

CAMILA FEDIUK DE CASTRO GUEDES

***Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) (Coleoptera: Coccinellidae):
recursos alimentares, interações com inimigo natural
e predação intraguilda**

CURITIBA
2014

CAMILA FEDIUK DE CASTRO GUEDES

***Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) (Coleoptera: Coccinellidae):
recursos alimentares, interações com inimigo natural e predação
intraguilda**

Tese apresentada como requisito parcial à obtenção do grau de Doutor em Ciências, no curso de Pós-Graduação em Ciências Biológicas, Área de Concentração Entomologia, Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná.

Orientadora: Prof^a Dr^a Lúcia Massutti de Almeida

CURITIBA
2014

“A ambição da ciência não é abrir a porta do saber infinito, mas pôr um limite ao erro infinito”.
Bertolt Brecht

“Não basta adquirir sabedoria; é preciso, além disso, saber utilizá-la”.
Marcus Cícero

DEDICO

À Maria Armanda de Castro, Verônica Fediuk e Helena de Araújo Pessoa Guedes.

AGRADECIMENTOS

“Reconhece-se o amigo certo numa situação incerta” Marcus Cícero

Muitas são as pessoas a quem devo meus sinceros agradecimentos por colaborarem, de alguma forma, para a conclusão desta tese. Contudo, algumas em especial eu não poderia deixar de agradecer e mencionar seus nomes.

À Universidade Federal do Paraná e ao curso de Pós-graduação em Entomologia pela estrutura e oportunidade de realização do doutorado.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão das bolsas.

À minha orientadora, Prof^a Dr^a Lúcia Massutti de Almeida, por ter me recebido com tanto amor há alguns anos atrás no laboratório, por ter me inspirado a trabalhar com os mais fascinantes insetos, pela paciência, pela dedicação e por confiar em mim e no meu trabalho.

Ao Prof. Dr. Maurício Osvaldo Moura, à Dra. Susete do Rocio Chiarello Penteadó e à Msc. Melise Lecheta pela ajuda nas análises estatísticas.

Aos colegas do Laboratório de Sistemática e Bioecologia de Coleoptera, em especial à Msc. Paula Batista dos Santos pela ajuda na confecção das pranchas e com quem compartilho o amor pelos “coccis”; ao Dr. Daniel Moura, por sofrer comigo as saudades de casa, por revisar o inglês e pelas pranchas; e ao Dr. Geovan Henrique Corrêa e Msc. Bruna Pasqualito Macari pela amizade além da distância.

Ao Dr. Jean Louis-Hemptinne e à Dr^a Alexandra Magro por terem me acolhido em seu laboratório com tanto carinho, junto a sua equipe e a sua família, e por terem me dado uma oportunidade tão enriquecedora, profissional e pessoalmente.

A toda equipe do “Laboratoire Evolution et Diversité Biologique (EDB), em Toulouse, França, especialmente à Dra. Christine Ducamp, Felipe Ramon Portugal, Jean-François Garrigues, Msc. Miho Ueta, Maud Charlery e Maria Gaja pelos ensinamentos e pela agradável convivência.

À minha família, em especial aos meus pais que não mediram esforços para proporcionar a melhor formação e que sempre foram um referencial de persistência e dignidade. Ao meu marido-companheiro-amigo-parceiro-colega-de-profissão, Dr. Mário Luis Pessoa Guedes, pela grande paciência, amor e compreensão.

Às minhas adoráveis Msc. Betina Westphal Ferreira e Msc. Maria Fernanda da Cruz Caneparo (R.I.P. sala 7) pela inestimável amizade, e sem as quais jamais seria possível a

conclusão (sã) desta tese! À Msc. Karine Vairo e Pinto, com quem tive o prazer de enriquecer minha amizade e à Mariana “Kate” Ordine por provar que amigo-do-meu-amigo é meu amigo!

À sala 3, Ana Mazza, Msc. Gisele de Moraes, Monique Ferreira e Thalita Vieira pelo enorme carinho, pelos almoços “r.u.ísticos”, pelos momentos de descontração e risadas, e por acharem os gremlins e os mercenários os piores seres do mundo! *piada interna ModeOn*

À ma chérie ami, Eline Susset , qui m'a accueillie avec tout son amour, pendant une période dans laquelle j'étais si loin de mon domicile.

Às minhas eternas amigas, sem as quais seria insuportável viver: Camilla Saad, Carolina Madeira, Kelly Mafra, Leyla Joaquim, Ligia Zanin e Márcia Matteussi.

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS.....	xi
LISTA DE TABELAS.....	xiii
RESUMO GERAL.....	xv
INTRODUÇÃO GERAL.....	16
ORGANIZAÇÃO DA TESE.....	19
REFERÊNCIAS.....	20

CAPÍTULO I

Efeito de diferentes dietas na biologia, nas variáveis reprodutivas e tabela de vida e fertilidade de *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) (Coleoptera: Coccinellidae)

Resumo	25
Abstract	26
1. INTRODUÇÃO	27
2. OBJETIVOS	30
2.1. Objetivos específicos	31
3. MATERIAL E MÉTODOS	31
3.1. Obtenção do alimento	31
3.1.1. <i>Cinara atlantica</i>	31
3.1.2. <i>Brevicoryne brassicae</i>	31
3.1.3. <i>Anagasta kuehniella</i>	32
3.2. Criação estoque.....	32
3.2.1. <i>Harmonia axyridis</i>	32
3.3. Determinação da massa corporal	33
3.4. Desenho experimental.....	33
3.5. Análise estatística	33
4. RESULTADOS	35
4.1. Ovos	35
4.2. Larvas, prepupa, pupa e período total de desenvolvimento.....	35
4.3. Massa corporal	38
4.4. Adultos.....	38
4.5. Capacidade Reprodutiva de <i>Harmonia axyridis</i>	38

4.5.1. Período pré-reprodutivo	38
4.5.2. Período reprodutivo.....	38
4.5.2.1. Oviposição.....	38
4.5.2.2. Fecundidade e Ovos/dia/fêmea	39
4.5.2.3. Fertilidade.....	39
4.5.2.4. Média de posturas e de ovos/postura.....	39
4.5.3. Período pós-reprodutivo.....	39
4.6. Tabela de vida e de fertilidade de <i>Harmonia axyridis</i>	40
4.6.1. Fertilidade específica (mx).....	40
4.6.2. Taxa líquida de reprodução (R_0)	43
4.6.3. Intervalo de tempo entre cada geração (T).....	43
4.6.4. Capacidade inata de aumento de número (r_m).....	43
4.6.5. Razão finita de aumento populacional (λ)	43
4.6.6. Tempo necessário para a população duplicar de indivíduos (TD).....	43
5. DISCUSSÃO	44
6. CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	51
7. REFERÊNCIAS	52

CAPÍTULO II

O parasitoide *Dinocampus coccinellae* (Schrank, 1802) (Hymenoptera: Braconidae) influencia o processo de estabelecimento de *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) (Coleoptera: Coccinellidae) no Brasil?

Resumo	62
Abstract	63
1. INTRODUÇÃO	64
2. OBJETIVOS	68
2.1. Objetivos específicos	68
3. MATERIAL E MÉTODOS	68
3.1. Criação estoque.....	68
3.1.1. <i>Cinara atlantica</i>	68
3.1.2. Coccinellidae.....	69
3.1.3. <i>Dinocampus coccinellae</i>	69
3.2. Desenho experimental.....	70
3.2.1. Bioensaios sem escolha.....	71
3.2.2. Bioensaios com escolha	71

Diferentes estágios de desenvolvimento	71
Diferentes populações	71
Diferentes sexos	71
Diferentes espécies de Coccinellidae	71
3.2.3. Efeitos do parasitismo na capacidade reprodutiva de <i>Harmonia axyridis</i> ...	72
3.2.4. Influência do hospedeiro no desenvolvimento de <i>Dinocampus coccinellae</i>	73
3.3. Análise estatística	73
4. RESULTADOS	74
4.1. Bioensaios sem escolha	75
4.2. Bioensaios com escolha	76
Diferentes estágios de desenvolvimento	76
Diferentes populações	77
Diferentes sexos	78
Diferentes espécies de Coccinellidae	78
4.3. Efeitos do parasitismo na capacidade reprodutiva de <i>Harmonia axyridis</i>	81
4.4. Influência do hospedeiro no desenvolvimento de <i>Dinocampus coccinellae</i>	81
5. DISCUSSÃO	82
6. CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	89
7. REFERÊNCIAS	90

CAPÍTULO III

Harmonia axyridis (Pallas, 1773): Predação Intraguilda com quatro espécies de Coccinellidae nativas/estabelecidas

Resumo	99
Abstract	100
1. INTRODUÇÃO	101
2. OBJETIVOS	103
2.1. Objetivos específicos	104
3. MATERIAL E MÉTODOS	104
3.1. Criação estoque.....	104
3.1.1. <i>Cinara atlantica</i>	104
3.1.2. Coccinellidae.....	105
3.2. Desenho experimental.....	105

3.2.1. Experimento 1: Atividade predatória de larvas de 1º ínstar de <i>Harmonia axyridis</i>	106
3.2.2. Experimento 2: Atividade predatória de larvas de 4º ínstar de <i>Harmonia axyridis</i>	106
3.2.3. Experimento 3: Atividade predatória de adulto de <i>Harmonia axyridis</i>	107
3.2.4. Experimento 4: Predação de ovos por <i>Harmonia axyridis</i>	107
3.3. Análise estatística	108
4. RESULTADOS	108
4.1. Experimento 1: Atividade predatória de larvas de 1º ínstar de <i>Harmonia axyridis</i>	108
4.2. Experimento 2: Atividade predatória de larvas de 4º ínstar de <i>Harmonia axyridis</i>	109
4.3. Experimento 3: Atividade predatória de adulto de <i>Harmonia axyridis</i>	110
4.4. Experimento 4: Predação de ovos por <i>Harmonia axyridis</i>	112
5. DISCUSSÃO	114
6. CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	118
7. REFERÊNCIAS	120

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO I

Fig. 1. *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773). A: Larvas de 1º ínstar; B: Larva de 2º ínstar; C: Larva de 3º ínstar; D: Larva de 4º ínstar; E: Prepupa; F: Pupa.....36

Fig. 2. Probabilidade de sobrevivência (lx), expresso em porcentagem, e fertilidade específica (mx), expresso em nº médio de ovos/dia, de *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) alimentadas com *Cinara atlantica* (Wilson, 1919). Temperatura de 25°C, fotofase de 12 horas e UR 70 ± 10%.....41

Fig. 3. Probabilidade de sobrevivência (lx), expresso em porcentagem, e fertilidade específica (mx), expresso em nº médio de ovos/dia, de *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) alimentadas com *Brevicoryne brassicae* Linnaeus, 1758. Temperatura de 25°C, fotofase de 12 horas e UR 70 ± 10%.....41

Fig. 4. Probabilidade de sobrevivência (lx), expresso em porcentagem, e fertilidade específica (mx), expresso em nº médio de ovos/dia, de *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) alimentadas com *Anagasta kuehniella* (Zeller, 1879). Temperatura de 25°C, fotofase de 12 horas e UR 70 ± 10%.....42

CAPÍTULO II

Fig. 1. Adultos de Coccinellidae: A: *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773); B: *Cycloneda sanguinea* (Linnaeus, 1763); C: *Cycloneda pulchella* (Klug, 1829); D: *Olla v-nigrum* (Mulsant, 1866); E: *Eriopis connexa* (Germar, 1824); F: *Hippodamia convergens* Guérin-Méneville, 1842 (Coleoptera: Coccinellidae).....72

Fig. 2. Adulto de *Dinocampus coccinellae* (Schrank, 1802) (Hymenoptera: Braconidae).....75

Fig. 3. Somatória do número de ataques realizados pelo adulto de *Dinocampus coccinellae* (Schrank, 1802) em *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) durante o período de 20 minutos em testes com escolha, em função do hospedeiro combinado. L3 - 3º ínstar; L4 - 4º ínstar.....77

Fig. 4. Somatória do número de ataques realizados pelo adulto de *Dinocampus coccinellae* (Schrank, 1802) em *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) durante o período de 20 minutos em testes com escolha, em função da população.....78

Fig. 5. Somatória do número de ataques realizados pelo adulto de *Dinocampus coccinellae* (Schrank, 1802) em *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) durante o período de 20 minutos em testes com escolha, em função do sexo.....78

Fig. 6. Somatória do número de ataques realizados pelo adulto de *Dinocampus coccinellae* (Schrank, 1802) durante o período de 20 minutos em testes com escolha, em função das espécies. HA=*Harmonia axyridis*; HC=*Cycloneda sanguinea*; EC=*Eriopis connexa*; HC=*Hippodamia convergens*.....79

CAPÍTULO III

Fig. 1. Porcentagem de predação de larvas de 1º instar de Coccinellidae por larvas de 1º instar de *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773), na ausência e presença do alimento *Cinara atlantica* (Wilson, 1919), em um total de trinta repetições. HA=*Harmonia axyridis*; HC=*Cycloneda sanguinea*; EC=*Eriopis connexa*; HC=*Hippodamia convergens*.....109

Fig. 2. Porcentagem de predação de larvas de 4º instar de Coccinellidae por larvas de 4º instar de *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773), na ausência e presença do alimento *Cinara atlantica* (Wilson, 1919), em um total de trinta repetições. HA=*Harmonia axyridis*; HC=*Cycloneda sanguinea*; EC=*Eriopis connexa*; HC=*Hippodamia convergens*.....110

Fig. 3. Porcentagem de predação de larvas de 4º instar de Coccinellidae por adultos de *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773), na ausência e presença do alimento *Cinara atlantica* (Wilson, 1919), em um total de trinta repetições. HA=*Harmonia axyridis*; HC=*Cycloneda sanguinea*; EC=*Eriopis connexa*; HC=*Hippodamia convergens*.....111

Fig. 4. Porcentagem de predação de ovos de Coccinellidae por larvas de 4º instar de *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773), na ausência e presença do alimento *Cinara atlantica* (Wilson, 1919), em um total de trinta repetições. HA=*Harmonia axyridis*; HC=*Cycloneda sanguinea*; EC=*Eriopis connexa*; HC=*Hippodamia convergens*.....112

Fig. 5. Porcentagem de predação de ovos de Coccinellidae por adultos de *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773), na ausência e presença do alimento *Cinara atlantica* (Wilson, 1919), em um total de trinta repetições. HA=*Harmonia axyridis*; HC=*Cycloneda sanguinea*; EC=*Eriopis connexa*; HC=*Hippodamia convergens*.....113

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO I

Tabela I. Período de desenvolvimento em dias (MÉDIA \pm DP) de *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) alimentadas com três diferentes dietas: *Cinara atlantica* (Wilson, 1919); *Brevicoryne brassicae* Linnaeus, 1758; e ovos congelados de *Anagasta kuehniella* (Zeller, 1879). Temperatura de 25°C, fotofase de 12 horas e UR 70% \pm 10.....37

Tabela II. Massa corporal em miligramas (MÉDIA \pm DP) de *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) alimentadas com três diferentes dietas: *Cinara atlantica* (Wilson, 1919); *Brevicoryne brassicae* Linnaeus, 1758; e ovos congelados de *Anagasta kuehniella* (Zeller, 1879). Temperatura de 25°C, fotofase de 12 horas e UR 70 \pm 10%.....37

Tabela III. Média do período reprodutivo e longevidade (dias) (\pm DP) de *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) alimentadas com três diferentes dietas: *Cinara atlantica* (Wilson, 1919); *Brevicoryne brassicae* Linnaeus, 1758; e ovos congelados de *Anagasta kuehniella* (Zeller, 1879). Temperatura de 25°C, fotofase de 12 horas e UR 70 \pm 10%.....39

Tabela IV. Média de fecundidade e fertilidade; Média de ovos por dia; Média de postura e Média de ovos por postura (\pm DP) de *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) alimentadas com três diferentes dietas: *Cinara atlantica* (Wilson, 1919); *Brevicoryne brassicae* Linnaeus, 1758; e ovos congelados de *Anagasta kuehniella* (Zeller, 1879). Temperatura de 25°C, fotofase de 12 horas e UR 70 \pm 10%.....39

Tabela V. Estimativa dos indicadores da tabela e vida e de fertilidade para *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) alimentadas com três diferentes dietas: *Cinara atlantica* (Wilson, 1919); *Brevicoryne brassicae* Linnaeus, 1758; e ovos congelados de *Anagasta kuehniella* (Zeller, 1879). Temperatura de 25°C, fotofase de 12 horas e UR 70% \pm 10%.....44

CAPÍTULO II

Tabela I. Número de ataques (MÉDIA \pm DP) e porcentagem de emergência do parasitoide *Dinocampus coccinellae* (Schrank, 1802) tendo como hospedeiro diferentes estágios e sexos de *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773), em testes sem escolha.....76

Tabela II. Valores de qui-quadrado para testes com escolha com o parasitoide *Dinocampus coccinellae* (Schrank, 1802), em função do estágio de desenvolvimento, população, sexo e espécies, onde df = graus de liberdade.....80

Tabela III. Média do período reprodutivo e longevidade (dias) (\pm DP) de *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) parasitada e do grupo controle não parasitado.....81

Tabela IV. Média de fecundidade e fertilidade; Média de ovos por dia; Média de postura e Média de ovos por postura (\pm DP) de *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) parasitada e do grupo controle não parasitado.....81

Tabela V. Tempo de desenvolvimento e longevidade (MÉDIA \pm DP) de *Dinocampus coccinellae* (Schrank, 1802) (tendo diferentes espécies de Coccinellae como hospedeiros.....82

CAPÍTULO III

Tabela I. Valores da análise de predação intraguilda entre *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) e *Cycloneda sanguinea* (Linnaeus, 1763), *Cycloneda pulchella* (Klug, 1829), *Eriopis connexa* (Germar, 1824) e *Hippodamia convergens* Guérin-Meneville, 1842, na ausência e presença do alimento *Cinara atlantica* (Wilson, 1919).....111

Tabela II. Valores da análise de predação de ovos de *Cycloneda sanguinea* (Linnaeus, 1763), *Cycloneda pulchella* (Klug, 1829), *Eriopis connexa* (Germar, 1824) e *Hippodamia convergens* Guérin-Meneville, 1842, por *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773), na ausência e presença do alimento *Cinara atlantica* (Wilson, 1919).....113

Resumo Geral

A família Coccinellidae (Coleoptera) compreende um diverso grupo de besouros distribuídos mundialmente e representados por mais de 6.000 espécies descritas, distribuídas em 360 gêneros, sendo aproximadamente 2.000 pertencentes à região Neotropical. São utilizados no controle biológico de pragas agrícolas por serem notadamente conhecidos como predadores de pulgões e de outros insetos fitófagos. Dentre as espécies predadoras de pulgões, destaca-se o coccinélídeo originário do nordeste da Ásia, *Harmonia axyridis*. Contudo, apesar de ser útil no controle biológico, assim como outras espécies invasoras, sua introdução e estabelecimento causam alguns impactos negativos, como agregação, principalmente em rachaduras e fendas de montanhas, rochas, celeiros e casas. Em razão da ocorrência conjunta espacial e temporal e do hábito polífago de algumas espécies exóticas, existe ainda, um potencial para a predação intraguilda. No caso de *H. axyridis* tem-se observado que é um predador mais eficiente em uma guilda de insetos afidófagos, pois, além de se utilizar de maneira mais eficiente dos recursos alimentares disponíveis, competindo pelo alimento com outras espécies de coccinélídeos afidófagos, pode também preda essas espécies predadoras. Como *H. axyridis* já se encontra estabelecida em diversos países e continua expandindo sua distribuição é previsto que cause impactos adversos similares aos relatados na América do Norte na Europa e na América do Sul. Dentro deste panorama, os inimigos naturais são muito importantes, visto que afetam diretamente o estabelecimento de espécies introduzidas. Da mesma forma, o conhecimento de variáveis biológicas é extremamente relevante em se tratando de espécies utilizadas como agentes de controle biológico. Tendo esses aspectos em vista, este trabalho teve como objetivos determinar a biologia e comportamento de *Harmonia axyridis*; estudar suas interações com inimigos naturais e demais espécies afidófagas predadoras; analisar seu potencial como predador de afídeos, bem como verificar se representa algum risco para as espécies de Coccinellidae comumente encontradas no sul do Brasil.

Palavras-Chave: inimigo natural, predação intraguilda, recursos alimentares.

1. Introdução Geral

A família Coccinellidae (Coleoptera) compreende um diverso grupo de besouros distribuídos mundialmente e representados por mais de 6.000 espécies descritas, distribuídas em 360 gêneros (Vandenberg 2002), e com aproximadamente 2.000 pertencentes à região Neotropical (Almeida & Ribeiro-Costa 2009).

São notadamente conhecidos como predadores de pulgões e de outros insetos fitófagos, sendo por isso utilizados no controle biológico de pragas agrícolas (Gordon 1985; Majerus & Kearns 1989; Hodek et al. 2012). Tanto as larvas quanto os adultos possuem uma grande voracidade e atividade de busca por alimento e ocupam todos os ambientes de suas presas (Hodek 1973; Hodek et al. 2012).

Harmonia axyridis (Pallas, 1773) é uma espécie de Coccinellidae originária do nordeste da Ásia (Hukusima & Kamei 1970; Kuznetsov 1997) e utilizada em controle biológico de pulgões, considerados pragas em diversas culturas de importância econômica. Tan (1946) descreveu sua distribuição original, que se estende desde o sul da Sibéria (Montanhas Altai) até a Manchúria, Coreia, Japão e China.

Essa espécie apresenta forma oval e convexa dorsalmente e, em geral, os élitros variam do amarelo-alaranjado ao vermelho (forma não melânica), com nenhuma ou até 19 máculas pretas, ou ainda pode ser preta (forma melânica), com manchas vermelhas, sendo altamente polimórfica, cujos padrões estão associados a uma série de múltiplos alelos (Hodek & Honek 1996). Os adultos medem de 4,9 a 8,2 mm de comprimento e 4,0 a 6,6 mm de largura (Kuznetsov 1997).

Os adultos vivem de 30 a 90 dias, dependendo da temperatura (Soares et al. 2004; Castro et al. 2011), a qual, segundo Kawauchi (1979) influencia tanto a taxa de desenvolvimento, quanto a massa corporal do adulto, sendo que larvas criadas em temperaturas mais altas produzem adultos menores. As espécies de afídeos utilizadas como alimento e as espécies de plantas nas quais os afídeos se desenvolvem também podem afetar o tempo de desenvolvimento da larva, assim como a longevidade e a fecundidade do adulto (Hukusima & Kamei 1970; Martins et al. 2009; Guedes 2013).

Harmonia axyridis foi introduzida como agente de controle biológico em diferentes períodos nos Estados Unidos: Califórnia em 1916, 1964 e 1965; Washington em 1978 e 1982; Nova Escócia, Connecticut, Geórgia, Louisiana, Maryland, Washington D.C., Delaware, Maine, Mississippi, Ohio, Pensilvânia e Carolina do Norte

em 1978 e 1981 (Gordon 1985), contudo, seu estabelecimento ocorreu apenas em 1988 (Chapin & Brou 1991). Foi também liberada no México, em Chihuahua (Quiñones et al. 2001), Colima e Yucatán (Koch et al. 2006). No Canadá já se encontra estabelecida (Koch 2003) e também em diversos países europeus, como Grécia (Katsoyannos et al. 1997), França (Iperti & Bertand 2001), Alemanha (Klausnitzer 2002), Bélgica (Adriaens et al. 2003), Inglaterra (Majerus et al. 2006), Holanda, Suíça, Itália, República Tcheca, Dinamarca, Portugal, Espanha, Polônia e Ucrânia (Brown et al. 2011).

Na América do Sul, *H. axyridis* foi intencionalmente introduzida em Mendoza, Argentina, no final de 1990, com o intuito de atuar no controle biológico. No final de 2001, foi detectada em Buenos Aires associada com *Monellia caryella* (Fitch) (Hemiptera: Aphididae), em pecan, *Carya illinoensis* (Fagales, Juglandaceae) (Saini 2004). Atualmente se encontra também no Chile, Peru, Paraguai, Uruguai, Colômbia e no Brasil (Brown et al. 2011).

No Brasil foi observada pela primeira vez em 2002, na cidade de Curitiba, PR, provavelmente introduzida acidentalmente, onde larvas e adultos foram coletados alimentando-se de *Tinocallis kahawaluokalani* (Kirkaldy 1907) (Hemiptera: Aphididae) em *Lagerstroemia indica* Linnaeus (Lythraceae), uma espécie de planta ornamental muito utilizada na arborização urbana na região sul do Brasil, e sobre *Pinus* spp. (Pinaceae) alimentando-se de *Cinara atlantica* (Wilson 1919) e *Cinara pinivora* (Wilson 1919) (Hemiptera: Aphididae) (Almeida & Silva 2002).

Contudo, apesar de ser útil no controle biológico, assim como outras espécies invasoras, sua introdução e estabelecimento causam alguns impactos negativos (Koch 2003), como agregação, principalmente em rachaduras e fendas de montanhas, rochas, celeiros e casas (Huelsman & Kovach 2004). Além disso, em períodos mais frios, invade casas e prédios a procura de abrigo, podendo pousar em alimentos e bebidas (Knodel & Hoebeke 1996; Koch 2003), causa reações alérgicas, rinite, conjuntivite, tosse crônica e asma (Yarbrough et al. 1999). Pode ainda contaminar produções frutíferas (Koch 2003; Koch & Galvan 2008; Guedes & Almeida 2013).

Em razão da ocorrência conjunta espacial e temporal e do hábito polífago de algumas espécies exóticas, existe ainda, um potencial para a predação intraguilda, a qual é definida como “uma associação de espécies competidoras que matam e predam para

se alimentar, utilizando-se dos mesmos recursos” (Dixon 2000). A interação predador-predador pode reduzir a eficácia do controle biológico (Dixon 2000). No caso de *H. axyridis* tem-se observado que é um predador mais eficiente em uma guilda de insetos afidófagos, pois, além de se utilizar de maneira mais eficiente dos recursos alimentares disponíveis, competindo pelo alimento com outras espécies de coccinelídeos afidófagos, pode também preda essas espécies predadoras (Kimberling 2004; Martins et al. 2009; Katsanis et al. 2013).

Como *H. axyridis* já se encontra estabelecida em diversos países e continua expandindo sua distribuição (Brown et al. 2008) é previsto que cause impactos adversos similares aos relatados na América do Norte na Europa (Adriaens et al. 2008) e na América do Sul.

Dentro deste panorama, os inimigos são muito importantes, visto que afetam diretamente o estabelecimento de espécies introduzidas. Para *H. axyridis*, os parasitoides Braconidae (Hymenoptera), Phoridae e Tachinidae (Diptera), predadores Pentatomidae (Hemiptera), Formicidae (Hymenoptera), além de aranhas e pássaros são apontados como importantes reguladores das populações desta espécie (Koch 2003; Riddick et al. 2009).

Assim como os inimigos naturais, o conhecimento de variáveis biológicas é extremamente importante em se tratando de espécies utilizadas como agentes de controle biológico. No Brasil, poucos trabalhos têm sido desenvolvidos para conhecer a biologia e o comportamento de *H. axyridis*, desde sua detecção em 2002, em Curitiba, PR.

Martins et al. (2009) estudaram as fontes alimentares utilizadas por *H. axyridis*, suas plantas hospedeiras, abundância em relação às espécies nativas e estabelecidas, a influência dos fatores abióticos e as estações do ano sobre sua abundância durante um ano. Os autores encontraram essa espécie em 38 espécies de plantas, alimentando-se de 20 diferentes espécies de afídeos.

Ainda, estudando a flutuação populacional, as relações tritróficas, dados sobre sua ocorrência e abundância e comparando com as espécies nativas foi observado que essa espécie está competindo, principalmente com *Cycloneda sanguinea* (Linnaeus 1763), a qual era a espécie mais comumente encontrada e de grande potencial como agente de controle biológico de afídeos. Os autores relataram que em 2002, *H. axyridis*

representava apenas 10,24% dos coccinelídeos coletados em uma área de plantio de *Pinnus* spp. e em 2007, essa porcentagem passou para 91,23%, tendo havido uma grande redução na abundância e diversidade das demais espécies de coccinelídeos, indicando um possível desalojamento das espécies nativas ou estabelecidas (Martins et al. 2009).

Castro et al. (2011) avaliaram aspectos da biologia de *H. axyridis* em laboratório e verificaram que a temperatura influencia no período total de desenvolvimento, pois nas condições utilizadas nos experimentos, *H. axyridis* foi capaz de sobreviver, de se desenvolver e de se reproduzir normalmente, quando alimentada com *Cinara atlantica*, nas três temperaturas avaliadas (15°C, 20°C e 25°C). A 25°C, o desenvolvimento foi mais rápido em todos os estágios e a 15°C o mais longo.

Tendo em vista esse panorama este trabalho tem como objetivos determinar a biologia e comportamento de *Harmonia axyridis*; estudar suas interações com inimigos naturais e demais espécies afidófagas predadoras; analisar seu potencial como predador de afídeos, assim como verificar se representa algum risco para as espécies de Coccinellidae comumente encontradas no sul do Brasil.

2. Organização da Tese

O foco desta tese foi estudar aspectos da biologia e do comportamento de *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) (Coleoptera: Coccinellidae), e desta forma, o manuscrito foi dividido em três capítulos.

No primeiro capítulo procurou-se avaliar a influência do alimento nos aspectos biológicos e reprodutivos de *H. axyridis*. No segundo, a interação com o parasitoide *Dinocampus coccinellae* (Schrank 1802) (Hymenoptera: Braconidae) foi investigada com o intuito de estimar o impacto desse inimigo natural na capacidade de estabelecimento de *H. axyridis*. Por último, no terceiro, tendo em vista que *H. axyridis* é considerada uma espécie exótica invasora, foi verificado seu potencial como predador intraguilda.

As citações e referências bibliográficas dos três capítulos foram organizadas e editadas seguindo as instruções das seguintes revistas científicas: *BioControl*, *Biological Invasions* e *Entomologia Experimentalis et Applicata*, respectivamente.

