodutiva (STEFANOVIC et al., 2003). O gênero *Merremia* compreende cerca de 70 espécies e está principalmente distribuído nas regiões tropicais e subtropicais (DEROIN, 2001).

2.4 Aspectos biológicos de Cassidinae Gyllenhal, 1813 (Coleoptera: Chrysomelidae)

O desenvolvimento dos insetos apresenta características que são importantes para a compreensão da sua biologia (DANKS, 2006), como a associação do ciclo de vida de cassidíneos em relação à sua planta hospedeira (BUZZI, 1988). Espécies tropicais de cassidíneos, geralmente, apresentam ciclos

bivoltinos (CHABOO, 2007), como ocorre em *O. pallidipennis* e *O. tricolorata*, que têm seu período reprodutivo e atividades de forrageio de outubro (primavera) a janeiro, referente ao primeiro ciclo reprodutivo, e de fevereiro a abril (outono), referente ao segundo ciclo reprodutivo (FRIEIRO-COSTA, 1995; FRIEIRO-COSTA; VASCONCELLOS-NETO, 2003; GOMES, 2012; GOMES et al., 2012). As espécies temperadas são consideradas univoltinas (CHABOO, 2007), portanto possuem apenas um ciclo reprodutivo.

Os cassidíneos apresentam, geralmente, hábitos alimentares monófagos ou oligófagos (JOLIVET, 1988). Segundo Bernays e Chapman (1994), os insetos monófagos são aqueles que se alimentam de somente uma espécie de planta ou plantas do mesmo gênero, os oligófagos são aqueles que se alimentam de plantas de diferentes gêneros dentro de uma única família, e os polífagos se alimentam de diferentes famílias de plantas.

Os ovos de cassidíneos são depositados no solo ou sobre as folhas, podendo ser isolados, como nas espécies do gênero *Stolas*, ou em grupos (BUZZI, 1988) contendo números amplamente variáveis (CHABOO, 2007), como em *O. tricolorata* (FRIEIRO-COSTA; VASCONCELLOS-NETO, 2003), *O. pallidipennis* (GOMES et al., 2012), espécies do gênero *Paraselenis* (MONTE, 1932), entre outras.

Os ovos podem ser despidos ou apresentarem elaboradas coberturas conhecidas por ootecas (HILKER, 1994). Podem ser constituídos por um córion resistente, além de poderem ser cobertos por fezes (BUZZI, 1988), por fragmentos de plantas (TAYLOR, 1937), ou por revestimentos adesivos que auxiliam na fixação ao substrato (CHABOO, 2007). Ao contrário dos ovos postos no solo, aqueles depositados em superfícies expostas são frequentemente cobertos com alimento regurgitado pela fêmea ou por excremento, que pode agir como um efetivo repelente para predadores e parasitoides (SELMAN, 1994).

As larvas apresentam muitas peculiaridades na subfamília, como o anexo exúvio-fecal (SWIETOJANSKA; WINDSOR, 2008), que consiste em um aglomerado composto de massas de exúvias e/ou fezes que são acumuladas na furca anal ou último segmento abdominal (BUZZI, 1988; EISNER; EISNER, 2000). Esta estrutura, comumente chamada de proteção fecal, varia notavelmente na forma e tamanho (WINDSOR et al., 1992). As fezes podem estar impregnadas com químicos da planta hospedeira, atuando na repelência de inimigos naturais dos cassidíneos (MORTON; VENCL, 1998; GÓMEZ et al., 1999).

Estudos sugerem que o escudo fecal fornece proteção contra vários grupos de predadores (EISNER et al., 1967; ROOT; MESSINA, 1983; OLMSTEAD; DENNO, 1993; OLMSTEAD, 1996; VENCL et al., 1999; EISNER; EISNER, 2000), e contra a dessecação (CHABOO, 2008). Embora vários autores tenham mostrado que a efetividade do escudo fecal é fornecida por compostos químicos para proteção contra inimigos naturais (GÓMEZ et al., 1999; VENCL; MORTON, 1998), em *Chelymorpha reimoseri* Spaeth, 1928 o escudo não representou importante defesa contra predadores, tanto nos estudos de campo quanto nos de laboratório (BOTTCHEER et al., 2009).

As larvas de Cassidinae que exibem o comportamento gregário conhecido como cicloalexia, são caracterizadas pelo posicionamento em círculo, com a cabeça ou a extremidade abdominal voltada para a periferia (VASCONCELLOS-NETO; JOLIVET, 1988; JOLIVET et al., 1990; CAPINERA, 2008). Neste comportamento, elas tendem a fazer movimentos de ondulação utilizando o anexo exúvio-fecal para afastar possíveis predadores (CHABOO, 2007). Possuem, também, escolos torácicos ou laterais (SWIETOJANSKA; WINDSOR, 2008), que são estruturas adaptativas usadas para alertá-las da presença de inimigos naturais (EISNER et al., 1967).

As pupas apresentam grande diversidade morfológica e podem ser solitárias ou gregárias, além de algumas espécies receberem cuidado maternal nos estágios de ovo até adulto (CHABOO, 2007; GOMES et al., 2012; CHABOO et al., 2014). No final do quinto estágio larval, alguns imaturos procuram diferentes locais (dependendo da espécie) para empupar: na base das folhas (COX, 1996), nas hastes das plantas hospedeiras (WANG, 1977; GOMES et al., 2012), ou até mesmo no solo (CHABOO, 2007).

Os adultos podem ser solitários ou gregários (CHABOO, 2007). Possuem comportamentos de defesa peculiares, tais como: extravasamento de hemolinfa, tanatose (fingir-se de morto) (CAPINERA, 2008), bem como regurgitar ou defecar quando perturbados (VENCL; MORTON, 1998), todos considerados como meio de defesa (CAPINERA, 2008). Possuem diferentes padrões de coloração, sendo que algumas espécies apresentam dimorfismo sexual (CHABOO, 2007), tal como observado em *Acromis sparsa* (Boheman, 1854) (WINDSOR, 1987).

Quando frente a uma ameaça potencial, muitos cassidíneos produzem compostos defensivos que podem ser liberados no meio exterior por glândulas exócrinas e/ou serem estocados na hemolinfa (PASTEELS et al., 1988; PASTEELS et al., 2001). A liberação desses compostos pode ocorrer por processos de auto-hemorragia, por regurgitação, pelo conteúdo fecal (PASTEELS et al., 1988; PASTEELS et al., 2001) ou por meio do anexo exúvio-fecal (MORTON; VENCL, 1998). Tais estratégias comportamentais ocorrem em algumas espécies de Cassidinae (NOGUEIRA-DE-SÁ, 2004; NOGUEIRA-DE-SÁ; TRIGO, 2005) e são caracterizadas como defensivas, já que podem repelir determinados inimigos naturais.

2.5 Subsocalidade em Cassidinae Gyllenhal, 1813 (Coleoptera: Chrysomelidae)

As adaptações para defesas em insetos herbívoros, como os cassidíneos, surgiram em resposta às fortes pressões seletivas dos inimigos naturais (HAWKINS et al., 1997). Tais adaptações ocorrem, principalmente, nas espécies em que os imaturos se alimentam na superfície foliar, cujas taxas de mortalidade por inimigos naturais podem se aproximar de 90% (ZALUCKI et al., 2002).

A subsocialidade é um dos seis tipos de sociabilidade dentro da classificação proposta por Michener (1969) para os Hymenoptera e que, posteriormente ao estudo de Wilson (1971), passou a ser aplicado a diferentes táxons. São eles: solitário, subsocial, comunal, quasisocial, semisocial e eusocial. Por definição, a subsocialidade é restrita ao comportamento parental pós-oviposição que promove a sobrevivência, crescimento e desenvolvimento da prole (TALLAMY; WOOD, 1986).

Inseto subsocial é aquele cuja mãe, ou o pai, ou ambos, permanecem em contato com a prole logo após a oviposição (MICHENER, 1969; WILSON, 1971). É também caracterizado pela defesa da prole por seus pais (LINKSVAYER, 2010), além do fornecimento de alimentos e outros recursos essenciais à sobrevivência da prole (TALLAMY; WOOD, 1986; KUDO; NAKAHIRA, 2004). Este comportamento é tido como adaptação do organismo ao ambiente, com a finalidade de diminuir o impacto dos fatores bióticos (predação, competição) e abióticos (temperatura, umidade e pluviosidade extremas) que são considerados impactantes na sobrevivência da prole, podendo, assim, aumentar seu sucesso reprodutivo (TALLAMY; WOOD, 1986).

Segundo Zeh et al. (1989) a evolução do cuidado maternal depende da capacidade inerente à fêmea em aumentar a sobrevivência da prole e da habilidade do embrião em sobreviver sozinho, face às condições ecológicas e oportunísticas do ambiente. Os pais são condicionados a alocar seus

investimentos em benefício de sua prole e este custo pode maximizar seu valor reprodutivo (TRIVERS, 1972). Por outro lado, o valor reprodutivo da prole geralmente aumenta com o aumento do investimento parental (TALLAMY, 1984; TALLAMY; DENNO, 1981). Porém, se o valor reprodutivo de algum jovem for baixo, os pais podem diminuir o investimento neles, e/ou aumentar os seus esforços na sua própria sobrevivência ou capacidade futura de reproduzir novamente (TALLAMY, 1984), uma vez que as mães que defendem ativamente a prole, por exemplo, podem se expor a riscos de injúrias ou a morte (TALLAMY; HORTON, 1990).

O comportamento subsocial é considerado raro entre os Chrysomelidae, uma vez que das 37.000 espécies descritas (JOLIVET et al., 2009), apenas 26 espécies em Cassidinae pertencentes às tribos Mesomphaliini e Eugenysini possuem cuidado maternal (CHABOO, 2007; MACEDO et al., 2015). Em Mesomphaliini, as espécies subsociais estão agrupadas em três gêneros: a *Acromis* (n = 6), *Omaspides* (n = 11) e *Paraselenis* (n = 6), totalizando 23 espécies. Em Eugenysini são apenas três espécies (MACEDO et al., 2015). Esse registro é considerado pequeno em relação ao grande número de espécies que compõem a subfamília (WINDSOR, 1987; CHABOO, 2002; 2007).

As fêmeas de algumas espécies nos gêneros de Cassidinae, como *Eugenysa*, *Acromis*, *Paraselenis* e *Omaspides*, cuidam de seus ovos, larvas e pupas ativamente, protegendo-os contra predadores e parasitoides (WINDSOR, 1987; WINDSOR; CHOE, 1994).

Os estudos que detalham o cuidado maternal em cassidíneos são escassos, havendo apenas aqueles referentes à *A. sparsa* (WINDSOR, 1987), *O. tricolorata* (FRIEIRO-COSTA, 1995; FRIEIRO-COSTA; VASCONCELLOS-NETO, 2003) e *O. pallidipennis* (GOMES, 2012; GOMES et al., 2012). Nessas espécies, a fêmea cuida da prole durante os estágios de ovo, larva e pupa,

permanecendo junto aos adultos recém-emergidos até que ocorra o endurecimento dos élitros (GOMES, 2012).

2.6 O papel dos inimigos naturais

Os cassidíneos, assim como outros insetos herbívoros, são expostos a grande número de inimigos naturais (COX, 1994; CHABOO, 2007), ainda que dotados de vários mecanismos de defesa em todos os estágios de seu desenvolvimento (VENCL; SRYGLEY, 2012; GHEBREMARIAM et al., 2014). Inimigos naturais representam fatores importantes de mortalidade, ocasionando elevadas taxas de parasitismo a diversas espécies de insetos (HAWKINS et al., 1997).

Os inimigos naturais podem causar grandes impactos no controle populacional de diversas espécies em ambientes naturais (SYMONDSON et al., 2002), levando até à extinção de populações locais (WASHBURN; CORNELL, 1981). Muitos desses organismos são generalistas (BERNAYS, 1988), além de apresentarem elevada abundância e diversidade em diferentes habitats (PRICE et al., 2011). Os insetos herbívoros de vida livre são expostos a diferentes espécies de predadores em ambiente natural (OLMSTEAD; DENNO, 1993), no entanto, a importância dos inimigos naturais como fonte de mortalidade de artrópodes herbívoros nos Trópicos permanece pouco investigada (CUIGNET et al., 2008).

Diversos são os grupos de inimigos naturais dos cassidíneos, que apresentam relevância na mortalidade dos ovos, larvas e pupas, e tais grupos têm sido revisados por alguns autores (OLMSTEAD, 1996; CUIGNET et al., 2008; GOMES, 2012). As formigas e microhimenópteros são os principais causadores da mortalidade em ovos. Os heterópteros, as formigas e as aranhas são os principais predadores de larvas e pupas, e os himenópteros, principalmente das famílias Eulophidae e Chalcididae, assim como dípteros, são registrados como parasitoides de larvas e pupas (GOMÉZ, 2004). Tanto os estágios imaturos de

cassidíneos, quanto os adultos, são predados e parasitados por diversos grupos de organismos. Além de Hymenoptera, Heteroptera, Diptera e Araneae, incluem-se aves, protozoários e fungos (NOGUEIRA-DE-SÁ, 1999; CHABOO, 2007), sendo importância ressaltá-los.

2.6.1 Parasitoides de Cassidinae

Os registros de parasitoides de Chrysomelidae na literatura científica incluem representantes das ordens Hymenoptera e Diptera (CUIGNET, 2008), sendo Cassidinae a subfamília mais frequentemente parasitada (COX, 1994), incluindo larvas e pupas (OLMSTEAD, 1996). Existem dez famílias de Hymenoptera e três subfamílias de Tachinidae (Diptera) listadas como parasitoides de Cassidinae (CUIGNET, 2008).

Entre os Hymenoptera, as famílias Eulophidae e Tetracampidae são as mais diversas e causadoras de forte impacto em populações de cassidíneos (OLMSTEAD, 1996). *Emersonella* (Eulophidae: Entedoninae) é o gênero de parasitoides mais frequentemente associado a Cassidinae da região Neotropical (BECKER; FRIEIRO-COSTA, 1987; AZEVEDO et al., 2000; OLIVARES-DONOSO, 2000; HANSSON, 2002; CUIGNET et al., 2007; 2008; MONTES; COSTA, 2011). É considerado um gênero pequeno em Entedoninae, restrito ao Novo Mundo (BOUCEK, 1977), e todas as espécies cuja biologia é conhecida são endoparasitoides idiobiontes de ovos de Chrysomelidae (COX, 1994), principalmente Cassidinae (AZEVEDO et al., 2000). Tem-se sugerido que espécies de *Emersonella* são parasitoides exclusivos de desovas (HANSSON; NISHIDA, 2004), tendo grandes impactos na sobrevivência dos embriões (HANSSON; NISHIDA, 2004; CUIGNET et al., 2007). Espécies de Signiphoridae (Hymenoptera) são registradas como parasitoides de ovos de *Charidotis abrupta* Boheman, 1855 (Cassidini) (CUIGNET et al., 2008).