3. Referências

- Adriaens T, Branquart E, Maes D (2003) The multicoloured Asian ladybird *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera, Coccinellidae), a threat for native aphid predators in Belgium? *Belgian Journal of Zoology* 133:195-196.
- Adriaens T, San Martin y Gomez G, Maes D (2008) Invasion history, habitat preferences and phenology of the invasive ladybird *Harmonia axyridis* in Belgium. *BioControl* 53:69-88.
- Almeida LM, Silva VB (2002) Primeiro registro de *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera, Coccinellidae): Um coccinélídeo originário da região Paleártica. *Revista Brasileira de Zoologia* 19:941-944.
- Almeida LM, Ribeiro-Costa CS (2009) Coleópteros predadores (Coccinellidae). In: Panizzi AR, Parra JRP (eds). *Bioecologia e Nutrição de Insetos*. EMBRAPA, Brasília, pp 931-968.
- Brown PMJ, Adriaens T, Bathon H, Cuppen J, Goldarazena A, Hägg T, Kenis M, Klausnitzer BEM, Kovár I, Loomans AJM, Majerus MEN, Nedved O, Pedersen J, Rabitsch W, Roy HE, Ternois V, Zakharov IA, Roy DB (2008) *Harmonia axyridis* in Europe: spread and distribution of a non-native coccinellid. *BioControl* 53:5-21.
- Brown PMJ, Thomas CE, Lombaert E, Jeffries DL, Estoup A, Handley L-JL (2011) The global spread of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae): distribution, dispersal & routes of invasion. *BioControl* 56:623-641.
- Castro CF, Almeida LM, Penteadó SRC (2011) The impact of temperature on biological aspects and life table of *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae). *Florida Entomologist*, 94:923-932.
- Chapin JB, Brou VA (1991) *Harmonia axyridis* (Pallas), the third species of the genus to be found in the United States (Coleoptera, Coccinellidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 93:630-635.
- Dixon AFG (2000) *Insect Predator – Prey Dynamics*. Ladybirds Beetles & Biological Control. Cambridge University, Press, 257 p.
- Gordon RD (1985) The Coccinellidae (Coleoptera) of America north of Mexico. *Journal of New York Entomology Society* 93:1-912.

- Guedes CFC (2013) Preferência alimentar e estratégias de alimentação em Coccinellidae (Coleoptera). *Oecologia Australis* 17:59-80.
- Hodek I (1973) *Biology of Coccinellidae*. Academic of Sciences, Prague, 260 p.
- Hodek I, Honěk A (1996) *Ecology of Coccinellidae*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 464 p.
- Hodek I, Van Emden HF, Honěk A (2012) *Ecology of Coccinellidae*. Wiley-Blackwell, Dordrecht, 600 p.
- Huelsman M, Kovach J (2004) Behavior and treatment of the multicolored Asian lady beetle (*Harmonia axyridis*) in urban environment. *American Entomologist* 50:163-164.
- Hukusima S, Kamei M (1970) Effects of various species of aphids as food on development, fecundity and longevity of *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera, Coccinellidae). *Res. Bull. Faculty Agric.* 29:53-66.
- Iperti G, Bertand E (2001) Hibernation of *Harmonia axyridis* (Coleoptera, Coccinellidae) in South-Eastern France. *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae* 65: 207-210.
- Katsanis A, Babendreier D, Nentwig W, Kenis M (2013) Intraguild predation between the invasive ladybird *Harmonia axyridis* and non-target European coccinellid species. *BioControl* 58:73-83.
- Katsoyannos P, Kontodimas DC, Stathas GJ, Tsartsalis CT (1997) Establishment of *Harmonia axyridis* on Citrus and some data on its phenology in Greece. *Phytoparasitica* 25:183-191
- Kawauchi S (1979) Effects of temperatures on the aphidophagous Coccinellids. *Kurume University Journal* 28:47-52.
- Kimberling DN (2004) Lessons from history: predicting successes and risks of intentional introductions for arthropod biological control. *Biological Invasion* 6: 310-318.
- Klausnitzer B (2002) *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) in Deutschland (Coleoptera, Coccinellidae). *Entomologische Nachrichten und Berichte* 46:177-183.
- Knodel JJ, Hoebeke RE (1996) *Multicolored Asian Lady Beetle, Harmonia axyridis* (Pallas), Coleoptera: Coccinellidae. Cornell University. Disponível em:

<www.nysaes.cornell.edu/ent/biocontrol/predators/harmonia.html> Acessado em 10 de novembro de 2014.

- Koch RL (2003) The Multicolored Asian Lady beetle, *Harmonia axyridis*: A review of its biology, uses in biological control and non-target impacts. *Journal of Insect Science* 32:1-16.
- Koch RL, Venette RC, Hutchison WD (2006) Invasions by *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera, Coccinellidae) in the Western Hemisphere: Implications for South America. *Neotropical Entomology* 35:421-434.
- Koch RL, Galvan TL (2008) Bad side of a good beetle: the North American experience with *Harmonia axyridis*. *BioControl* 53:23-35.
- Kuznetsov VN (1997) Lady beetles of the Russian Far East. Center of Systematic Entomology, Gainesville, Florida, 248 p.
- Majerus MEN, Kearns PWE (1989) Ladybirds. 10, Naturalists' Handbooks Series. Richmond Publishing Co., London, 103 p.
- Majerus MEN, Strawson V, Roy H (2006) The potential impacts of the arrival of the harlequin ladybird, *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera, Coccinellidae), in Britain. *Ecological Entomology* 31:207-215.
- Martins CBC, Almeida LM, Zonta-de-Carvalho RC, Castro CF, Pereira RA (2009) *Harmonia axyridis*: a threat to Brazilian Coccinellide? *Revista Brasileira de Entomologia* 53:663-671.
- Quiñones P, Sánchez FJNC, Rivero SHT (2001) Efecto del tiempo de disponibilidad del macho en la fecundidad de *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera: Coccinellidae). *Folia Entomologica Mexicana* 40:47-52.
- Riddick EW, Cottrell TE, Kidd KA (2009) Natural enemies of the Coccinellidae: Parasites, pathogens, and parasitoids. *Biological Control* 51:306-312.
- Saini ED (2004) Presencia de *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera, Coccinellidae) en la Provincia de Buenos Aires. Aspectos Biológicos y Morfológicos. *Revista de Investigaciones Agropecuarias* 33:151-160.
- Soares AO, Coderre D, Schanderl H (2004) Dietary self-selection behavior by the adults of the aphidophagous ladybeetle *Harmonia axyridis* (Coleoptera, Coccinellidae). *Journal of Animal Ecology* 73:478-486.

- Tan CC (1946) Mosaic dominance in the inheritance of color patterns in the ladybird beetle, *Harmonia axyridis*. *Genetics* 31:195-210.
- Vandenberg NJ (2002) Family 93. Coccinellidae Latreille 1807. In: Arnett RHJr, Thomas MC, Skelley PE, Frank JH (eds.). *American Beetles. Polyphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea*, CRC Press LLC, Boca Raton, Florida, pp 371-389.
- Yarbrough JA, Armstrong JL, Blumberg MZ, Philips AE, Mcgahee E, Dolen WK (1999) Allergic rhino conjunctivitis caused by *Harmonia axyridis* (Asian lady beetle, Japanese lady beetle or lady bug). *Journal of Allergy Clinic Immunology* 104:704-705.

CAPÍTULO I

**Efeito de diferentes dietas na biologia, nas variáveis reprodutivas e tabela de vida e de fertilidade de *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773)
(Coleoptera: Coccinellidae)**

Resumo

A biologia, as variáveis reprodutivas e os indicadores de crescimento populacional de *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae), alimentada com três diferentes dietas, *Cinara atlantica* (dieta 1), *Brevicoryne brassicae* (Hemiptera: Aphididae) (dieta 2) e com ovos congelados de *Anagasta kuehniella* (Lepidoptera: Pyralidae) foram avaliados. Os testes foram realizados a 25°C, UR de 70% e fotofase de 12 horas, a partir de posturas obtidas de adultos coletados em campo. Após a eclosão, as larvas foram individualizadas até a emergência do adulto e todos os insetos mantidos sob as mesmas condições. O período de desenvolvimento foi próximo para as três dietas testadas, porém os indivíduos adquiriram mais Massa corporal quando alimentados com a dieta 1. A longevidade dos adultos, o período de pré-oviposição e de oviposição não apresentaram diferença estatística. O período de pós-oviposição foi maior para a dieta 1, assim como a fecundidade e fertilidade. A maior fertilidade específica foi observada para a dieta 1, seguida pela dieta 2 e 3, respectivamente. A diferença na taxa líquida de reprodução foi altamente significativa para as dietas 1 e 3. O intervalo de tempo entre cada geração foi semelhante para as três dietas. Verificou-se para *H. axyridis* que, nas três dietas, a natalidade foi maior que a mortalidade, resultando em valores de r_m positivos, indicando crescimento populacional. Constatou-se um valor de λ muito próximo em todas as dietas e também no tempo necessário para a população duplicar em número de indivíduos (TD). Nas condições utilizadas nos experimentos, *H. axyridis* foi capaz de sobreviver, de se desenvolver e de se reproduzir normalmente, quando alimentada com as três dietas ofertadas. De acordo com o conceito de alimento alternativo, a dieta 3 proporciona mais do que apenas a sobrevivência, pois *H. axyridis* consegue completar seu ciclo e se reproduzir. Isto demonstra que existem alimentos considerados alternativos, que podem agir como essenciais por proporcionar a reprodução de algumas espécies de Coccinellidae, porém não com a mesma otimização da presa preferencial, os afídeos.

Palavras-Chaves: *Anagasta kuehniella*, *Brevicoryne brassicae*, *Cinara atlantica*, tabela de vida, tempo de desenvolvimento.

Abstract – Effect of different diets on biology, reproductive variables and life and fertility table of *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) (Coleoptera: Coccinellidae)

The biology, reproductive and population growth parameters of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) were evaluated, while fed with three different diets, *Cinara atlantica* (diet 1), *Brevicoryne brassicae* (Hemiptera: Aphididae) (diet 2) and frozen eggs of *Anagasta kuehniella* (Lepidoptera: Pyralidae) (diet 3). The experiments were conducted with egg masses obtained from adults collected in the field at 25°C, 70% RH and 12 hours of photophase. After hatching, larvae were individualized until adult emergence and all insects were kept under the same conditions. The development period was similar for all three diets tested. However, individuals gained more weight when fed with diet 1. Adult longevity, pre-oviposition and oviposition period did not present statistical differences. The post-oviposition period was longer with diet 1, as well as fertility and fecundity. The highest specific fertility was observed for diet 1, followed by diet 2 and 3, respectively. The difference of net reproductive rate was highly significant for diets 1 and 3. The time interval between each generation was similar for all three diets. It was found for *H. axyridis* that, with the three diets, the birth rate was higher than mortality, resulting in positive r_m values, indicating populational growth. We found a close λ value for all diets, and time required for the population to double in number (DT). Under the conditions used in the experiments, *H. axyridis* was able to survive, develop and reproduce normally when fed with the three diets offered. According to the alternative food concept, diet 3 provides more than just survival, since *H. axyridis* can complete its life cycle and reproduce. This fact demonstrates the existence of food considered as alternative, which can act as essential food, providing the reproduction of some Coccinellidae species, but not with the same optimization of their preferred prey, aphids.

Keywords: *Anagasta kuehniella*, *Brevicoryne brassicae*, *Cinara atlantica*, life table, developmental time.

1. Introdução

A família Coccinellidae (Coleoptera) é bastante heterogênea em relação ao comportamento alimentar. A evolução do hábito alimentar neste grupo inclui transições que atravessam reinos (Plantae, Animalia e Fungi) e níveis tróficos (herbívoro e carnívoro primário) (Sutherland & Parrella 2009). Dentre o grupo de predadores, a preferência alimentar também varia. As principais presas pertencem à ordem Hemiptera (subordem Sternorrhyncha), como afídeos, cochonilhas, moscas brancas e psílídeos (Hodek & Honěk 2009; Obrycki et al. 2009; Evans 2009).

O conhecimento da alimentação desse grupo tem utilidade em termos da sua aplicação para controle biológico de pragas e quando se considera a importância dessas presas para a história de vida de espécies de Coccinellidae. No entanto, é importante que a dieta completa de um organismo seja conhecida, especialmente para aquelas espécies envolvidas no controle biológico (Lundgren 2009).

Os coccinelídeos em geral consomem o mesmo tipo de alimento durante o estágio larval e a fase adulta (Majerus 1994; Hodek & Honěk 1996; Vandenberg 2002; Hodek et al. 2012) e, via de regra, as fêmeas consomem mais alimento do que os machos (Chazeau 1985; Hodek & Honěk 1996; Biddinger et al. 2009). Indiretamente, a fêmea seleciona as primeiras refeições para sua prole ovipositando no mesmo local onde se alimenta (Seagraves 2009).

O desenvolvimento, a sobrevivência e a reprodução da maioria das espécies de Coccinellidae dependem da quantidade e qualidade de presas ingeridas. Quando as larvas e os adultos alimentam-se de um tipo diferente de alimento, mesmo sendo diferentes espécies da mesma presa, seu processo de desenvolvimento normal é interrompido, podendo haver alteração no ciclo e nas taxas reprodutivas (Kusnetsov 1997). Além disso, a seleção do alimento depende da preferência do adulto por determinados habitats (Hodek & Honěk 1996; Hodek et al. 2012).

A especificidade dos alimentos tem sido uma questão bastante importante dentro da ecologia dos Coccinellidae (Hodek et al. 2012). Thompson (1951) foi o primeiro autor a sugerir que diversos coccinelídeos não são generalistas, mas sim apresentam necessidades alimentares específicas. Os recursos alimentares utilizados pelos coccinelídeos predadores dependem muito da abundância da presa disponível no ambiente onde vivem (Dixon 2000). Este fato faz com que muitos desses predadores

sejam polípagos, ou seja, capazes de se alimentar de uma variedade de alimentos, ficando difícil determinar para alguns grupos uma correta relação entre predador e presa (Hodek 1973). Esse comportamento é geralmente observado como uma estratégia de emergência quando o alimento preferencial encontra-se escasso. Espécies polípagas podem ter uma grande importância no uso do controle integrado de pragas, pois podem ser mais facilmente produzidas em massa com dietas artificiais, ou ainda, seu número aumenta consideravelmente no campo com fontes alternativas de alimento (Hodek & Honěk 1996; Guedes 2013).

Muitos coccinélídeos são considerados primeiramente afidófagos e com alta afinidade pelas suas presas. Mesmo assim, essas mesmas espécies podem consumir outros alimentos (Hodek & Honěk 1996; Evans 2000). De acordo com Hodek (1973) e Hodek et al. (2012), quando consumidos sozinhos, os alimentos não-afídeos podem ser inadequados e não proporcionariam o desenvolvimento das fases larvais ou a reprodução dos adultos. Porém, são alimentos que podem aumentar o fitness dos coccinélídeos, quando consumidos juntamente com suas presas preferenciais.

O fato dos afídeos serem geralmente abundantes por somente curtos períodos ao longo do ano faz com que coccinélídeos afidófagos, por exemplo, também consumam outras fontes de alimento (Maurice et al. 2011). Assim, é importante distinguir entre alimentos essenciais e alternativos (Hodek & Honěk 2009; Giorgi et al. 2009; Maurice et al. 2011; Hodek et al. 2012).

Segundo Rana et al. (2002), os predadores, em geral, são mais adaptados a explorar sua presa preferencial, indicando que a preferência pela dieta representa uma mudança evolutiva. Assim, a qualidade nutricional do alimento é um fator importante na estratégia dos predadores. Porém, se ocorre escassez ou falta de sua presa preferencial, eles utilizam outros recursos, mostrando que os predadores podem se tornar adaptáveis para explorar presas menos palatáveis ou de pior qualidade nutricional.

O alimento capaz de proporcionar desenvolvimento total e reprodução ao coccinélídeo é considerado essencial, enquanto aqueles que servem apenas como fonte de energia e que são capazes de prolongar a sobrevivência são caracterizados como alternativos (Hodek 1996). Os afídeos são alimentos essenciais para os Coccinellidae afidófagos, porém, eles são capazes de se alimentar de outras presas, principalmente

representantes da ordem Hemiptera, subordem Sternorrhyncha, como cochonilhas, moscas brancas e psilídeos (Hodek & Honěk 2009, Obrycki et al. 2009). Alguns podem ainda se alimentar de formigas (Hymenoptera: Formicidae) (Harris 1921; Pope & Lawrence 1990; Samways et al. 1997; Majerus et al. 2007), ácaros (Tetranychidae) (Biddinger et al. 2009), larvas de Diptera, Coleoptera e Lepidoptera (Kanervo 1940; Hodek & Honěk 2009; Obrycki et al. 2009; Guedes 2013), pólen e néctar (Hemptinne & Desprets 1986) e também de frutas (Guedes & Almeida 2013; Guedes 2013).

Existem estudos mostrando que espécies de Coccinellidae são capazes de se reproduzir alimentando-se de presas não-afídeos, demonstrando assim a importância desses alimentos (Hodek et al. 1978; Lundgren & Wiedenmann 2004; Omkar 2006; Berkvens et al. 2008; Lundgren 2009).

Alimentos alternativos são importantes componentes na maioria das dietas dos coccinélídeos, pois são partes essenciais na história de vida de diversas espécies. Néctar, honeydew, pólen, frutas, vegetação e fungos são regularmente consumidos por coccinélídeos sob condições de laboratório (Lundgren 2009).

Dentre esses alimentos, os ovos de *Anagasta kuehniella* (Zeller, 1879) (Lepidoptera: Pyralidae) são um dos mais conhecidos e utilizados devido ao seu sucesso em criações massais de diversas espécies, incluindo vários coccinélídeos predadores (Hamasaki & Matsui 2006).

Dentre os Coccinellidae predadores, *Harmonia axyridis* (Pallas) é utilizada no controle biológico de afídeos considerados pragas de diversas culturas de importância econômica (Koch 2003), principalmente por apresentar uma alta capacidade de localizar populações de afídeos no espaço e tempo (Osawa 2000). Um adulto é capaz de consumir de 90 a 270 afídeos por dia, enquanto cada larva, de 600 a 1200, durante todo o seu desenvolvimento (Osawa 1993). Contudo, esta espécie é também bastante conhecida em relação à sua polifagia. *Harmonia axyridis* é capaz de consumir mais de 77 espécies de presas diferentes, encontradas em cerca de 85 espécies de plantas em 35 famílias. Suas presas incluem afídeos, coccídeos, psilídeos, além de eventualmente consumir pólen e frutas (Koch 2003; Koch et al. 2006; Martins et al. 2009; Castro et al. 2011; Guedes 2013; Guedes & Almeida 2013).

No Brasil, *H. axyridis* é capaz de se alimentar de duas espécies de afídeos comumente encontradas e já relatadas como pragas (Castro et al. 2011). *Cinara*

atlantica (Wilson, 1919) (Hemiptera: Aphididae), o pulgão-gigante-do-pinus, foi detectado no Brasil em 1998, atacando plantios de pinus (Pinaceae), *Pinus taeda* Linnaeus e *Pinus elliottii* Engelm (Iede et al. 1998; Lazzari & Zonta-de-Carvalho 2000). As colônias distribuem-se praticamente sobre toda a planta, e os danos causados são decorrentes do ataque no primeiro ano de plantio, uma vez que, nos anos subsequentes, a população da praga é reduzida de forma abrupta, enquanto que a população de predadores tem um incremento significativo (Iede 2003). Segundo Mills (1990), os afídeos do gênero *Cinara* são de origem holártica, ocorrendo predominantemente sobre coníferas.

Brevycorine brassicae Linnaeus, 1758 é uma das pragas mais prejudiciais e mais consistentemente presente em plantações de couve. Dependendo das condições climáticas, as plantações tornam-se infestadas por indivíduos alados, os quais formam pequenas colônias que rapidamente se expandem, caso não sejam perturbadas por condições climáticas adversas, por inimigos naturais ou por interferência humana (Theunissen 1989). Essa espécie pode se alimentar de mais do que a seiva do floema e vários de seus danos às plantas podem ser devido à remoção do mesófilo e consequente impedimento da fotossíntese (Theunissen 1989). Além disso, apesar de várias espécies de afídeos ocorrerem em plantações de *Brassica* spp., *B. brassicae* é a espécie mais prejudicial ao redor do mundo, pois além de danificar plantações por se alimentar diretamente das plantas, atua também como transmissor de vírus (Minks & Harrewijn 1989).

Nos últimos anos, o registro do número de espécies de afídeos e outros alimentos consumidos por *H. axyridis* e por outras espécies de Coccinellidae tem aumentado, porém, a maioria dos trabalhos está baseada em experimentos laboratoriais e observações em campo de apenas alguns indivíduos. Este fato torna difícil estabelecer se o consumo de determinados alimentos é uma ocorrência comum ou não (Maurice et al. 2011). Sendo assim, este trabalho visou analisar a biologia e os indicadores de crescimento populacional de *H. axyridis*, em três diferentes dietas.

2. Objetivo

Determinar como *H. axyridis* se desenvolve e se reproduz quando alimentada com três fontes alimentares diferentes.

2.1. Objetivos específicos

- Comparar o desenvolvimento de *H. axyridis* em três dietas diferentes: dieta 1: *C. atlantica*; dieta 2: *B. brassicae*; dieta 3: ovos congelados de *A. kuehniella*;
- Verificar a influência das três dietas na viabilidade de ovos, na duração e sobrevivência dos ínstaes larvais, bem como na longevidade dos adultos;
- Analisar a capacidade reprodutiva (fecundidade, fertilidade, ovos/dia, posturas e ovos/postura) de *H. axyridis*;
- Definir os indicadores de crescimento populacional de *H. axyridis* com base em tabelas de vida e de fertilidade.

3. Material e Métodos

3.1. Obtenção do alimento

3.1.1. *Cinara atlantica*

Para que os afídeos fossem mantidos em quantidade suficiente para a montagem dos bioensaios, os mesmos foram primeiramente coletados no campo, em galhos de pínus infestados com *C. atlantica*, em Curitiba, PR e levados para o laboratório de criação de insetos “Prof. Renato C. Marinoni”, Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Paraná, onde foram mantidos a $21\pm 1^\circ\text{C}$, umidade relativa de $70\pm 10\%$ e fotofase de 24 horas.

Os afídeos eram retirados dos galhos de pínus provenientes do campo, com auxílio de pincel fino e transferidos para as novas mudas, adquiridas em viveiro comercial. Essas mudas eram substituídas quando necessário para a manutenção da população estoque, que posteriormente seria utilizada para a alimentação dos coccinelídeos, com a mesma técnica de transferência. Os afídeos foram separados em grupos por tamanho: afídeos pequenos (ninfas de 1º e 2º ínstaes), médios (ninfas de 3º e 4º ínstaes) e adultos.

3.1.2. *Brevicoryne brassicae*

Os afídeos foram primeiramente coletados em plantações de couve (*Brassica oleracea* Linnaeus), variedade do grupo *Acephala* em Campo Magro, PR e transferidos para plantação localizada na Universidade Federal do Paraná, Curitiba, PR.

As mudas de couve infestadas foram plantadas e alguns afídeos foram retirados das folhas com auxílio de pincel fino e transferidos para as novas folhas adquiridas na mesma plantação. A infestação dos afídeos e a substituição das folhas de couve foram realizadas quando necessário, para a manutenção da população estoque e para posterior utilização dos afídeos para a alimentação de *H. axyridis*, utilizando a mesma técnica de transferência.

Os afídeos foram separados em grupos por tamanho: afídeos pequenos (ninfas de 1º e 2º ínstars), médios (ninfas de 3º e 4º ínstars) e adultos.

3.1.3. *Anagasta kuehniella*

Os ovos congelados de *A. kuehniella* foram obtidos da empresa “Insecta Agentes Biológicos”, Lavras, Minas Gerais. Quando recebidos, em caixa térmica com gelo, eram levados para o freezer do laboratório de criação de insetos “Prof. Renato C. Marinoni”, Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Paraná, onde foram mantidos sob temperatura de -20°C. Para a realização dos experimentos os ovos eram retirados do congelador e fornecidos aos coccinelídeos após cinco minutos, em uma folha de papel filtro de nove cm de diâmetro, levemente umedecida.

3.2. Criação estoque

3.2.1. *Harmonia axyridis*

Para que este coccinelídeo fosse mantido em quantidade suficiente para a montagem dos bionesaios foi realizada uma criação estoque. Adultos de *H. axyridis* foram coletados em pínus em outubro de 2011 em Curitiba, PR, Brasil e criados em recipientes plásticos de 500 mL em câmaras de criação (BOD) (Eletrolab, São Paulo, SP) a $25 \pm 1^\circ\text{C}$, $70 \pm 10\%$ U.R. e 12:12 h L:D. Os adultos foram sexados, com base na metodologia de McCornack et al. (2007) e mantidos em casais para a obtenção dos ovos, os quais foram posteriormente transferidos para placas de petri com papel filtro umedecido. Após a eclosão, as larvas foram individualizadas em placas de petri forradas com papel filtro e um chumaço de algodão umedecido com uma gota de mel. Com intuito de manter a população estoque, as três dietas foram fornecidas simultaneamente (para não haver indução na preferência pelo tipo de alimento nos experimentos diariamente), *ad libitum* e uma vez ao dia.

Após a formação da prepupa até a emergência dos adultos, os insetos foram mantidos sob as mesmas condições descritas anteriormente, sem nenhum alimento. Para os bioensaios foram utilizados indivíduos da terceira geração.

3.3. Determinação da massa corporal

Os indivíduos foram pesados em balança Mettler Toledo, modelo PB 303. As larvas de 1º e 2º ínstaes, e os adultos recém-emergidos foram pesados cerca de 1 hora após a eclosão e a emergência, enquanto as larvas de 3º e 4º ínstaes foram pesadas assim que eclodiram.

3.4. Desenho Experimental

No presente trabalho, as seguintes dietas foram testadas para *H. axyridis*: Dieta 1: *Cinara atlantica*; Dieta 2: *Brevicoryne brassicae*; e Dieta 3: *Anagasta kuehniella*, com 15 repetições para cada uma das dietas.

A partir da eclosão dos ovos, as larvas foram individualizadas em placas de petri forradas com papel filtro e um chumaço de algodão umedecido com uma gota de mel, para o início dos experimentos. Os alimentos foram ofertados *ad libitum*, sendo repostos e trocados diariamente. Os afídeos pequenos foram ofertados para o 1º ínstar e os médios e adultos para os demais ínstaes.

Após a emergência dos adultos, os mesmos foram sexados e mantidos em casais até a conclusão dos experimentos. As oviposições e as eclosões dos ovos de cada fêmea foram contadas e anotadas em planilhas para calcular a fecundidade, fertilidade e fertilidade específica. Acompanhou-se o ciclo completo de cada um dos indivíduos para construção das tabelas de vida e de fertilidade. A troca e limpeza dos recipientes foram realizadas a cada 48 horas e as observações diariamente.

3.5. Análise Estatística

Todas as análises estatísticas foram feitas no ambiente R 2.1.2 (R Development Core Team 2011). Para analisar a existência de diferenças entre as dietas em relação ao período de desenvolvimento, massa corporal e variáveis reprodutivas de *H. axyridis* foi ajustado um modelo linear generalizado (GLM) utilizando uma distribuição de erro

da família Gaussiana inversa. Os contrastes de Tukey ($P \leq 0,05$) foram utilizados para as comparações *a posteriori*.

A análise para o período de desenvolvimento foi realizada para todos o ovo, os quatro ínstares larvais, prepupa e pupa; a análise dos dados da massa corporal foi realizada para os quatro ínstares larvais e para os adultos recém-emergidos; a análise para as variáveis reprodutivas os parâmetros reprodutivos (pré-oviposição, oviposição, pós-oviposição, fecundidade, fertilidade, ovos/dia, postura, ovos/postura) foi realizada para as fêmeas; e a análise de longevidade foi realizada para os adultos. Para todas essas análises, a dieta foi utilizada como variável preditora.

Para o GLM foram utilizadas as bibliotecas MASS (Venables & Ripley 2002) e *effects* (Fox 2003) e para a análise *a posteriori* foi utilizada a biblioteca multcomp (Hothorn et al. 2008).

As tabelas de vida e de fertilidade e os indicadores de crescimento populacional foram construídos levando-se em conta o desempenho dos indivíduos com as três dietas e elaboradas pelo sistema computacional *Tabvida*, desenvolvido por Penteado *et al.* (2010). Os indicadores reprodutivos foram determinados da seguinte forma (Silveira Neto et al. 1976):

- 1. Fertilidade específica:** número de descendentes produzidos por fêmea no estágio x (intervalo de idade no qual foi tomada a amostra, e seu valor é o ponto médio do mesmo intervalo), considerado por fêmea que dará origem a fêmeas: (m_x : número de fêmeas produzidas/fêmea);
- 2. Taxa líquida de reprodução:** indica o número médio de descendentes fêmeas que é capaz de ser produzido pelas fêmeas da população no tempo de sua vida: (R_0 : $\sum(m_x l_x)$);
- 3. Intervalo de tempo entre cada:** tempo médio, em dias, entre uma geração e a seguinte: (T : $\sum(m_x l_x \cdot x) / \sum(m_x l_x)$);
- 4. Capacidade inata de aumentar em número:** máxima razão de aumento obtido por uma população de idade fixa, em qualquer combinação dos fatores físicos do tempo, em condições ótimas de espaço, alimentação e influência intra-específica, excluindo a influência inter-específica: (r_m : $\ln R_0 / T$);
- 5. Razão finita de aumento populacional:** é um fator de multiplicação da população a cada dia e difere de r_m por ser uma taxa finita de aumento populacional e não

instantânea, ou seja, é o número de indivíduos que se agrega à população por indivíduo e por unidade de tempo Rabinovich (1978): $(\lambda: e^{rm})$;

6. Tempo necessário para a população duplicar em número de indivíduos: $(TD: \ln(2)/r_m)$.

4. Resultados

4.1. Ovos

Os ovos de *H. axyridis* são colocados na posição vertical, em grupos com cerca de 30 unidades e apresentam, logo no início da postura, coloração amarelada, tornando-se mais escuros próximos da eclosão.

O período médio de incubação foi próximo para as três dietas, com diferença estatística entre as dietas 2 e 3 (Tab. I).

4.2. Larvas, prepupa, pupa e período total de desenvolvimento

As larvas de *H. axyridis* apresentam quatro ínstares e um período de prepupa bem definido antes do desenvolvimento da pupa (Fig. 1).

Após a eclosão, as larvas permanecem de 3 a 6 horas sobre os ovos, podendo utilizá-los como alimento. O comportamento de canibalismo pode ser considerado uma vantagem, já que aumenta as chances de sobrevivência das larvas que eclodem primeiro (Osawa 2000; Santos et al. 2014).

Houve diferença estatística no período de desenvolvimento entre as três dietas apenas no 1º ínstar, sendo maior quando *H. axyridis* foi alimentada com a dieta 1 (*C. atlantica*).

Quando os indivíduos foram alimentados com *C. atlantica*, as médias da duração dos 1º, 2º, 3º e 4º ínstares foram respectivamente de 3,47; 2,60; 2,67 e 4,47 dias. O período de prepupa durou em média 1 dia, enquanto que o de pupa foi de 4,87 dias e o período total de desenvolvimento, do ovo até a emergência do adulto foi de 22,35 dias (Tab. I).

Nos indivíduos submetidos à dieta 2, *B. brassicae*, as médias de duração dos 4º ínstares foram de 2,80; 2,87; 3,20 e 4,60 dias, respectivamente. O período de prepupa

durou em média 1 dia, o de pupa 5 dias e o período total de desenvolvimento foi de 22,47 dias (Tab. I).

Nos indivíduos alimentados com ovos congelados de *A. kuehniella*, as médias da duração dos 4º ínstar foram 2,80; 2,80; 2,73 e 5,00 dias, respectivamente. O estágio de prepupa durou em média 1 dia, o de pupa 5,13 dias e o período total de desenvolvimento foi de 19,43 (Tab. I).

Tabela I. Período de desenvolvimento em dias (MÉDIA ± DP) de *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) alimentadas com três diferentes dietas: *Cinara atlantica* (Wilson, 1919); *Brevicoryne brassicae* Linnaeus, 1758; e ovos congelados de *Anagasta kuehniella* (Zeller, 1879). Temperatura de 25°C, fotofase de 12 horas e UR 70 ± 10%.

Fase de desenvolvimento	Dietas		
	<i>C. atlantica</i>	<i>B. brassicae</i>	<i>A. kuehniella</i>
Ovo	3,27 ± 0,46 ab	3,00 ± 0,00 a	3,33 ± 0,49 b
1º instar	3,47 ± 0,52 a	2,80 ± 0,86 b	2,80 ± 0,41 b
2º instar	2,60 ± 0,63 a	2,87 ± 0,83 a	2,80 ± 0,94 a
3º instar	2,67 ± 0,49 a	3,2 ± 0,83 a	2,73 ± 0,70 a
4º instar	4,47 ± 0,52 a	4,6 ± 0,63 a	5,00 ± 0,84 a
Pré-pupa	1,00 ± 0,00 a	1,00 ± 0,00 a	1,00 ± 0,00 a
Pupa	4,87 ± 0,35 a	5,00 ± 0,92 a	5,13 ± 0,83 a
Total	22,35	22,47	19,43

Letras minúsculas nas linhas indicam diferenças entre as dietas pelo Teste de Tukey (p < 0,05).



Figura. 1. *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773). A: Larvas de 1° ínstar; B: Larva de 2° ínstar; C: Larva de 3° ínstar; D: Larva de 4° ínstar; E: Prepupa; F: Pupa.

4.3. Massa corporal

Os indivíduos adquiriram mais Massa corporal quando alimentados com a dieta 1, *C. atlantica*. Estatisticamente, nas dietas compostas por afídeos (dietas 1 e 2) houve maior ganho de Massa corporal ao longo dos ínstar, com exceção do 3º ínstar, em que houve maior ganho de Massa corporal na dieta 3 em comparação com a dieta 2 (Tab. II).

Tabela II. Massa corporal em miligramas (MÉDIA ± DP) de *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) alimentadas com três diferentes dietas: *Cinara atlantica* (Wilson, 1919); *Brevicoryne brassicae* Linnaeus, 1758; e ovos congelados de *Anagasta kuehniella* (Zeller, 1879). Temperatura de 25°C, fotofase de 12 horas e UR 70 ± 10%.

Fase de desenvolvimento	Dietas		
	<i>C. atlantica</i>	<i>B. brassicae</i>	<i>A. kuehniella</i>
1º ínstar	0,0018 ± 0,0007 a	0,0013 ± 0,0004 ab	0,0012 ± 0,0006 b
2º ínstar	0,0033 ± 0,0012 a	0,0023 ± 0,0004 b	0,0023 ± 0,0008 b
3º ínstar	0,0055 ± 0,0013 a	0,0045 ± 0,0005 b	0,0048 ± 0,0010 ab
4º ínstar	0,0079 ± 0,0007 a	0,0076 ± 0,0005 a	0,0074 ± 0,0006 a
Adulto recém-emergido	0,0258 ± 0,0010 a	0,0255 ± 0,0005 a	0,0247 ± 0,0002 b

Letras minúsculas nas linhas indicam diferenças entre as dietas pelo Teste de Tukey (p < 0,05).

4.4. Adultos

Logo após a emergência, os adultos de *H. axyridis* apresentam coloração esbranquiçada, tornando-se amarelados e desprovidos de máculas. Somente depois de, aproximadamente duas horas, ocorreu a pigmentação e a coloração tornou-se definitiva.

A longevidade dos adultos foi semelhante nas três dietas (95,47; 93,4 e 91,13 dias, respectivamente), sem diferença estatística (Tab. III).

4.5. Capacidade Reprodutiva de *Harmonia axyridis*

4.5.1. Período Pré-reprodutivo

O período de pré-oviposição de *H. axyridis* foi de 6,93; 6,13 e 7,20 dias para as três dietas, respectivamente, sem diferença estatística significativa (Tab. III).

4.5.2. Período Reprodutivo

4.5.2.1. Oviposição

O período de oviposição de *H. axyridis* foi de 80,47 dias para a dieta 1 (*C. atlantica*); 78,73 dias para a dieta 2 (*B. brassicae*) e de 77,20 dias para a dieta 3 (*A. kuehniella*), sem diferenças significativas (Tab. III).

4.5.2.2. Fecundidade e Ovos/dia/fêmea

O número médio de ovos produzidos por fêmea foi significativamente diferente para as três dietas, sendo que com a dieta 1 foi maior que nas demais, 747,53 ovos, enquanto com a dieta 2 foi de 641 e com a dieta 3 de 555,5 ovos (Tab. IV).

O número médio diário de ovos produzidos por fêmea foi estatisticamente diferente para a dieta 1 (9,33) e para a dieta 3 (7,58) (Tab. IV).

4.5.2.3. Fertilidade

A fertilidade dos ovos de *H. axyridis* foi significativamente diferente para as três dietas utilizadas, sendo maior quando alimentada com a dieta 1, 671,07 (Tab. IV).

4.5.2.4. Média de posturas e de ovos/postura

A média de posturas realizadas por fêmea de *H. axyridis* foi significativamente diferente para as dietas 1 e 3 (32,87 e 24,47 posturas, respectivamente). Já o número de ovos por postura foi semelhante para as três dietas, sem diferença estatística: 24,08; 23,78 e 23,71, para as dietas 1, 2 e 3, respectivamente (Tab. IV).

4.5.3. Período Pós-reprodutivo

O período pós-reprodutivo para as fêmeas de *H. axyridis* foi maior para a dieta 1, sendo significativamente diferente para a dieta 1 e 3 (Tab. III).

Tabela III. Média do período reprodutivo e longevidade (dias) (\pm DP) de *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) alimentadas com três diferentes dietas: *Cinara atlantica* (Wilson, 1919); *Brevicoryne brassicae* Linnaeus, 1758; e ovos congelados de *Anagasta kuehniella* (Zeller, 1879). Temperatura de 25°C, fotofase de 12 horas e UR 70 \pm 10%.

Dietas			
Variáveis	<i>C. atlantica</i>	<i>B. brassicae</i>	<i>A. kuehniella</i>
Longevidade	95,47 \pm 9,72 a	92,40 \pm 2,38 a	91,13 \pm 25,53 a
Pré-oviposição	6,93 \pm 1,22 a	6,13 \pm 0,35 a	7,20 \pm 0,82 a
Oviposição	80,47 \pm 10,36 a	78,73 \pm 2,49 a	77,20 \pm 26,19 a
Pós-oviposição	8,07 \pm 0,88 a	7,33 \pm 0,72 ab	6,73 \pm 0,91 b

Letras minúsculas nas linhas indicam diferenças entre as dietas pelo Teste de Tukey ($p < 0,05$).

Tabela IV. Média de fecundidade e fertilidade; Média de ovos por dia; Média de postura e Média de ovos por postura (\pm DP) de *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) alimentadas com três diferentes dietas: *Cinara atlantica* (Wilson, 1919); *Brevicoryne brassicae* Linnaeus, 1758; e ovos congelados de *Anagasta kuehniella* (Zeller, 1879). Temperatura de 25°C, fotofase de 12 horas e UR 70 \pm 10%.

Dietas			
Variável	<i>C. atlantica</i>	<i>B. brassicae</i>	<i>A. kuehniella</i>
Fecundidade	747,53 \pm 71,75 a	641,00 \pm 59,36 b	555,50 \pm 74,56 c
Fertilidade	671,07 \pm 87,26 a	475,07 \pm 77,54 b	313,80 \pm 86,37 c
Ovos/dia	9,33 \pm 0,40 a	8,14 \pm 0,52 ab	7,58 \pm 2,14 b
Postura	32,87 \pm 8,22 a	27,07 \pm 3,37 ab	24,47 \pm 7,22 b
Ovos/Postura	24,08 \pm 6,30 a	23,78 \pm 1,13 a	23,71 \pm 4,55 a

Letras minúsculas nas linhas indicam diferenças entre as dietas pelo Teste de Tukey ($p < 0,05$).

4.6. Tabela de vida e de fertilidade de *Harmonia axyridis*

4.6.1. Fertilidade específica (mx)

A fertilidade específica foi maior para a dieta 1 (*C. atlantica*), seguida pelas dietas 2 (*Brevicoryne brassicae*) e 3 (*Anagasta kuehniella*), respectivamente (Figs. 2, 3 e 4).

Para esta variável, vale ressaltar que a ferramenta utilizada para os cálculos dos indicadores de crescimento populacional e as análises entre tratamentos, o TabVida (Penteado et al. 2010) contabilizou a reprodução até o 100º dia. Porém, tanto na dieta 1, quanto na dieta 3 houve reprodução após o 100º dia, com 3 e 6 indivíduos, respectivamente, conforme apresentado nas Figuras 1 e 3.

Na dieta 1, o período de oviposição foi do 6° ao 98° dia, com a maior fertilidade específica observada nos intervalos de idade entre o 32° e 64° dias. A taxa de sobrevivência (lx) permaneceu constante até o intervalo de idade 79,5 dias, quando uma morte foi registrada, sendo que o decréscimo acentuado ocorreu a partir do intervalo de idade de 90,5 dias ($lx = 0,73$) (Fig. 1).

Para a dieta 2, o período de oviposição ocorreu entre os intervalos de idade do 7° a 89° dia e a maior fertilidade específica observada entre o 7° e 56° dia. A taxa de sobrevivência (lx) permaneceu constante até o intervalo de idade de 89,5, quando uma morte foi registrada, sendo que o decréscimo acentuado ocorreu a partir do intervalo de idade de 92,5 dias ($lx = 0,53$) (Fig. 2).

Na dieta 3, o período de oviposição ocorreu entre 7° e 100° dia, com a maior fertilidade específica observada entre o 25° e 37° dia. A taxa de sobrevivência (lx) permaneceu constante até o 54,5° dia, quando uma morte foi registrada, sendo que o decréscimo acentuado ocorreu a partir do 81,5° dia ($lx = 0,60$) (Fig. 3).

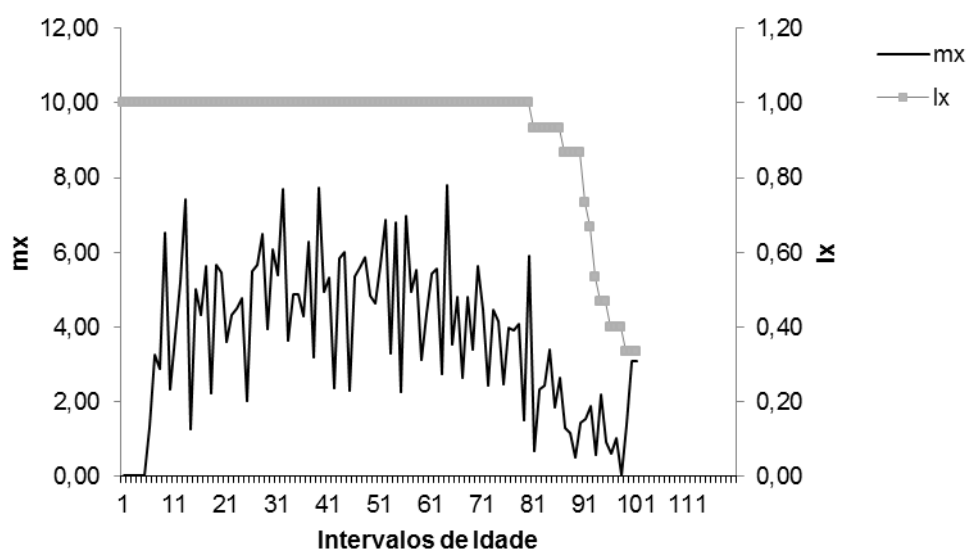


Figura. 2. Probabilidade de sobrevivência (lx), expresso em porcentagem, e fertilidade específica (mx), expresso em nº médio de ovos/dia, de *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) alimentadas com *Cinara atlantica* (Wilson, 1919). Temperatura de 25°C, fotofase de 12 horas e UR 70 ± 10%.

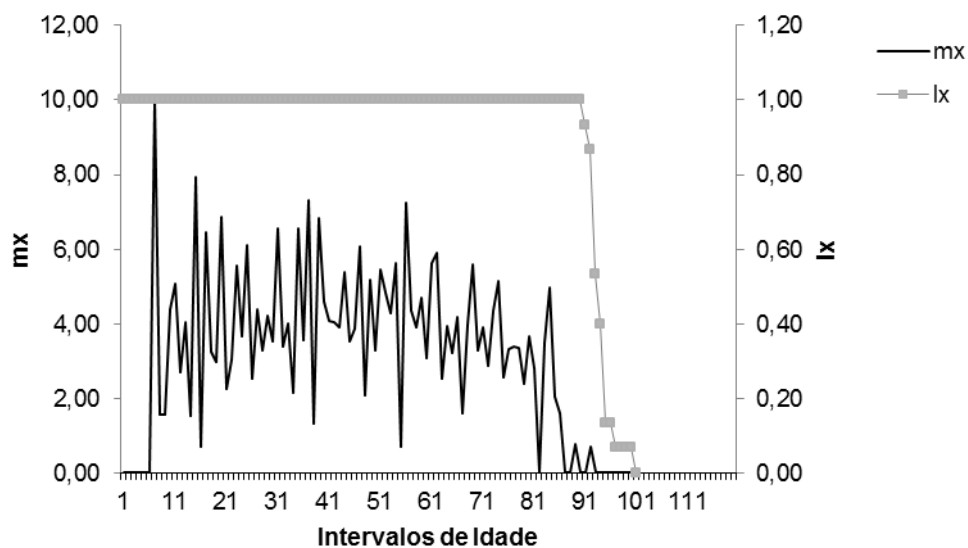


Figura. 3. Probabilidade de sobrevivência (l_x), expresso em porcentagem, e fertilidade específica (m_x), expresso em nº médio de ovos/dia, de *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) alimentadas com *Brevicoryne brassicae* Linnaeus, 1758. Temperatura de 25°C, fotofase de 12 horas e UR 70 ± 10%.

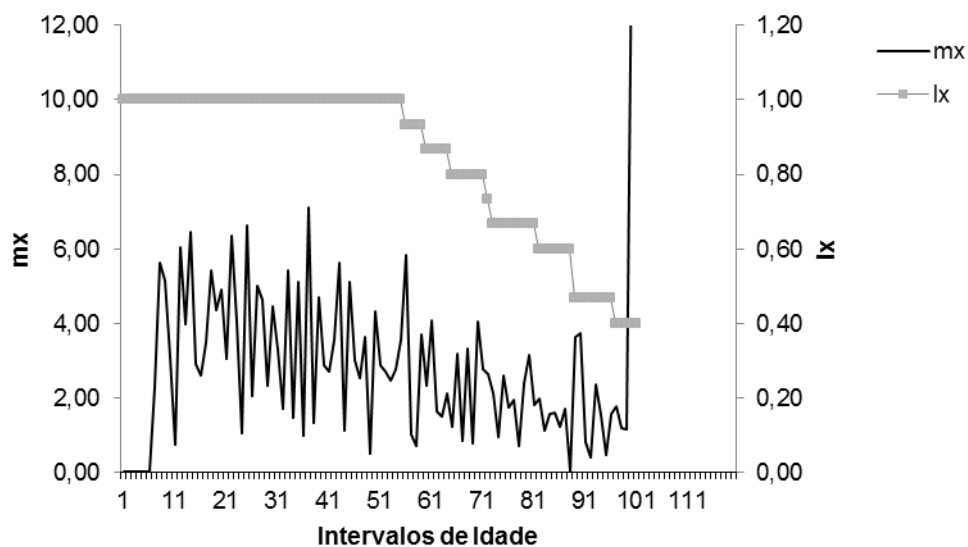


Figura. 4. Probabilidade de sobrevivência (l_x), expresso em porcentagem, e fertilidade específica (m_x), expresso em nº médio de ovos/dia, de *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) alimentadas com *Anagasta kuehniella* (Zeller, 1879). Temperatura de 25°C, fotofase de 12 horas e UR 70 ± 10%.

4.6.2. Taxa líquida de reprodução (R_0)

A taxa líquida de reprodução foi maior com a dieta 1, *C. atlantica*, 366,52, seguida pela dieta 2, *B. brassicae*, 320,41 e pela dieta 3, *A. kuehniella*, 249,21, sendo altamente significativa a diferença entre as dietas 1 e 3 (Tab. V).

4.6.3. Intervalo de tempo entre cada geração (T)

No presente trabalho não foi observada diferença significativa entre as três dietas para este indicador (Tab. V).

4.6.4. Capacidade inata de aumentar em número (r_m)

Verificou-se para *H. axyridis*, nas três dietas, que a natalidade foi maior que a mortalidade, resultando em valores de r_m positivos, indicando crescimento populacional. Os valores de r_m foram de 0,1304; 0,1304 e 0,1294 para as dietas 1, 2 e 3, respectivamente, porém não ocorreu diferença estatística entre os tratamentos (Tab. V).

4.6.5. Razão Finita de Aumento populacional (λ)

Constatou-se um valor de λ muito próximo para as dietas 1, 2 e 3, de 1,1393; 1,1392 e 1,1381, respectivamente (Tab. V), não ocorrendo diferença significativa.

4.6.6. Tempo necessário para a população duplicar em número de indivíduos (TD)

O tempo necessário para a população de *H. axyridis* duplicar em número foi de 5,3160; 5,3169 e 5,3570, para as dietas 1, 2 e 3, respectivamente, não havendo diferença significativa entre os tratamentos (Tab. V).

Tabela V. Estimativa dos indicadores reprodutivos da tabela de vida e de fertilidade para *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) alimentadas com três diferentes dietas: *Cinara atlantica* (Wilson, 1919); *Brevicoryne brassicae* Linnaeus, 1758; e ovos congelados de *Anagasta kuehniella* (Zeller, 1879). Temperatura de 25°C, fotofase de 12 horas e UR 70% ± 10%.

Indicadores Reprodutivos	Dieta		
	<i>C.altantica</i>	<i>B. brassicae</i>	<i>A. kuehniella</i>
Taxa líquida de reprodução (R_0)	373,77	320,50	277,43
Intervalo de tempo entre cada geração (T)	46,22	44,27	47,02
Capacidade inata de aumentar em número (r_m)	0,13	0,13	0,12
Razão finita de aumento (λ)	1,1389	1,1388	1,1275
Tempo para a população duplicar (TD)	5,33	5,33	5,78

Valores seguidos pela mesma letra, na horizontal, não diferem entre si estatisticamente.

5. Discussão

Estudos têm mostrado que a temperatura e o tipo de alimento influenciam no desenvolvimento, massa corporal, longevidade e variáveis reprodutivas de diversas espécies de Coccinellidae (Blackman 1965; De Clerq et al. 2005; Jalali et al. 2009; Castro et al. 2011). Os resultados deste experimento sugerem que *H. axyridis* é capaz de completar seu período de desenvolvimento e de reprodução, alimentando-se das três dietas ofertadas.

O período de desenvolvimento de *H. axyridis* foi próximo nas três dietas fornecidas. Em condições similares, utilizando *C. atlantica* como alimento os resultados obtidos por outros autores foram próximos ao deste trabalho, tais como Castro et al. (2011) (3,4; 3,47; 2,73; 2,33; 4,6; 1 e 4,73) e Santos et al. (2014) (3; 3,5; 2; 2,2; 4,1; 1 e 5,8), para as médias de duração dos 1º, 2º, 3º e 4º ínstaes, prepupa e pupa, respectivamente.

A duração dos ínstaes foi menor para indivíduos alimentados com ovos de *A. kuehniella*. Para Santos et al. (2009), o período de desenvolvimento foi menor, mas os experimentos foram realizados sob uma temperatura maior, 27°C, o que poderia justificar o desenvolvimento mais rápido. Contudo, Specty et al. (2003) também obtiveram um desenvolvimento mais rápido, com uma temperatura menor, 23,5°C. Esses resultados indicam que, além da temperatura, outro fator importante é a condição do alimento utilizado. Em ambos os trabalhos, os ovos de *A. kuehniella* foram ofertados frescos, enquanto que os ofertados no presente estudo foram congelados.

Alguns autores têm demonstrado que a dieta larval de predadores pode ter influência significativa nas características da história de vida do adulto e uma diminuição na massa corporal corporal (como consequência da dieta larval) resultando em um eventual decréscimo na capacidade reprodutiva (O'Neil & Wiedenmann 1990; Mohaghegh et al. 1999; Jalali et al. 2009). Contudo, Ware et al. (2008) observaram que a dieta larval não afeta a longevidade dos adultos, a oviposição, a proporção de ovos por postura e o número de ovariolos para *Adalia bipunctata* (Linnaeus) e *H. axyridis*, mas ocorre variação no tamanho das posturas.

Diversos estudos têm indicado que as larvas de 1º instar dos coccinelídeos apresentam dificuldade em se alimentar de presas grandes e muito ativas (Majerus 1994; Phoofolo & Obrycki 1997; Dixon 2000; Jalali et al. 2009). Este fato pode explicar a maior duração do 1º instar de *H. axyridis*, quando alimentada com a dieta 1, *C. atlantica*, a qual é muito grande em relação ao tamanho dessas larvas.

Diversas espécies afidófagas de Coccinellidae, quando alimentadas com ovos de *A. kuehniella* são capazes de completar seu desenvolvimento com valores próximos aos quando alimentadas com afídeos (Iperti et al. 1972; Schanderl et al. 1988; Kato et al. 1999; Specty et al. 2003; Hamasaki & Matsui 2006; Berkvens et al. 2008). Lixa et al. (2010) utilizaram esse alimento e criaram em laboratório *Coleomegilla maculata* (De Geer, 1775), *Coleomegilla quadrifasciata* (Schönherr, 1808), *Cycloneda sanguinea* (Linnaeus, 1763), *Eriopis connexa* (Germar, 1824) e *Hippodamia convergens* Guérin-Méneville, 1842 assim como Kato et al. (1999) para *H. convergens*, conseguindo sucesso com esta fonte como alimento.

Hamasaki & Matsui (2006) utilizando ovos de *A. kuehniella* congelados para alimentar *Propylea japonica* (Thunberg, 1781), obtiveram tempo de duração dos instares larvais com cerca de 1 dia mais longo do que os indivíduos alimentados com *Aphis pisum*, porém para o período médio pupal, porcentagem pupal, taxa de emergência dos adultos e massa corporal dos adultos recém emergidos, não houve diferença estatística entre as duas dietas utilizadas.

O consumo total de alimento bem como o tamanho do indivíduo geralmente é determinado durante o 4º instar larval. Muitas vezes, a larva de 4º instar consome maior quantidade de alimentos do que o próprio adulto (Hodek & Honěk 1996, Hodek et al. 2012). A duração dos instares larvais é influenciada pela temperatura, sendo que

temperaturas mais elevadas proporcionam desenvolvimento mais rápido, quando comparadas com temperaturas menores, porém, a quantidade e a qualidade do alimento são fatores muito importantes no seu desenvolvimento (Castro et al. 2011).

Kalushkov & Hodek (2004) utilizando treze espécies de afídeos como alimento para *Coccinella septempunctata* Linnaeus, 1758 não obtiveram diferença estatística para a média do período de desenvolvimento. No presente trabalho foi observada diferença na duração do período de desenvolvimento entre as duas espécies de afídeos utilizadas. Isso pode ocorrer devido à diferença de tamanho das duas espécies e, principalmente, à qualidade nutricional que cada uma oferece. Omkar & Srivastava (2003) observaram que a duração do desenvolvimento larval de *C. septempunctata* foi menor quando alimentada com *Lipaphis erysimi* (Kaltenbach, 1843), do que quando alimentada com outras 5 espécies de afídeos, o que foi atribuído ao fato de *L. erysimi* apresentar níveis mais altos de proteínas.

Outra possível razão para a diferença no desenvolvimento seria que algumas espécies de afídeos parecem ser imediatamente aceitas como alimento pelas larvas e adultos, enquanto outras necessitam de um reconhecimento mais lento, o que neste caso reduziria o fitness dos indivíduos, provocando uma duração maior dos estágios larvais (Soares et al. 2005). Além disso, embora muitas espécies de afídeos pareçam ser presas adequadas, estes são difíceis de capturar. Muitas vezes a superfície das plantas apresenta pelos que impedem o movimento dos coccinelídeos, especialmente das larvas, o que torna mais difícil a captura dos afídeos (Maurice et al. 2011).

Estudos têm mostrado que diferenças nas espécies de afídeos afetam diretamente a duração dos ínstaros de coccinelídeos afidófagos. Os afídeos com melhor valor nutricional parecem ser *C. atlantica*, pelo seu maior tamanho, o que pode acelerar a duração dos ínstaros em relação às demais espécies (Pervez & Omkar 2004). Maurice et al. (2011) avaliaram o período de desenvolvimento de *Coccinella transversalis* (Fabricius, 1781) alimentada com oito espécies de afídeos diferentes e observaram que a espécie completa seu desenvolvimento larval com todas as dietas, porém com diferenças na duração.

Quanto ao ganho de massa corporal, a relação mais próxima está entre as dietas 2 e 3, e os indivíduos alimentados com a dieta 1 apresentaram os maiores adultos. Uma dieta mista parece promover indivíduos mais robustos, pois De Clercq et al. (2005)

obtiveram adultos de *Adalia bipunctata* mais pesados, com uma maior taxa de oviposição, quando as larvas foram alimentadas com uma dieta mista de ovos de *A. kuehniella* e pólen, do que quando alimentadas apenas com *Aphis pisum*.

A longevidade dos adultos foi próxima nas três dietas utilizadas. Para indivíduos alimentados com *C. atlantica*, Castro et al. (2011) obtiveram longevidade próxima (89,13 dias), enquanto para Santos et al. (2014) foi menor, 85,6 dias. Também menor foi a longevidade encontrada por Santos et al. (2009) para adultos de *H. axyridis*, alimentados com ovos de *A. kuehniellae*, sendo de 74,1 dias para as fêmeas e 67,3 para os machos.

Adultos de *H. axyridis* mantidos a 22°C, UR 75% e fotoperíodo de 16:8 horas, alimentados com uma dieta mista composta por ovos de *A. kuehniella* e *Aphis fabae* Scopoli, 1763 e *Myzus persicae* Sulzer, 1766 tiveram longevidade inferior, de 86,8 (melânica) e 59,5 dias (não melânica) (Soares et al. 2001). Soares et al. (2005) mostraram que *H. axyridis* alimentada com uma dieta composta por uma mistura de diferentes espécies de afídeos adapta-se melhor do que com dietas compostas por uma única espécie de afídeo. Contudo, várias dietas testadas em laboratório, inclusive compostas por duas ou mais espécies de afídeos, mostraram-se ineficientes em relação ao desenvolvimento e reprodução de *H. axyridis* (Nijjima et al. 1997).

O fato de a capacidade reprodutiva ser satisfatória para as três dietas utilizadas indica que uma criação massal de *H. axyridis* pode ser realizada utilizando-se as três dietas, porém com a dieta 1, *C. atlantica*, o desempenho geral foi melhor. Castro et al. (2011) e Santos et al. (2014) utilizando esta mesma dieta, obtiveram dados próximos ao deste trabalho demonstrando o ótimo desempenho de *H. axyridis* quando alimentada com esta espécie de afídeo.

Comparando com a dieta 2, Ashraf (2010) testou três espécies de afídeos como alimento para *C. septempunctata*: *B. brassicae*, *Macrosiphum roseae* (Linnaeus, 1758) e *Rhopalosiphum maidis* (Fitch, 1856) e observou que a dieta composta por *B. brassicae* foi a menos consumida e impossibilitou a oviposição, o que não foi observado neste experimento para *H. axyridis*.

Segundo Santos et al. (2009), indivíduos alimentados com ovos de *A. kuehniella* apresentaram período de oviposição bem inferior ao deste trabalho, 47,3

dias, porém os autores não avaliaram outros fatores, como número de posturas e fecundidade, o que torna difícil fazer uma comparação mais detalhada de resultados.

Hamasaki & Matsui (2006) observaram que quando as larvas e adultos de *Propylea japonica* eram alimentados com ovos congelados de *A. kuehniella*, a capacidade reprodutiva era bastante reduzida em comparação com indivíduos em que as larvas eram alimentadas com *Aphis pisum* e os adultos com ovos congelados de *A. kuehniella*, indicando a importância do tipo de alimento tanto na fase larval quanto na adulta. Além disso, larvas alimentadas com ovos de *A. kuehniella* durante seu desenvolvimento e posteriormente alimentadas com *A. pisum*, apresentaram uma redução na intensidade de procura pelos afídeos, em comparação com as larvas criadas com afídeos (Ettifouri & Ferran 1993). Essa redução na procura pode ser resultado da modificação da capacidade do predador em reconhecer estímulos visuais e/ou olfativos associados com o afídeo (Ferran et al. 1997).

Jalali et al. (2009) obtiveram para *Adalia bipunctata* um período de oviposição menor e fecundidade muito maior quando alimentados com *A. pisum* e *M. persicae* do que quando alimentados com uma dieta mista de ovos de *A. kuehniella* com pólen congelado.

Para os afidófagos, tanto a duração dos instares larvais quanto a capacidade reprodutiva são influenciadas pela espécie de afídeo consumida. Kalushkov & Hodek (2004) observaram que *C. septempunctata* apresenta fecundidade duas vezes maior quando alimentada com *A. pisum* e *Sitobion avenae* (Fabricius, 1775), do que quando alimentada com *Aphis fabae* e *Aphis craccivora* Koch, 1854.