As larvas e pupas de muitos cassidíneos são parasitoidadas, principalmente, por representantes de Tachinidae (Diptera) e Chalcididae (Hymenoptera) (BUZZI, 1988). Já os adultos são apenas por Tachinidae (CUIGNET et al., 2008), uma vez que a maioria dos parasitoides encontrados sobre os adultos são considerados foréticos (GOMES, 2012).

Tachinidae é, provavelmente, a maior família de Diptera, com cerca de 8000 espécies descritas (COX, 1994). São endoparasitoides coinobiontes e podem atacar vários estágios de vida de muitos insetos e aranhas (COX, 1994). São considerados importantes do ponto de vista econômico, pois são utilizados no controle biológico de insetos-praga (O'HARA, 2014). Sua importância como agentes do controle biológico é comparável com o grupo Parasitica de Hymenoptera (COX, 1994). Taquinídeos do gênero *Eucelatoria* são comuns em larvas e pupas, ao passo que aqueles do gênero *Ebenia* são associados a larvas e adultos de cassidíneos (CUIGNET et al., 2008).

Os Chalcididae são considerados cosmopolitas, com cerca de 1500 espécies descritas, sendo mais diversos nos trópicos (COX, 1994; NOYES, 2012). São endoparasitoides de Lepidoptera, Diptera, Neuroptera, Hymenoptera e Coleoptera, principalmente Chrysomelidae (COX, 1996). Espécies de *Brachymeria* e *Conura* são frequentes nas larvas de cassidíneos (CUIGNET et al., 2008).

2.6.2 Predadores de Cassidinae

Os registros e relatos de história natural sobre os predadores de cassidíneos são poucos (BUZZI, 1988), provavelmente devido à escassez de estudos sobre o grupo (BUZZI, 1994; MOURA; GRAZIA, 2011). O cuidado maternal parece ser eficiente contra a ação dos predadores, mas, se as larvas estiverem agregadas em dois grupos, somente um deles será completamente defendido pela mãe (WINDSOR, 1987).

Pertencentes a ordem Hymenoptera, as formigas compreendem cerca de 21 subfamílias e 283 gêneros (BOLTON, 2015). A maioria dos gêneros é predadora, mas alimentam-se, também, de “honeydew” e em nectários extraflorais como fontes de recursos de uma dieta variada (BLÜTHGEN; FELDHAAR, 2010). Segundo Olmstead (1996) e Gomes et al. (2012), foram observados ovos de cassidíneos predados por formicídeos. Além das formigas, Vespidae (Hymenoptera) também possui representantes predadores (CHABOO, 2007).

A ordem Hemiptera apresenta cerca de 100.000 espécies descritas no mundo, sendo representada por grande diversidade de predadores (GULLAN; CRANSTON, 2010) pertencentes às famílias Reduviidae, Pentatomidae, Miridae e Nabidae (CHABOO, 2007). Esses heterópteros e algumas espécies de aranhas, também, mostram impacto sobre imaturos e adultos de cassidíneos (COX, 1996). Porém, quando as larvas apresentam proteções fecais e/ou exuviais, a ação dos inimigos naturais tende a diminuir (OLMSTEAD; DENNO, 1993). Além desses grupos mais frequentemente encontrados predando os cassidíneos, outros representantes são conhecidos, como Elateridae e Carabidae (Coleoptera), Asilidae (Diptera), Chrysopidae (Neuroptera), Conocephalidae (Orthoptera), Mantidae (Mantodea), Pyralidae e Crambidae (Lepidoptera), Araneae e até mesmo aves (Cuculiformes) (CHABOO, 2007).

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Área de estudo

A pesquisa foi realizada na Floresta Nacional de Passa Quatro (FLONA), Unidade de Conservação (UC) localizada em Passa Quatro, MG, com cerca de 340 ha. A área está localizada a uma latitude de 22°23'08"S e longitude 44°56'49"W, e a uma altitude média de 900 m (WILLMERSDORF; REIS, 2009) (Figura 1).

O clima da região é caracterizado por temperaturas moderadas, com verões quentes e chuvosos, e invernos frios e secos (KÖPPEN; GEIGER, 1928). A pluviosidade média em janeiro é de 267,2 mm, e em julho é de 19,9 mm. A temperatura média é de 18°C, sendo fevereiro o mês com temperatura média mais elevada (21°C), e julho o mês com temperatura média mais baixa (15°C) (WILLMERSDORF; REIS, 2009).

A maior parte da UC está inserida no Bioma Mata Atlântica, incluindo as fitofisionomias: Floresta Estacional Semidecidual, Floresta Ombrófila Densa e Floresta Ombrófila Mista. A UC apresenta, também, vários hectares com pinheiro, eucalipto e araucária, plantados no final da década de 1940 e não mais alterados até os dias atuais (WILLMERSDORF; REIS, 2009).

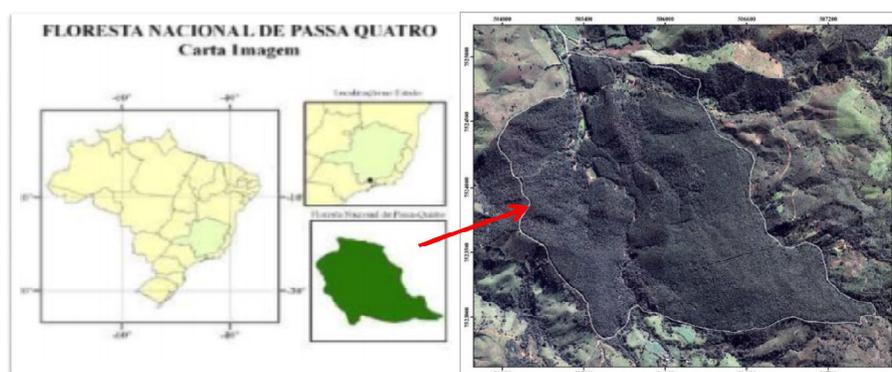


Figura 1 Área da Floresta Nacional de Passa Quatro, MG. Fonte: ICMBio, 2009.

3.2 Biologia e etologia de *Paraselenis dichroa* Germar, 1824

A pesquisa foi realizada em condições naturais, entre os meses de fevereiro e abril de 2015. Durante esse período as fêmeas com proles de *P. dichroa* foram encontradas por busca ativa na área da FLONA. Como várias delas estavam presentes a distâncias relativamente próximas umas das outras devido à concentração de suas plantas hospedeiras, o local de cada uma delas foi marcado com uma fita colorida. Estas fêmeas com suas proles foram observadas diariamente pela manhã (entre 08:00 e 11:00 horas) e à tarde (entre 14:00 e 17:00 horas). Cada repetição foi observada por cerca de 5 minutos, entretanto, quando havia algum comportamento distinto dos demais ou quando havia atuação dos inimigos naturais, estas eram observadas por um período de tempo não superior a 15 minutos, totalizando 300 horas de observações excluindo-se o tempo gasto de uma área a outra. Os resultados para sobrevivência e duração do desenvolvimento de *P. dichroa* não levaram em consideração a planta hospedeira.

Neste experimento foram observadas/acompanhadas 33 fêmeas e suas proles, sendo que seis foram observadas a partir do estágio larval e 27 a partir do estágio de ovo, com um total de 832 ovos. Desse total, 14 repetições foram submetidas ao tratamento com proteção (ambiente livre de inimigos naturais) e 19 ao tratamento sem proteção (ambiente suscetível à ação de inimigos naturais). Entretanto, apenas as repetições sem proteção, referentes ao ambiente totalmente natural, foram consideradas para o cálculo das médias do número de indivíduos por estágio e da duração de cada estágio imaturo.

Para o acompanhamento das proles “in loco”, cada fêmea foi marcada com um ordinal escrito sobre o élitro direito, segundo metodologia de Frieiro-Costa e Vasconcellos-Neto (2003). Este procedimento foi realizado nos momentos em que a fêmea não estava sobre a desova, evitando a perda de ovos

quando da sua remoção. Por meio de uma lâmina e visando a remoção da camada cerosa, procedeu-se a raspagem do local do élitro onde seria feita a marcação, que foi realizada com caneta permanente de ponta fina, cor preta, da marca “Sharpie®”.

Cada uma das fêmeas marcadas foi observada realizando-se anotações da viabilidade e da duração dos estágios imaturos, bem como da presença de inimigos naturais associados à prole de cada fêmea. Com o objetivo de não interferir nos dados de biologia e de comportamento, as proles eram apenas observadas e fotografadas para confirmação das observações efetuadas.

O número inicial de ovos, larvas e pupas foram verificados inicialmente em campo e, posteriormente em laboratório, confirmado por meio das fotografias e microscópio estereoscópico para realização das médias de indivíduos por fêmea.

O número de estádios larvais foi definido a partir das fotografias tomadas durante as avaliações diárias (período matutino e vespertino), das marcas da herbivoria deixadas nas folhas, do crescimento da cápsula cefálica e da presença de exúvias no anexo exúvio-fecal, localizado no processo caudal (GARCIA; PALEARI, 1993; FRIERO-COSTA; VASCONCELLOS-NETO, 2003; CHABOO, 2007).

Alguns termos que evidenciam sensações por parte do inseto (por exemplo, “a fêmea se sentia ameaçada”), foram usados para facilitar o entendimento do leitor.

3.2.1 Análise de dados

Foi utilizado o software SigmaPlot 10.0 para o cálculo das médias e erros-padrão, bem como para a representação gráfica da duração dos estágios imaturos, número de indivíduos por fêmea e quantidade de proles que atingiram o estágio subsequente. Como o estudo era iniciado à medida que as fêmeas com

suas proles eram encontradas, o ciclo já havia começado a um tempo desconhecido. Por isso, os dados referentes ao tempo de desenvolvimento dos estágios imaturos que discreparam da média (outliers) não foram considerados nas análises. Todo indivíduo que não atingiu o estágio ou fase subsequente foi desconsiderado para determinação da duração daquele instar ou fase. Os demais dados ou informações foram utilizados/descritas.

3.3 O efeito de estruturas protetoras sobre as proles de *Paraselenis dichroa* Germar, 1824 contra os inimigos naturais

A expressão dos inimigos naturais como agentes de mortalidade dos estágios imaturos de *P. dichroa* foi estudada por meio do uso de estruturas protetoras das proles. Utilizaram-se gaiolas confeccionadas com tecido “voile” como medida de proteção, definindo-se dois tratamentos: com e sem proteção contra esses organismos. As gaiolas de “voile” eram transparentes, com formato retangular (15 cm de largura por 25 cm de comprimento), e sua abertura foi vedada com arame no pecíolo foliar ou caule da planta hospedeira (Figura 2). Como as gaiolas eram vedadas, nenhum inimigo natural teve acesso às proles após sua instalação, porém, como o estudo foi iniciado à medida que as fêmeas com suas desovas eram encontradas na planta, os ovos já poderiam ter sido parasitados.



Figura 2 Gaiola de “voile” usada para proteção contra os inimigos naturais de *Paraselenis dichroa* Germar, 1824. Floresta Nacional de Passa Quatro, Minas Gerais, Brasil. Foto: Cuozzo, M.D.

Folhas com as fêmeas e suas proles, com ou sem a proteção, que tinham os pecíolos eventualmente quebrados, eram amarradas com arame no pecíolo de outra folha. Durante o estágio larval, para o tratamento com proteção, as folhas inteiramente ingeridas também tinham o pecíolo fixado com arame em outra folha para que as larvas pudessem continuar se alimentando.

Durante a manhã e à tarde, as gaiolas eram retiradas e os possíveis inimigos naturais emergidos eram coletados com auxílio de pinceis e de potes plásticos. Durante esse período, foram acompanhadas 33 fêmeas com suas proles (as mesmas mencionadas na seção 4.1), sendo 14 repetições com proteção e 19 sem proteção. A diferença no número de repetições deveu-se à mortalidade ocasionada por algum motivo (manipulação, precipitação pluvial, inimigos naturais, etc). Os inimigos naturais que estavam atuando ou encontravam-se sobre a fêmea ou a prole eram fotografados, filmados (quando possível) e coletados.

3.3.1 Análise de dados

Para a determinação da mortalidade nos estágios imaturos de *P. dichroa*, em função dos tratamentos com e sem proteção, os dados foram submetidos ao teste estatístico Modelo Linear Generalizado (GLM). Para a normalidade dos dados, foi utilizado o teste de Shapiro-Wilk, usando a distribuição de Quasibinomial. A variável resposta foi a mortalidade; as variáveis determinantes foram os tratamentos com e sem proteção. O nível de significância foi 0,05. Todos os GLMs foram submetidos à análise de resíduos para verificar a adequação da distribuição de erros (CRAWLEY, 2002).

3.4 Levantamento de inimigos naturais de *Paraselenis dichroa* Germar, 1824

O levantamento dos inimigos naturais adultos, no tratamento sem proteção, foi feito por meio da coleta com pinças e/ou potes plásticos, capturando-se os espécimes que se encontravam diretamente associados ou estavam próximos (máximo de 10 cm de distância) ou aqueles que eram foréticos do cassidíneo.

Após eclosão das larvas e emergência dos adultos, os ovos e pupas remanescentes foram coletados e levados para o laboratório. Foram realizadas contagens dos indivíduos mortos e verificação da emergência de parasitoides por meio dos orifícios deixados no córion ou envoltório pupal. Esses dados foram incluídos nas médias de mortalidade ocasionada por inimigos naturais. Além destes, as desovas de cor acinzentada, as larvas com aspecto negro-avermelhado e as pupas negras, todos com aparência de parasitados, eram encaminhados para laboratório à espera da possível emergência de parasitoides.

Os exemplares de parasitoides e predadores obtidos foram colocados em frascos com álcool 70% e enviados a especialistas para identificação. Os

predadores capturados em estágios imaturos foram criados em laboratório até a emergência do adulto.

3.4.1 Análises de dados

Os parasitoides que emergiram dos ovos, larvas e pupas foram contabilizados e descritos quanto à sua atuação. A sua proporção (%) foi relacionada com cada um dos estágios imaturos e com a presença ou ausência da proteção.

4. RESULTADOS

4.1 Aspectos biológicos e etológicos de *Paraselenis dichroa* Germar, 1824

Observou-se que *P. dichroa* apresenta dois períodos de atividade reprodutiva correspondentes aos meses de fevereiro a abril e de outubro a dezembro, sendo que os adultos entram em diapausa nos meses de maio a outubro, e em janeiro e fevereiro (observação pessoal). Entretanto, para este trabalho, as observações foram realizadas somente no ciclo de fevereiro a abril.

As larvas e os adultos de *P. dichroa* apresentaram hábito oligófago, alimentando-se em *Ipomoea* sp. ou em *Merremia macrocalyx* (Figura 3), ambas pertencentes à família Convolvulaceae. Foram encontradas 28 fêmeas com proles em *Ipomoea* sp. e cinco em *M. macrocalyx*. Além de *P. dichroa*, as espécies *P. decipiens* Boheman, 1854 e *Stolas augur* Boheman, 1856, também foram observadas alimentando em *Ipomoea* sp. Apenas *P. decipiens* apresentou comportamentos como a cicloalexia larval e cuidado com a prole.

As fêmeas de *P. dichroa* (n = 30) cuidam de suas proles e somente elas realizaram o cuidado parental. Os machos, embora também encontrados na mesma planta hospedeira, não foram observados cuidando dos imaturos. As fêmeas permanecem junto da prole até que atinjam a fase adulta e somente as abandonam para fazerem novas desovas.

Observou-se que as fêmeas se deixam cair ao solo quando se sentem ameaçadas e, quando manuseadas, excretam um líquido avermelhado pela cavidade oral, comportamento conhecido como auto hemorragia, além de eliminarem secreções fecais. Não foram observadas fêmeas se alimentando durante nenhum dos períodos de avaliação.



Figura 3 Planta hospedeira de *Paraselenis dichroa* Germar, 1824: A) *Ipomoea* sp. B) *Merremia macrocalyx* (Convolvulaceae). Floresta Nacional de Passa Quatro, Minas Gerais, Brasil. Foto: Cuozzo, M.D.

4.1.1 Ovos

Os ovos foram depositados de maneira agrupada sobre a superfície abaxial das folhas (Figura 4). As desovas foram frequentemente colocadas próximas da extremidade distal em relação ao pecíolo e sobre a nervura principal ($n = 25$), mas em alguns casos foram observadas sobre as nervuras secundárias ($n = 5$).



Figura 4 Fêmea de *Paraselenis dichroa* Germar, 1824 próxima à desova, agrupada e imbricada junto à nervura principal, na superfície abaxial de uma folha de *Ipomoea* sp. Floresta Nacional de Passa Quatro, Minas Gerais, Brasil. Foto: Cuozzo, M.D.

Os ovos se dispõem de forma imbricada formando massas com formato de um losango; são alongados, pedunculados e desprovidos de qualquer cobertura. Apresentam coloração que varia do bege ao amarelo-palha à medida que o córion endurece.

O número médio de ovos por desova foi de $27,3 \pm 5,6$ ($n = 16$) (Figura 5), com uma viabilidade de 35,5% ($n = 16$). O período médio de incubação foi de $12,7 \pm 2,9$ dias ($n = 10$) (Tabela 1).

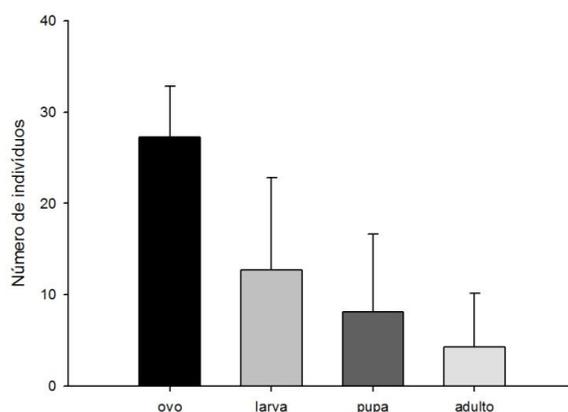


Figura 5 Médias (barras) e desvio padrão (linhas verticais) do número de indivíduos dos estágios de desenvolvimento de *Paraselenis dichroa* Germar, 1824. Floresta Nacional de Passa Quatro, Minas Gerais, Brasil, fevereiro a abril de 2015.

Tabela 1 Duração dos estágios de desenvolvimento de *Paraselenis dichroa* Germar, 1824. Floresta Nacional de Passa Quatro, Minas Gerais, Brasil, no período de fevereiro a abril de 2015.

Estágio	Ciclo de vida (dias) Média \pm desvio padrão
Ovo	$12,7 \pm 2,9$ ($n = 10$)
Larva	$24,9 \pm 4,5$ ($n = 12$)
Pupa	$10,4 \pm 3,3$ ($n = 5$)
Ciclo reprodutivo	$41,3 \pm 8,4$ ($n = 6$)

4.1.2 Larvas

As larvas de *P. dichroa* apresentam coloração geral que varia desde o amarelo-claro até o amarelo-alaranjado, indicando mudança de estágio. Possuem duas manchas circulares escuras no pronoto e oito pares de escolos laterais, além de uma furca anal escura e muito esclerotizada, onde se encontra o anexo exúvio-fecal.

Logo após abandonarem os ovos, permanecem agrupadas e em cicloalexia (Figura 6A), porém, durante o período em que estão alimentando-se, ficam agrupadas paralelamente umas às outras (Figura 6B). Em *P. dichroa*, a cicloalexia é caracterizada pelo posicionamento das larvas com a parte anterior do corpo voltada para o centro.

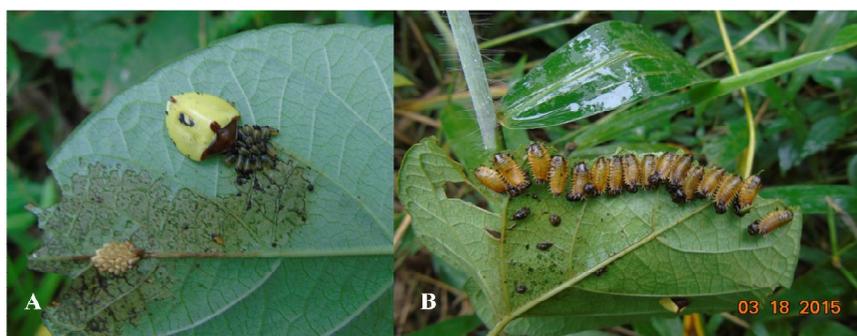


Figura 6 *Paraselenis dichroa* Germar, 1824: A) Larvas em cicloalexia, protegidas pela mãe, e sinais de herbivoria causada pelo primeiro estágio. B) Sinais de herbivoria causada pelos 4^o e 5^o estádios. Floresta Nacional de Passa Quatro, Minas Gerais, Brasil. Foto: Cuozzo, M. D.

Após a eclosão, as larvas alimentaram-se próximo à desova, iniciando na parte distal da folha e seguindo em direção ao pecíolo (Figuras 6A, B). Nos dois primeiros instares elas raspam e comem a epiderme inferior e o mesófilo entre as nervuras primárias, secundárias e terciárias de forma parcial e sem perfurar a epiderme foliar (Figura 6A), sempre na superfície abaxial da folha. No terceiro

instar as larvas raspam e cortam a epiderme e o mesófilo, e começam a ingerir as nervuras primárias, secundárias e terciárias atingindo pontos da superfície adaxial da folha. No 4° e 5° instares, alimentam-se da folha pela borda (Figura 6B). Nessa ocasião, o limbo é consumido por inteiro, incluindo todas as nervuras, e até o pecíolo.

O número médio de larvas que eclodiram foi de $12,7 \pm 10,1$ ($n = 19$) (Figura 5), com 43,5% ($n = 14$) de viabilidade. O tamanho do grupo diminuiu em função da mortalidade ocorrida ao longo do desenvolvimento das larvas. A fase larval apresenta cinco instares ($n = 30$) e é o estágio mais longo do desenvolvimento, com uma duração média total de $24,9 \pm 4,5$ dias ($n = 12$) (Tabela 1).

4.1.3 Pupas

No final do 5° instar, as larvas param de se alimentar e, acompanhadas pela mãe, foram observadas procurando por um local sombreado para empupar, sendo que o deslocamento variou até 1 m. Em alguns momentos, observou-se que a mãe guiava as larvas em todo trajeto, buscando por aquelas que ficavam para trás, embora esse comportamento não tenha sido constatado para todas as fêmeas observadas. Finalmente, quando param de se movimentar, ficam presas pela parte ventral do corpo no caule da planta, e atingem o estágio pré-pupal (Figura 7A). Ao atingirem o estágio pupal, passam a desenvolver mais os escolos laterais e o pronoto. As pupas permanecem no caule de forma imbricada e perdem as fezes aderidas ao anexo exúvio-fecal (Figura 7B). Como as pupas ficam presas ao substrato pela região mediana do corpo, a presença de inimigos naturais estimula a movimentação da região posterior (furca anal) ou da região do protórax, numa tentativa de repeli-los.



Figura 7 *Paraselenis dichroa* Germar, 1824: A) Pré-pupas. B) Pupas. Floresta Nacional de Passa Quatro, Minas Gerais, Brasil. Foto: Cuozzo, M.D.

A coloração inicial das pupas é marrom-claro, tornando-se marrom-caramelo com faixas escuras. As proles observadas empuparam no caule ($n = 16$) e na face abaxial da folha ($n = 2$) da planta hospedeira, em ambos os casos de forma agrupada e imbricada. O número médio de pupas por fêmea foi $8,1 \pm 8,5$ ($n = 14$) (Figura 5), com uma viabilidade de 40,0% ($n = 7$). A duração média desse estágio foi de $10,4 \pm 3,3$ dias ($n = 5$) (Tabela 1).

4.1.4 Adultos

Os adultos possuem hábito gregário quando recém-emergidos (Figura 8). Após a emergência, apresentam o élitro translúcido e flexível, de coloração amarelo-claro e com mancha marrom-claro nas extremidades do élitro. À medida que ocorre a esclerotização, os élitros deixam de ser translúcidos. Os adultos apresentam dimorfismo sexual quanto à região apical dos élitros, que é mais pontiaguda e maior nos machos.



Figura 8 Adultos de *Paraselenis dichroa* Germar, 1824 recém-emergidos e agrupados juntamente da mãe. Floresta Nacional de Passa Quatro, Minas Gerais, Brasil. Foto: Cuozzo, M.D.

Durante o período de desenvolvimento das proles, a fêmea permanece junto a ela na face abaxial e adaxial da folha, bem como do caule da planta hospedeira. Os adultos emergidos não foram observados em cópula e/ou cuidando da prole durante o ciclo estudado.

Das 33 proles acompanhadas, 13 (39,4%) apresentaram indivíduos que atingiram o estágio adulto, e nas demais (60,6%) nenhum indivíduo emergiu como adulto. Em média, emergiram $4,3 \pm 5,9$ adultos ($n = 7$) (Figura 5), totalizando 171 indivíduos. A duração total do ciclo foi de $41,3 \pm 8,4$ dias ($n = 6$) (Tabela 1).

4.2 O efeito de estruturas protetoras sobre as proles de *Paraselenis dichroa* Germar, 1824 contra os inimigos naturais

Esses resultados referem-se à mortalidade total e em cada fase de desenvolvimento de *P. dichroa* em função do uso de proteção experimental,

porém, sem discriminar os fatores de mortalidade envolvidos. Entretanto, a proporção de inimigos naturais que atacam as proles de *P. dichroa* encontram-se nos resultados da seção 4.3.

Em proles protegidas (n = 14), verificou-se 65,7% de mortalidade do estágio de ovo até a emergência dos adultos, e em proles sem proteção (n = 14) houve 97,0% de mortalidade. Constatou-se diferenças significativas entre a mortalidade de proles protegidas e não protegidas ($F_{1,28} = 17,38$; $p = 0,0002$) (Figura 9; Tabela 2).

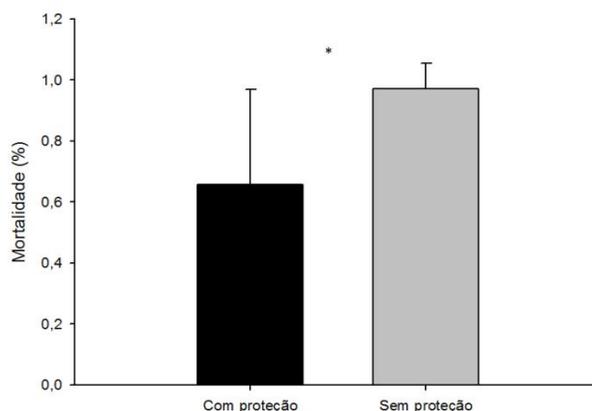


Figura 9 Médias (barras) e desvio padrão (linhas verticais) da mortalidade nas fases imaturas de *Parasetenis dichroa* Germar, 1824, em função do uso de gaiolas para proteção das proles. Floresta Nacional de Passa Quatro, Minas Gerais, Brasil, fevereiro a abril de 2015. Teste estatístico: GLM, $p \leq 0,05$. *Diferenças significativas.

Tabela 2 Mortalidade média (%) nas fases de ovo, larva, pupa e mortalidade total nas fases imaturas de *Parasetenis dichroa* Germar, 1824, em função do uso de gaiolas para proteção das proles. Floresta Nacional de Passa Quatro, Minas Gerais, Brasil, no período de fevereiro a abril de 2015. *Diferenças significativas. Teste estatístico: GLM, $p \leq 0,05$.

Tratamentos	Mortalidade nos estágios imaturos			
	Ovo	Larva*	Pupa*	Total*
Com proteção	48,2% (12,2±9,9)	7,4% (3,2±4,5)	23,7% (4,2±3,9)	65,7% (17,0±7,6)
Sem proteção	60,0% (16,8±8,2)	36,0% (7,9±6,7)	40,7% (9,3±6,2)	97,0% (26,2±5,6)

A mortalidade na fase de ovo foi de 48,2% nas proles com proteção (n = 14) e de 60,0% naquelas sem proteção (n = 16) (Tabela 2), contudo, não houve efeito significativo ($F_{1,28} = 1,25$; $p = 0,27$) do uso de gaiolas protetoras sobre a mortalidade nesse estágio (Figura 10).

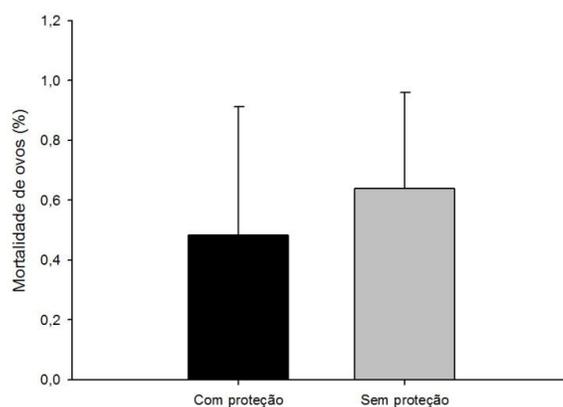


Figura 10 Médias (barras) e desvio padrão (linhas verticais) da mortalidade do estágio de ovos de *Paraselenis dichroa* Germar, 1824, em função do uso de gaiolas para proteção das proles. Floresta Nacional de Passa Quatro, Minas Gerais, Brasil, fevereiro a abril de 2015. Teste estatístico: GLM, $p \leq 0,05$.