Em relação à tabela de vida, a maior fertilidade específica (mx) foi observada quando os indivíduos foram alimentados com *C. atlantica*, demonstrando que a produção de descendentes por fêmea durante o período de vida de *H. axyridis* é otimizada nesta dieta. A diminuição da capacidade reprodutiva do predador com a idade está relacionada ao decréscimo nos níveis de atividade dos coccinélídeos quando ficam mais velhos (Frechette et al. 2004). Dixon & Agarwala (2002) observaram que o decréscimo na produção de ovos e fertilidade em função da idade de *H. axyridis* está associado à diminuição na velocidade de locomoção e no consumo e assimilação de afídeos.

Os resultados obtidos nas tabelas de vida e de fertilidade demonstram que, para a maioria dos indicadores, as três dietas foram semelhantes. Porém, para a taxa líquida de reprodução (R_0), insetos alimentados com *C. atlantica* apresentaram o maior valor, o qual diferiu estatisticamente das demais dietas. De acordo com Horm (1988), se R_0 é maior que 1, está ocorrendo aumento populacional, o que foi verificado para as três dietas avaliadas. Garcia (2002) reforça a importância da R_0 para avaliar a qualidade da criação de insetos, uma vez que o tempo de duração de uma geração (T), que também está envolvido no cálculo da razão finita de aumento populacional (λ) e na capacidade inata de aumentar em número (r_m), pode ser influenciado por variáveis abióticas, enquanto que o (R_0) constitui uma característica inata da população.

Uma taxa superior de R_0 (632,7) foi observada por Santos et al. (2014), a 24°C, para *H. axyridis* sob a mesma condição de dieta 1, porém Castro et al. (2011) obtiveram um valor muito menor, 278,03. Lanzoni et al. (2004) encontraram uma taxa muito inferior (26,27) para a mesma espécie alimentada com *Mysus persicae*, a 25°C. Comparando as três espécies estudadas pelos autores, *H. variegata* (52,75) apresentou uma taxa líquida de reprodução 1,5 e 2,9 vezes maior do que *H. axyridis* e *A. bipunctata* (18,49), respectivamente, demonstrando que essa taxa também é influenciada pelo tipo de alimento e varia entre as espécies.

O intervalo de tempo entre cada geração (T) observado para Santos et al. (2014) e Castro et al. (2011) utilizando a dieta 1 como alimento foi menor ao obtido no presente trabalho, 26,7 e 39,48, respectivamente. Também menor foi o valor encontrado por Lanzoni et al. (2004) (38,81 dias), e também para as outras duas espécies, *H. variegata* (41,88) e *A. bipunctata* (40,06), assim como quando fêmeas foram alimentadas com ovos frescos (37,87) em relação a ovos congelados (45,04) de *Sitotroga cerealella*, a 27°C (Abdel-Salam & Abdel-Baky 2001).

Vale ressaltar que em campo esse período pode variar de acordo com as condições ambientais. Segundo Osawa (1993) na Ásia, *H. axyridis* é considerada uma espécie bivoltina, ou seja, apresenta duas gerações ao ano. Porém, na América do Norte e Europa existem relatos dessa espécie atingindo até cinco gerações por ano (Wang 1986; Ongagna et al. 1993; Katsoyannos et al. 1997; Lamana & Miller 1998; Koch et al. 2006). No Brasil, é multivoltina, dependendo da região onde é encontrada (Almeida & Ribeiro-Costa 2012). Assim, a temperatura, juntamente com outros fatores, como o tipo

de alimento ou a sua qualidade nutricional, são fatores importantes e influenciam o intervalo de tempo entre cada geração.

Para r_m , um valor próximo foi obtido por Castro et al. (2011) utilizando *C. atlantica* como alimento, 0,14, ao contrário de Santos et al. (2014) que obteve um valor maior de r_m . (0,24). A 25°C, Lanzoni et al. (2004) encontraram um valor de r_m de 0,089, número muito menor ao encontrado neste experimento, utilizando *M. persicae* como alimento. No mesmo trabalho, o valor de r_m de *H. axyridis* foi inferior em relação a *H. variegata* (0,114) e levemente superior ao de *A. bipunctata* (0,081). Sob condições de laboratório, tendo *M. persicae* como alimento, *H. axyridis* não apresenta um alto valor de r_m quando comparado ao de outros coccinelídeos como *Propylea quatuordecimpunctata* Linnaeus ($r_m= 0,15$) (Obrycki et. al. 1993) e *C. septempunctata* L. ($r_m= 0,19$) (Phoofolo & Obrycki 1995).

Penteadó (2007) obteve para *C. atlantica* criada em mudas de pinus de sete diferentes procedências, valores de r_m de 0,006; 0,11; 0,136; 0,138; 0,142; 0,188 e 0,226. Para Van Lenteren (1986), um agente de controle biológico é considerado efetivo se os seus valores de r_m forem semelhantes ou superiores aos da sua presa, o que favorecerá o estabelecimento do inimigo natural, e neste caso, as introduções do predador devem ser regulares. Portanto, *H. axyridis* apresenta boa capacidade inata de aumentar em número, pois os valores de r_m foram superiores a maioria dos valores observados para *C. atlantica* e isso poderá favorecer seu estabelecimento em determinados locais (Castro et al. 2011).

Essa capacidade inata de aumentar em número pode ser considerada uma característica específica, embora seja muito fortemente afetada pelas mudanças ambientais. Em geral, essa taxa é mais bem definida para um determinado tipo de ambiente. Quando as condições ambientais são favoráveis, a capacidade das populações aumentarem em número é positiva e quando é desfavorável, essa capacidade é negativa. A importância desse parâmetro é que ele nos oferece um modelo com o qual se pode comparar as taxas obtidas em laboratório com aquelas observadas na natureza, traduzindo o potencial biótico da espécie. A inata capacidade de crescimento natural dependerá da fertilidade, longevidade e velocidade de desenvolvimento da espécie

Para que uma espécie seja utilizada no controle biológico é interessante que haja aumento populacional do predador (Moreira et al. 1995). Essa taxa de aumento

populacional, segundo Kiyindou & Fabres (1987) é muito importante para se comparar o desempenho de uma mesma espécie submetida a diferentes condições ambientais e de diferentes espécies criadas em condições semelhantes.

Castro *et al.* (2011), utilizando também a dieta 1, encontrou um valor de λ maior do que ao deste experimento, 1,1502, assim como para Santos et al. (2014), que foi de 1,2727 e também para Abdel-Salam & Abdel-Baky (2001) com fêmeas alimentadas com ovos frescos (1,166) de *S. cerealella*, a 27° C. O valor de λ reforça os valores obtidos para R_0 (taxa líquida de reprodução) revelando que está ocorrendo um aumento populacional de uma geração para outra. A capacidade de aumento positivo indica que as condições as quais os insetos foram submetidos correspondem a um ambiente favorável para seu desenvolvimento (Laroca 1995). No entanto, diversos fatores ecológicos podem afetar a multiplicação dessa espécie em campo, reduzindo a descendência. Para a avaliação do desempenho nestas condições podem ser utilizadas as tabelas de vida ecológicas.

Para a população duplicar, TD, o valor menor foi obtido para *H. axyridis* alimentada com a dieta 1, do que para Castro et al. (2011), 4,95 e também para Santos et al. (2014), 2,9 dias. Valores obtidos por Abdel-Salam & Abdel-Baky (2001) quando fêmeas foram alimentadas com ovos frescos (TD= 4,53) e congelados (TD= 5,72) de *S. cerealella*, a 27°C indicam a influencia do alimento sobre este indicador.

6. Considerações Finais

Nas condições utilizadas nos experimentos, *H. axyridis* foi capaz de sobreviver, se desenvolver e de se reproduzir normalmente, quando alimentada com as três dietas ofertadas, e ainda, o tempo de desenvolvimento e a longevidade foram semelhantes para os três alimentos. Já a capacidade reprodutiva foi satisfatória para todas as dietas utilizadas, porém com a dieta 1, *C. atlantica*, o desempenho geral foi melhor, sendo superior aos valores encontrados para fecundidade e fertilidade com esta dieta.

Os resultados obtidos nas tabelas de vida e fertilidade demonstram que, para a maioria dos indicadores, as três dietas foram semelhantes. Porém, para a taxa líquida de reprodução (R_0), insetos alimentados com *C. atlantica* apresentaram o maior valor, o qual diferiu estatisticamente das demais dietas. Isso demonstra que o maior crescimento populacional ocorreu quando *H. axyridis* foi alimentada com esta dieta.

De acordo com esses resultados, e com outros já publicados na literatura, o tipo de alimento claramente influencia nas variáveis biológicas de *H. axyridis*, demonstrando que, apesar de ser uma espécie polífaga, apresenta preferência por determinadas espécies de afídeos. E, mesmo conseguindo sobreviver e se reproduzir alimentando-se de uma dieta não-afídeo, os resultados gerais das tabelas de vida e de fertilidade, juntamente com os dados biológicos, indicam que seu desempenho é melhor quando se alimenta dessas presas.

A grande maioria das espécies de Coccinellidae consome alimentos alternativos, como pólen, açúcar, fungos, frutas e plantas, como parte integral da sua dieta. Esses alimentos servem para aumentar a energia e auxiliar na migração, proporcionar a sobrevivência em períodos de escassez de presas e melhorar a capacidade reprodutiva. Porém, a adequabilidade dos alimentos alternativos difere entre as espécies de coccinelídeos.

De acordo com o conceito de alimento alternativo, a dieta 3, ovos congelados de *A. kuehniella*, proporciona mais do que a apenas a sobrevivência de *H. axyridis*, visto que a espécie consegue completar seu ciclo e se reproduzir. Este fato demonstra a necessidade de uma revisão terminológica e um aumento dos estudos focando a alimentação dessas espécies, visto que existem alimentos considerados alternativos, que podem agir como alimentos essenciais no sentido de proporcionar a reprodução de algumas espécies de Coccinellidae, porém não com a mesma otimização da presa – neste caso, afídeos.

A capacidade de utilizar outros recursos alimentares, quando o alimento preferencial está escasso, oferece uma vantagem competitiva à *H. axyridis* em relação aos outros coccinelídeos predadores que compartilham o mesmo nicho, e que são menos capazes de explorar novas fontes de alimento. Esse fato permite que *H. axyridis* possa se desenvolver e se reproduzir em condições adversas e também explorar novos habitats, aumentando assim sua área de abrangência.

7. Referências

Abdel-Salam AH, Abdel-Baky NF (2001) Life table and biological studies of *Harmonia axyridis* Pallas (Col., Coccinellidae) reared on the grain moth eggs of *Sitotroga cerealella* Olivier (Lep., Gelechiidae). J Appl Entomol 125:455–462

- Almeida LM, Ribeiro-Costa CS (2012) Predatory Beetles (Coccinellidae). In: Antônio R.Panizzi; José R.P.Parra. (Org.). Insect Bioecology and Nutrition for Integrated Pest Management. Boca Raton: CRC Press, 23: 571-591
- Ashaf M (2010) A Study on Laboratory Rearing of Lady Bird Beetle (*Coccinella septempunctata*) to Observe Its Fecundity and Longevity on Natural and Artificial Diets. Int J Biol 2:165–173
- Berkvens N, Bonte J, Berkvens D, Tirry L, De Clercq P (2008) Influence of diet and photoperiod on development and reproduction of European populations of *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae). BioControl 53:211–221
- Biddinger DJ, Weber DC, Hull LA (2009) Coccinellidae as predators of mites: Stethorini in biological control. Biol Control 51:268–283
- Blackman RL (1965) Studies on specificity in Coccinellidae. Ann Appl Biol 56:336–338
- Castro CF, Almeida LM, Penteadó SRC (2011) The impact of temperature on biological aspects and life table of *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae). Fla Entomol 94:923–932
- Chazeau J (1985) Predaceous insects. In: Helle W, Sabelis MW (eds) Spider mites, their biology, natural enemies and control. Elsevier, Amsterdam
- De Clercq P, Bonte M, Vanspeybroeck K, Bolckmans K, Anddeforce K (2005) Development and reproduction of *Adalia bipunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) on eggs of *Ephestia kuehniella* (Lepidoptera: Phycitidae) and pollen. Pest Manag Sci 61:1129–1132
- Dixon AFG (2000) Insect predator–prey dynamics: ladybird beetles and biological control. Cambridge University Press, Cambridge
- Dixon AFG, Agarwala BK (2002) Triangular fecundity function and ageing in ladybird beetles. Ecol Entomol 27:433–440
- Ettifouri M, Ferran A (1993) Influence of larval rearing diet on the intensive searching behavior of *Harmonia axyridis* larvae. Entomophaga 38:51–59
- Evans EW (2000) Egg production in response to combined alternative foods by the predator *Coccinella transversalis*. Entomol Exp Appl 94:141–147
- Evans EW (2009) Lady beetles as predators of insects other than Hemiptera. Biol Control 51:255–267

- Ferran A, Gambier J, Parent S, Legendre R, Tournière R, Giuge L (1997) The effect of rearing the ladybird *Harmonia axyridis* on *Ephestia kuehniella* eggs on the response of its larvae to aphid tracks. *J Insect Behav* 10:129–144
- Frechette B, Dixon AFG, Alauzet C, Hemptinne J-L (2004) Age and experience influence patch assessment for oviposition by an insect predator. *Ecol Entomol* 29:578–583
- Fox J (2003) Effect Displays in R for Generalised Linear Models. *J Stat Softw* 8:1–27
- Garcia JF (2002) Técnica de criação e tabela de vida de *Mahanarva fimbriolata* (Stal, 1854) (Hemiptera: Cercopidae). Dissertação de mestrado. ESALQ/USP. Piracicaba, 59 p.
- Giorgi JA, Vandenberg NJ, McHugh JV, Forrester JA, Ślipiński, A, Miller KB, Shapiro LR, Whiting MF (2009) The evolution of food preferences in Coccinellidae. *Biol Control* 51:215–231
- Guedes CFC (2013) Preferência alimentar e estratégias de alimentação em Coccinellidae (Coleoptera). *Oecologia Australis* 17:59–80
- Guedes CFC, Almeida LM (2013) The potential of different fruit species as food for *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) (Coleoptera: Coccinellidae). *Rev Bras Frut* 35:1025–1031
- Hamasaki K, Matsui M (2006) Development and reproduction of an aphidophagous coccinellid, *Propylea japonica* (Thunberg) (Coleoptera: Coccinellidae), reared on an alternative diet, *Ephestia kuehniella* Zeller (Lepidoptera: Pyralidae) eggs. *Appl Entomol Zool* 41:233–237
- Harris RHTP (1921) A note on *Ortalia pallens* Mulsant. *S Afr J Sci* 18:170–171
- Hemptinne J-L, Desprets A (1986) Pollen as a spring food for *Adalia bipunctata*. In: Hodek I (ed) *Ecology of Aphidophaga*. Prague and Dr W. Junk, Dordrecht, The Netherlands
- Hodek I (1973) *Biology of Coccinellidae*. Academia, Prague and Dr W. Junk, The Hague. 260p
- Hodek I, Ruzicka Z, Hodková M (1978) Pollinivorie et aphidophagie chez *Coleomegilla maculata* (DeGeer). *Ann Zool Ecol Anim* 10:453–459
- Hodek I, Honěk A (1996) *Ecology of Coccinellidae*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

- Hodek I, Honěk A (2009) Scale insects, psyllids, and whiteflies (Hemiptera: Sternorrhyncha) prey of ladybirds. *Biol Control* 51:232–243
- Hodek I, Van Emden HF, Honěk A (2012) *Ecology of Coccinellidae*. Wiley-Blackwell, Dordrecht
- Horn DJ (1988) *Ecological approach to pest management*. Guilford Press, New York
- Hothorn T, Bretz F, Westfall P (2008) Simultaneous Inference in General Parametric Models. *Biometrical J* 50:346–363
- Iede ET, Lázari SMN, Penteado SRC, Zonta-de-Carvalho RC, Trentini RFR (1998) Ocorrência de *Cinara pinivora* (Homoptera: Aphididae, Lachninae) em reflorestamento de Pinus spp. no sul do Brasil. *Anais do XXII Congresso Brasileiro de Zoologia*, p. 141
- Iede ET (2003) Monitoramento das populações de *Cinara* spp. (Hemiptera: Aphididae: Lachninae), avaliação de danos e proposta para o seu manejo integrado em plantios de Pinus spp. (Pinaceae), no sul do Brasil. Tese de doutorado. UFPR. Curitiba. 171p
- Iperti G, Brun J, Daumal J (1972) Possible rearing of coccidiphagous and aphidiphagous coccinellids (Col., Coccinellidae) preying on alternative food: eggs of *Anagasta kuehniella* Z. (Lep. Pyralidae). *Ann Zool Ecol Animal* 4:555–567
- Jalali MA, Tirry L, De Clercq P (2009) Effects of food and temperature on development, fecundity and life-table parameters of *Adalia bipunctata* (Coleoptera: Coccinellidae). *J Appl Entomol* 133:615–625
- Kalushkov P, Hodek I (2004) The effects of thirteen species of aphids on some life history parameters of the ladybird *Coccinella septempunctata*. *BioControl* 49:21–32
- Kanervo V (1940) Beobachtungen und Versuche zur Ermittlung der Nahrung einiger Coccinelliden. *Ann Entomol Fennici* 6:89–110
- Kato CM, Bueno VHP, Moraes JC, Auad AM (1999) Criação de *Hippodamia convergens* Guérin-Meneville (Coleoptera:Coccinellidae) em Ovos de *Anagasta kuehniella* (Zeller) (Lepidoptera: Pyralidae). *An Soc Entomol Bras* 28:455–459
- Katsoyannos P, Kontodimas DC, Stathas GJ, Tsartsalis CT (1997) Establishment of *Harmonia axyridis* on Citrus and some data on its phenology in Greece. *Phytoparasitica* 25:183–191

- Kiyindou A, Fabres G (1987) Étude de la capacité d'accroissement chez *Hyperaspis raynevali* (Coleoptera: Coccinellidae) prédateur introduit au Congo pour la regulation des populations de *Phenacoccus manihoti* (Homoptera: Pseudococcidae). *Entomophaga* 32:181–189
- Koch RL (2003) The Multicolored Asian Lady beetle, *Harmonia axyridis*: A review of its biology, uses in biological control and non-target impacts. *J Insect Sci* 32:1–16
- Koch RL, Venette RC, Hutchison WD (2006) Invasions by *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera, Coccinellidae) in the Western Hemisphere: Implications for South America. *Neotrop Entomol* 35:421–434
- Kusnetsov VN (1997) Lady beetles of the Russian Far East. Center of Systematic Entomology, Gainesville
- Lamana ML, Miller JC (1998) Field observations on *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera: Coccinellidae) in Oregon. *Biol Control* 6:232–237
- Lanzoni A, Accinelli G, Bazzocchi GG, Burgio G (2004) Biological traits and life table of the exotic *Harmonia axyridis* compared with *Hippodamia variegata* and *Adalia bipunctata* (Col.: Coccinellidae). *J App Entomol* 128:298–306
- Laroca S (1995) Ecologia: princípios e métodos. Vozes, Petrópolis
- Lazzari SM, Zonta-de-Carvalho RC (2000) Aphids (Hemiptera, Aphididae, Lachninae, Cinarini) on *Pinnus* spp. and *Cupressus* sp. in Southern Brazil. XXI International Congress of Entomology, 493 p.
- Lixa AT, Campos JM, Resende ALS, Silva JC, Almeida MMTB, Aguiar-Menezes EL (2010) Diversidade de Coccinellidae (Coleoptera) em Plantas Aromáticas (Apiaceae) como Sítios de Sobrevivência e Reprodução em Sistema Agroecológico. *Neotrop Entomol* 39:354–359
- Lundgren JG (2009) Nutritional aspects of non-prey foods in the life histories of predaceous Coccinellidae. *Biol Control* 51:294–305
- Lundgren JG, Wiedenmann RN (2004) Nutritional suitability of corn pollen for the predator *Coleomegilla maculata* (Coleoptera: Coccinellidae). *J Insect Physio* 150:567–575
- Majerus MEN (1994) Ladybirds. Harper Collins, London
- Majerus M, Sloggett J, Godeau J, Hemptinne J-L (2007) Interactions between ants and aphidophagous and coccidophagous ladybirds. *Pop Ecol* 49:15–27

- Martins CBC, Almeida LM, Zonta-de-Carvalho RC, Castro CF, Pereira RA (2009) *Harmonia axyridis*: a threat to Brazilian Coccinellide? Rev Bras Entomol 53:663–671
- Maurice N, Pervez A, Kumar A, Ramteke PW (2011) Duration of development and survival of larvae of *Coccinella transversalis* fed on essential and alternative foods. Eur J Environ Sci 1:24–27
- McCornack BP, Koch RL, Andragdale DW (2007) A simple method for in-field sex determination of the multicolored Asian lady beetle *Harmonia axyridis*. J Insect Sci 7:1536–2442
- Mills NJ (1990) Biological control of forest aphid pests in Africa. B Entomol Res 80:31–36
- Mohaghegh J, Tirry L, De Clercq P (1999) Effects of rearing history and geographical origin on reproduction and body size of the predator *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae). Eur J Entomol 96:69–72
- Moreira LA, Zanuncio JC, Picanço MC, Bruckner CL (1995) Tabelas de fertilidade e de esperança de vida de *Tynacantha marginata* Dallas (Heteroptera, Pentatomidae, Asopinae) alimentado com larvas de *Tenebrio molitor* L. (Coleoptera, Tenebrionidae) e folhas de *Eucalyptus urophylla* S. T. Blake. Rev Bras Zool 12:255–261
- Nijjima K, Abe W, Matsuka M (1997) Development of low-cost and labor-saving artificial diet for mass production of an aphidophagous coccinellid, *Harmonia axyridis* (Pallas). B Fac Agri 37:63–74
- Obrycki JJ, Orr DB, Orr CJ, Wallendorf M, Flanders RV (1993) Comparative developmental and reproductive biology of three populations of *Propylea quatuordecimpunctata* (Coleoptera: Coccinellidae). Biol Control 3:27–33
- Obrycki JJ, Harwood JD, Kring TJ, O’Neil RJ (2009) Aphidophagy by Coccinellidae: application of biological control in agroecosystems. Biol Control 51:244–254
- Omkar (2006) Suitability of different foods for a generalist ladybird, *Micraspis discolor* (Coleoptera: Coccinellidae). Int J Trop Insect Sci 26:35–40
- Omkar, Srivastava S (2003) Influence of six aphid prey species on development and reproduction of ladybird beetle, *Coccinella septempunctata*. Biol Control 48:379–393

- Ongagna P, Giuge L, Iperti G, Ferran A (1993) Cycle de development d'*Harmonia axyridis* (Coleoptera, Coccinellidae) dans son aire d'introduction: le sud-est de la France. *Entomophaga* 38:125–128
- O'Neil RJ, Wiedenmann RN (1990) Body weight of *Podisus maculiventris* (Say) under various feeding regimens. *Can Entomol* 122:285–294
- Osawa N (1993) Population field studies of the aphidophagous ladybird beetle *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae): life tables and key factor analysis. *Res Pop Ecol* 35:335–348
- Osawa N (2000) Population field studies on the aphidophagous ladybird beetle *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae): resource tracking and population characteristics. *Pop Ecol* 42:115–127
- Penteado SRC (2007) *Cinara atlantica* (Wilson) (Hemiptera, Aphididae): um estudo de biologia e associações. Tese de doutorado. UFPR. Curitiba. 250p.
- Penteado SRC, Oliveira EB, Lazzari SMN (2010) TabVida - Sistema computacional para cálculo de parâmetros biológicos e de crescimento populacional de afídeos. Colombo: Embrapa Florestas, 1 CD-ROM. (Embrapa Florestas. Documentos, 203).
- Pervez A, Omkar (2004) Prey dependent life attributes of an aphidophagous ladybird beetle, *Propylea dissecta* (Mulsant). *Biocontrol Sci Techn* 14:385–396
- Phoofolo MW, Obrycki JJ (1995) Comparative life history studies of Nearctic and Palearctic populations of *Coccinella septempunctata* (Coleoptera: Coccinellidae). *Environ Entomol* 24:581–587
- Phoofolo MW, Obrycki JJ (1997) Comparative prey suitability of *Ostrinia nubilalis* eggs and *Acyrtosiphon pisum* for *Coleomegilla maculata*. *Biol Control* 9:167–172
- Pope RD, Lawrence JF (1990) A review of *Scymnodes* Blackburn, with the description of a new Australian species and its larva (Coleoptera: Coccinellidae). *Sys Entomol* 15:241–252
- R Development Core Team (2011) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
<http://www.R-project.org>. Cited 4 Aug 2013

- Rana JS, Dixon AFG, Jarosik V (2002) Costs and benefits of prey specialization in a generalista insect predator. *J Anim Ecol* 71:15–22
- Samways MJ, Osborn R, Saunders TL (1997) Mandible form relative to the main food type in ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae). *Biocontrol Sci Techn* 7:275–286
- Santos NRP, Santos-Cividanes TM, Cividanes FJ, Anjos ACR, Oliveira LVL (2009) Aspectos Biológicos de *Harmonia axyridis* alimentada com duas espécies de presas e predação intraguildd com *Eriopis connexa*. *Pesqui Agropecu Bras* 44:554–60
- Santos AA, Almeida LM, Castro-Guedes CF, Penteadó SCR (2014) Life table analysis and consumption capacity for *Harmonia axyridis* (Coleoptera:Coccinellidae), feeding on *Cinara atlantica* (Hemiptera: Aphididae). *Fla Entomol* 97:1702–1709
- Schanderl H, Ferran A, Garcia V (1988) Rearing two coccinellids, *Harmonia axyridis* and *Semiadalia undecimnotata* on eggs of *Anagasta kuehniella* killed by exposure to UV radiation. *Entomol Exp Appl* 49:235–244
- Seagraves MP (2009) Lady beetle oviposition behavior in response to the trophic environment. *Biol Control* 51:313–322
- Soares AO, Coderre D, Schanderl H (2001) Fitness of two phenotypes of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae). *Eur J Entomol* 98:287–293
- Soares A.O, Coderre D, Schanderl H (2005) Influence of prey quality on the fitness of two phenotypes of *Harmonia axyridis* adults. *Entomol Exp Appl* 114:227–232
- Specty O, Febvay G, Grenier S, Delobel B, Piotte C, Pageaux JF, Ferran A, Guillaud J (2003) Nutritional Plasticity of the Predatory Ladybeetle *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae): Comparison Between Natural and Substitution Prey. *Arch Insect Biochem* 52:81–91
- Sutherland AM, Parrella MP (2009) Mycophagy in Coccinellidae: Review and synthesis. *Biol Control* 51:284–293
- Theunissen J (1989) Integrated Control of Aphids in Field-Grown Vegetables. In: Minks AK, Harrewijn P (eds) *World Crop Pests Aphids (Their Biology, natural enemies and control, Volume 2b*. Elsevier science publishers B.V., Amsterdam
- Thompson WR (1951) The specificity of host relations in predaceous insects. *Can Entomol* 83:262–269

- Vandenberg NJ (2002) Family 93. Coccinellidae Latreille 1807. In: Arnett RHJr, Thomas MC, Skelley PE, Frank JH (eds) American Beetles. Polyphaga: Scarabaeoidea through Curculionoidea, Volume 2. CRC Press LLC. Boca Raton
- Van Lenteren JC (1986) Parasitoids in the greenhouse: successes with seasonal inoculative release systems. In: Waage J, Greathead D (eds) Insect parasitoids. Academic Press, London
- Venables WN, Ripley BD (2002) Modern Applied Statistics with S. Springer, New York
- Ware RL, Yguel B, Majerus MEN (2008) Effects of larval diet on female reproductive output of the European coccinellid *Adalia bipunctata* and the invasive species *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae). Eur J Entomol 105:437–443

CAPÍTULO II

O parasitoide *Dinocampus coccinellae* (Schrank, 1802) (Hymenoptera: Braconidae) influencia o processo de estabelecimento de *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) (Coleoptera: Coccinellidae) no Brasil?

Resumo

Harmonia axyridis é um Coccinellidae asiático liberado em diversos locais para atuar como agente de controle biológico de afídeos. Em diversas regiões em que foi introduzida se espalhou e aumentou de número muito rapidamente, e por isso é considerada uma espécie exótica invasora muito bem sucedida. Um dos principais fatores para o sucesso de estabelecimento de uma espécie invasora é a ausência de inimigos naturais. Na literatura, pouco se conhece a respeito do potencial impacto dos inimigos naturais de *H. axyridis*, sendo que os parasitoides são provavelmente os mais importantes. *Dinocampus coccinellae* é um Braconidae cosmopolita, endoparasita que utiliza mais de 40 espécies de coccinélídeos como hospedeiros. Pode parasitar tanto formas imaturas quanto adultos, sendo que já foi observado parasitando *H. axyridis*. Desta forma, o objetivo deste trabalho foi investigar as interações entre *D. coccinellae* e *H. axyridis*, e determinar seu impacto na capacidade de estabelecimento de *H. axyridis*. Nos testes sem escolha, cada fêmea adulta de *D. coccinellae* foi confrontada com um único espécime de *H. axyridis* de cada diferente estágio, populações, de ambos os sexos. Nos testes com escolha, cada fêmea adulta de *D. coccinellae* foi confrontada com dois indivíduos de *H. axyridis* de diferentes estágios, populações, sexos e com *Cycloneda sanguinea*, *Cycloneda pulchella*, *Eriopis connexa*, *Olla v-nigrum* e *Hippodamia convergens*. Foram analisados também os efeitos do parasitismo na capacidade reprodutiva de *H. axyridis* e a influência do hospedeiro no desenvolvimento de *D. coccinellae*. Nos bioensaios sem escolha, a pupa foi o estágio menos atacado, e o 4º ínstar e os adultos os mais atacados. Nos bioensaios com escolha, a pupa foi menos atacada quando combinada com todos os outros estágios, e o 4º ínstar e os adultos os mais atacados. Só ocorreu emergência dos adultos do parasitoide quando os adultos de *H. axyridis* foram parasitados. O parasitoide apresentou preferência em atacar fêmeas e *H. axyridis* foi a espécie menos atacada quando combinada com as outras. Houve diferença estatística apenas para a fecundidade, fertilidade e número de ovos/dia, sendo os valores superiores encontrados para o grupo controle não parasitado. O tempo de desenvolvimento do parasitoide da fase de ovo-pupa foi significativamente menor tendo *H. axyridis* como hospedeiro. Devido à baixa taxa de parasitismo de *H. axyridis* acredita-se que *D. coccinellae* apresenta pouco impacto nas populações deste coccinélídeo no Brasil. Porém, vale ressaltar que o aumento das áreas de abrangência de *H. axyridis* pode afetar as populações de *D. coccinellae*, visto que em alguns locais de ocorrência, *H. axyridis* vem se tornando a espécie de Coccinellidae predominante. O resultado pode ser a diminuição desta espécie de parasitoide ou sua melhor adaptação ao novo hospedeiro.