Para a fase de larva, a mortalidade foi de 7,4% (n = 9) em proles protegidas e de 36,0% (n = 13) quando sem proteção (Tabela 2), constatando-se diferenças significativas ($F_{1,20} = 9,63$; $p = 0,005$) entre os tratamentos (Figura 11).

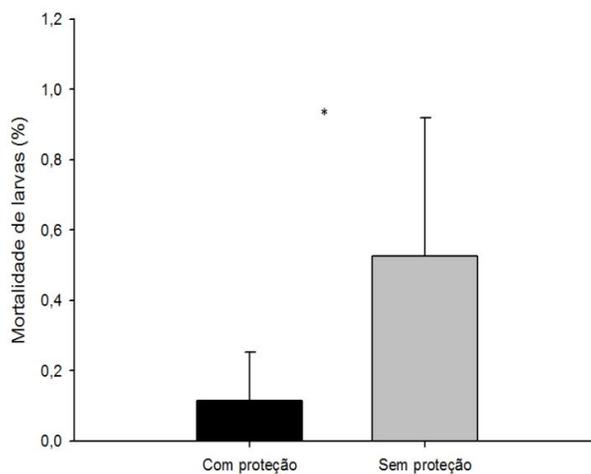


Figura 11 Médias (barras) e desvio padrão (linhas verticais) da mortalidade de larvas de *Paraselenis dichroa* Germar, 1824, em função do uso de gaiolas para proteção das proles. Floresta Nacional de Passa Quatro, Minas Gerais, Brasil, fevereiro a abril de 2015. Teste estatístico: GLM, $p \leq 0,05$. *Diferenças significativas.

Na fase de pupa, também houve efeito dos tratamentos ($F_{1,16} = 10,13$; $p = 0,005$) sobre a mortalidade (Figura 12), sendo de 23,7% ($n = 9$) naquele com proteção e de 40,7% ($n = 9$) no sem proteção (Tabela 2).

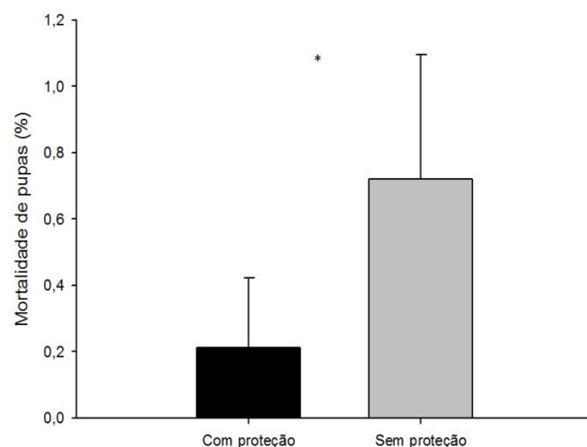


Figura 12 Médias (barras) e desvio padrão (linhas verticais) da mortalidade de pupas de *Paraselenis dichroa* Germar, 1824, em função do uso de gaiolas para proteção das proles. Floresta Nacional de Passa Quatro, Minas Gerais, Brasil, fevereiro a abril de 2015. Teste estatístico: GLM, $p \leq 0,05$. *Diferenças significativas.

Ao todo, emergiram 171 adultos (19,3%) dos 832 ovos nas desovas acompanhadas, sendo 109 (36,0%) oriundos de proles com proteção ($n = 14$) e 62 (27,8%) de proles sem proteção ($n = 14$). Das proles sem proteção, apenas 2,8% sobreviveram.

4.3 Inimigos naturais dos estágios imaturos de *Paraselenis dichroa* Germar, 1824

Os ovos, larvas e pupas foram expostos a grande diversidade de predadores e parasitoides. Os adultos não foram observados sob ataque de inimigos naturais, mas, apenas observados e deles coletados parasitoides foréticos, ou seja, aqueles que estavam sobre os élitros da mãe esperando pelo momento oportuno para atacar os ovos.

4.3.1 Inimigos naturais dos ovos

A fêmea do parasitoide *Emersonella pubipennis* Hansson, 2002 (Hymenoptera: Eulophidae) pousava sobre o dorso da mãe e passava por baixo do élitro para alcançar os ovos e parasitá-los. Após parasitados e com o desenvolvimento do inimigo natural, os ovos ficavam de cor acinzentada. No tratamento com proteção houve 19,1% (41 ovos) de mortalidade por parasitoides, ao passo que naquele sem proteção a mortalidade foi de 29,0% (76 ovos). A partir de ovos parasitados, emergiram adultos de *Emersonella pubipennis* (Hymenoptera: Eulophidae) (Figura 13).



Figura 13 *Emersonella pubipennis* Hansson, 2002 (Hymenoptera: Eulophidae), parasitoide coletado de ovos de *Paraselenis dichroa* Germar, 1824. Floresta Nacional de Passa Quatro, Minas Gerais, Brasil. Foto: Cuozzo, M.D.

Entre os predadores, por apenas duas vezes foi observada a presença de formigas (Hymenoptera: Formicidae) rondando a desova na folha (Figura 14). Nesse momento, a mãe passou a caminhar agitadamente sobre os ovos e a se

movimentar em círculos, ao redor da desova, impedindo a aproximação dos formicídeos. Neste caso não foi observada a predação.



Figura 14 Formiga (Hymenoptera: Formicidae) rondando a desova de *Parasetenis dichroa* Germar, 1824 e fêmea tentando repeli-la. Floresta Nacional de Passa Quatro, Minas Gerais, Brasil. Foto: Cuozzo, M.D.

4.3.2 Inimigos naturais das larvas

Em apenas uma prole foi observada a atuação de parasitoide de uma espécie não identificada de Tachinidae (Diptera). Esse inseto tocava com seu abdome a região mediana das larvas onde depositava seus ovos (Figura 15A). As larvas parasitadas exibiram coloração escura (Figura 15B), quase negra, e manchas avermelhadas, indicando o desenvolvimento do parasitoide. A mortalidade causada pelo taquinídeo (16 indivíduos) foi de 73,3% no tratamento sem proteção, ao passo que no tratamento com proteção não houve mortalidade ocasionada pelo parasitoide.

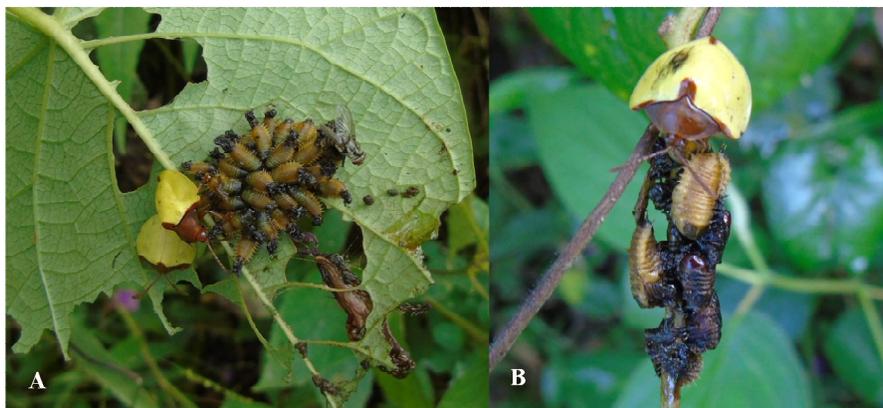


Figura 15 *Paraselenis dichroa* Germar, 1824: A) Diptera (Tachinidae) parasitando uma larva; B) Pré-pupas parasitadas (coloração mais escura) por Tachinidae (Diptera). Floresta Nacional de Passa Quatro, Minas Gerais, Brasil. Foto: Cuozzo, M.D.

Em laboratório, foi observada a emergência de adultos de outra espécie de Diptera, ainda não identificada, a qual não ocasionou alterações morfológicas visíveis no hospedeiro. Apenas foram verificadas as pupas desse díptero e, em seguida, sua emergência.

Foi observado um único evento de predação de larva por ninfa de *Stiretrus decastigmus* (Herrich-Schaeffer, 1838) (Heteroptera: Pentatomidae) (Figura 16). As larvas estavam em cicloalexia e, embora a fêmea estivesse por perto, o pentatomídeo conseguiu alcançar uma delas. O comportamento do percevejo durante a predação iniciou-se com a penetração dos estiletes na região mediana do corpo da larva. Por várias vezes, a levantava, movimentando-a de um lado para o outro e, em seguida, caminhava com ela pela superfície foliar e, depois, pelo pecíolo, levando-a para distante das demais. Esse comportamento não foi observado em outras larvas, porém, o número delas diminuiu à medida que passavam os dias. Nesse caso, a presença do anexo exúvio-fecal não auxiliou a larva contra a predação pelo percevejo.

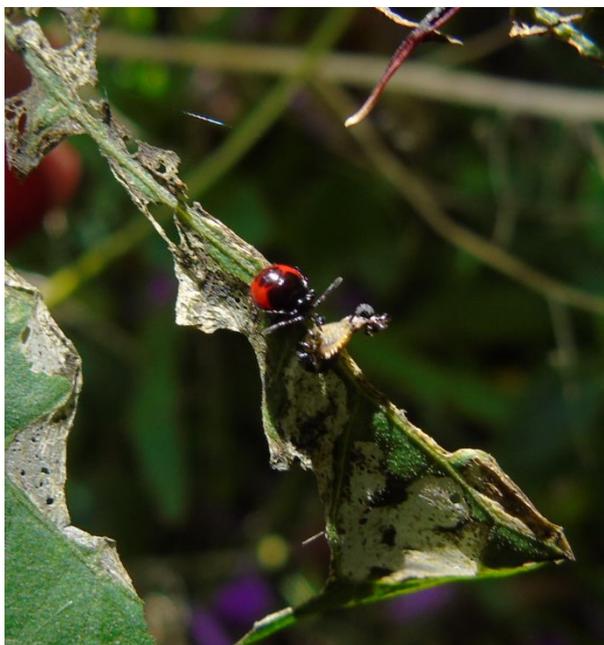


Figura 16 Ninfa de *Stiretrus decastigmus* (Herrich-Schaeffer, 1838) (Hemiptera: Pentatomidae) predando larva de *Paraselenis dichroa* Germar, 1824. Floresta Nacional de Passa Quatro, Minas Gerais, Brasil. Foto: Cuozzo, M.D.

4.3.3 Inimigos naturais das pupas

Os parasitoides que emergiram das pupas de *P. dichroa* foram identificados como *Brachymeria* sp. (Figura 17A) e *Conura* sp. (Figura 17B) (Hymenoptera: Chalcididae). As pupas parasitadas obtinham coloração cada vez mais escura à medida que eram consumidas pelo inimigo natural (Figura 17C). Embora os exemplares coletados tenham sido enviados a especialistas para identificação, não foi possível conhecer, ainda, as respectivas espécies. Quando atacadas pelos calcidídeos, as pupas movimentavam os abdômes para cima e para baixo na tentativa de desalojar o parasitoide e impedir a colocação do ovo, e a mãe rodeava as pupas na tentativa de repelir o parasitoide também, porém, esse comportamento não impediu a ação dos parasitoides. A mortalidade de

pupas por estes inimigos naturais no tratamento sem proteção foi de 18,6% (21 indivíduos).

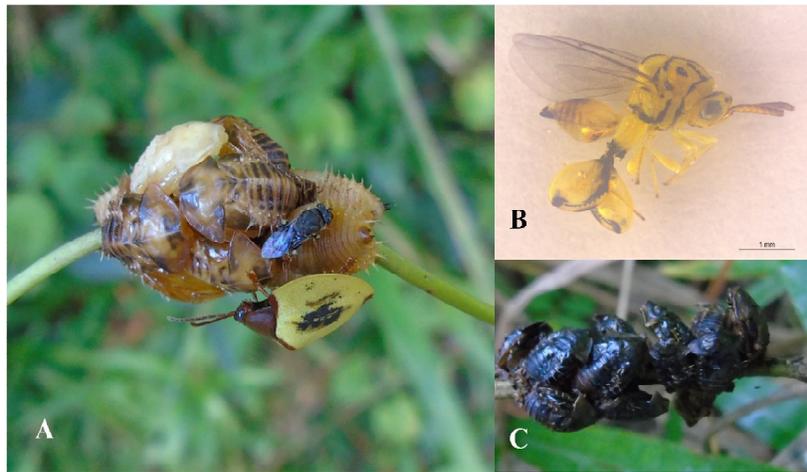


Figura 17 Parasitoides (A, B) de *Paraselenis dichroa* Germar, 1824 e pupas atacadas (C): A) Hymenoptera: Chalcididae: *Brachymeria* sp. sobre pupas. B) Hymenoptera: Chalcididae: *Conura* sp. C) Pupas de *P. dichroa* de cor escura devido ao ataque por parasitoides. Floresta Nacional de Passa Quatro, Minas Gerais, Brasil. Foto: Cuozzo, M.D.

5. DISCUSSÃO

5.1 Aspectos biológicos e etológicos de *Paraselenis dichroa* Germar, 1824

Paraselenis dichroa apresenta suas atividades reprodutivas durante fevereiro a abril e outubro a dezembro, sendo que os adultos entram em diapausa nos meses de janeiro e de maio a outubro (observação pessoal). Assim como *P. dichroa*, outros cassidíneos tropicais que apresentam cuidados maternos, tais como *O. tricolorata* e *O. pallidipennis*, também estudados em condições naturais, apresentaram dois ciclos reprodutivos (FRIEIRO-COSTA; VASCONCELLOS-NETO, 2003; GOMES et al., 2012). Outras espécies tropicais geralmente possuem três ou mais gerações anuais (BOLDT et al., 1991; HERON, 2007), enquanto aquelas de clima temperado possuem um único ciclo por ano (MAJKA; LESAGE, 2008; LEE et al., 2009). O desenvolvimento e sobrevivência dos cassidíneos têm sido correlacionados com fatores bióticos e abióticos (CHABOO, 2007). Contudo, segundo Nogueira-de-Sá (2004), esses insetos tendem a ser mais influenciados pela disponibilidade da planta hospedeira do que pelas condições climáticas.

Paraselenis dichroa foi encontrada associada exclusivamente à *Ipomoea* sp. ou *Merremia macrocalyx*, embora na literatura científica haja registros de associação desse cassidíneo a outras espécies da família Convolvulaceae (CHABOO, 2014).

Apenas as fêmeas cuidam de suas proles, desde o estágio de ovo até a emergência dos adultos, comportamento que também foi observado nas espécies subsociais *O. pallidipennis*, *O. tricolorata*, *A. sparsa* (WINDSOR, 1987; FRIEIRO-COSTA; VASCONCELLOS-NETO, 1995; GOMES et al., 2012). Nesse período, elas não foram vistas se alimentando, mas isso pode ter ocorrido no período noturno (não observado). Em *O. tricolorata* a alimentação de larvas e adultos foi observada durante a noite (FRIEIRO-COSTA; VASCONCELLOS-

NETO, 2003). As fêmeas evitam se distanciar de suas proles visando aumentar o sucesso correlacionado ao maior investimento em proteção feito pelas mães (TALLAMY; WOOD, 1986).

Durante o cuidado materno, em casos em que a fêmea se sentia ameaçada, ela se deixava cair ao solo, abandonando a prole por alguns minutos na tentativa de fugir de um eventual predador. Nesse caso, se a prole é predada ela pode investir numa reprodução futura (TALLAMY, 1984). Além desse mecanismo de defesa da mãe, observou-se que, em algumas situações, ela realizou a auto-hemorragia, que segundo Resh e Cardé (2003), é uma tentativa de expor o inimigo natural a uma substância tóxica, podendo levá-lo a soltar rapidamente sua presa (VASCONCELLOS-NETO, 1988). Este mecanismo já foi observado em *Botanochara impressa* (Panzer, 1798), *O. tricolorata*, *Eugenysa columbiana* (Boheman, 1850) e *O. pallidipennis* (VASCONCELLOS-NETO, 1988; CHABOO, 2002; FRIEIRO-COSTA; VASCONCELLOS-NETO, 2003; GOMES et al., 2012).

5.1.1 Ovos

A oviposição na superfície abaxial da folha pode ser considerada um padrão entre os Chrysomelidae (JOLIVET, 1988; FRIEIRO-COSTA, 1995). Esse comportamento sugere a seleção do local pelas fêmeas, que provavelmente é importante para a sobrevivência e desenvolvimento dos ovos e imaturos por fornecer proteção contra condições abióticas adversas (FRIEIRO-COSTA, 1995). Segundo Becker e Frieiro-Costa (1984), a temperatura é o fator ecológico responsável por essa preferência, conforme estudos realizados com *Gratiana spadicea* (Klug, 1829) associadas à *Solanum sisymbriifolium* Lam. (Solanaceae). Esse comportamento é comum em espécies subsociais como *O. pallidipennis*, *O. tricolorata*, *A. sparsa*, *P. flava* (WINDSOR, 1987; FRIEIRO-COSTA, 1995; MONTES; RAGA, 2010; CHABOO, 2011, respectivamente). Para a maioria

dos Chrysomelidae, a planta hospedeira serve como local de oviposição e fonte de alimento, o que permite um comportamento de agrupamento da prole e o cuidado materno (CHABOO et al., 2014).

Além da presença do pedúnculo, a maneira agrupada e imbricada pela qual os ovos são depositados sobre a superfície abaxial da folha, também são características de *O. pallidipennis* e *O. tricolorata* (FRIEIRO-COSTA; VASCONCELLOS-NETO, 2003; GOMES et al., 2012). O formato imbricado pode proporcionar melhor agrupamento dos ovos e permitir que a fêmea permaneça totalmente sobre a desova para protegê-la. Chaboo (2007) compara as desovas de *Acromis* sp. com cachos de uvas, devido a sua disposição na folha. Os ovos de *Chelymiorpha reimoseri* Spaeth, 1928 depositados em *Ipomoea carnea* são agrupados e não pedunculados, ocupando maior superfície de contato com as folhas. Essa característica, segundo Massuda (2015), sensibiliza o vegetal estimulando-o a desenvolver camadas celulares que provocam um descolamento da desova de cima da folha. A presença do pedúnculo, por permitir menor contato, pode constituir-se em uma estratégia para evitar a sensibilização da planta e a consequente rejeição da desova. Outras espécies com cuidado maternal depositam seus ovos pedunculados, como em *Omaspides brunneosignata* (Boheman, 1854) (CHABOO et al., 2014) e aquelas dispostas diretamente no substrato, como em *Eugenysa* sp. (WINDSOR, 1992).

A coloração dos ovos de *P. dichroa* varia conforme seu desenvolvimento embrionário, sendo considerada uma característica que permite diferenciar desovas recém-ovipositadas daquelas com mais de cinco horas (FRIEIRO-COSTA; VASCONCELLOS-NETO, 2003), bem como daquelas que estão parasitadas e passam a apresentar coloração acinzentada.

O número de ovos por desova ($27,3 \pm 5,6$) pode ser considerado baixo quando comparado ao número de ovos produzidos por algumas espécies subsociais, como *O. pallidipennis* (55 ovos/desova) e *O. tricolorata* (61,6

ovos/desova) (FRIEIRO-COSTA; VASCONCELLOS-NETO, 2003; GOMES et al., 2012). Porém, encontra-se próximo às médias obtidas para *P. aulica* (34 ovos/desova; n = 4) e *Echoma dichora* (= *Paraselenis dichroa*) (20 ovos/desova) (SILVA et al., 1968, APUD BUZZI, 1988; MACEDO et al., 2015). As diferenças entre o número de ovos produzidos por cassidíneos podem estar relacionadas a vários fatores, além da espécie, entre os quais se mencionam o estado fisiológico e nutricional das fêmeas, o nível nutricional da planta hospedeira (OBERMAIER; ZWÖLFER, 1999), o tamanho e idade da mãe ou o seu histórico da oviposição (WINDSOR, 1987). A qualidade e quantidade de alimento disponível também influenciam na aquisição de nutrientes pelas mães, podendo interferir na produção e deposição dos ovos (WHEELER, 1996).

O grande esforço reprodutivo devido à iteroparidade (TALLAMY, 1984; GOMES, 2012) pode estar relacionado ao tamanho da desova, uma vez que existe capacidade fisiológica reprodutiva de produzir desovas adicionais na mesma geração quando os recursos nutricionais ou condições ambientais são favoráveis (TALLAMY; BROWN, 1999). A evolução da subsocialidade é considerada uma estratégia contra condições adversas que implicam no desenvolvimento da prole (TALLAMY, 1984), como observado em *O. pallidipennis*, *O. tricolorata* e *A. sparsa* (WINDSOR, 1987; FRIEIRO-COSTA; VASCONCELLOS-NETO, 2003; GOMES et al., 2012).

Para a duração do período de incubação, a literatura sugere que fatores abióticos, tal como a temperatura, são responsáveis por significativas diferenças na velocidade do desenvolvimento embrionário. A duração verificada para *P. dichroa* foi de $12,7 \pm 2,9$ dias em condições naturais, ao passo que *O. pallidipennis* apresentou média de $16,7 \pm 1,4$ dias (n = 71 proles), no mesmo local de estudo (FLONA Passa Quatro, MG). Essas variações nas médias podem ser devido à temperatura, como demonstrado pelos resultados obtidos para

Metriona elatior Klug, 1829, que evidenciaram um tempo médio de incubação dos ovos de 5,6 dias a 30°C e de 11,3 dias a 20°C (GANDOLFO et al., 2008).

5.1.2 Larvas

Após eclodirem, as larvas permanecem agrupadas e em cicloalexia, com exceção do período de alimentação, comportamento que ocorre em outras espécies de cassidíneos subsociais, tais como *O. pallidipennis*, *O. tricolorata*, *A. sparsa* (WINDSOR, 1987; FRIEIRO-COSTA; VASCONCELLOS-NETO, 2003; GOMES et al., 2012).

O fato das larvas de *P. dichroa* iniciarem a alimentação ao redor da desova, geralmente colocada na região apical da folha, pode constituir-se em uma economia de energia. Esse comportamento, também verificado em *O. tricolorata* (FRIEIRO-COSTA, 1995), permite às larvas neonatas se alimentarem em uma região mais tenra da folha sem a necessidade de se deslocarem à maiores distâncias. Se as desovas fossem feitas em local próximo ao pecíolo haveria um gasto maior de energia para caminharem da base ao ápice foliar para iniciarem a alimentação, e as folhas inicialmente mastigadas próximas ao pecíolo poderiam cair no solo, sem haver a passagem de seiva para alimentação da prole.

Conforme as marcas da herbivoria deixadas nas folhas pelas larvas, pode-se assumir que as larvas de *P. dichroa* alimentam-se de forma semelhante àquelas de *A. sparsa* e *O. tricolorata* (WINDSOR, 1987; FRIEIRO-COSTA; VASCONCELLOS-NETO, 2003). Tais marcas constituem-se em indicadores do estágio de desenvolvimento do crisomelídeos, como também relatado por Frieiro-Costa e Vasconcellos-Neto (2003).

As larvas de *P. dichroa*, assim como de *O. pallidipennis* e *O. tricolorata*, procuram locais sombreados do caule para empupar (FRIEIRO-COSTA, 1995; GOMES et al., 2012). Da mesma forma que as larvas utilizam a

superfície abaxial da folha para evitarem a dessecação, as pupas utilizam locais mais sombreados com a mesma finalidade.

Segundo Silva et al. (1968) apud Buzzi (1988), a duração do período larval de *Echoma dichroa* (= *Paraselenis dichroa*) foi de 11 dias em *Calonyction preciosun* (= *Ipomoea alba*). Esse resultado diverge do obtido para *P. dichroa* neste trabalho ($24,9 \pm 4,5$ dias; $n = 12$), mas, apesar de ser a mesma espécie de crisomelídeo, o estudo ocorreu em laboratório, cujas condições ambientais diferem daquelas do ambiente natural. A duração verificada para *P. dichroa* se assemelhou à constatada para *P. aulica* (23 dias; $n = 9$) (MACEDO et al., 2015) e *O. pallidipennis* ($27,0 \pm 2,4$ dias; $n = 35$), que foram estudadas em condições naturais. Mesmo para espécies próximas, como *P. aulica* e *Echoma dichroa* (= *Paraselenis dichroa*), pertencentes ao mesmo gênero, as diferenças existentes são grandes, não devendo ser comparadas. Isto ressalta a importância de estudos filogenéticos tendo em vista aspectos biológicos e comportamentais (CHABOO et al., 2014).

Assim como *P. dichroa*, as espécies subsocias *O. pallidipennis* (GOMES et al., 2012) e *O. tricolorata* (FRIEIRO-COSTA; VASCONCELLOS-NETO, 2003) também possuem cinco estádios larvais. Essa característica também é compartilhada por espécies não subsociais como *Cassida obtusata* Boheman, 1854 (GRESSIT, 1952), *M. elatior* (ROSSINI et al., 2002), *Charidotis punctatostriata* Boheman, 1855 (GARCIA; PALEARI, 1993) e *B. impressa* (HABIB; VASCONCELLOS-NETO, 1979). Porém, existem outras com grande variação quanto ao número de estádios larvais (CHABOO, 2007), tal como em *Chelobasis perplexa* (Baly, 1858) (Hispinæ s.str.) que passa por oito instares.

Ao longo do desenvolvimento das larvas de *P. dichroa* o tamanho do grupo diminuiu em função da ação de inimigos naturais e de fatores de mortalidade não estudados. O mesmo foi constatado em *Stolas chalybea*

(Germar, 1824) e *Stolas areolata* (Germar, 1824), cujo número de indivíduos foi reduzido com o desenvolvimento da prole (NOGUEIRA-DE-SÁ; VASCONCELLOS-NETO, 2003). Além da ação de inimigos naturais, outros fatores de mortalidade, como a temperatura e umidade, podem reduzir a sobrevivência das larvas. A preferência pela face abaxial pode servir para preservar os estágios imaturos da dessecação pelas altas temperaturas já que ovos e larvas permanecem por um longo período nas folhas (FRIEIRO-COSTA, 1995). Maw (1976) afirmou que as larvas de primeiro instar de *Cassida hemisphaerica* Herbst, 1799 são muito susceptíveis à dessecação. De acordo com Frieiro-Costa e Vasconcellos-Neto (2003), larvas de *O. tricolorata* expostas a altas temperaturas podem desidratar e morrer. Segundo Gandolfo et al. (2008), a partir de observações em criações de *M. elatior* a 20°C, 25°C e 30°C, os imaturos desenvolveram-se mais rapidamente em temperaturas mais elevadas, porém, a 30°C elas já não atingiram o estágio pupal.

5.1.3 Pupas

As pupas não possuem anexo exúvio-fecal, característica comum a *Anacassis languida* Boheman, 1854, *O. pallidipennis* e *P. aulica* (BUZZI; GARCIA, 1983; GOMES et al., 2012; MACEDO et al., 2015). Contudo, existem espécies de cassidíneos cujas pupas possuem essa estrutura, como *O. tricolorata* e *Plagiometriona* sp. (FRIEIRO-COSTA; VASCONCELLOS-NETO, 2003; FLINTE et al., 2010).

Outras características comportamentais de *P. dichroa* assemelham-se às constatadas para *P. aulica* e *O. pallidipennis*, como, por exemplo, o local escolhido pelas larvas para passarem a fase de pupa, as quais também empupam no caule (MACEDO et al., 2015; GOMES et al., 2012). A escolha por esse ambiente também pode ser devido à vulnerabilidade à dessecação, como relatado para *C. hemisphaerica* por Maw (1976) e já discutido para as larvas.

Outro exemplo, refere-se ao comportamento das pupas de *P. aulica* também moverem o abdome numa tentativa de repelir determinados inimigos naturais (MACEDO et al., 2015), o que visa desalojar ou dificultar a fixação desses organismos sobre seu próprio corpo (FRIEIRO-COSTA, 1995).

O número médio de pupas por fêmea de *P. dichroa* foi próximo a 17, e em *P. aulica* o número de pupas agregadas foi 9 e 10 (n = 2 proles) indivíduos (MACEDO et al., 2015). Esse valor comparativamente mais elevado pode ser devido ao maior número de repetições em campo, além de muitos outros fatores bióticos e abióticos.

A duração média da fase de pupa de *P. dichroa* (10,4 dias) foi próxima à verificada para outros cassidíneos. Segundo Silva et al. (1968), apud Buzzi (1988), a duração desse estágio para *Echoma dichroa* (= *Paraselenis dichroa*) foi de 9 dias, tendo sido alimentada em *Calonyction preciosun*. Para *O. pallidipennis*, a duração foi de $10,2 \pm 1,5$ dias (n = 30) (GOMES et al., 2012), e em *O. tricolorata* a média foi de $13,7 \pm 5,3$ dias (n = 48), considerando-se também o estágio pré-pupal (FRIEIRO-COSTA; VASCONCELLOS-NETO, 2003). Também se assemelhou ao resultado obtido para *Conchyloctenia hybrida* (Boheman, 1854) (8,44 dias; n = 45), que não é uma espécie subsocial e que foi estudada sob condições de laboratório (GHEBREMARIAM et al., 2014). Contudo, a duração do estágio pupal de *P. dichroa* foi maior que a constatada para *P. aulica* (6 e 7 dias; n = 2) (MACEDO et al., 2015).