Palavras-Chaves: Espécie exótica, espécie nativa, inimigo natural, parasitoide.

Abstract

Harmonia axyridis is an Asian Coccinellidae released in several localities to act as a biological control agent of aphids. In several regions where it has been introduced it has spread and increased in number very quickly, and for this reason it is considered a very successful invasive exotic species. One of the main factors for the success in the establishment of an invasive species is the absence of natural enemies. In the literature, little is known about the potential impact of *H. axyridis* natural enemies, and that parasitoids are probably the most important. *Dinocampus coccinellae* is a cosmopolitan Braconidae, endoparasite that uses more than 40 coccinellid species as hosts. It can parasitize both immature and adults, and it has been observed parasitizing *H. axyridis*. In this way, the objective of this study was to investigate the interactions between *H. axyridis* and *Dinocampus coccinellae*, and determine its impact on *H. axyridis* establishment capacity. In no choice tests, each adult female of *D. coccinellae* was confronted with a single specimen of *H. axyridis* of each different stage, populations, of both sexes. In choice tests, each adult female of *D. coccinellae* was confronted with two *H. axyridis* individuals of different stages, population, sexes, and with *Cycloneda sanguinea*, *Cycloneda pulchella*, *Eriopsis connexa*, *Olla v-nigrum* and *Hippodamia convergens*. We also examined the effects of parasitism on *H. axyridis* reproductive capacity and the influence of the host in *D. coccinellae* development. In no choice tests, the pupal stage was the least attacked, and the 4th instar and adults the most attacked. In choice tests, pupa was less attacked when paired with all other stages, and the 4th instar and adults the most attacked. The emergence of adult parasitoids only occurred when *H. axyridis* adults were parasitized. The parasitoid showed preference to attack females and *H. axyridis* was the species least attacked when paired with others. There was statistical difference only in the fecundity, fertility and number of eggs/day, with higher values found for the control group. The parasitoid development time of egg-pupal stage was significantly lower with *H. axyridis* as host. Due to the low rate of *H. axyridis* parasitism it is likely that *D. coccinellae* has little impact on this ladybeetle populations in Brazil. However, it is noteworthy that the increase of *H. axyridis* coverage areas can affect *D. coccinellae* populations, since *H. axyridis* has become the dominant species of Coccinellidae in other localities. The result can be a reduction of this parasitoid species or its better adaptation to the new host.

Keywords: Exotic species, native species, natural enemy, parasitoid.

1. Introdução

Harmonia axyridis (Pallas, 1773) (Coleoptera: Coccinellidae) é uma espécie asiática liberada em diversos locais no mundo para atuar como agente de controle biológico de afídeos (Gordon 1985; Koch 2003; Martins et al. 2009; Castro et al. 2011; Brown et al. 2011; Roy et al. 2012; Ukrainsky & Orlova-Bienkowskaja 2014).

Em diversas regiões em que foi introduzida, suas populações aumentaram rapidamente e expandiram sua área de abrangência, e por isso é considerada uma espécie exótica invasora muito bem sucedida (Koch 2003; Brown et al. 2008 2011; Koyama & Majerus 2008; Comont et al. 2013). Porém, vem causando alguns efeitos negativos, como impacto a organismos não-alvo (Majerus & Roy 2005; Koyama & Majerus 2008), predação intraguilda e desalojamento de espécies nativas (Majerus et al. 2006b; Ware & Majerus 2007; Koyama & Majerus 2008; Brown et al. 2011; Roy et al. 2012; Katsanis et al. 2013), bem como a contaminação de produções frutíferas (Koch 2003; Kock & Galvan 2008; Guedes & Almeida 2013).

Como *H. axyridis* já se encontra estabelecida em diversos países e continua expandindo sua área de distribuição (Brown et al. 2008) é previsto que cause impactos adversos similares aos relatados na América do Norte na Europa (Adriaens et al. 2008) e também na América do Sul (Castro et al. 2011; Brown et al. 2011; Guedes & Almeida 2013).

Uma das questões mais intrigantes e ainda não integralmente respondida é por que *H. axyridis* coexiste com outras espécies de Coccinellidae em sua região nativa, mas apresenta uma tendência de desalojar espécies nativas em regiões onde foi introduzida (Majerus et al. 2006b; Roy et al. 2006; Snyder & Evans 2006; Koyama & Majerus 2008; Brown et al. 2011). Algumas das hipóteses sugerem que seria devido ao seu tamanho maior, melhores capacidades de ataque, forma das mandíbulas, polifagia, defesas químicas e físicas das formas imaturas mais eficientes, plasticidade fenotípica, alto potencial reprodutivo, multivoltismo, alta fecundidade e baixa taxa de parasitismo por parasitas, patógenos e parasitoides, nas áreas em que foram introduzidas (Koch et al. 2003; Pell et al. 2008; Koyama & Majerus 2008; Soares et al. 2008; Brown et al. 2011).

Outra hipótese que pode responder a questão é a da “liberação do inimigo” (*the enemy release hypothesis - ERH*) (Jeffries & Lawton 1984; Wolfe 2002; Roy et al.

2011a). A ERH sugere que uma das razões para espécies exóticas tornarem-se invasoras seria pelo fato de que quando colonizam novas áreas, conseguem escapar dos inimigos naturais nativos ou estabelecidos (Torchin et al. 2003; Colautti et al. 2004; Carroll et al. 2005; Roy et al. 2011a). Adicionalmente, a teoria sugere que tais inimigos naturais possuem um fator regulatório mais forte em espécies nativas do que em espécies exóticas introduzidas em novas áreas, e esta disparidade na regulação do inimigo resulta em um aumento do crescimento populacional da espécie exótica (Colautti et al. 2004; Roy et al. 2011a). No entanto, em relação à *H. axyridis* ainda há muita discussão e ainda não se sabe qual seria a relevância desta teoria para esta espécie (Roy et al. 2011b).

Um dos principais fatores para o sucesso de estabelecimento de uma espécie invasora é a ausência de inimigos naturais (Torchin et al. 2002). Na literatura, pouco se conhece a respeito do potencial do impacto dos inimigos naturais de *H. axyridis*. Alguns autores incluem os patógenos *Metarhizium anisopliae* (Metchnikoff) Sorokin (Deuteromycotina: Hyphomycetes), *Beauveria bassiana* (Balsamo) Vuillemin (Deuteromycotina: Hyphomycetes) e *Hesperomyces virescens* Thaxter (Laboulbeniales: Ascomycetes) como seus mais importantes inimigos naturais (Kenis et al. 2008).

Além desses, também são mencionadas algumas espécies de pássaros, como *Picus canus* Gmelin, 1788 (Piciformes: Picidae) e *Sitta europaea* Linnaeus, 1758 (Passeriformes: Sittidae), assim como os parasitoides *Dinocampus coccinellae* (Schrank, 1802) (Hymenoptera: Braconidae), *Strongygaster triangulifera* (Loew, 1863) (Diptera: Tachinidae), *Medina luctuosa* (Meigen, 1824) (Diptera: Tachinidae), *Medina separata* (Meigen, 1824) (Diptera: Tachinidae) (Kenis et al. 2008), *Oomyzus scaposus* (Thomson, 1878) (Hymenoptera: Eulophidae) (Kuznetsov 1997; Riddick et al. 2009) e *Phalacrotophora philaxyridis* Disney, 1997 (Diptera: Phoridae) (Comont et al. 2013). E ainda os nematóides *Heterorhabditis bacteriophora* Poinar (Rhabditida: Heterorhabditidae), *Steinernema carpocapsae* (Weiser) (Rhabditida: Steinernematidae) (Kenis et al. 2008) e o ácaro parasita *Coccipolipus hippodamiae* (McDaniel & Moril, 1969) (Actinedida: Podapolipidae) (Riddick et al. 2009; Rhule et al. 2010).

Os parasitoides são provavelmente os inimigos naturais mais importantes dos coccinelídeos e as principais espécies pertencem à Eulophidae, Encyrtidae e Braconidae (Hymenoptera). Os Euphorinae (Braconidae) incluem endoparasitoides de adultos de

Coleoptera, sendo que a maioria das espécies pertence ao gênero *Dinocampus* e parasitam principalmente espécies de Coccinellidae e Curculionidae (Hodek 1973).

Dinocampus coccinellae (Schrank, 1802) é um Euphorinae endoparasita, cosmopolita e que tem sido estudado, pois utiliza mais de 40 espécies de coccinelídeos como hospedeiro, especialmente adultos de Coccinellinae. Pode parasitar tanto formas imaturas quanto adultos (Obrycki 1989; Ceryngier & Hodek, 1996; Majerus 1997; Almeida & Ribeiro-Costa 2009; Majerus et al. 2000; Berkvens et al. 2010; Ware et al. 2010), sendo que já foi observado parasitando *H. axyridis* (Kuznetsov 1997; Hoogendoorn & Heimpel 2002; Firlej et al. 2005; Ware et al. 2010; Berkvens et al. 2010).

Este parasitoide apresenta partenogênese telítoca, com poucos machos sendo relatados para a espécie (Balduf 1926; Hoogendoorn & Heimpel 2002; Davis et al. 2006; Riddick et al. 2009). As fêmeas depositam um único ovo, raramente vários, nos seus hospedeiros durante o ataque de oviposição (Balduf 1926), sendo que apenas um único parasitoide pode se desenvolver no hospedeiro (Ceryngier & Hodek 1996; Geoghegan et al. 1998). Porém, não discriminam hospedeiros que outros parasitoides já tenham ovipositado (Majerus et al. 2000; Koyama & Majerus 2008).

A fêmea inicia o processo de parasitismo aproximadamente uma hora após sua emergência. Ela move o abdômen colocando-o entre suas pernas e estende o ovipositor levemente para frente de sua cabeça e desta forma encontra sua presa. Posteriormente, a fêmea do parasitoide insere seu ovipositor na região posterior do hospedeiro, entre os élitros e as asas membranosas (Balduf 1926; Maure et al. 2011; Silva et al. 2012; Maure et al. 2013).

A larva apresenta quatro ínstaes, sendo que as larvas começam a se alimentar internamente da hemolinfa, sem causar danos aparentes aos órgãos internos do hospedeiro (Balduf 1926). O último instar larval emerge e forma um casulo na parte ventral do coccinelídeo, o qual geralmente torna-se fraco e imóvel. A pupa continua anexada ao hospedeiro até a emergência do adulto (Saito & Bjørnson 2013; Maure et al. 2013) e a maioria dos hospedeiros não sobrevive (Balduf 1926).

O reconhecimento do hospedeiro por *D. coccinellae* envolve o movimento, tamanho, idade, sexo e cor do hospedeiro, assim como também odores (das secreções liberadas pelas pernas) (Davis et al. 2006). Estudos têm mostrado que as fêmeas de *D.*

coccinellae possuem preferência por algumas dessas características. Em testes de escolha em laboratório, Davis et al. (2006) notaram que o parasitoide geralmente prefere espécies maiores de Coccinellidae e prefere também ovipositar em fêmeas do que em machos. *Dinocampus coccinellae* apresenta também a preferência de ovipositar em adultos comparados com imaturos (2º, 3º e 4º ínstars ou pupa) (Geoghegan et al. 1998) e deposita seus ovos preferencialmente em hospedeiros adultos jovens do que mais velhos, do mesmo sexo e espécie (Majerus et al. 2000).

Populações de *H. axyridis* e *D. coccinellae* coexistem no Japão, onde o parasitoide consegue desenvolver-se com sucesso, porém com menos eficácia em relação às demais espécies nativas de Coccinellidae (Koyama & Majerus 2008). Na América do Norte, o primeiro relato de *H. axyridis* sendo parasitada por *D. coccinellae* foi feito por Hoogendoorn & Heimpel (2002).

Na Europa, *Coccinella septempunctata* Linnaeus, 1758 (Coleoptera: Coccinellidae) é o hospedeiro mais comum para *D. coccinellae* (Davis et al. 2006), enquanto *H. axyridis* é considerado um hospedeiro ruim e com baixa taxa de emergência do parasitoide (Hoogendoorn & Heimpel 2002; Firlej et al. 2010; Steenberg & Harding 2010).

No Brasil, *Homolotylus flaminus* (Dalman, 1820) (Hymenoptera: Encyrtidae), *Phalacrotophora netae* (Malloch, 1912) (Diptera: Phoridae) e *Dinocampus coccinellae* foram relatados como parasitoides de larvas, pupas e adultos de *Cycloneda sanguinea* (Linnaeus, 1763) (Coleoptera: Coccinellidae), respectivamente (Gravena 1978; Santos & Pinto 1981).

Segundo Silva et al. (2012), *D. coccinellae* pode ainda parasitar *Coleomegilla maculata* (De Geer, 1775), *Eriopis connexa* (Germar, 1824) e *Olla v-nigrum* (Mulsant, 1866). Porém, trabalhos abordando os inimigos naturais dos Coccinellidae são ainda escassos e quando existentes relatam somente a sua ocorrência (Almeida & Ribeiro-Costa 2009).

Desta forma, o objetivo deste trabalho foi investigar o número de interações entre o parasitoide *D. coccinellae* e a espécie invasora *H. axyridis* e determinar qual o impacto que este parasitoide apresenta na capacidade de estabelecimento de *H. axyridis*.

2. Objetivo

Estudar a interação entre *Harmonia axyridis* e o parasitoide *Dinocampus coccinellae* para verificar sua eficácia e interferência na capacidade de estabelecimento dessa espécie de Coccinellidae invasora.

2.1. Objetivos específicos

- Avaliar a taxa de parasitismo de *D. coccinellae* tendo como hospedeiro diferentes estágios, populações e sexos de *H. axyridis*;
- Testar a preferência de *D. coccinellae* por diferentes características do hospedeiro *H. axyridis*;
- Estimar os efeitos do parasitismo na capacidade reprodutiva de *H. axyridis*;
- Avaliar a influência do hospedeiro no desenvolvimento de *D. coccinellae*.

3. Material e Métodos

3.1. Criação estoque

A criação e os bioensaios de coccinelídeos predadores dependem do desenvolvimento de uma criação suporte da presa para sua manutenção. A espécie selecionada foi *Cinara atlantica* (Wilson, 1919) (Hemiptera: Aphididae), pois todas as espécies de Coccinellidae utilizadas nos bioensaios foram observadas alimentando-se deste afídeo previamente.

3.1.1. *Cinara atlantica*

Para que os afídeos fossem mantidos em quantidade suficiente para a montagem dos bioensaios, os mesmos foram primeiramente coletados em campo, em galhos de *Pinus* spp. infestados, em Curitiba, PR e levados para o laboratório de criação de insetos “Prof. Renato C. Marinoni”. Os mesmos foram mantidos a $21^{\circ}\text{C}\pm 1^{\circ}\text{C}$, umidade relativa de $70\% \pm 10\%$ e fotofase de 24 horas, de forma a estimular a reprodução e garantir uma maior quantidade de afídeos.

Os afídeos foram retirados dos galhos de pinus, provenientes do campo, com auxílio de pincel fino e transferidos para as novas mudas, adquiridas em viveiro comercial, as quais foram substituídas quando necessário, para a manutenção da

população estoque e posteriormente utilizados para a alimentação dos adultos, através da mesma técnica de transferência.

3.1.2. Coccinellidae

A população de laboratório foi originada a partir de indivíduos adultos de *Harmonia axyridis*, *Cycloneda sanguinea* (Linnaeus), *Cycloneda pulchella* (Klug), *Eriopis connexa* (Germar), *Olla v-nigrum* (Mulsant) e *Hippodamia convergens* Guérin-Meneville, 1842 coletados em campo, em plantas de *Pinnus* spp., no Campus Centro Politécnico da UFPR, e levados para o laboratório de criação.

Os insetos foram criados em recipientes plásticos de 500 mL, em câmaras de criação (BOD), com temperatura de $25^{\circ}\text{C}\pm 1^{\circ}\text{C}$, umidade relativa (UR) de $70\%\pm 10\%$ e fotofase de 12 horas. O alimento, *C. atlantica*, foi fornecido diariamente em quantidade suficiente para manutenção da população estoque.

Posteriormente, os adultos foram sexados, pareados e após a obtenção dos ovos os mesmos foram transferidos para placas de petri. Quando as larvas eclodiram, as mesmas foram individualizadas em placas de petri forradas com papel filtro e um chumaço de algodão umedecido, juntamente com uma gota de mel.

Após a formação da prepupa até a emergência do adulto, os insetos foram mantidos sob as mesmas condições, porém sem alimento. A troca e limpeza dos recipientes foram realizadas a cada 48 horas e as observações feitas diariamente. Para que houvesse uma padronização, nos experimentos foram utilizados indivíduos da terceira geração de cada espécie

Para os experimentos com *H. axyridis* foram utilizadas duas populações: uma população de laboratório e uma população de campo. A população de campo foi obtida a partir de indivíduos coletados em uma área de plantio de *Pinnus* spp., no Campus Centro Politécnico, da UFPR. Os espécimes foram coletados aleatoriamente e utilizados no mesmo dia para os experimentos.

3.1.3. *Dinocampus coccinellae*

Foram realizadas coletas das espécies selecionadas de Coccinellidae para a obtenção de insetos parasitados e a partir destes iniciar a criação de *D. coccinellae*.

Adultos da população de laboratório foram utilizados para estabelecer a criação do parasitoide.

Cinco grupos contendo cinco fêmeas de *D. coccinellae* foram individualizados e colocados em recipientes plásticos de 500 mL, revestidos com papel filtro, e alimentados com uma gota de água e uma de mel 1:1. Em cada recipiente foram introduzidos 10 adultos de Coccinellidae com 10 dias de idade, alimentados *ad libitum* com *Cinara atlantica* e mantidos em contato com o parasitoide por 24 horas. Após este período, os Coccinellidae adultos foram removidos e individualizados em casais.

Os coccinélídeos foram acompanhados diariamente durante aproximadamente um mês após o parasitismo, para a obtenção das pupas de *D. coccinellae*, as quais foram posteriormente removidas e individualizadas em placas de petri.

Após a emergência do parasitoide, os adultos foram individualizados e criados sob temperatura de $25^{\circ}\text{C}\pm 1^{\circ}\text{C}$, umidade relativa (UR) de $70\%\pm 10\%$ e fotofase de 12 horas. Para os experimentos, foram utilizados adultos de *D. coccinellae* da terceira geração e com idade entre 2-3 dias.

A criação do parasitoide foi realizada tendo todas as seis espécies de Coccinellidae como hospedeiros, para que não houvesse interferência nos resultados.

3.2. Desenho experimental

Foram realizados testes com e sem escolha para avaliar a influência das características do hospedeiro na aceitação e na taxa de parasitismo de *H. axyridis*. Em cada teste, o número de ataques de oviposição de *D. coccinellae* foi usado como medida de aceitação do hospedeiro (Richerson & Deloach 1972), assim como a taxa de emergência do parasitoide, a qual é de aproximadamente 30 dias.

Os hospedeiros nos quais o parasitoide inseriu o ovipositor foram tratados como “atacados”. Vale ressaltar que esses hospedeiros não necessariamente irão proporcionar a emergência do parasitoide. O parasitismo foi considerado bem sucedido apenas para aqueles indivíduos, dos quais os adultos de *D. coccinellae* emergiram.

Os insetos atacados foram individualizados, alimentados com *C. atlantica* e monitorados diariamente durante um mês para o surgimento de pupas e a subsequente emergência dos adultos. Foi determinado também o tempo de desenvolvimento total larval, pupal e longevidade para os parasitoides emergidos.

Todos os experimentos foram realizados em recipientes plásticos de 300 mL, em câmaras de criação (BOD), com temperatura de $25^{\circ}\text{C}\pm 1^{\circ}\text{C}$, umidade relativa de $70\%\pm 10\%$ e fotofase de 12 horas. Para cada teste foram realizadas 20 repetições.

3.2.1. Bioensaios sem Escolha

Cada fêmea adulta de *D. coccinellae* foi exposta por 20 minutos para parasitar um único espécime de *H. axyridis* de diferentes estágios (3° e 4° ínstars, pupa e adulto), populações (de campo e laboratório), de ambos os sexos.

3.2.2. Bioensaios com Escolha

Diferentes estágios de desenvolvimento

Cada fêmea adulta de *D. coccinellae* foi exposta por 20 minutos para parasitar dois indivíduos de *H. axyridis* de diferentes estágios: 3° instar, 4° instar, pupa, adulto fêmea e adulto macho, sendo que todos os estágios foram combinados entre si.

Diferentes Populações

Cada fêmea adulta de *D. coccinellae* foi exposta por 20 minutos para parasitar dois indivíduos de *H. axyridis* de diferentes populações: fêmea de laboratório X fêmea de campo; macho de laboratório X macho de campo.

Diferentes sexos

Cada fêmea adulta de *D. coccinellae* foi exposta por 20 minutos para parasitar dois indivíduos de *H. axyridis* de diferentes sexos.

Diferentes espécies de Coccinellidae

Cada fêmea adulta de *D. coccinellae* foi exposta por 20 minutos para parasitar dois indivíduos de diferentes espécies: *H. axyridis*, *C. sanguinea*, *C. pulchella*, *E. connexa*, *H. convergens* e *O. v-nigrum*, sendo que todas as espécies foram combinadas entre si (Fig. 1).

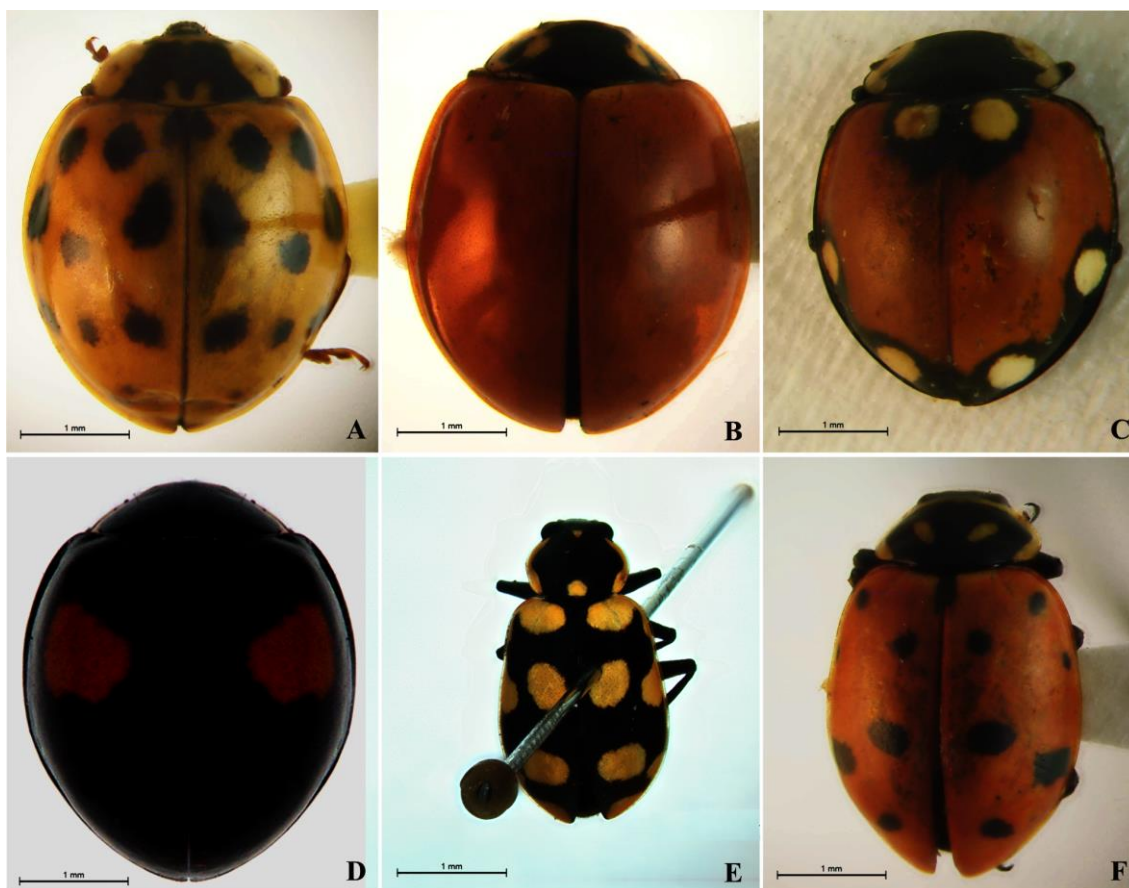


Figura 1. Adultos de Coccinellidae: A: *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773); B: *Cycloneda sanguinea* (Linnaeus, 1763); C: *Cycloneda pulchella* (Klug, 1829); D: *Olla v-nigrum* (Mulsant, 1866); E: *Eriopis connexa* (Germar, 1824); F: *Hippodamia convergens* Guérin-Ménéville, 1842 (Coleoptera: Coccinellidae).

3.2.3. Efeitos do parasitismo na capacidade reprodutiva de *Harmonia axyridis*

Neste teste foi analisada a capacidade reprodutiva dos adultos de *H. axyridis* parasitados, sendo observados as variáveis pré-oviposição, oviposição, pós-oviposição, fecundidade, fertilidade, ovos/dia, postura e ovos/postura.

Foram utilizados insetos da população de laboratório, os quais foram expostos às fêmeas de *D. coccinellae* por 20 minutos. Todos os indivíduos atacados foram mantidos em placas de petri, em dieta com *C. atlantica*, a $25^{\circ}\text{C}\pm 1^{\circ}\text{C}$, umidade relativa de $70\%\pm 10\%$ e fotofase de 12 horas.

Devido à baixa taxa de parasitismo apresentada pelo hospedeiro, apenas quatro fêmeas de *H. axyridis* parasitadas com sucesso foram acompanhadas durante todo o ciclo, sendo monitoradas diariamente. Cada fêmea foi pareada com um macho não parasitado. Um grupo controle de 15 coccinelídeos não parasitados foi monitorado sob as mesmas condições.

3.2.4. Influência do hospedeiro no desenvolvimento de *Dinocampus coccinellae*

Neste teste foi analisada a influência do hospedeiro no tempo de desenvolvimento (ovo-pupa, pupa, ovo-adulto e longevidade) de *D. coccinellae*. Como hospedeiros, foram utilizadas cinco espécies de Coccinellidae: *Harmonia axyridis*, *Cycloneda sanguinea*, *Cycloneda pulchella*, *Eriopis connexa* e *Olla v-nigrum*.

Foram utilizados adultos da população de laboratório, os quais foram expostos às fêmeas de *D. coccinellae* por 20 minutos. Os indivíduos parasitados com sucesso foram transferidos para placas de petri, em dieta com *C. atlantica*, a $25^{\circ}\text{C}\pm 1^{\circ}\text{C}$, umidade relativa de $70\%\pm 10\%$ e fotofase de 12 horas.

Cada coccinelídeo adulto parasitado foi pareado com um indivíduo do sexo oposto não parasitado e acompanhado até a emergência do parasitoide. O monitoramento foi realizado diariamente por aproximadamente trinta dias.

Para este bioensaio foram realizadas 10 repetições para cada espécie, com exceção de *H. axyridis*, com a qual foi possível realizar somente quatro repetições.

3.3. Análise estatística

Para analisar a existência de diferenças entre o número de ataques do parasitoide nos testes sem escolha, em relação aos estágios de desenvolvimento, e para analisar o efeito do parasitismo nas variáveis de *H. axyridis* e avaliar a influência do hospedeiro no desenvolvimento de *D. coccinellae* foi ajustado um modelo linear generalizado (GLM) utilizando uma distribuição de erro da família Gaussiana inversa. Os contrastes de Tukey ($P \leq 0,05$) foram utilizados para as comparações *a posteriori*.

A análise para os testes sem escolha foi realizada para os quatro ínstares larvais, pupa e adulto; a análise para as variáveis reprodutivas (pré-oviposição, oviposição, pós-

oviposição, fecundidade, fertilidade, ovos/dia, postura, ovos/postura) foi realizada para as fêmeas; e a análise de longevidade foi analisada para os adultos.

Para o GLM foram utilizadas as bibliotecas MASS (Venables & Ripley 2002) e effects (Fox 2003) e para a análise *a posteriori* foi utilizada a biblioteca multcomp (Hothorn et al. 2008).

Para determinar se existia diferença entre o parâmetro ovos/postura para *H. axyridis* parasitada ou não, foi ajustado um modelo linear generalizado (GLM) utilizando uma distribuição de erro da família Gaussiana inversa.

Nos testes com escolha, para analisar a preferência de *D. coccinellae* entre os estágios de desenvolvimento, entre as populações, entre os sexos e entre as espécies foi realizado o teste de qui-quadrado.

Todas as análises estatísticas foram feitas no ambiente R 2.1.2 (R Development Core Team 2011).

4. Resultados

Quando encontrava um potencial hospedeiro, *Dinocampus coccinellae* (Fig. 2) primeiramente o examinava com as antenas. Em seguida, dobrava seu abdome com o ovipositor direcionado ao hospedeiro. Em um movimento rápido, a fêmea inseria o ovipositor no abdome do hospedeiro, podendo ocorrer duas situações: o parasitoide aceitava o hospedeiro e ovipositava, ou rejeitava removendo o ovipositor, sem depositar ovos.

Mesmo com a pupa do parasitoide formada externamente, o hospedeiro permanece vivo. Porém, em alguns casos, o parasitoide utiliza-se das pernas do hospedeiro durante o processo de formação da pupa, aprisionando e impedindo o coccinelídeo de se alimentar, levando-o a morte, possivelmente por inanição.

Em todos os experimentos observados, o parasitoide interagiu com pelo menos um tipo de hospedeiro ofertado.



Figura. 2. Adulto de *Dinocampus coccinellae* (Schrank, 1802) (Hymenoptera: Braconidae).

4.1. Bioensaios sem Escolha

Nos testes sem escolha, as pupas foram menos frequentemente atacadas do que todos os outros estágios, e os adultos foram os mais atacados, seguidos pelo 4º e 3º ínstars, respectivamente (Tab. I). Não houve diferença significativa para o número de ataques entre machos e fêmeas, para nenhum dos estágios analisados (Tab. I).