5.1.4 Adultos

Assim como constatado para *P. dichroa*, as espécies *O. pallidipennis* e *O. tricolorata* também possuem hábito gregário ao emergirem (FRIEIRO-COSTA; VASCONCELLOS-NETO, 2003; GOMES et al., 2012) e nenhuma delas foi observada em cópula e/ou cuidando da prole durante o mesmo ciclo de

emergência (FRIEIRO-COSTA; VASCONCELLOS-NETO, 2003; GOMES et al., 2012).

Adultos de *A. sparsa* apresentam dimorfismo sexual, no qual os machos possuem o comprimento do pronoto maior do que o das fêmeas, e a região apical dos élitros mais pontiaguda (WINDSOR, 1987). Embora esse dimorfismo também tenha sido verificado em *P. dichroa*, não se pode afirmar quanto ao tamanho dos machos em relação as fêmeas, uma vez que eles não foram estudados.

O número médio de adultos de *P. dichroa* emergidos por fêmea em ambiente natural foi 4,3 indivíduos (16%). O cuidado maternal, embora não proteja a prole de todos os inimigos naturais e outros fatores causadores de mortalidade, permite que boa parte delas consiga sobreviver à fase imatura (FRIEIRO-COSTA; VASCONCELLOS-NETO, 2003). O cuidado maternal pode ser importante para a perpetuação da espécie, pois proporcionou a sobrevivência de cerca de 3% dos espécimes (proles sem proteção), ilustrando o que realmente ocorre no ambiente natural. Essa porcentagem de sobrevivência é considerada alta e semelhante ao encontrado por Frieiro-Costa e Vasconcellos-Neto (2003) em estudos com *O. tricolorata*. Isto demonstra a grande influência que o cuidado materno tem no “fitness” da espécie (FRIEIRO-COSTA; VASCONCELLOS-NETO, 2003).

O número de proles ($n = 30$ desovas) aproximou-se do encontrado para *O. pallidipennis* ($n = 33$ desovas) (GOMES et al., 2012), porém, os resultados diferiram quanto ao número médio de indivíduos/desova, sendo de 27 ovos para *P. dichroa* e 60 ovos para *O. pallidipennis*. Embora ambos os estudos tenham sido realizados na Floresta Nacional de Passa Quatro e durante os mesmos meses, foram conduzidos em anos distintos. Além das características intrínsecas a cada espécie, a diferença temporal pode ter sido determinante no tamanho das populações, uma vez que as condições climáticas, como temperatura,

pluviosidade e umidade, variam de um ano para outro, influenciando de forma direta ou indireta na abundância desses cassidíneos (HODKINSON, 2005). Nesse sentido, cabe ressaltar a ocorrência de uma intensa e atípica seca ocorrida em 2013/2014 que atingiu o local de estudo, a qual pode ter influenciado no desenvolvimento dos insetos, com a consequente diferença nos resultados entre as espécies.

5.2 O efeito de estruturas protetoras sobre as proles de *Paraselenis dichroa* Germar, 1824 contra os inimigos naturais

O uso de estruturas protetoras assume importância na medida em que permite a comparação entre a ocorrência (ambiente natural) e ausência de inimigos naturais (ambiente controlado). Segundo Tallamy e Denno (1981), o cuidado materno na espécie *Gargaphia solani* Heidemann, 1914 (Hemiptera: Tingidae) proporciona uma sobrevivência maior das proles em relação às órfãs.

Mesmo sob o cuidado da mãe e com a proteção de “voile” contra os inimigos naturais, alguns ovos, larvas e pupas morreram. Contudo, a porcentagem de mortalidade foi comparativamente maior sem a proteção conferida pelo “voile”. Assim, verificou-se maior mortalidade dos imaturos quando desprotegidos, mesmo que recebendo o cuidado materno. Esses resultados evidenciam a importância do cuidado materno para a sobrevivência da prole, ao mesmo tempo em que permite constatar que ele não isenta sua progênie dos efeitos adversos de fatores bióticos e abióticos.

A mortalidade dos ovos foi relativamente elevada, tanto no tratamento com proteção como no sem proteção, mesmo com a presença da mãe, o que se deve ao fato de todas as desovas encontradas, fossem elas parasitadas ou não, terem sido incluídas em ambos os tratamentos. Tais observações reafirmam que a proteção materna não resguarda totalmente a prole do ataque de seus inimigos naturais (FREIRO-COSTA; VASCONCELLOS-NETO, 2003). Segundo Hassell

(1978), os ovos de insetos que estão concentrados em uma área podem ser mais atrativos para predadores do que quando isolados. Sob esse aspecto, os agrupamentos de ovos, mesmo que protegidos pela fêmea podem aumentar a probabilidade de serem atacados por predadores (TALLAMY, 1984).

No estágio larval, a proteção isentou os indivíduos da atuação dos inimigos naturais, visto que aqueles que atacaram as desovas já haviam emergido. Assim, a proteção utilizada e o cuidado materno foram eficazes para a sobrevivência e o desenvolvimento larval. Quando as larvas foram mantidas sem a proteção, as pressões seletivas de predação/parasitismo foram maiores, mesmo na presença da mãe.

Nos agrupamentos de larvas, os indivíduos da borda correm maiores riscos de predação/parasitismo do que aqueles localizados no centro, já que a fêmea é incapaz de proteger toda a prole devido à distribuição espacial da mesma (WINDSOR, 1987). As larvas de *P. dichroa* ficam em cicloalexia, mas algumas delas permanecem nas bordas, sendo mais susceptíveis à predação/parasitismo do que outras que ficam no centro, já que as fêmeas, na maioria dos casos, ficam sobre elas, entretanto, não foram observados se as larvas trocavam de lugar durante a cicloalexia. Essas observações são coincidentes com aquelas obtidas no estudo de Coccoft (2002), em que as ninfas de *Umbonia crassicornis* (Amyot e Serville, 1843) (Hemiptera: Membracidae) dispostas na borda do agrupamento foram mais predadas (95%) do que aquelas concentradas na região central.

Em estudo sobre a sobrevivência de *Gargaphia solani* (Hemiptera: Tingidae), Tallamy (1981) utilizou tratamentos compostos pelas combinações com e sem proteção contra os inimigos naturais, e presença e ausência da mãe, de forma similar ao realizado nesta pesquisa. Observou-se que, apesar do cuidado materno, as proles expostas a predadores sofreram significativamente maior mortalidade do que aquelas com estruturas protetoras contra os inimigos

naturais. Entretanto, quando os predadores foram excluídos, não houve diferenças significativas entre a sobrevivência das ninfas acompanhadas pelas fêmeas e, tampouco, daquelas cujas mães haviam sido removidas.

Durante as observações, sempre se verificava as fêmeas de *P. dichroa* cuidando da prole, mesmo sob a ação dos fatores de mortalidade. Esse comportamento assemelha-se àquele verificado por Cocroft (2002), que constatou que as ninfas de *U. crassicornis* sofreram maiores ataques de vespas quando a mãe não defendia sua prole (94%) do que quando ela cuidava (23%). Ressalta-se, mais uma vez, a importância do cuidado materno na sobrevivência da prole, ainda que não a proteja de todos os fatores de mortalidade.

5.3 Os inimigos naturais dos estágios imaturos de *Paraselenis dichroa* Germar, 1824

Os inimigos naturais (*E. pubipennis*, dípteros da família Tachinidae, *Brachymeria* sp., *Conura* sp. e *S. decastigmus*) observados em associação às proles de *P. dichroa* são comumente encontrados junto a colônias de cassidíneos subsociais, tais como *A. sparsa*, *O. tricolorata*, *O. pallidipennis* e *P. aulica* (WINDSOR, 1987; FRIEIRO-COSTA, 1995; GOMES et al., 2012; MACEDO et al., 2015, respectivamente), bem como à espécie solitária *Chelymopha varians* (Blanchard, 1851) (OLIVARES-DANOSO et al., 2000). Porém, os registros de parasitoides que causam impactos sobre populações de cassidíneos tropicais são relativamente escassos (CUIGNET et al., 2008).

5.3.1 Inimigos naturais dos ovos

O parasitoide *E. pubipennis* encontrado em ovos de *P. dichroa* também foi constatado em ovos de *O. pallidipennis*, *P. tersa*, *P. flava*, *P. aulica* e *A. sparsa* (WINDSOR, 1987; CUIGNET et al., 2008; MONTES; COSTA, 2011; GOMES et al., 2012; MACEDO et al., 2015). O número de parasitoides

emergidos dos ovos submetidos ao tratamento com proteção contra os inimigos naturais (19,1%) foi relativamente baixo em relação ao sem proteção (29,0%). Este fator foi devido à ocorrência do parasitismo antes do início do experimento, ou seja, antes de se proceder à colocação das gaiolas protetoras.

As espécies do gênero *Emersonella* têm sido descritas como endoparasitoides de ovos de Chrysomelidae, principalmente Cassidinae (CARROLL, 1978; DE SANTIS, 1983; BOLDT et al., 1991; COX, 1994). Olivares-Danoso et al. (2000) observaram 100% de mortalidade de ovos de *C. varians* por *Emersonella rotunda* (Ashmead, 1894) em três amostras (n = 35, n = 47, n = 92 ovos coletados). Frieiro-Costa e Vasconcellos-Neto (2003) também relataram que os parasitoides podem ser um dos maiores agentes de mortalidade de ovos de *O. tricolorata*.

Embora as formigas, principalmente dos gêneros *Crematogaster* e *Pseudomyrmex*, sejam predadoras comuns em Cassidinae (OLMSTEAD, 1996; GOMES et al., 2012), elas não foram observadas predando ovos de *P. dichroa*, mas este evento pode ter ocorrido já que foram constatadas rondando a folha de *Ipomoea* sp. Entretanto, na literatura relata-se as formigas como potenciais predadores contra cassidíneos, como observado por Gomes et al (2012) em *O. pallidipennis*.

Além da exposição dos ovos aos inimigos naturais, fatores genéticos e abióticos impedem que todos os ovos sejam viáveis e, assim, não atinjam os estágios subsequentes. Contudo, segundo Windsor (1987), esta inviabilidade dos ovos é dificilmente definida.

5.3.2 Inimigos naturais das larvas

Espécies de Tachinidae e Chalcididae são parasitoides comuns das larvas de cassidíneos (BUZZI, 1988), em especial o parasitoidismo por Tachinidae, principalmente espécies de *Eucelatoria* (BUZZI, 1988; BOLDT et

al., 1991; FRIEIRO-COSTA, 1995; OLIVARES-DONOSO et al., 2000; NOGUEIRA-DE-SÁ; VASCONCELLOS-NETO, 2003; CUIGNET et al., 2008). A espécie *Eucelatoriopsis parkeri* Sabrosky, 1952 foi observada em *Anacassis fuscata* (Klug, 1829) e *Anacassis prolixa* (Boheman, 1854) (BUZZI, 1988), e espécies não identificadas de taquinídeos foram verificadas em *P. aulica* (MACEDO et al., 2015). Segundo Olivares-Danosos et al. (2000), 35% das larvas de *C. varians* foram mortas, sendo que 80% delas morreram devido à ação de parasitoidismo pelo díptero *E. parkeri*, sendo esse o principal evento de mortalidade de larvas dessa espécie.

Os casos de predação em larvas de Cassidinae são raros, sendo registrado somente a predação por algumas espécies de Pentatomidae (BUZZI, 1988), como *Stiretrus anchorago* (Fabricius, 1775) se alimentando de *Gratiana pallidula* (Boheman, 1854) (ROLSTON et al., 1965); e ninfas e adultos de *Stiretrus smaragdatus* Lepl. e *Stiretrus decastigma* (= *Stiretrus decastigmus*) (Herrich-Schaeffer, 1838) predando *Poecilaspis sedecimpustulata* (Fabricius, 1781), *Zatrephina lineate* (Fabricius, 1787) e *Acromis spinifex* (Linnaeus, 1763) (BONDAR, 1953). Segundo Paleari (2013), *Stiretrus decemguttatus* (Lepeletier e Serville, 1828) foi observado predando ovos, larvas, pupas e adultos de *Botanochara sedecimpustulata* (Fabricius, 1781) em laboratório, porém, o estágio larval foi o mais consumido. Entretanto, neste trabalho foi observado apenas um evento de predação de larva de *P. dichroa* por uma ninfa de *S. decastigmus*. As larvas do cassidíneo podem ter sofrido pressões predatórias e ambientais, uma vez que houve redução no número de larvas ao longo das avaliações. Isto implica no fato de que o anexo exúvio-fecal não foi eficaz na defesa das larvas contra o predador.

5.3.3 Inimigos naturais das pupas

Representantes de parasitoides dos gêneros *Conura* e *Brachymeria* emergidos de pupas de *P. dichroa* já haviam sido registrados para cassidíneos, incluindo-se, também, espécies pertencentes ao gênero *Spilochalcis* (MONTE, 1932; ROLSTON et al., 1965; RAWAT; MODI, 1972; HABIB; VASCONCELLOS-NETO, 1979; GÓMEZ, 2004; HERON, 2007; CUIGNET et al., 2008; MONTES; RAGA, 2010), as quais não foram constatadas neste levantamento.

Pupas de *O. pallidipennis* foram parasitoidadas por Chalcididae de espécies não identificadas (GOMES, 2012); e exibiram movimentos dorsoventrais do corpo com a finalidade de dificultar sua fixação, como verificado em *P. dichroa*, contudo, tais movimentos não evitaram a ação do chalcidídeo.

6. CONCLUSÃO

Paraselenis dichroa é uma espécie herbívora que apresenta hábitos monófagos, alimentando-se de *Ipomoea* sp. ou *Merremia macrocalyx*, tanto nos estádios larvais quanto no estágio adulto. Durante todo o período de desenvolvimento dos imaturos houve atuação da fêmea em defesa da prole.

Sendo os cassidíneos um grupo de insetos pouco estudados no Brasil, o conhecimento sobre aspectos relacionados à história natural de *P. dichroa*, tais como biologia, etologia, inimigos naturais e seus impactos sobre a população dessa espécie, assumem importância na medida em que servem de ponto de partida e base para o entendimento de interações multitróficas e questões coevolutivas.

Há necessidade de estudos posteriores, ainda em campo, que detalham sobre os efeitos de temperatura, pluviosidade e umidade no desenvolvimento da espécie, bem como do efeito da insolação sobre os indivíduos. E quanto ao cuidado maternal, há lacunas a serem respondidas, já que a presença da fêmea permitiu a sobrevivência de parte da prole, e na ausência da mãe a população pode se extinguir.