O parasitoide desenvolveu-se até a fase adulta apenas quando o hospedeiro adulto foi atacado, com uma taxa de emergência de 10% quando fêmeas foram atacadas, e de 5% quando machos foram atacados (Tab. I).

Tabela I. Número de ataques (MÉDIA ± DP) e porcentagem de emergência do parasitoide *Dinocampus coccinellae* (Schrank, 1802) tendo como hospedeiro diferentes estágios e sexos de *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773), em testes sem escolha.

Estágio	nº de ataques	% Emergência do parasitóide
3º instar fêmea	2,75 ± 0,55a	0
3º instar macho	2,50 ± 0,51a	0
4º instar fêmea	3,75 ± 0,64bd	0
4º instar macho	3,05 ± 1,01ab	0
Pupa fêmea	1,20 ± 0,77c	0
Pupa macho	0,80 ± 0,77c	0
Adulto fêmea	4,50 ± 0,69d	0
Adulto macho	3,95 ± 0,22d	5

Letras minúsculas nas linhas indicam diferenças entre o número de ataques do parasitoide pelo Teste de Tukey ($p < 0,05$).

4.2. Bioensaios com Escolha

Diferentes estágios de desenvolvimento

Larvas de *H. axyridis* de 3º instar combinadas com pupas foram mais frequentemente atacadas do que quando combinadas com larvas de 4º instar e adultos (Fig. 3, Tab. II).

A pupa foi o estágio menos atacado, sendo o menor número de ataques registrado quando foram combinadas com machos adultos (Fig. 3, Tab. II). Os adultos e o 4º instar foram os estágios mais atacados, sendo que o 4º instar foi mais frequentemente atacado quando combinado com larvas de 3º instar e pupa (Fig. 3, Tab. II).

Houve sucesso no parasitismo apenas quando os adultos de *H. axyridis* foram os hospedeiros, sendo que a maior taxa de emergência de *D. coccinellae* (15%) ocorreu para adultos fêmeas, quando combinadas com pupas. A taxa de parasitismo quando o adulto macho foi do com 3º e 4º ínstars, foi de 5%, enquanto que para adultos fêmeas, combinadas com 3º e 4º ínstars, foi de 10%.

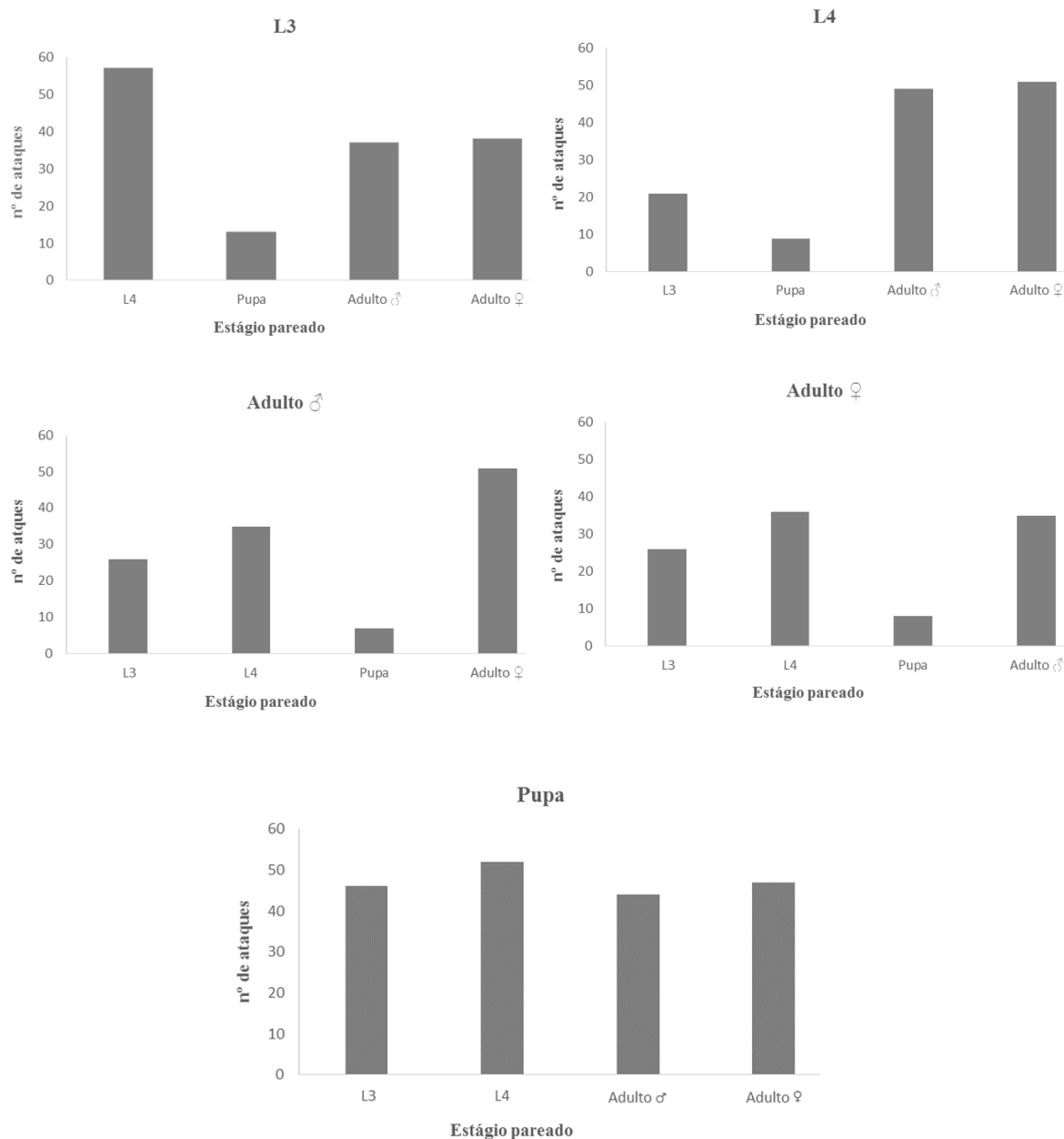


Figura. 3. Somatória do número de ataques realizados pelo adulto de *Dinocampus coccinellae* (Schrank, 1802) em *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) durante o período de 20 minutos em testes com escolha, em função do hospedeiro combinado. L3 - 3º ínstar; L4 - 4º ínstar.

Diferentes Populações

Não houve diferença estatística no número de ataques referentes às duas populações testadas (Fig. 4, Tab. II). A taxa de emergência do parasitoide foi de 3% e 7% para machos e fêmeas de laboratório, respectivamente, e de 5% e 8% para machos e fêmeas de campo, respectivamente.

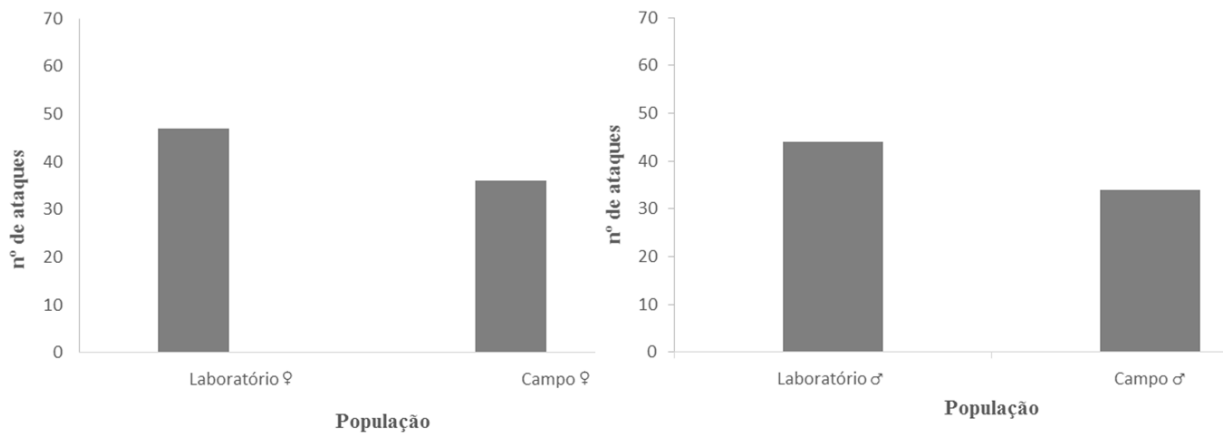


Figura. 4. Somatória do número de ataques realizados pelo adulto de *Dinocampus coccinellae* (Schrank, 1802) em *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) durante o período de 20 minutos em testes com escolha, em função da população.

Diferentes sexos

As fêmeas foram estatisticamente mais atacadas do que os machos, sendo que a taxa de emergência do parasitoide foi de 5% tendo machos como hospedeiros, e de 10% quando as fêmeas foram os hospedeiros (Fig. 5, Tab. II).

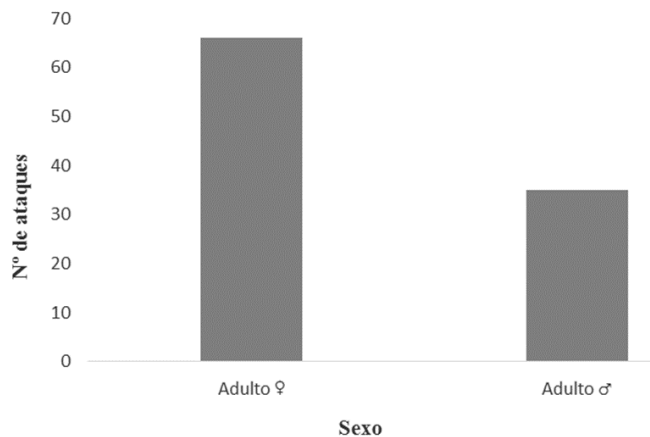


Figura. 5. Somatória do número de ataques realizados pelo adulto de *Dinocampus coccinellae* (Schrank, 1802) em *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) durante o período de 20 minutos em testes com escolha, em função do sexo.

Diferentes espécies de Coccinellidae

Harmonia axyridis foi menos frequentemente atacada quando combinada com todas as demais espécies. Os coccinelídeos mais atacados foram *C. sanguinea* e *C.*

pulchella, seguidos por *O. v-nigrum*, *E. connexa* e *H. convergens*, respectivamente (Fig. 6, Tab. II).

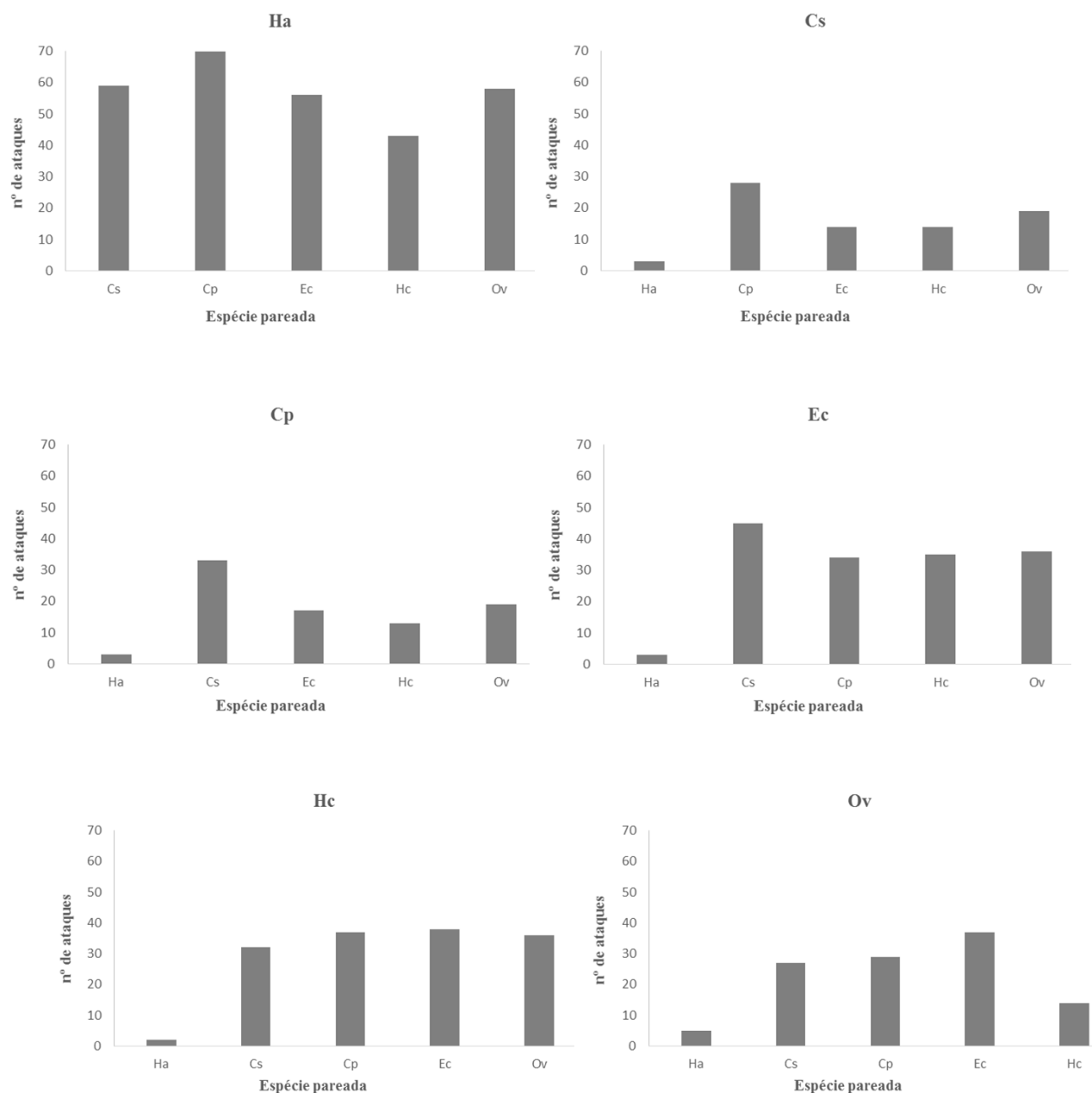


Figura. 6. Somatória do número de ataques realizados pelo adulto de *Dinocampus coccinellae* (Schrank, 1802) durante o período de 20 minutos em testes com escolha, em função das espécies. HA=*Harmonia axyridis*; HC=*Cycloneda sanguinea*; EC=*Eriopis connexa*; HC=*Hippodamia convergens*.

Tabela II. Valores de qui-quadrado para testes com escolha com o parasitoide *Dinocampus coccinellae* (Schrank, 1802), em função do estágio de desenvolvimento, população, sexo e espécies, onde df = graus de liberdade.

Pareamento	X ²	df	P-valor
L3 X L4	16,6154	1	4,578e ⁻⁰⁵
L3 X Pupa	18,4576	1	1,737e ⁻⁰⁵
L3 X Adulto ♂	1,9206	1	0,1658
L3 X Adulto ♀	2,2500	1	0,1336
L4 X Pupa	30,3115	1	3,679e ⁻⁰⁸
L4 X Adulto ♂	2,3333	1	0,1266
L4 X Adulto ♀	2,5862	1	0,1078
Pupa X Adulto ♂	26,8431	1	2,207e ⁻⁰⁷
Pupa X Adulto ♀	27,6545	1	1,450e ⁻⁰⁷
L ♀ X C ♀	1,4678	1	0,2273
L ♂ X C ♂	1,2821	1	0,2575
Macho X Fêmea	9,5149	1	0,0020
Ha X Cs	50,5806	1	0,144e ⁻¹²
Ha X Cp	61,4932	1	4,443e ⁻¹⁵
Ha X Ec	47,6102	1	5,2e ⁻¹²
Ha X Hc	37,3556	1	9,844e ⁻¹⁰
Ha X Ov	44,5873	1	2,433e ⁻¹¹
Cs X Cp	0,4098	1	0,5222
Cs X Ec	16,2881	1	5,44e ⁻⁰⁵
Cs X Hc	7,0435	1	0,0079
Cs X Ov	1,3913	1	0,2382
Cp X Ec	5,6667	1	0,0172
Cp X Hc	4,9000	1	0,0268
Cp X Ov	2,0833	1	0,1489
Ec X Hc	0,1233	1	0,7255
Ec X Ov	0,0137	1	0,9068
Hc X Ov	15,5172	1	8,176e ⁻⁵

L3=3° ínstar; L4=4° ínstar; L=população de laboratório; C=população de campo; Ha=*Harmonia axyridis*; Cs=*Cycloneda sanguinea*; Cp=*Cycloneda pulchella*; Ec=*Eriopis connexa*; Hc=*Hippodamia convergens*; Ov=*Olla v-nigrum*.

4.3. Efeitos do parasitismo na capacidade reprodutiva de *Harmonia axyridis*

Comparando as variáveis reprodutivas de *H. axyridis* parasitada por *D. coccinellae* e o grupo controle não parasitado, houve diferença estatística apenas para fecundidade, fertilidade e número de ovos/dia, sendo os valores superiores encontrados para o grupo controle (Tabs. III e IV).

Tabela III. Média do período reprodutivo e longevidade (dias) (\pm DP) de *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) parasitada e do grupo controle não parasitado.

<i>Harmonia axyridis</i>		
Variáveis	Parasitada	Controle
Longevidade	89,00 \pm 4,69a	95,47 \pm 9,72a
Pré-oviposição	7,25 \pm 0,5a	6,93 \pm 1,22a
Oviposição	73,75 \pm 4,50a	80,47 \pm 10,36a
Pós-oviposição	7,75 \pm 0,5a	8,07 \pm 0,88a

Letras minúsculas nas linhas indicam diferenças entre *Harmonia axyridis* parasitada e o grupo controle não parasitado pelo Teste de Tukey ($p < 0,05$).

Tabela IV. Média de fecundidade e fertilidade; Média de ovos por dia; Média de postura e Média de ovos por postura (\pm DP) de *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) parasitada e do grupo controle não parasitado.

<i>Harmonia axyridis</i>		
Variáveis	Parasitada	Controle
Fecundidade	490,00 \pm 35,67a	747,53 \pm 71,75b
Fertilidade	397,75 \pm 70,93a	671,07 \pm 87,26b
Ovos/dia	6,75 \pm 0,52a	9,33 \pm 0,40b
Postura	29,00 \pm 2,75a	32,87 \pm 8,22a
Ovos/postura	18,47 \pm 2,39a	24,08 \pm 6,30a

Letras minúsculas nas linhas indicam diferenças entre *Harmonia axyridis* parasitada e o grupo controle não parasitado pelo Teste de Tukey ($p < 0,05$).

4.4. Influência do hospedeiro no desenvolvimento de *Dinocampus coccinellae*

O tempo de desenvolvimento do parasitoide da fase de ovo-pupa foi significativamente menor tendo *H. axyridis* como hospedeiro. Para a fase de pupa e de ovo-adulto o tempo foi significativamente menor tendo *H. axyridis* e *C. sanguinea* como

hospedeiros. A longevidade de *D. coccinellae* foi significativamente maior quando os hospedeiros foram *H. axyridis*, *C. sanguinea* e *O. v-nigrum*, havendo diferença estatística para as duas últimas espécies (Tab. V).

Nenhum *D. coccinellae* completou seu desenvolvimento tendo *H. axyridis* como hospedeiro. Para *C. sanguinea*, *C. pulchella*, *H. convergens* e *E. connexa* a taxa de emergência do parasitoide foi de 67%, 65%, 51% e 43%, respectivamente, sendo que todos os coccinelídeos parasitados morreram após a emergência do parasitoide (Tab. V).

Tabela V. Tempo de desenvolvimento e longevidade (Média ± DP) de *Dinocampus coccinellae* (Schrank, 1802) tendo diferentes espécies de Coccinellidae como hospedeiros.

Hospedeiro	Fase de desenvolvimento				
	Ovo-Pupa	Pupa	Ovo-Adulto	Longevidade	Total
<i>H. axyridis</i>	8,50 ± 0,58a	5,00 ± 0,00a	13,70 ± 1,15a	7,00 ± 0,00ab	20,70 ± 1,15
<i>C. sanguinea</i>	10,10 ± 1,29b	5,00 ± 0,67a	15,10 ± 1,60at	7,30 ± 0,48b	22,40 ± 1,90
<i>C. pulchella</i>	9,80 ± 0,92b	6,10 ± 0,87c	15,80 ± 1,47b	5,60 ± 0,52c	21,40 ± 1,78
<i>E. connexa</i>	12,90 ± 0,99b	6,50 ± 0,53c	19,40 ± 1,07c	6,00 ± 0,67c	25,40 ± 1,50
<i>O. v-nigrum</i>	16,90 ± 0,74c	7,90 ± 0,74d	24,80 ± 1,40d	6,10 ± 0,57ac	30,90 ± 1,37

Letras minúsculas nas linhas indicam diferenças entre os hospedeiros pelo Teste de Tukey (p < 0,05).

4. Discussão

Os parasitoides encontram diversos hospedeiros potenciais nos quais podem ovipositar, sendo que a escolha é baseada na adequabilidade do mesmo, ou seja, aqueles que podem proporcionar melhor qualidade para o desenvolvimento de sua prole (Majerus et al. 2000; Davis et al. 2006).

Alguns trabalhos têm mostrado que os parasitoides podem diferenciar hospedeiros de baixa e alta qualidade com base na espécie, tamanho e idade (Godfray 1994; Davis et al. 2006). Para *D. coccinellae* existem algumas características de hospedeiros que podem influenciar o sucesso de parasitismo, como estágio e espécie de hospedeiro (Geoghegan et al. 1998; Kadono-Okuda et al. 1995; Okuda & Ceryngier 2000), idade do adulto (Majerus et al. 2000) e sexo (Majerus et al. 2000; Davis et al. 2006).

O estágio de desenvolvimento afeta a adequabilidade de *H. axyridis* como hospedeiro para *D. coccinellae*. Tanto nos testes sem escolha quanto nos com escolha,

os estágios de pupa e 3º ínstar foram menos frequentemente atacados do que o 4º ínstar e o adulto.

Neste trabalho, nos testes com escolha, não houve diferença estatística em relação à preferência do parasitoide quando larva de 4º ínstar e adulto, de ambos os sexos, foram combinados. Porém, o parasitoide só emergiu quando parasitou os adultos. Já nos testes sem escolha, o número de ataques foi significativamente maior para os adultos, de ambos os sexos.

A detecção do hospedeiro por *D. coccinellae* é amplamente baseada na detecção visual, como por exemplo, através da movimentação do hospedeiro (Balduf 1926; Richerson & DeLoach 1972; Berkvens et al. 2010) e também através de sinais olfativos (Orr et al. 1992; Al Abassi et al. 2001; Berkvens et al. 2010). Diversos estudos têm mostrado que este parasitoide exibe preferência pelos indivíduos que estão em movimento (Geoghegan et al. 1998; Majerus et al. 2000; Berkvens et al. 2010; Silva et al. 2012). Portanto, o baixo número de ataques nos estágios de 3º ínstar, 4º ínstar e pupa pode estar relacionado à menor mobilidade desses estágios.

Para estudos realizados com *H. axyridis* na Europa, Berkvens et al. (2010) observaram resultados similares ao deste experimento, para os testes com e sem escolha. Na Inglaterra, *D. coccinellae* ataca quase que exclusivamente adultos, evitando a em ovipositar em imaturos, quando os adultos estão presentes (Geoghegan et al. 1998; Majerus et al. 2000; Firlej et al. 2005).

Richerson & DeLoach (1972), Obrycki (1989), Orr et al. (1992), Geoghegan et al. (1998) e Davis et al. (2006) observaram que *D. coccinellae* apresenta preferência por parasitar adultos de Coccinellidae. Em teoria, esta preferência é adaptativa, pois o parasitismo é mais bem sucedido e o tempo de desenvolvimento é menor em hospedeiros adultos (Obrycki et al. 1985; Geoghegan et al. 1998; Firlej et al. 2007).

Diversos autores observaram que *D. coccinellae* geralmente ataca espécies maiores, e que apresenta maiores taxas de sobrevivência quando o hospedeiro é maior. Hipoteticamente isso ocorre pelo fato de indivíduos maiores conterem maiores fontes de recursos, e desta forma oferecerem à prole do parasitoide melhores chances de completar o ciclo de vida com sucesso (Richerson & DeLoach 1972; Obrycki 1989; Orr et al. 1992; Ceryngier & Hodek, 1996; Geoghegan et al. 1998; Davis et al. 2006; Berkvens et al. 2010).

Majerus et al. (2000) observaram também a preferência por ovipositar em adultos mais jovens (*pre-winter*) do que mais velhos (*overwintered*), conferindo um aumento do *fitness* da prole, pois os hospedeiros recém emergidos têm mais chance de sobreviver e permitir parasitismo completo, do que adultos mais velhos. Desta forma, com a preferência por ovipositar em adultos mais jovens em relação aos mais velhos, o parasitoide reduz a probabilidade de que os hospedeiros em que ovipositaram irão morrer antes que a sua prole tenha completado seu desenvolvimento larval (Majerus et al. 2000).

Os insetos adultos são mais bem protegidos contra os inimigos naturais devido ao seu exoesqueleto quitinoso e maior mobilidade comparado aos imaturos. No entanto, a oviposição bem sucedida de *D. coccinellae*, especialmente com as espécies nativas, em indivíduos tão bem protegidos como os Coccinellidae é facilitada pelo movimento do hospedeiro, quando as áreas vulneráveis do corpo, como as partes mais moles do abdome, são mais facilmente acessíveis (Richerson & DeLoach 1972; Okuda & Ceryngier 2000).

Para outras espécies de Coccinellidae hospedeiros (Geoghegan et al. 1998; Obycki et al. 1985) os adultos foram mais susceptíveis para o desenvolvimento de *D. coccinellae*. Porém, para alguns autores, as larvas de *H. axyridis* foram mais susceptíveis (Firlej et al. 2007, 2010), sugerindo que os adultos parasitados por *D. coccinellae* encontrados no campo podem ter se originado de ataques do parasitoide nas suas larvas (Hoogendoorn & Heimpel 2002; Firlej et al. 2005, 2010).

A taxa de emergência observada para o parasitoide no presente estudo, para ambos os testes, foi baixa e só ocorreu quando os adultos foram atacados, demonstrando que *H. axyridis* não é um bom hospedeiro para *D. coccinellae*. Da mesma forma, Koyama & Majerus (2008) observaram que apenas 25% de indivíduos de *H. axyridis* atacadas originárias do Japão e 16% originárias do Reino Unido foram parasitadas com sucesso, enquanto 57% de indivíduos de *Coccinella septempunctata* originárias do Japão tiveram o parasitismo bem sucedido.

Nos testes com escolha, não houve diferença no número de ataques pelo parasitoide em indivíduos adultos da população de laboratório e de campo, e a taxa de emergência do parasitoide foi semelhante. Contudo, Berkvens et al. (2008a,b) relataram diferenças entre as populações de laboratório e de campo de *H. axyridis*, em resposta às

condições de alimento e fotoperíodo, ressaltando que, muitas vezes, conclusões baseadas unicamente em experimentos laboratoriais não podem simplesmente ser extrapoladas para campo.

Nos bioensaios sem escolha, não foi observada diferença no número de ataques do parasitoide entre machos e fêmeas de *H. axyridis*, para nenhum dos estágios. Contudo, a taxa de emergência do parasitoide foi maior quando as fêmeas foram parasitadas. Para os bioensaios com escolha houve preferência por fêmeas, e com maior taxa de parasitismo quando as mesmas foram os hospedeiros. Diversos outros autores também observaram a preferência de *D. coccinellae* por fêmeas com outras espécies de Coccinellidae, em testes de escolha (Richerson & DeLoach 1972; Parker et al. 1977; Cartwright 1982; Obrycki 1989; Orr et al. 1992; Geoghegan et al. 1998; Majerus et al. 2000; Davis et al. 2006).

Essa preferência por fêmeas pode ser explicada pelo fato de as mesmas serem maiores do que os machos, proporcionando maiores taxas de encontro. E também, como a fêmea alimenta-se mais do que o macho (Ceryngier & Hodek 1996; Dixon 2000), Davis et al. (2006) sugerem que a preferência por ovipositar em fêmeas seria adaptativa, proporcionando à larva do parasitoide maior quantidade de recursos para se desenvolver. Adicionalmente, quando o hospedeiro de *D. coccinellae* é uma fêmea, é possível para o parasitoide alimentar-se de duas fontes: dos ovários e da gordura do hospedeiro (Geoghegan et al. 1997).

Este estudo demonstrou que, com base em duas medidas de adequabilidade (tempo de desenvolvimento e parasitismo bem sucedido), todas as espécies testadas, com exceção de *H. axyridis*, são adequadas como hospedeiro para *D. coccinellae*.

Nos testes com escolha, o parasitoide sempre preferiu atacar as outras espécies de coccinélídeos hospedeiros do que *H. axyridis*. As taxas de emergência foram altas para todas as espécies, porém novamente com exceção de *H. axyridis*, com a qual o parasitoide apresentou 0% de emergência do adulto.

As espécies observadas e mais susceptíveis ao parasitoide foram *Cycloneda sanguinea* e *Cycloneda pulchella*, as quais são espécies afidófagas nativas que podem ser desalojadas por *H. axyridis* através da competição por recursos alimentares (Martins et al. 2009). Portanto, existe a possibilidade de ao longo do tempo *D. coccinellae* tornar-

se mais adaptado à *H. axyridis* (Firlej et al. 2005; Koyama & Majerus 2008; Berkvens et al. 2010).

Vale ressaltar que, como *D. coccinellae* é generalista e é conhecido por atacar tanto espécies nativas como exóticas (Balduf 1926; Cartwright et al. 1982; Obrycki 1989; Richerson & DeLoach 1972) é possível assumir que o hospedeiro parental não influencia o desenvolvimento do parasitoide (Hoogendoorn & Heimpel 2002). Mesmo assim, a criação do parasitoide foi feita com várias espécies de Coccinellidae, porém, pouquíssimos emergiram tendo *H. axyridis* como hospedeiro. Mas, como foi observada baixa taxa de parasitismo para *H. axyridis* nos demais experimentos, acredita-se que neste caso realmente não houve interferência.

Assim como observado neste trabalho para *H. axyridis*, Obrycki (1989) mostrou que *Propylea quatuordecimpunctata* (Linnaeus, 1758) e *Hippodamia variegata* (Goeze, 1777) também são hospedeiros inadequados para *D. coccinellae*, apresentando altas taxas de mortalidade, assim como *Adalia bipunctata* (Linnaeus, 1758) (Richerson & DeLoach 1972; Hodek 1973; Cartwright et al. 1982; Hoogendoorn & Heimpel 2002).