REFERÊNCIAS

- Austin, D. F.; Huáman, Z. A synopsis of *Ipomoea* (Convolvulaceae) in the Americas. **Taxon**, v. 45, n. 1, p. 3-38, feb. 1996.
- Azevedo, C. O.; Silva-Jr, J. C.; Campos, L. A. de O. Description of a new species of *Emersonella* (Hymenoptera: Eulophidae) from Brazil, with preliminary observations on its biology. **Journal of Hymenoptera Research**, v. 9, n. 2, p. 298-304, 2000.
- Becker, M.; Frieiro-Costa, F. A. 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**, v. 47, n. 3, p. 195-205, 1987.
- Bernays, E. A. Host range in phytophagous insects: the potential role of generalist predators. **Evolutionary Ecology**, v. 3, n. 3, p. 299-311, 1989.
- Bernays, E. A.; Chapman, R.F. **Host plant selection by phytophagous insects**. Chapman e Hall, New York, USA, 325 p. 1994.
- Bernays, E.; Graham, M. On the Evution of host specificity in phytophagous arthropods. **Ecology**, v. 69, n. 4, p. 886-892, 1988.
- Blüthgen, N.; Feldhaar, H. **Food and shelter: how resources influence ant ecology**. In: Lach, L.; Parr, C.L.; Abbott, K.L. *Ant Ecology*. Nova York: Oxford University Press, 429 p. 2010.
- Boldt, P. E.; Hugo, A.; Gandolfo, D. Life history of *Stolas (Anacassis) fuscata* Klug (Coleoptera: Chrysomelidae) on seepwillow, *Baccharis salicifolia* (R. e P.) Pers. (Asteraceae). **Proceedings of the Entomological Society of Washington**, v. 93, n. 4, p. 839-844, 1991.

Bolton, B. AntWeb: **Ants of Bolton World Catalog**. Available from: <http://www.antweb.org/world.jsp>. Accessed 1 September 2015, 2015.

Bondar, G. Pragas novas nas plantas do Brasil, II. **Boletim do Campo**, v. 9, n. 62, p. 20-24, 1953.

Borowiec, L. Two new species of the genus *Paraselenis* Spaeth, 1913 (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae). **Genus**, v. 14, n. 3, p. 403-411, oct. 2003.

Borowiec, L.; Moragues, G. Tortoise beetles of the French Guyana - a faunistic review (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae). **Genus**, v. 16, n. 2, p. 247-278, jun. 2005.

Borowiec, L.; Swietojanska, J. **World Catalog of Cassidinae**. [Internet]. Available from: <http://www.biol.uni.wroc.pl/cassidae/katalog%20internetowy/index.htm>, Wrocław, Poland, 2016.

Borowiec, L.; Takizawa, H. Neotropical tortoise beetles in the Amazon Insectarium, Tokyo, Japan with description of nine new species (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae). **Genus**, v. 22, n. 3, p. 427-484, nov. 2011.

Bottcher, A.; Zolin, J.P.; Nogueira-de-Sá, F.; Trigo, J.R. Faecal shield chemical defence is not important in larvae of the tortoise beetle *Chelymorpha reimoseri* (Chrysomelidae: Cassidinae: Stolaini). **Chemoecology**, v. 19, n. 1, p. 63-66, feb. 2009.

Buzzi, Z. J. **Biology of Neotropical Cassidinae**. In: Jolivet, P.H; Petitpierre, E.; Hsiao, T.H. (editors) *Biology of Chrysomelidae*. Series Entomologica, v. 42, p. 217-232. London: Kluwer Academic Publishers. 1988.

Buzzi, Z. J. **Host plants of Neotropical Cassidinae**. In: Jolivet, P.H; Cox, M.L.; Petitpierre, E. (editors) Novel aspects of the biology of Chrysomelidae. Series Entomologica, v. 50, p. 205-212. London: Kluwer Academic Publishers. 1994.

Buzzi, Z. J.; Garcia, C. Immature stages and life cycle of *Anacassis languida* (Boheman, 1854) (Coleoptera, Chrysomelidae, Cassidinae). **Coleopterists Bulletin**, v. 37, n. 2, p. 193-198, 1983.

Carroll, C. R. Besouros, parasitoides e *Ipomoea* (Convolvulaceae): um estudo sobre discriminação de hospedeiro. **Acta Amazônica**, v.7, n. 1, p. 15-22, 1978.

Capinera, J. L. **Encyclopedia of entomology** (2^a ed.). Dordrecht: Springer. 4346 p. 2008.

Casari, S. A.; Teixeira, E. P. Immatures of *Gratiana conformis* (Boheman, 1854) (Coleoptera, Chrysomelidae, Cassidinae). **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 54, n. 2, p. 235-242, jun. 2010.

Chaboo, C. S. First report of immature stages, genitalia and maternal care in *Eugenysa columbiana* (Boheman) (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae: Stolaini). **The Coleopterists Bulletin**, v. 56, n. 1, p. 50-67, 2002.

Chaboo, C. S. Biology and phylogeny of the Cassidinae Gyllenhal sensu lato (tortoise and leaf-mining beetles) (Coleoptera: Chrysomelidae). **Bulletin of the American Museum of Natural History**, 250 p. 2007.

Chaboo, C. S.; Engel, M. S. Eocene tortoise beetles from the Green River formation in Colorado, U.S.A. (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae). **Systematic Entomology**, v. 34, p. 202-209, 2008.

Chaboo, C. S. Maternal care by a species of *Pselaphacus percheron* (Coleoptera: Erotylidae: Erotylinae) from Peru. **The Coleopterists Bulletin**, v. 64, n. 2, p. 116-111, 2010.

Chaboo, C. S.; Grobbelaar, E.; Heron, H. D. C. An African leaf miner, *Oncocephala promontorii* Péringuey, 1898 (Chrysomelidae: Cassidinae: Oncocephalini): biological notes and host records. **The Coleopterists Bulletin**, v. 64, n. 1, p. 21-29, 2010.

Chaboo, C. S. **Defensive behaviors in leaf beetles: from the unusual to the weird**. In: Vivanco, J.M.; Weir, T. (editors). *Chemical Biology of the Tropics*, Berlin: Springer-Verlag, p. 59-70. 2011.

Chaboo, C. S.; Frieiro-Costa, F. A.; Zurita, J. G.; Westerduijn, R. Origins and diversification of subsociality in leaf beetles (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae: Chrysomelinae). **Journal of Natural History**, v. 48, p. 2325-2367, may. 2014.

Craig, T. P.; Itami, J. K.; Price, P. W. A strong relationship between oviposition preference and larval performance in a shoot-galling sawfly. **Ecology**, v. 70, n. 6, p. 1691–1699, jun. 1989.

Cocroft, R. B. Antipredator defense as a limited resource: unequal predation risk in broods of an insect with maternal care. **Behavioral Ecology**, v. 13, n. 1, p. 125-133, may. 2002.

Cornell, H. V.; Hawkins, B.A. Survival patterns and mortality sources of herbivorous insects: some demographic trends. **The American Naturalist**, v. 145, n. 4, p. 563-593, apr. 1995.

Cox, M. L. **The Hymenoptera and Diptera parasitoids of Chrysomelidae**. In: Jolivet, P.H; Cox, M.L.; Petitpierre, E. (editors). *Novel aspects of the biology of Chrysomelidae*, Series Entomologica, v. 50, p. 419-444. London: Kluwer Academic Publishers. 1994.

Cox, M. L. **Insect predators of Chrysomelidae**. In: Jolivet, P.H.A.; Cox, M. L. (editors), *Chrysomelidae Biology*. SPB Academic Publishing, Amsterdam, v. 2. 1996.

Crawley, M. J. **Statistical computing**: an introduction to data analysis using S-plus. London: John Wiley e Sons, 772 p, 2002.

Cuignet, M.; Hance, T.; Windsor, D. M. Phylogenetic relationships of egg parasitoids (Hymenoptera: Eulophidae) and correlated life history characteristics of their Neotropical Cassidinae hosts (Coleoptera, Chrysomelidae). **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 42, n. 3, p. 573-584, sep. 2007.

Cuignet, M.; Windsor, D. M.; Reardon, J.; Hance, T. **The diversity and specificity of parasitoids attacking Neotropical tortoise beetles (Chrysomelidae: Cassidinae)**. In: Jolivet, P.; Santiago-Blay, J.; Schmitt, M. (editors). Research on Chrysomelidae, Leiden: Brill, v. 1, p. 345-367. 2008.

Danks, H. V. Key themes in the study of seasonal adaptations in insects II. Life-cycle patterns. **Applied Entomology and Zoology**, v. 41, n. 1, p. 1-13, jul. 2006.

De Santis, L. Las espécies argentinas, uruguayas y brasileñas del género *Emersonella* Girault, 1916 (Insecta, Hymenoptera, Eulophidae). **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, v. 12, n. 2, p. 249-259, mai. 1983.

Eisner, T.; Van Tassel, E.; Carrel, J.E. Defensive use of a "fecal shield" by a beetle larva. **Science**, v. 158, p. 1471-1473, oct. 1967.

Eisner, T.; Eisner, M. Defensive use of a fecal thatch by a beetle larva (*Hemisphaerota cyanea*). **Proceedings of the National Academy of Science, USA**, v. 97, n. 6, p. 2632-2636, jan. 2000.

Frieiro-Costa, F. A. **Biologia de populações e etologia de *Omaspides tricolorata* (Boheman, 1954) (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae) na Serra do Japi, Jundiá-SP**. Tese (Doutorado) - Universidade de Campinas, Campinas, 97 p. 1995.

Frieiro-Costa, F. A.; Vasconcellos-Neto, J. **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, p. 213-225. 2003.

Gandolfo, D.; Medal, J. C.; Cuda, J. P. Effects of temperature on the development and survival of *Metriona elatior* (Coleoptera: Chrysomelidae) immatures. **Florida Entomologist**, v. 91, p. 491-493, sep. 2008.

Futuyma, D. J.; Moreno, G. The evolution of ecological specialization. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 19, p. 207-233, 1988.

Garcia, M. A.; Paleari, L. M. Ciclo de vida e potencial de crescimento populacional de *Charidotis punctatostriata* (Coleoptera, Chrysomelidae, Cassidinae) em laboratório. **Revista Brasileira de Entomologia**, São Paulo, v.37, n. 2, p. 329-334, jun. 1993.

Gomes, P. A. A. **Biologia, comportamento e inimigos naturais de *Omaspides pallidipennis* Boheman, 1854 (Chrysomelidae: Cassidinae)**. Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de Juiz de Fora, Juiz de Fora, 105 p. 2012.

Gomes, P. A. A.; Prezoto, F.; Frieiro-Costa, F.A. Biology of *Omaspides pallidipennis* Boheman, 1854 (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae). **Psyche**, v. 2012, p. 1-8, oct. 2012.

Gómez, N. E.; Witte, L.; Hartmann, T. 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**, v. 25, n. 5, p. 1007-1027, dec. 1999.

Gómez, N. E. Survivorship of immature stages of *Eurypedus nigrosignatus* Boheman (Chrysomelidae: Cassidinae: Physonotini) in Central Panama. **Coleopterists Bulletin**, v. 58, n. 4, p. 489-500, dec. 2004.

Ghebremariam, T. T.; Krüger, K.; Reinhardt, C. F. Biology of *Conchyloctenia hybrid* (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae) on *Solanum campylacanthum* subsp. *panduriforme*. **BioOne**, v. 107, n. 4, p. 818-825, jul. 2014.

Habib, M. E. M.; Vasconcellos-Neto, J. Biological studies on *Botanochara impressa* Panzer, 1789 (Coleoptera: Chrysomelidae). **Revista de Biologia Tropical**, v. 27, n. 1, p. 103-110, nov. 1979.

Hansson, C. Eulophidae of Costa Rica (Hymenoptera: Chalcidoidea) I. **Memoirs of the American Entomological Institute**, v. 67, 290 p. 2002.

Hansson, C.; Nishida, K. A new species of *Emersonella* (Hymenoptera: Eulophidae), parasitoid on weevil eggs (Coleoptera: Curculionidae), from Costa Rica. **ZooTaxa**, v. 607, p. 1-6, 2004.

Hassell, M. P. **The Dynamics of Arthropod Predator-Prey Systems**. Princeton University Press, Princeton, 248 p. 1978.

Hawkins, B. A.; Cornell, H. V.; Hochberg, M. E. Predators, parasitoids, and pathogens as mortality agents in phytophagous insects populations. **Ecology**, v. 78, n. 7, p. 2145-2152, jan. 1997.

Heron, H. D. C. The life history of *Aspidimorpha areata* (Klug, 1835) (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae). **African Entomology**, v. 15, n. 1, p. 75-87, mar. 2007.

Hilker, M. **Egg deposition and protection of eggs in Chrysomelidae**. In P.H. Jolivet, M.L. Cox, and E. Petitpierre (editors), Novel aspects of the biology of Chrysomelidae. Series Entomologica, v. 50, p. 263-276. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. 1994.

Hsiao, T. H. **Host specificity, seasonality and bionomics of Leptinotarsa beetles**. In.: P. Jolivet, E. Petitpierre, and T.H. Hsiao (editors), *Biology of Chrysomelidae*. Series Entomologica, v. 42, p. 581-599. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. 1988.

Hodkinson, I. D. Terrestrial insects along elevation gradients: species and community responses to altitude. **Biological Reviews**, v. 80, n. 3, p. 489-513, feb. 2005.

Jolivet, P. **Food habits and food selection of Chrysomelidae: bionomics and evolutionary perspectives**. In: P. Jolivet, E. Petitpierre, and T.H. Hsiao (editors), *Biology of Chrysomelidae*. Series Entomologica, v. 42, p. 1-20. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. 1988.

Jolivet, P.; Vasconcellos-Neto, J.; Weinstein, P. Cicloalexy: a new concept in the larval defense of insects. **Insecta Mundi**, v. 4, n. 1-4, p. 133-142, 1990.

Jolivet, P.; Santiago-Blay, J. S.; Schmitt, M. **Research on Chrysomelidae**. Vume 2. Netherlands: Brill Publishers. 299 p. 2009.

Judd, W. S.; Campbell, C. S.; Kellogg, E. A.; Stevens, P. F.; Donoghue, M. J. **Sistemática vegetal: um enfoque filogenético**. 3ª ed. Porto Alegre, Brasil: Artmed, 632 p. 2009.

Koji, S.; Nakamura, K. 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**, v. 99, n. 2, p. 292-299, 2006.

Köppen, W.; Geiger, R. *Klimate der Erde*. Gotha: Verlag Justus Perthes. Wall-map 150cmx200cm. 1928.