A preferência por determinadas espécies está provavelmente relacionada à especificidade do hospedeiro pelo parasitoide (Majerus et al. 2006a), e neste caso, *D. coccinellae* seria pouco adaptado à *H. axyridis*. Em Quebec, a taxa de parasitismo por *D. coccinellae* é de aproximadamente 32,1% em *Coleomegilla maculata*, mas somente de 4,6% em *H. axyridis* (Firlej et al. 2005). Esses resultados confirmam o pressuposto de que, na América do Norte, *H. axyridis* apresenta baixa susceptibilidade a patógenos, nematóides, parasitoides e predadores (Koch 2003; Firlej et al. 2010).

Dinocampus coccinellae foi capaz de atacar populações de *H. axyridis* de laboratório na América do Norte (Hoogendoorn & Heimpel 2002). Porém, Firlej et al. (2007) e Hoogendoorn & Heimpel (2002) também demonstraram que o sucesso de desenvolvimento de *D. coccinellae* foi bastante baixo tendo *H. axyridis* como hospedeiro.

Entre os coccinelídeos da América do Norte, *Coleomegilla maculata* e *Hippodamia convergens* são espécies altamente parasitadas por *D. coccinellae*, enquanto na Europa e Ásia, *Coccinella septempunctata* parecer ser o hospedeiro preferencial deste parasitoide (Balduf 1926; Ipert 1964; Richerson & DeLoach 1973; Obrycki 1989; Geoghegan et al. 1998; Comont et al. 2013).

Koyama & Majerus (2008) observaram que em testes de escolha entre os hospedeiros *H. axyridis* e *Coccinella septempunctata*, as interações com o parasitoide foram afetadas pelos níveis de atividade apresentados pelas duas espécies de Coccinellidae. No geral, *H. axyridis* foi mais ativa, o que resultou em maior número de encontros com o parasitoide, porém com uma menor taxa de parasitismo.

Além de *D. coccinellae*, *H. axyridis* também é mais resistente do que outros coccinelídeos nativos a alguns inimigos naturais, como o fungo entomopatogênico generalista *Beauveria bassiana* (Hypocreales: Cordycipitaceae) (Roy et al. 2008), nematóides entomopatogênicos (Shapiro-Ilan & Cottrell 2005) e outros microrganismos (Gross et al. 2010).

Segundo Firlej et al. (2010) *H. axyridis* apresenta um maior número de comportamentos de defesa (como fugir e movimentos com as pernas metatorácicas para se desprender do ovipositor do parasitoide) em relação à *C. maculata*. Esse fato pode indicar também que o parasitoide é mais adaptado a superar as defesas químicas de espécies nativas/estabelecidas do que de espécies exóticas, no caso *H. axyridis*.

Os comportamentos de defesa dos hospedeiros influenciam no sucesso de parasitismo do parasitoide, pois afetam diretamente seu *fitness* (Firlej et al. 2010). Em casos extremos, o comportamento de defesa pode prejudicar ou até mesmo causar a morte do parasitoide (Potting et al. 1999; Firlej et al. 2010), afetando a aceitação do hospedeiro e diminuindo a taxa de parasitismo (Firlej et al. 2010).

Os adultos de *H. axyridis* apresentam mais comportamentos de defesa do que as larvas de 4º ínstar e geralmente conseguem quebrar a sequência de oviposição (Firlej et al. 2010). Esse fato apoia resultados anteriores que demonstraram que *H. axyridis* atua como a espécie mais agressiva dentro de uma guilda de coccinelídeos (Michaud 2002; Sato et al. 2005; Snyder et al. 2004; Yasuda et al. 2001, 2004) e que estágios imaturos possuem menos defesas contra os parasitoides do que os adultos (Chau & Mackauer 2000; Gerling et al. 1990; Mackauer et al. 1996; Walker & Hoy 2003; Firlej et al. 2010).

Mesmo ocorrendo a oviposição, o que provavelmente acontece é que os ovos do parasitoide são destruídos pelo sistema imune do hospedeiro (Strand & Pech 1995). No caso de *H. axyridis*, foi observado por Firlej et al. (2010) que nenhum ovo de *D.*

coccinellae foi encontrado no abdome do hospedeiro após cinco dias da oviposição, sugerindo que os ovos foram destruídos pelo seu sistema imune.

Os períodos de pré-oviposição, oviposição, pós-oviposição, número de posturas e longevidade de *H. axyridis* não foram afetados pelo parasitismo de *D. coccinellae*. Porém, a fecundidade, fertilidade e número de ovos/dia foram inferiores para os indivíduos parasitados, em relação ao grupo controle não parasitados. Berkvens et al. (2010) também obtiveram taxa menor de fertilidade e fecundidade para indivíduos de *H. axyridis* parasitados por *D. coccinellae*.

Esses resultados demonstram que, ao contrário de outras espécies de Coccinellidae, como *C. maculata*, *H. axyridis* foi capaz de se reproduzir mesmo estando parasitada. Além disso, dada à baixa taxa de parasitismo dos adultos de *H. axyridis* por *D. coccinellae* e com uma média de fecundidade deste coccinelídeo parasitado de 490 ovos, supõe-se que o efeito supressivo do parasitoide nas variáveis reprodutivas de *H. axyridis* seja pequeno.

O tempo de desenvolvimento do parasitoide variou com a espécie de hospedeiro, sendo que o período total foi menor quando *H. axyridis* foi o hospedeiro, porém, próximo de *C. sanguinea*. A longevidade do parasitoide também foi maior com essas espécies de hospedeiros.

Obrycki (1989) observou que o desenvolvimento do ovo até o término da fase larval de *D. coccinellae* foi também significativamente influenciado pela espécie de Coccinellidae hospedeira. O autor registrou um desenvolvimento mais rápido tendo espécies nativas como hospedeiro (*C. maculata*: 20,8; *H. convergens*: 21,8; e *Cycloneda munda* (Say, 1835): 22,1 dias) em relação às espécies introduzidas (*C. septempunctata*: 23,6; e *P. quatuordecimpunctata*: 26,5 dias). A média do período pupal foi semelhante para todas as espécies, com uma média de 10,04 dias.

O tempo total de desenvolvimento de *D. coccinellae* foi mais longo quando *Coleomegilla maculata* foi o hospedeiro (32,4 dias), sendo que a longevidade foi similar para as três espécies comparadas: 6,9 para *C. maculata*; 7,1 para *Eriopis connexa* e 6,8 dias para *Olla v-nigrum* (Silva et al. 2012).

Berkvens et al. (2010) observaram que o desenvolvimento de *D. coccinellae*, quando o hospedeiro foi *H. axyridis*, foi para ovo-pupa de 19,8 dias; pupa-adulto 10,6 dias, totalizando 30,4 dias, a 23°C, enquanto que a 27°C foi de 15,0; 9,0 e 24,0 dias,

respectivamente, sendo esses valores superiores ao encontrado neste estudo. Já Saito & Bjørnson (2013) relataram para *D. coccinellae* o tempo médio de desenvolvimento total de 26,3 dias, tendo *Hippodamia convergens* como hospedeiro.

Outro fator que pode influenciar no tempo de desenvolvimento do parasitoide é a temperatura. Infelizmente, neste estudo não foi possível avaliar este quesito devido à baixa taxa de parasitismo de *H. axyridis*, porém, Berkvens et al. (2010) relataram que o tempo de desenvolvimento de *D. coccinellae* diminuiu com o aumento da temperatura.

6. Considerações Finais

Os resultados deste estudo confirmam o pressuposto de que, assim como em outros continentes em que foi introduzida, *Harmonia axyridis* apresenta baixa susceptibilidade a *Dinocampus coccinellae*, não sendo um hospedeiro adequado para o mesmo.

Dinocampus coccinellae prefere hospedeiros maiores, fêmeas e adultos de *H. axyridis*, e apresenta também preferência em parasitar espécies nativas/estabelecidas de Coccinellidae.

A fecundidade e fertilidade de *H. axyridis* parasitada, apesar de reduzidas, parecem não sofrer grande impacto do parasitoide quando comparadas às variáveis reprodutivas desta espécie de coccinelídeo não parasitada.

As espécies nativas/estabelecidas testadas mostraram-se hospedeiros suscetíveis a *D. coccinellae* e proporcionaram altas taxas de emergência ao parasitoide.

Espécies de Coccinellidae introduzidas podem apresentar diversas interações com as espécies nativas. Uma dessas interações pode ser mediada através das atividades do parasitoide *D. coccinellae* (Price et al. 1988, Obrycki 1989). Por exemplo, a adição de espécies pode aumentar a disponibilidade de hospedeiros em um ecossistema e assim modificar a já existente relação entre hospedeiro-parasitoide entre coccinelídeos nativos e *D. coccinellae* (Obrycki 1989).

No Japão populações de *H. axyridis* e *D. coccinellae* co-existem, sendo que o parasitoide consegue se desenvolver com sucesso tendo este coccinelídeo como hospedeiro, porém com uma taxa de parasitismo menor quando comparada às outras espécies nativas (Koyama & Majerus 2008). Isto sugere que as populações do Brasil de

D. coccinellae ainda não tiveram tempo suficiente para se adaptarem e superarem os mecanismos de defesa de *H. axyridis*.

Mais estudos são necessários para determinar a capacidade de *H. axyridis* de se defender contra seus inimigos naturais. Sabe-se que esta espécie possui defesas químicas, porém o papel defensivo desses componentes ainda não é claro.

O fato de *H. axyridis* apresentar ótimo sucesso de estabelecimento no Brasil mostra que nossos resultados são consistentes com as predições da hipótese de liberação de inimigos (*enemy release hypothesis* (ERH)) de que o aumento da performance de uma espécie exótica invasora em áreas introduzidas pode ser resultado da redução ou ausência de inimigos naturais (Torchin et al. 2001; Strauss et al. 2012; Comont et al. 2013).

O parasitismo pode alcançar até 95% em populações de algumas espécies (Hodek et al. 2012), demonstrando que é provavelmente o fator dominante de regulação de populações, desde que essas populações tenham evoluído juntamente, considerando que sofreram as mesmas pressões. Porém, isso não tem ocorrido com *H. axyridis* nas áreas em que foi introduzida.

Apesar da biologia de *D. coccinellae* em laboratório ser conhecida, estudos futuros sobre o impacto na dinâmica das populações e na ecologia das comunidades de Coccinellidae são necessários, especialmente quando se trata de espécies exóticas invasoras, as quais são capazes de alterar a comunidade dos coccinélídeos nativos.

Devido à baixa taxa de parasitismo de *H. axyridis* pelo parasitoide, acredita-se que *D. coccinellae* apresenta pouco impacto nas populações deste coccinélídeo no Brasil. Porém, vale ressaltar que o aumento das áreas de abrangência de *H. axyridis* pode afetar as populações de *D. coccinellae*, visto que em alguns locais de ocorrência, *H. axyridis* vem se tornando a espécie de Coccinellidae predominante. O resultado pode ser a diminuição desta espécie de parasitoide ou sua melhor adaptação ao novo hospedeiro.

7. Referências

Adriaens T, Gomez GMY, Maes D (2008) Invasion history, habitat preferences and phenology of the invasive ladybird *Harmonia axyridis* in Belgium. *BioControl* 53:69–8

- Al Abassi S, Birkett MA, Pettersson J, Pickett JA, Woodcock CM (1998) Ladybird beetle odour identified and attraction between adults explained. *Cell Mol Life Sci* 54:876–879
- Al Abassi A, Birkett MA, Petterson J, Pickett JA, Wadhams LJ, Woodcock CM (2001) Response of the ladybird parasitoid *Dinocampus coccinellae* to toxic alkaloids from the seven-spot ladybird, *Coccinella septempunctata*. *J Chem Ecol* 27:33–43
- Balduf WV (1926) The bionomics of *Dinocampus coccinellae* Schrank. *Ann Entomol Soc Am* 19:465–498
- Berkvens N, Bonte J, Berkvens D, Deforce K, Tirry L, De Clercq P (2008a) Pollen as an alternative food for *Harmonia axyridis*. *BioControl* 53:201–210
- Berkvens N, Bonte J, Berkvens D, Tirry L, De Clercq P (2008b) Influence of diet and photoperiod on development and reproduction of European populations of *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae). *BioControl* 53:211–221
- Berkvens N, Moens J, Berkvens D, Samih MA, Tirry L, De Clercq P (2010) *Dinocampus coccinellae* as a parasitoid of the invasive ladybird *Harmonia axyridis* in Europe. *BioControl* 53:92–99
- Brown PMJ, Roy HE, Rothery P, Roy DB, Ware RL, Majerus MEN (2008) *Harmonia axyridis* in Great Britain: analysis of the spread and distribution of a non-native coccinellid. *BioControl* 53:55–68
- Brown PMJ, Thomas CE, Lombaert E, Jeffries DL, Estoup A, Handley L-JL (2011) The global spread of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae): distribution, dispersal and routes of invasion. *BioControl* 56:623–641
- Carroll SP, Loye JE, Dingle H, Mathieson M, Famula TR, Zalucki MP (2005) And the beak shall inherit-evolution in response to invasion. *Ecol Lett* 8:944–951
- Cartwright B, Eikenbary RD, Angalet GW (1982) Parasitism by *Perilitus coccinellae* (Hym., Braconidae) of indigenous coccinellid hosts and the introduced *Coccinella septempunctata* (Col., Coccinellidae), with notes on winter mortality. *Entomophaga* 27: 237–244
- Chau A, Mackauer M (2000) Host-instar selection in the aphid parasitoid *Monoctonus paulensis* (Hymenoptera: Braconidae, Aphidiinae): a preference for small pea aphids. *Eur J Entomol* 97:347–353

- Colautti RI, Ricciardi A, Grigorovich IA, Macisaac HJ (2004) Is invasion success explained by the enemy release hypothesis? *Ecol Lett* 7:721–733
- Comont RF, Purse BV, Phillips W, Kunin WE, Hanson M, Lewis OT, Harrington R, Shortall CR, Rondoni G, Roy HE (2013) Escape from parasitism by the invasive alien ladybird, *Harmonia axyridis*. *Insect Conserv Divers* 7:334–342
- Davis DS, Stewart SL, Manica A, Majerus MEN (2006) Adaptive preferential selection of female coccinellid hosts by the parasitoid wasp *Dinocampus coccinellae* (Hymenoptera: Braconidae). *Euro J Entomol* 103:41–45
- Firlej A, Boivin G, Lucas É, Coderre D (2005) First report of parasitism of *Harmonia axyridis* parasitism by *Dinocampus coccinellae* Schrank in Canada. *Biol Invasions* 7:553–556
- Firlej A, Lucas É, Coderre D, Boivin G (2007) Teratocytes growth pattern reflects host suitability in a host-parasitoid assemblage. *Physiol Entomol* 32:181–187
- Fox J (2003) Effect Displays in R for Generalised Linear Models. *J Stat Softw* 8:1–27
- Geoghegan IE, Thomas WP, Majerus MEN (1997) Notes on the coccinellid parasitoid *Dinocampus coccinellae* (Schrank) (Hymenoptera: Braconidae) in Scotland. *Entomologist* 116:179–184
- Geoghegan IE, Majerus TMO, Majerus MEN (1998) Differential parasitisation of adult and pre-imaginal *Coccinella septempunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) by *Dinocampus coccinellae* (Schrank) (Hymenoptera: Braconidae). *Eur J Entomol* 95:571–579
- Gerling D, Roitberg BD, Mackauer M (1990) Instar-specific defense of the pea-aphid, *Acyrtosiphon pisum*: influence on oviposition success of the parasite *Aphelinus asychis* (Hymenoptera: Aphelinidae). *J Insect Behav* 3:501–514
- Godfray HCJ (1994) Parasitoids. Princeton University University Press, Princeton, 473pp
- Gross J, Eben A, Müller I, Wensing A (2010) A well protected intruder: the effective antimicrobial defense of the invasive ladybird *Harmonia axyridis*. *J Chem Ecol* 36: 1180–1188
- Hoogendoorn M, Heimpel GE (2002) Indirect interactions between an introduced and a native ladybird beetle species mediated by a shared parasitoid. *Biol Control* 25:224–230

- Hothorn T, Bretz F, Westfall P (2008) Simultaneous Inference in General Parametric Models. *Biometrical J* 50:346–363
- Iperti G (1964) Les parasites des coccinelles aphidiphages dans las alpes-maritimes et les basses alpes. *Entomophaga* 9:153–180
- Jeffries MJ, Lawton JH (1984) Enemy free space and the structure of ecological communities. *Biol J Linn Soc* 23:269–286
- Katsanis A, Babendreier D, Nentwig W, Kenis M (2013) Intraguild predation between the invasive ladybird *Harmonia axyridis* and non-target European coccinellid species. *BioControl* 58:73–83
- Keane RM, Crawley MJ (2002) Exotic plants invasions and the enemy release hypothesis. *Trends Ecol Evol* 17:164–171
- Kenis M, Roy HE, Zindel R, Majerus MEN (2008) Current and potential management strategies against *Harmonia axyridis*. *BioControl* 53:235–252
- Koch RL, Galvan TL (2008) Bad side of a good beetle: the North American experience with *Harmonia axyridis*. *BioControl* 53:23–35
- Kuznetsov VN (1997) Lady beetles of the Russian Far East, Memoir No. 1. Center for Systematic Entomology. Sandhill Crane Press, Gainesville, Florida, 286 pp
- Mackauer M, Michaud JP, Volkl W (1996) Host choice by aphidiid parasitoids (Hymenoptera: Aphidiidae): host recognition, host quality, and host value. *Can Entomol* 12:959–980
- Majerus MEN (1997) Parasitization of British ladybirds by *Dinocampus coccinellae* (Schrank) (Hymenoptera: Braconidae). *Brit J Entomol Nat Hist* 10:15–24
- Majerus MEN, Geoghegan IE, Majerus TMO (2000) Adaptative preferential selection of young coccinellid host by the parasitoid wasp *Dinocampus coccinellae* (Hymenoptera: Braconidae). *Eur J Entomol* 97:161–164
- Majerus MEN, Roy HE (2005) Scientific opportunities presented by the arrival of the harlequin ladybird, *Harmonia axyridis*, in Britain. *Antenna* 29: 96–208
- Majerus MEN, Mabbott P, Rowland F, Roy HE (2006a) The harlequin ladybird, *Harmonia axyridis*, arrives in Britain. *Entomol Mon Mag* 142:87–92
- Majerus MEN, Strawson V, Roy HE (2006b) The potential impacts of the arrival of the harlequin ladybird, *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae), in Britain. *Ecol Entomol* 31:207–215

- Maure F, Brodeur J, Ponlet N, Doyon J, Firlej A, Elguero E, Thomas F (2011) The cost of a bodyguard. *Biol Lett* 7:843–846
- Maure F, Brodeur J, Hughes D, Thomas F (2013) How much energy should manipulative parasites leave to their hosts to ensure altered behaviours? *The J Exp Biol* 216:43–46
- Michaud JP (2002) Invasion of the Florida citrus ecosystem by *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) and asymmetric competition with a native species, *Cycloneda sanguinea*. *Environ Entomol* 31:827–835
- Obrycki JJ (1989) Parasitization of Native and Exotic Coccinellids by *Dinocampus coccinellae* (Schrank) (Hymenoptera: Braconidae). *J Kans Entomol Soc* 62:211–218
- Obrycki JJ, Tauber MJ, Tauber CA (1985) *Perilitus coccinellae* (Hymenoptera: Braconidae): parasitization and development in relation to host-stage attacked. *Ann Entomol Soc Am* 78:852–854
- Okuda T, Ceryngier P (2000) Host discrimination in *Dinocampus coccinellae* (Hymenoptera: Braconidae), a solitary parasitoid of coccinellid beetles. *Appl Entomol Zool* 35:535–539
- Orr CJ, Obrycki JJ, Flanders RV (1992) Host-acceptance behaviour of *Dinocampus coccinellae* (Hymenoptera, Braconidae). *Ann Entomol Soc Am* 85:722–730
- Parker BL, Whalon ME, Warshaw M (1977) Respiration and parasitism in *Coleomegilla maculata lengi* (Coleoptera: Coccinellidae). *Ann Entomol Soc Am* 70:984–987
- Pell JK, Baverstock J, Roy HE, Ware RL, Majerus MEN (2008) Intraguild predation involving *Harmonia axyridis*: a review of current knowledge and future perspectives. *BioControl* 53:147–168
- Potting RPJ, Vermeulen NE, Conlong DE (1999) Active defense of herbivorous hosts against parasitism: adult parasitoid mortality risk involved in attacking a concealed stem-boring host. *Entomol Exp Appl* 91:143–148
- Prenter J, MacNeil C, Dick JTA, Dunn AM (2004) Roles of parasites in animal invasions. *Trends Ecol Evol* 19:385–390
- Price PW, Westoby M, Rice B (1988). Parasite-mediated competition: some predictions and tests. *Amer Natural* 131:544–555

- R Development Core Team (2011) R: A language & environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org>.
- Richerson JV, DeLoach CJ (1972) Some aspects of host selection by *Perilitus coccinellae*. *Ann Entomol Soc Amer* 65:834–839
- Richerson JV, DeLoach CJ (1973) Seasonal abundance of *Perilitus coccinellae* and its coccinellid hosts and degree of parasitism in central Missouri. *Environ Entomol* 2:138–141
- Rhule EL, Majerus MEN, Jiggins FM, Ware RL (2010) Potential role of the sexually transmitted mite *Coccipolipus hippodamiae* in controlling populations of the invasive ladybird *Harmonia axyridis*. *Biol Control* 53:243–247
- Roy HE, Brown PMJ, Rothery P, Ware RL, Majerus MEN (2008) Interactions between the fungal pathogen *Beauveria bassiana* and three species of ladybird: *Harmonia axyridis*, *Coccinella septempunctata* and *Adalia bipunctata*. *BioControl* 53:265–276
- Roy HE, Handley L-J (2012) Networking: a community approach to invaders and their parasites. *Funct Ecol* 26:1238–1248
- Roy HE, Handley L-JL, Schönrogge K, Poland RL, Purse BV (2011a) Can the enemy release hypothesis explain the success of invasive alien predators and parasitoids? *BioControl* 56:451–468
- Roy HE, Adriaens T, Isaac NJB, Kenis M, Onkelinx T, San Martin G, Brown PMJ, Hautier L, Poland RL, Roy DB, Comont R, Eschen R, Frost R, Zindel R, Van Vlaenderen J, Nedvěd O, Ravn HP, Grégoire J-C, De Biseau J-C, Maes D (2012) Invasive alien predator causes rapid declines of native European ladybirds. *Divers Distrib* 18:717–725
- Saito T, Bjørnson S (2013) The convergent lady beetle, *Hippodamia convergens* Guérin-Méneville and its endoparasitoid *Dinocampus coccinellae* (Schrank): The effect of a microsporidium on parasitoid development and host preference. *J Invertebr Pathol* 113:18–25
- Santos GP, Pinto ACQ (1981) Biology *Cycloneda sanguinea* and its association with aphids on leaves of mango. *Pesq Agropecu Bras* 16:473–476

- Sato S, Yasuda H, Evans EW (2005) Dropping behavior of larvae of aphidophagous ladybirds and its effects on incidence of intraguild predation: interactions between the intraguild prey, *Adalia bipunctata* (L.) and *Coccinella septempunctata* (L.) and the intraguild predator, *Harmonia axyridis* Pallas. *Ecol Entomol* 30:220–224
- Shapiro-Ilan DI, Cottrell TE (2005) Susceptibility of ladybeetles (Coleoptera: Coccinellidae) to entomopathogenic nematodes. *J Invertebr Pathol* 89:150–156
- Snyder WE, Clevenger GM, Eigenbrode SD (2004) Intraguild predation and successful invasion by introduced ladybird beetles. *Oecologia* 140:559–565
- Soares AO, Borges I, Borges PAV, Labrie G, Lucas É (2008) *Harmonia axyridis*: what will stop the invader? *BioControl* 53:127–145
- Steenberg T, Harding S (2010) The harlequin ladybird (*Harmonia axyridis*) in Denmark: spread, phenology, colour forms and natural enemies in the early phase of establishment. *IOBC/WPRS Bull* 58:143–147
- Strand MR, Pech LL (1995) Immunological basis for compatibility in parasitoid-host relationship. *Annu Rev Entomol* 40:31–56
- Strauss A, White A, Boots M (2012) Invading with biological weapons: the importance of disease-mediated invasions. *Funct Ecol* 26:1249–1261
- Torchin M, Lafferty K, Kuris A (2001) Release from parasites as natural enemies: increased performance of a globally introduced marine crab. *Biol Invasions* 3:333–345
- Torchin ME, Lafferty KD, Dobson AP, McKenzie VJ, Kuris AM (2003) Introduced species and their missing parasites. *Nature* 421:628–630
- Ukrainsky AS, Orlova-Bienkowskaja MJ (2014) Expansion of *Harmonia axyridis* Pallas (Coleoptera: Coccinellidae) to European Russia and adjacent region. *Biol Invasions* 16:1003–1008
- Venables WN, Ripley BD (2002) *Modern Applied Statistics with S*. Springer, New York
- Walker AM, Hoy MA (2003) Responses of *Lipoplexis oregmae* (Hymenoptera: Aphidiidae) to different instars of *Toxoptera citricida* (Homoptera: Aphididae). *J Econ Entomol* 96:1685–1692

- Ware RL, Majerus MEN (2007) Intraguild predation of immature stages of British and Japanese coccinellids by the invasive ladybird *Harmonia axyridis*. *BioControl* 53:168–188
- Ware R, Michie L, Otani T, Rhule E, Hall R (2010) Adaptation of native parasitoids to a novel host: the invasive coccinellid *Harmonia axyridis*. *IOBC Bulletin* 58:175–182
- Wolfe LM (2002) Why alien invaders succeed: support for the escape-from-enemy hypothesis. *Am Nat* 160:705–711
- Wright EJ, Laing JE (1978) Effects of temperature on development, adult longevity and fecundity of *Coleomegilla maculata lengi* and its parasite, *Perilitus coccinellae*. *P Entomol Soc Onta* 109:33–47
- Yasuda H, Kikuchi T, Kindlmann P, Sato S (2001) Relationships between attack and escape rates cannibalism, and intraguild predation in larvae of two predatory ladybirds. *J Insect Behav* 14:373–383
- Yasuda H, Evans EW, Kajita Y, Urakawa K, Takizama T (2004) Asymmetric larval interactions between introduced and indigenous ladybirds in North-America. *Oecologia* 141:722–731

CAPÍTULO III

***Harmonia axyridis* (Pallas, 1773): Predação Intraguilda com quatro espécies de Coccinellidae nativas/estabelecidas**

Resumo

Harmonia axyridis (Coleoptera: Coccinellidae) é uma espécie exótica que pode causar sérios impactos na biodiversidade nativa, em áreas em que é introduzida para atuar como agente de controle biológico. Este predador está frequentemente envolvido com a predação intraguildda, na maioria dos casos com predadores de afídeos, mas também com parasitoides e entomopatógenos. No Brasil, desde sua detecção em 2002, existem ainda poucos trabalhos relatando a existência da predação intraguildda entre essa espécie e outros coccinelídeos afidófagos. Portanto, o objetivo deste estudo foi avaliar em laboratório a ocorrência da predação intraguildda entre *H. axyridis* e outras espécies de Coccinellidae. Foram conduzidos testes para determinar as interações entre as larvas de 1º e 4º ínstaes e os adultos de *H. axyridis*, com larvas de *Cycloneda sanguinea*, *Cycloneda pulchella*, *Eriopis connexa* e *Hippodamia convergens*, assim como a taxa de predação de ovos. Foram realizados dois tratamentos: ausência e presença do alimento *Cinara atlantica* (Hemiptera: Aphididae). Os insetos foram criados em recipientes plásticos de 500 mL, em câmaras de criação (BOD), com temperatura de 25°C±1°C, umidade relativa (UR) de 70%±10% e fotofase de 12 horas. A predação intraguildda assimétrica em favor de *H. axyridis* foi observada para os bioensaios com 1º ínstar, 4º ínstar e adultos, e para ambos os tratamentos, sem e com presa. Contudo, não houve diferença estatística na predação na ausência e presença de alimento. Tanto as larvas de 4º ínstar, quanto os adultos de *H. axyridis* predaram ovos de todas as espécies, inclusive os dela mesma. O alimento influenciou significativamente a taxa de predação, sendo maior na ausência de presa, principalmente quando adultos de *H. axyridis* predaram seus próprios ovos. Os resultados demonstraram que as larvas de 1º e 4º ínstaes e os adultos de *H. axyridis* são capazes de predar larvas e ovos das quatro espécies de Coccinellidae analisadas, e também seus próprios ovos, sendo que essa espécie exótica mostra-se como um predador dominante dentro desta guilda de coccinelídeos afidófagos. Dessa forma, são recomendados estudos, incluindo o acompanhamento dessas espécies em campo a longo prazo, relatando sua abundância e diversidade, bem como seu comportamento e impacto dentro de guildas afidófagas, especialmente em espécies de Coccinellidae. Em particular, a comparação entre os grupos de coccinelídeos em áreas invadidas e não invadidas fornecerá melhor entendimento do impacto dessa espécie exótica.

Palavras-Chaves: Espécie exótica, guilda afidófaga, predação de ovos.

Abstract

Harmonia axyridis (Coleoptera: Coccinellidae) is an exotic species that can cause serious impacts on native biodiversity in areas where it is introduced to act as a biological control agent. This predator is often involved with intraguild predation, in most cases with aphids predators, but also with parasitoids and entomopathogens. In Brazil, since its detection in 2002, there are few studies reporting the existence of intraguild predation between this species and other aphidophagous coccinellids. Therefore, the objective of this study was to evaluate the occurrence of intraguild predation between *H. axyridis* and other Coccinellidae species in the laboratory. Tests were conducted to determine the interactions between 1st and 4th instars larvae and *H. axyridis* adults, with *Cycloneda sanguinea*, *Cycloneda pulchella*, *Eriopis connexa* and *Hippodamia convergens* larvae, as well as eggs predation rate. Two treatments were used: absence and presence of food *Cinara atlantica* (Hemiptera: Aphididae). Insects were reared in plastic containers of 500 ml, in brood chambers (BOD), at temperature of $25^{\circ}\text{C}\pm 1^{\circ}\text{C}$, relative humidity (RH) of $70\%\pm 10\%$ and photoperiod of 12 hours. Asymmetric intraguild predation in favor of *H. axyridis* was observed for experiments with 1st instar, 4th instar and adults, and for both treatments, with and without prey. However, there was no statistical difference in predation in the absence and presence of food. Both 4th instar larvae, as *H. axyridis* adults preyed on eggs of all species, including their own. Food significantly influenced egg predation rate, which was higher in the absence of prey, especially when *H. axyridis* adults preyed on their own eggs. The results showed that 1st and 4th instars larvae and *H. axyridis* adults are able to prey on larvae and eggs of four Coccinellidae species analyzed, and also their own eggs, showing that this exotic species is a dominant predator in this guild of aphidophagous coccinellids. Thus, future studies are recommended, including long-term monitoring efforts of these species in the field, relating their abundance and diversity, as well as their behavior and impact within aphidophagous guilds, especially with Coccinellidae species. so that definitive conclusions can be drawn about the real *H. axyridis* impact within aphidophagous guilds, especially in species of Coccinellidae. In particular, the comparison between coccinellid groups in invaded and not invaded areas will provide a better understanding of the impact of this exotic species.