Kudo, S.; Nakahira, T. Effects of trophic-eggs on offspring performance and rivalry in a subsocial bug. **Oikos**, v. 107, n. 1, p. 28-35, 2004.

Lawrence, J. F. **Coleoptera**. In: S.P. Parker (editor), Synopses and classification of living organisms, v. 2, p. 482–553. New York: McGraw Hill. 1982.

Lee, C. F.; Swietojanska, J.; Staines, C.L. *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**, v. 48, n. 4, p. 558-568, nov. 2009.

Linksvayer, T. A. Subsociality and the Evtion of Eusociality. In: Breed, M. D.; Moore, J., (eds.) **Encyclopedia of Animal Behavior**, v 3, p. 358- 362, Oxford: Academic Press. 2010.

Macedo, M. V.; Flinte, V.; Abejanella, A.; Chaboo, C. S. Three new reports of subsocial tortoise Beetles form South America (Chrysomelidae: Cassidinae). **Annals of the Entomological Society America**, Short communication, p. 1-5, 2015.

Majka, C. G.; Lesage, L. Introduced leaf beetles of the Maritime Provinces, 7: *Cassida rubiginosa* Müller and *Cassida flaveola* Thunberg (Coleoptera: Chrysomelidae). **Zootaxa**, v. 1811, p. 37-56, jun. 2008.

Mappes, J.; Mappes, T.; Lappalainen, T. Unequal investment in offspring quality in relation to predation risk. **Evutionary Ecology**, v. 11, p. 237-243, feb. 1997.

Massuda, K. F. G. **Multimodalidade de defesas em *Ipomoea carnea* subsp. *Fistulosa* (Convolvulaceae) e em seus herbívoros, os besouros Cassidinae (Chrysomelidae)**. Tese (Doutorado) - Universidade de Campinas, Campinas, 186 p. 2015.

Maw, M. G. Biology of the tortoise beetle, *Cassida hemisphaerica* (Coleoptera: Chrysomelidae), a possible biological control agent for bladder campion, *Silene*

cucubalus (Caryophyllaceae), in Canada. **Canadian Entomologist**, v. 108, p. 945-954, 1976.

Michener, C. D. Comparative social behavior of bees. **Annual Review of Entomology**, v. 14, p. 299-342, 1969.

Monte, O. Alguns cassidídeos pragas da batata doce. **Boletim de Agricultura Zootécnica e Veterinária**, v. 5, p. 43-46, abr. 1932.

Montes, S. M. N. M.; Costa, V.A. Parasitismo de huevos de *Paraselenis flava* (Coleoptera: Chrysomelidae) en batata (*Ipomoea batatas*). **Revista Colombiana de Entomología**, v. 37, n. 2, p. 249-250, 2011.

Montes, S. M. N. M.; Raga, A. “Fusquinha” *Paraselenis flava* (L. 1758) praga da batata-doce. São Paulo: Instituto Biológico (Documento Técnico nº 004), p. 1-8, abr. 2010.

Moura, L. A.; Grazia, J. Record of *Podisus nigrispinus* (Dallas) (Hemiptera: Pentatomidae) preying on *Metrogaleruca obscura* Degeer (Coleoptera: Chrysomelidae). **Neotropical Entomology**, Scientific Note. 40, n. 5, p. 619–621, 2011.

Morton, T. C.; Vencl, F. V. Larval beetles form a defense from recycled host plant chemicals discharged as fecal wastes. **Journal of Chemical Ecology**, v. 24, n. 5, p. 765–785, dec. 1998.

Nakamura, K.; Abbas, I.; Hasyim, A. Survivorship and fertility schedules of two Sumatran tortoise beetles, *Aspidomorpha miliaris* and *A. sanctaerucis* (Coleoptera: Chrysomelidae) under laboratory conditions. **Researches on Population Ecology**, v. 31, n. 1, p. 25-34, jun. 1989.

Nogueira-de-Sá, F. **Influência da interação com plantas hospedeiras (Asteraceae) e inimigos naturais na abundância de três espécies de**

Cassidinae (Coleoptera: Chrysomelidae) na Serra do Japi, SP. Dissertação (Mestrado) – Universidade de Campinas, Campinas. 96 p. 1999.

Nogueira-de-Sá, F. Defensive strategies of two Cassidinae larvae: the role of fecal shields and chemical substances. **Chrysomela**, v. 43, p. 6-8, 2004.

Nogueira-de-Sá, F., Medeiros, F.; Macedo, M. V. **Phenology of populations of tortoise beetles (Cassidinae) in Brazil.** In: P. Jolivet, J. Santiago–Blay, M. Schmitt (editors), *New contributions in biology of the Chrysomelidae*, p. 647–658. The Hague: Kugler Publications. 2004.

Nogueira-de-Sá, F.; Trigo, J. R. Faecal shield of the tortoise beetle *Plagiometriona* aff. *flavescens* (Chrysomelidae: Cassidinae) as chemically mediated defence against predators. **Journal of Tropical Ecology**, v. 21, n. 2, p. 189–194, aug. 2005.

Nogueira-de-Sá, F.; Vasconcellos-Neto, J. **Natural enemies of Neotropical Cassidinae (Coleoptera: Chrysomelidae).** In: Furth, D.G. *Special Topics in Leaf Beetle Biology*. Moscow: Pensoft, p. 161-173. 2003.

Obermaier, E.; Zwölfer, H. Plant quality or quantity? Host exploitation strategies in three Chrysomelidae species associated with Asteraceae host plants. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v. 92, p. 165-177, 1999.

O'Hara, J. E. **World genera of the Tachinidae (Diptera) and their regional occurrence.** Disponível em:
<http://www.nadsdiptera.org/Tach/WorldTachs/Genera/Gentach_ver8.pdf>Último acesso em janeiro de 2016.

Olivares-Donoso, R.; Fuentes-Contreras, E.; Niemeyer, H. M. Identificación de parasitoides de *Chelymorpha varians* Blanchard (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae) en una localidad de Chile central. **Revista Chilena de Entomología**, v. 27, p. 65-69, set. 2000.

Olmstead, K.; Denno, R. F. Effectiveness of tortoise beetle larval shields against different predator species. **Ecology**, v. 74, n. 5, p. 1394-1405, jul. 1993.

Olmstead, K. **Cassidinae defenses and natural inimies**. In: Jolivet, P.H.; Cox, M.L. (editors), *Chrysomelidae Biology*. SPB Academic Publishers, Amsterdam, the Netherlands. p. 3-21. 1996.

Paleari, L. M. Developmental biology, polymorphism and ecological aspects of *Stiretrus decemguttatus* (Hemiptera, Pentatomidae), an important predator of cassidine beetles. **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 57, n. 1, p. 75–83, mar. 2013.

Pasteels, J. M.; Braekman, J. C.; Daloze, D. **Chemical defense in the Chrysomelidae**. In: Jolivet, P.; Petitpierre, E.; Hsiao, T.H (editors). *Biology of Chrysomelidae*, Series Entomologica, v. 42, p. 233-252. Kluwer Academic Publisher. 1988.

Pasteels, J. M.; Termonia, A.; Windsor, D. M.; Ludger, W.; Theuring, C.; Hartmann, T. Pyrrolizidine alkaloids and pentacyclic triterpene saponins in the defensive secretions of Platyphora leaf beetles. **Chemoecology**, v. 11, n. 3, p. 113-120, 2001.

Price, P. W.; Denno, R. F.; Eubanks, M. D.; Finke, D. L.; Kaplan, I. **Insect Ecology: Behavior, Populations and Communities**. Cambridge University Press, 814 p. 2011.

Rawat, R. R.; Modi, B. N. 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**, v. 42, n. 9, p. 854-856, sep. 1972.

Resh, V. H; Cardé, R. T. **Encyclopedia of insects**. California: Academic Press, 1266 p. 2003.

Rolston, L. H.; Mayes, R.; Edwards, P.; Wingfield, M. Biology of the egg plant tortoise beetle (Coleoptera, Chrysomelidae). **Journal of Kansas Entomological Society**, v. 38, n. 4, p. 362-366, oct. 1965.

Rossini, A.; Gravena, R.; Bortoli, S. A.; Pitelli, R. A.; Santana, A. E. Aspectos biológicos de *Metriona elatior* Klug (Coleoptera, Chrysomelidae, Cassidinae) sobre plantas de *Solanum viarum* Dunal (Solanaceae). **Acta Scientiarum**, Maringá, v. 24, n. 5, p. 1433-1438, 2002.

Root, R. B.; Messina, F.J. Defensive adaptations and natural enemies of a case bearing beetle, *Exema canadensis* (Coleoptera: Chrysomelidae). **Psyche**, v. 90, p. 67-80, jan. 1983.

Seeno, T. N., Wilcox, J. A. Leaf beetle genera. **Entomography**, v. 1, p. 1-221, 1982.

Selman, B. J. **Eggs and oviposition in chrysomelid beetles**. In: P.H. Jolivet, M.L. Cox, and E. Petitpierre (editors), Novel aspects of the biology of Chrysomelidae. Series Entomologica, v. 50, p. 69-74. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. 1994.

Souza, V. C.; Lorenzi, H. **Botânica sistemática** - guia ilustrado para identificação das famílias de Angiospermas da flora brasileira, baseado em APG II. Nova Odessa: Plantarum, 639 p. 2005.

Stefanovic, S.; Austin, D. F.; Olmstead, R. G. Classification of Convolvulaceae: A Phylogenetic Approach. **Systematic Botany**, v. 28, n. 4, p. 791-806, oct. 2003.

Stefanovic, S.; Krueger, L.; Olmstead, R. G. Monophyly of the Convolvulaceae and circumscription of their major lineages based on DNA sequences of multiple chloroplast loci. **American Journal of Botany**, v. 89, n. 9, p. 1510-1522, sep. 2002.

Symondson, W. O. C.; Sunderland, K. D.; Greenstone, M. H. Can generalist predators be effective biocontrol agents? **Annual Reviews of Entomology**, v. 47, p. 561–94, 2002.

Swietojska, J.; Windsor, D. M. Immature Stages of *Asteriza flavicornis* (Olivier) and *Physonota alutacea* Boheman (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae). **Annales Zoologici**, Warszawa, v. 58, n. 3, p. 641-665, 2008.

Tallamy, D. W.; Denno, R. F. Maternal care in *Gargaphia Solani* (Hemiptera: Tingidae). **Animal Behavior**, v. 29, n. 3, p. 771-778, 1981.

Tallamy, D. W. Insect Parental Care. **BioScience**, v. 34, n. 1, p. 20-24, jan. 1984.

Tallamy, D. W.; Wood, T. K. Convergence patterns in subsocial insects. **Annual Review of Entomology**, v. 31, p. 369-390, jan. 1986.

Tallamy, D. W.; Horton, L. A. Costs and benefits of the egg-dumping alternative in *Gargaphia* lace bugs (Hemiptera: Tingidae). **Animal Behaviour**, v. 39, n. 2, p. 352-359, 1990.

Tallamy, D. W.; Brown, W. P. Semelparity and the evolution of maternal care in insects. **Animal Behaviour**, v. 57, n. 3, p. 727–730, oct. 1999.

Taylor, T.H.C. **The biological control of an insect in Fiji**. An account of the coconut leaf-mining beetle and its parasite complex. London: Imperial Institute of Entomology, 283 p. 1937.

Trivers, R. L. **Parental investment and sexual selection**. In: B. Campbell (editors), *Sexual Selection and the Descent of Man*. Heinemann, London. p. 136-179. 1972.

Vasconcellos-Neto, J. **Genetics of *Chelymorpha cribraria*, Cassidinae: Colour patterns and their ecological meanings.** In: P. Jolivet, E. Petitpierre, and T. H. Hsiao (editors), *Biology of Chrysomelidae*, Series Entomologica, v. 42, p. 217-229. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1988.

Vasconcellos-Neto, J.; Jolivet, P. **Cycloaexy among chrysomelid larvae.** In: P. Jolivet, M. L. Cox, and E. Petitpierre (editors), *Novel aspects of the biology of Chrysomelidae*. Series Entomologica, v. 50, p 303-308. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1994.

Vencl, F. V.; Morton, T. C. The shield defense of the sumac flea beetle, *Blepharida rhois* (Chrysomelidae: Alticinae). **Chemoecology**, v. 8, n. 5, p. 25–32, mar. 1998.

Vencl, F. V.; Morton, T. C.; Mumma, R. O.; Schultz, J.C. Shield defense of larval tortoise beetles. **Journal of Chemical Ecology**, v. 25, n. 3, p. 549-566, feb. 1999.

Vencl, F. V.; Srygley, R. B. Enemy targeting, trade-offs, and the evolutionary assembly of a tortoise beetle defense arsenal. **Evolutionary Ecology**, v. 27, p. 237–252, 2013.

Van Doesburg, P. H. Jr. Polymorphism in some Neotropical Asopinae (Heteroptera: Pentatomidae). **Actas del Cuarto Congreso Latinoamericano de Zoología**, v. 1, p. 235–238, 1970.

Wang, M. **The developmental ecology of *Chelobasis perplexa* on its host plant *Heliconia imbricata* in Middle America.** Masters dissertation, Florida State University, Tallahassee, 43 p. 1977.

Wheeler, D. E. The role of nourishment in oogenesis. **Annual Review of Entomology**, v. 41, p. 345-369, 1996.

Wilson, E. O. **The insect societies**. Cambridge: Belknap Press of Harvard University Press, 697p. 1971.

Windsor, D. M. Natural history of a subsocial tortoise beetle, *Acromis sparsa* Boheman (Chrysomelidae, Cassidinae) in Panama. **Psyche**, v. 94, n. ½, p. 127-150, feb. 1987.

Windsor, D. M.; Riley, E. G.; Stockwell, H. P. **An introduction to the biology and systematics of Panamanian tortoise beetles (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae)**. In: D. Quintero Arias and A. Aiello (editors), *Insects of Panama and Mesoamerica: selected studies*, p. 372–391. Oxford University Press, Oxford. 1992.

Windsor, D. M.; Choe, J. A. E. **Origins of parental care in chrysomelid beetles**. In: Jolivet, P. H., Cox, M. L. e Petitpierre, E. (editors). *Novel aspects of the biology of Chrysomelidae*, Series Entomological, p.111-117. Kluwer Academic Publishers, The Netherlands. 1994.

Zalucki, M. P.; Clarke, A. R.; Malcolm, S. B. Ecology and behavior of first instar larval Lepidoptera. **Annual Review of Entomology**, v. 47, p. 361-393, 2002.

Zeh, D. W.; Zeh, J. A.; Smith, R. L. Ovipositors, amnions and eggshell architecture in the diversification of terrestrial arthropods. **Quarterly Review of Biology**, v. 64, n. 2, p. 147-168, 1989.