Keywords: Exotic species, aphidophagous guild, egg predation.

1. Introdução

O controle biológico é visto como uma alternativa benigna ao controle químico, pois quando bem sucedido leva a uma redução a longo prazo do número de pragas e danos (Van Lenteren et al., 2003; Almeida & Castro-Guedes, 2015). Neste contexto, os afídeos (Hemiptera: Aphididae) são considerados pragas de diversos ecossistemas e o conhecimento de seus inimigos naturais apresenta grande relevância como ferramenta nos programas de manejo (Pell et al., 2008). Contudo, a introdução intencional de agentes de controle biológico é vista como uma ameaça à estrutura e dinâmica das comunidades biológicas, pois pode causar efeitos prejudiciais às espécies nativas, ou até mesmo levá-las a extinção (De Bach & Rosen, 1991; Elliott et al., 1996; De Clercq et al., 2011; Katsanis et al., 2013).

Um dos mecanismos que pode afetar as espécies não-alvo em relação aos predadores generalistas é a predação intraguildda (IGP – *intraguild predation*), a qual é definida como a predação entre duas espécies que compartilham um hospedeiro ou presa, com potencial de predarem umas as outras (Polis et al., 1989; Crowder & Snyder, 2010). A predação intraguildda pode ser considerada de duas formas: assimétrica, na qual uma espécie predar consistentemente a outra; ou simétrica, na qual ambas as espécies predam igualmente uma a outra (Polis et al., 1989; Katsanis et al., 2013).

A IGP pode influenciar as interações entre diversos predadores e os efeitos de controle sobre a presa (Snyder, 2009), podendo inclusive levar ao colapso do controle biológico (Rosenheim et al., 1995; Vance-Chalcraft et al., 2007). Pode ainda impactar a estrutura, a estabilidade e a diversidade das comunidades (Polis et al., 1989; Alhmedi et al., 2010). Em situações naturais, a maioria dos casos de predação intraguildda entre Coccinellidae têm sido documentada conforme a escassez do número de afídeos disponíveis (Cottrell, 2005).

O tamanho e a mobilidade do predador e da presa intraguildda podem influenciar o resultado das suas interações (Rosenheim et al., 1995; Félix & Soares, 2004; Ware & Majerus, 2008). Em Coccinellidae, os ovos, ínstaes larvais mais jovens, larvas em ecdise, prepupa e pupa constituem fases particularmente vulneráveis (Majerus, 1994; Dixon, 2000; Sato & Dixon, 2004; Ware & Majerus, 2008). A maioria dos Coccinellidae possui alguma forma de defesa contra predação, a qual pode ser química,

física ou comportamental, e muitas apresentam tais adaptações ao longo do seu ciclo de vida (Ware & Majerus, 2008).

Harmonia axyridis (Pallas, 1773) (Coleoptera: Coccinellidae) é uma espécie predadora invasora que pode causar sérios impactos na biodiversidade nativa, em áreas em que é introduzida para atuar como agente de controle biológico. Em particular nos Coccinellidae afidófagos, através da competição por alimento e predação direta, com o potencial de desalojar essas espécies (Pell et al., 2008; Brown et al., 2014). Esta espécie está frequentemente envolvida com a IGP, na maioria dos casos com predadores de afídeos (Pell et al., 2008), mas também com parasitoides e entomopatógenos (Roy et al., 2008; Meisner et al., 2011).

O desalojamento de espécies nativas por *H. axyridis* já foi observado em habitats agrícolas na América do Norte (Colunga-Garcia & Gage, 1998; Michaud, 2002) e mais recentemente em várias regiões da Europa (Roy et al., 2012). No Brasil, Martins et al. (2009) estudaram o impacto de *H. axyridis* junto às espécies nativas. Os autores verificaram que ocorreu uma variação e redução na diversidade de Coccinellidae coletadas, com a predominância de *H. axyridis*, o que indica o desalojamento das espécies nativas através da competição ou predação intraguilda. O desempenho de *H. axyridis* como predador tem sido estudado em laboratório sob diferentes temperaturas, mostrando que pode haver competição com as espécies nativas (Castro et al., 2011). A predominância e o sucesso da espécie pode ser relacionado ao seu comportamento alimentar, por apresentar alta taxa de consumo (Santos et al., 2014) e por utilizar recursos alimentares alternativos, como frutas cultivadas, na ausência do alimento preferencial, representando um risco também ao cultivo de frutas (Koch et al., 2004; Guedes & Almeida, 2013).

De acordo com Lucas et al. (1998), a especificidade, o tamanho, a mobilidade e a agressividade do predador, assim como a presença da presa influenciam a ocorrência da predação intraguilda. *Harmonia axyridis* possui características que podem explicar seu sucesso como predador intraguilda, tais como a proteção química contra a predação de espécies afidófagas (Sato & Dixon, 2004), a alta taxa de fecundidade (Iablokoff-Khnzorian, 1982) e o rápido desenvolvimento dos imaturos em relação às espécies nativas (Lanzoni et al., 2004). Apresenta comportamento agressivo (Yasuda & Ohnuma, 1999), o qual lhe dá vantagens sobre seus inimigos, alta mobilidade (Osawa, 2000), que

lhe permite refugiar-se em situações desfavoráveis e auxilia na sua procura por alimentos, além de apresentar baixa susceptibilidade a patógenos (Hoogendoorn & Heimpel, 2002).

A predação intraguilda, assim como o canibalismo, é difícil de observar e quantificar em campo, visto que o seu impacto pode ser extremamente variável, complexo e imprevisível (Snyder & Evans, 2006). Além disso, os resultados observados em laboratório nem sempre podem ser completamente extrapolados para campo, dificultando ainda mais a realização de estudos com IGP (Dixon, 2000; Lucas, 2005).

Estudos de campo e laboratório têm sugerido que *H. axyridis* pode ser o predador mais eficiente dentro de uma guilda de coccinelídeos afidófagos e, conseqüentemente, a causa da diminuição da diversidade da guilda (Nault & Kennedy, 2003; Roy et al., 2006; Snyder & Evans, 2006; Pell et al., 2008; Brown et al., 2011).

Na América do Norte, o declínio nas populações nativas de espécies afidófagas tem sido associado à predação intraguilda realizada por *H. axyridis* (Brown & Miller, 1998; Gardiner & Landis, 2007; Burgio et al., 2008). Nos países europeus, o impacto de *H. axyridis* sobre as espécies de Coccinellidae nativas é incerto, porém as interações de predação intraguilda ocorrem e provavelmente influenciam as guildas afidófagas. Em geral, na Europa, *H. axyridis* é considerada uma espécie exótica invasora (Brown et al., 2011) e no Reino Unido já foi observada a predação intraguilda de estágios imaturos de outros coccinelídeos por *H. axyridis* (Ware & Majerus, 2008).

No Brasil, desde a detecção de *H. axyridis* em 2002, existem ainda poucos estudos relatando a existência da predação intraguilda entre essa espécie e outros coccinelídeos afidófagos. Contudo, devido ao potencial de *H. axyridis* de impactar espécies de Coccinellidae nativas ou estabelecidas e tendo em vista seu curso de invasão e estabelecimento no Brasil, faz-se necessário investigar e avaliar seu impacto na estrutura e na diversidade das comunidades.

2. Objetivos

Determinar em laboratório a ocorrência da predação intraguilda entre *H. axyridis* e *Cycloneda sanguinea* (Linnaeus, 1763), *Cycloneda pulchella* (Klug, 1829), *Eriopis connexa* (Germar, 1824) e *Hippodamia convergens* Guérin-Meneville, 1842.

2.1. Objetivos específicos

- Determinar a ocorrência de predação intraguilda entre larvas de 1º instar de *H. axyridis* e larvas de 1º instar de *Cycloneda sanguinea*, *Cycloneda pulchella*, *Eriopis connexa* e *Hippodamia convergens*;
- Determinar a ocorrência de predação intraguilda entre larvas de 4º instar de *H. axyridis* e larvas de 4º instar de *Cycloneda sanguinea*, *Cycloneda pulchella*, *Eriopis connexa* e *Hippodamia convergens*;
- Determinar a ocorrência de predação intraguilda entre adultos de *H. axyridis* e larvas de 4º instar de *Cycloneda sanguinea*, *Cycloneda pulchella*, *Eriopis connexa* e *Hippodamia convergens*;
- Determinar a ocorrência de predação de ovos de *Cycloneda sanguinea*, *Cycloneda pulchella*, *Eriopis connexa* e *Hippodamia convergens* por *H. axyridis*.

3. Material e Métodos

3.1. Criação estoque

A criação e os bioensaios de coccinelídeos predadores dependem do desenvolvimento de uma criação suporte da presa para sua manutenção. A espécie selecionada foi *Cinara atlantica* (Wilson, 1919) (Hemiptera: Aphididae), pois todas as espécies de Coccinellidae utilizadas nos bioensaios foram observadas alimentando-se deste afídeo previamente.

3.1.1. *Cinara atlantica* (Wilson, 1919)

Para que os afídeos fossem mantidos em quantidade suficiente para a montagem dos bioensaios, os mesmos foram primeiramente coletados no campo, em galhos de pinus infestados com *C. atlantica*, em Curitiba, PR e levados para o laboratório de criação de insetos “Prof. Renato C. Marinoni”, Departamento de Zoologia, Universidade Federal do Paraná, onde foram mantidos a $21\pm 1^{\circ}\text{C}$, umidade relativa de $70\pm 10\%$ e fotofase de 24 horas.

Os afídeos eram retirados dos galhos de pinus provenientes do campo, com auxílio de pincel fino e, transferidos para as novas mudas, adquiridas em viveiro

comercial. Essas mudas eram substituídas quando necessário para a manutenção da população estoque, que posteriormente seria utilizada para a alimentação dos coccinelídeos, com a mesma técnica de transferência. Os afídeos foram separados em grupos por tamanho: afídeos pequenos (ninfas de 1° e 2° ínstars), médios (ninfas de 3° e 4° ínstars) e adultos.

3.1.2. Coccinellidae

A população de laboratório foi originada a partir de indivíduos adultos de *Harmonia axyridis*, *Cycloneda sanguinea*, *Cycloneda pulchella*, *Eriopis connexa* e *Hippodamia convergens* coletados em campo, em plantas de pínus localizados no Campus Centro Politécnico da UFPR e levados para o laboratório.

Os insetos foram criados em recipientes plásticos de 500 mL, em câmaras de criação (BOD), com temperatura de $25^{\circ}\text{C}\pm 1^{\circ}\text{C}$, umidade relativa (UR) de $70\%\pm 10\%$ e fotofase de 12 horas. O alimento, *C. atlantica*, foi fornecido diariamente em quantidade suficiente para manutenção da população estoque. Posteriormente, os adultos foram sexados e, após a obtenção das posturas, os ovos foram transferidos para placas de Petri de 9 cm de diâmetro. Após a eclosão, as larvas foram individualizadas em placas de Petri forradas com papel filtro e um chumaço de algodão umedecido, juntamente com uma gota de mel.

Após a formação da prepupa até a emergência do adulto, os insetos foram mantidos sob as mesmas condições, porém sem alimento. A troca e a limpeza dos recipientes foram realizadas a cada 48 horas e as observações feitas diariamente. Para os experimentos foram utilizadas indivíduos da terceira geração de cada espécie.

3.2. Desenho Experimental

Foram conduzidos testes para determinar as interações entre as larvas e os adultos de *H. axyridis* com larvas de *C. sanguinea*, *C. pulchella*, *E. connexa* e *H. convergens*, assim como a taxa de predação de ovos.

Todos os experimentos foram realizados sob as mesmas condições controladas descritas anteriormente, e com 30 repetições para cada combinação e para cada um dos tratamentos.

As observações foram feitas sob estereomicroscópio ZEISS Stemi SV6 e microscópio, para melhor distinção entre as larvas. As larvas de 1º ínstar que não puderam ser identificadas nos experimentos foram acompanhadas até a fase adulta.

O resultado da interação dos indivíduos foi observado após 24 horas do início do experimento. A ocorrência da predação intraguilda foi considerada da seguinte forma:

- Ausência de IGP: ambas as larvas continuaram vivas;
- IGP em favor de *H. axyridis*: a larva de *H. axyridis* predou a larva da outra espécie;
- IGP em favor da outra espécie: a larva de *H. axyridis* foi predada pela larva da outra espécie.

A quantidade de afídeos ofertada foi definida de acordo com testes de consumo alimentar relatados por Santos et al. (2014), sendo que nenhum outro alimento foi adicionado posteriormente.

3.2.1. Experimento 1: Atividade predatória de larvas de 1º ínstar de *Harmonia axyridis*

As larvas de 1º ínstar recém-eclodidas foram alimentadas por um período de 24 horas. Um indivíduo com 1 dia de idade de *H. axyridis* foi transferido para uma placa de Petri de 3 cm de diâmetro, então, foi adicionado do lado oposto da placa um indivíduo com 1 dia de idade de outra espécie. Os experimentos foram feitos com as quatro espécies descritas acima.

Foram realizados dois diferentes tratamentos:

Tratamento 1: uma larva de primeiro ínstar de *H. axyridis* e uma larva de primeiro ínstar de outra espécie, sem suprimento de presa;

Tratamento 2: uma larva de primeiro ínstar de *H. axyridis* e uma larva de primeiro ínstar de outra espécie, com 8 pulgões pequenos (ninfas de 1º e 2º ínstars).

3.2.2. Experimento 2: Atividade predatória de larvas de 4º ínstar de *Harmonia axyridis*

As larvas de 4º ínstar foram combinadas de acordo com a data da terceira ecdise. As larvas foram alimentadas por um dia e mantidas sem alimento por doze horas, até o início dos bioensaios. Uma larva de 4º ínstar de *H. axyridis* foi transferida para uma

placa de Petri de 9 cm de diâmetro e do lado oposto da placa foi adicionada uma larva de 4º ínstar de outra espécie.

Foram realizados dois diferentes tratamentos:

Tratamento 1: uma larva de quarto ínstar de *H. axyridis* e uma larva de quarto ínstar de outra espécie, sem suprimento de presa;

Tratamento 2: uma larva de quarto ínstar de *H. axyridis* e uma larva de quarto ínstar de outra espécie, com 50 pulgões médios (ninfas de 3º e 4º instares).

3.2.3. Experimento 3: Atividade predatória de adulto de *Harmonia axyridis*

Um adulto de *H. axyridis*, com sete dias de idade e escolhido aleatoriamente da população estoque foi transferido para uma placa de Petri de 9 cm de diâmetro e combinado com uma larva de 4º ínstar de outra espécie.

Foram realizados dois diferentes tratamentos:

Tratamento 1: um adulto de *H. axyridis* e uma larva de quarto ínstar de outra espécie, sem suprimento de presa;

Tratamento 2: um adulto de *H. axyridis* e uma larva de quarto ínstar de outra espécie, com 40 pulgões adultos.

3.2.4. Experimento 4: Predação de ovos por *Harmonia axyridis*

Nesse bioensaio as massas de ovos de todas as quatro espécies citadas foram combinadas com *H. axyridis*, inclusive ela mesma. Em placas de Petri de 9 cm de diâmetro foram colocadas massas contendo vinte ovos da espécie presa com 1 dia de idade, e uma larva de 4º ínstar de *H. axyridis* alimentada por um dia e mantida sem alimento por doze horas, escolhida aleatoriamente da população estoque.

Após 24 horas, o número de ovos remanescentes na placa foi contado, sendo considerado predado apenas aquele que foi consumido completamente.

O mesmo experimento foi realizado com adultos de *H. axyridis* com sete dias de idade, alimentados por um dia e mantidos sem alimento por doze horas, escolhidos aleatoriamente da população estoque.

Neste experimento foram realizados 4 diferentes tratamentos:

Tratamento 1: uma larva de 4º ínstar de *H. axyridis* e 20 ovos de Coccinellidae de uma única espécie, sem suprimento de presa;

Tratamento 2: uma larva de 4º ínstar de *H. axyridis* e 20 ovos de Coccinellidae de uma única espécie, com 50 pulgões;

Tratamento 3: um adulto de *H. axyridis* e 20 ovos de Coccinellidae de uma única espécie, sem suprimento de presa;

Tratamento 4: um adulto de *H. axyridis* e 20 ovos de Coccinellidae de uma única espécie, com 40 pulgões.

3.3. Análise Estatística

Todas as análises estatísticas foram realizadas no ambiente R 2.1.2. (R Development Core Team 2011), utilizando-se o valor de significância $P \leq 0,05$.

Para analisar se houve predação intraguilida entre larvas de 1º ínstar, 4º ínstar e adultos de *H. axyridis* e as demais espécies foi ajustado um modelo linear generalizado (GLM), com base na distribuição *Quasibinomial*, para cada estágio e espécie.

Para analisar a ocorrência de predação de ovos por *H. axyridis* foi ajustado um modelo linear generalizado (GLM), com base na distribuição de *QuasiPoisson*, para o 4º ínstar e adulto e para cada espécie.

Para o GLM foram utilizadas as bibliotecas MASS (Venables & Ripley, 2002), *effects* (Fox, 2003) e *vegan* (Oksanen et al., 2013).

4. Resultados

4.1. Atividade predatória de larvas de 1º ínstar de *Harmonia axyridis*

A predação intraguilida assimétrica em favor de *H. axyridis* foi observada em ambos os tratamentos, sem e com alimento, sendo que a larva de *H. axyridis* não foi predada pelas outras espécies em nenhuma das repetições. Contudo, não houve diferença estatística na predação, na ausência e presença de alimento (Tab. I, Fig. 1).

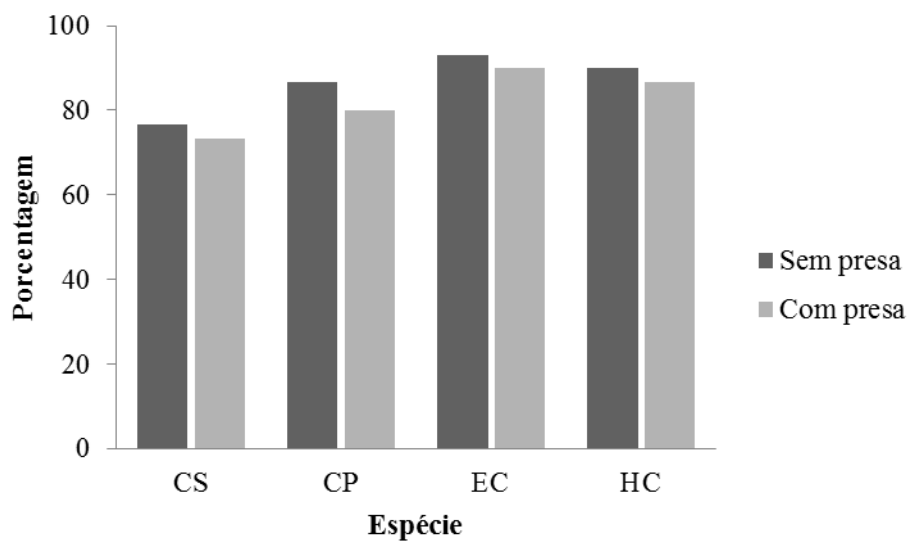


Figura 1. Porcentagem de predação de larvas de 1º ínstar de Coccinellidae por larvas de 1º ínstar de *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773), na ausência e presença do alimento *Cinara atlantica* (Wilson, 1919), em um total de trinta repetições. HA=*Harmonia axyridis*; HC=*Cycloneda sanguinea*; EC=*Eriopis connexa*; HC=*Hippodamia convergens*.

4.2. Atividade predatória de larvas de 4º ínstar de *Harmonia axyridis*

Em todos os tratamentos, as larvas de 4º ínstar de *H. axyridis* predaram larvas de todas as outras espécies, sendo que nenhuma larva de *H. axyridis* foi predada. Ressaltando que, para as repetições onde não houve predação por *H. axyridis*, os dois espécimes permaneceram vivos.

A ausência e a presença do alimento não interferiram na predação, excetuando na combinação de *H. axyridis* com *C. sanguinea*, em que houve predação significativamente maior na ausência de alimento (Tab. I, Fig. 2).

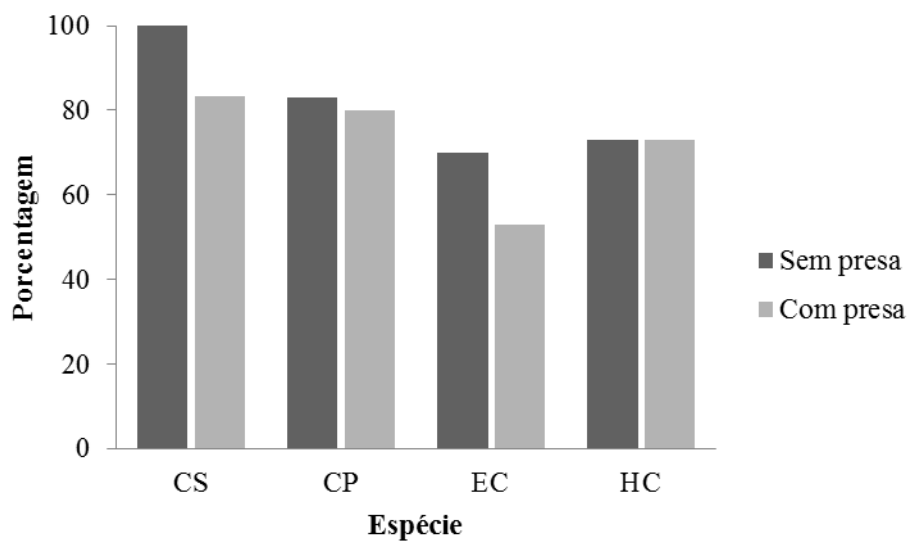


Figura 2. Porcentagem de predação de larvas de 4º ínstar de Coccinellidae por larvas de 4º ínstar de *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773), na ausência e presença do alimento *Cinara atlantica* (Wilson, 1919), em um total de trinta repetições. HA=*Harmonia axyridis*; HC=*Cycloneda sanguinea*; EC=*Eriopis connexa*; HC=*Hippodamia convergens*.

4.3. Atividade predatória de adulto de *Harmonia axyridis*

Em todos os tratamentos, *H. axyridis* predou larvas de todas as outras espécies, sendo que nenhuma larva de *H. axyridis* foi predada. Vale ressaltar que, para as repetições onde não houve predação por *H. axyridis*, os dois espécimes permaneceram vivos. Não houve diferença estatística entre os tratamentos (Tab. I, Fig. 3).

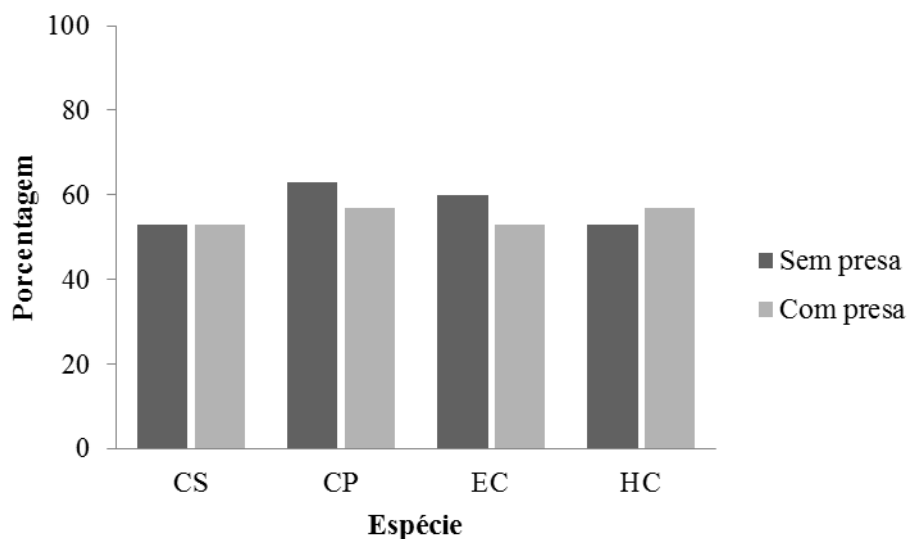


Figura 3. Porcentagem de predação de larvas de 4º ínstar de Coccinellidae por adultos de *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773), na ausência e presença do alimento *Cinara atlantica* (Wilson, 1919), em um total de trinta repetições. HA=*Harmonia axyridis*; HC=*Cycloneda sanguinea*; EC=*Eriopis connexa*; HC=*Hippodamia convergens*.

Tabela I. Valores da análise de predação intraguildda entre *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) e *Cycloneda sanguinea* (Linnaeus, 1763), *Cycloneda pulchella* (Klug, 1829), *Eriopis connexa* (Germar, 1824) e *Hippodamia convergens* Guérin-Meneville, 1842, na ausência e presença do alimento *Cinara atlantica* (Wilson, 1919).

Fase de desenvolvimento	Espécie	Desvio	Df	P
L1	<i>C. sanguinea</i>	0,0052	1,5800	0,9431
	<i>C. pulchella</i>	0,4827	1,5800	0,4945
	<i>E. connexa</i>	0,2195	1,5800	0,6450
	<i>H. convergens</i>	0,1622	1,5800	0,6921
L4	<i>C. sanguinea</i>	7,3900	1,5800	0,0001
	<i>C. pulchella</i>	0,1100	1,5800	0,7427
	<i>E. connexa</i>	1,7700	1,5800	0,1904
	<i>H. convergens</i>	0,0000	1,5800	> 0,05
Adulto	<i>C. sanguinea</i>	0,0000	1,5800	> 0,05
	<i>C. pulchella</i>	0,2700	1,5800	0,6042
	<i>E. connexa</i>	1,7700	1,5800	0,1904
	<i>H. convergens</i>	0,0600	1,5800	0,7986

Df=graus de liberdade; L1=1º ínstar; L4=4º ínstar.

4.4. Predação de ovos por *Harmonia axyridis*

Tanto as larvas de 4º ínstar, quanto os adultos de *H. axyridis* predaram ovos de todas as espécies, inclusive os dela mesma.

A taxa de predação foi influenciada significativamente pelo alimento, sendo maior na ausência deste, principalmente quando os adultos de *H. axyridis* predaram seus próprios ovos (Tab. II, Figs 4 e 5).

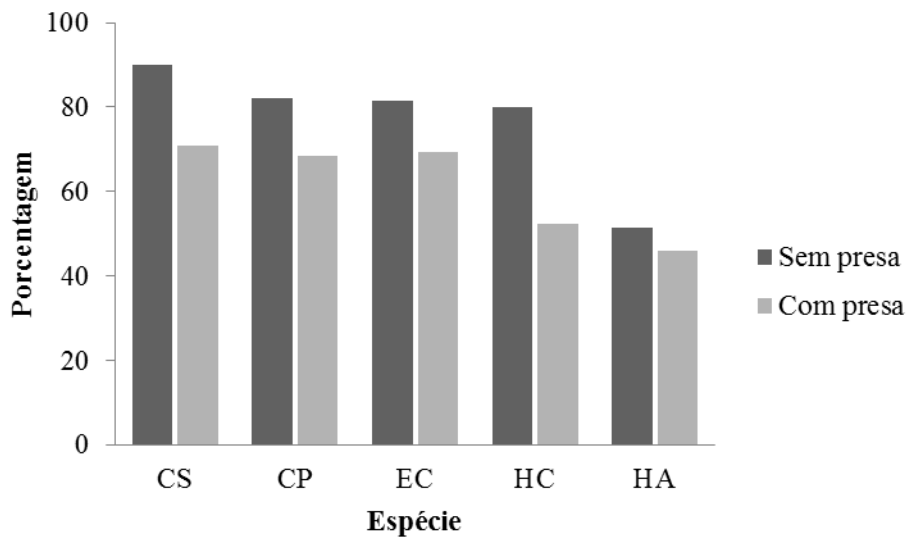


Figura 4. Porcentagem de predação de ovos de Coccinellidae por larvas de 4º ínstar de *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773), na ausência e presença do alimento *Cinara atlantica* (Wilson, 1919), em um total de trinta repetições. HA=*Harmonia axyridis*; HC=*Cycloneda sanguinea*; EC=*Eriopis connexa*; HC=*Hippodamia convergens*.

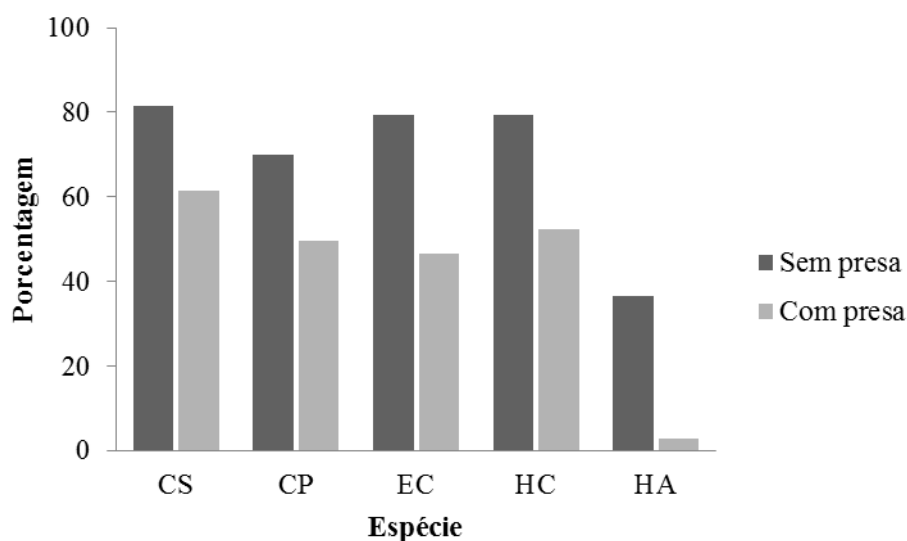


Figura. 5. Porcentagem de predação de ovos de Coccinellidae por adultos de *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773), na ausência e presença do alimento *Cinara atlantica* (Wilson, 1919), em um total de trinta repetições. HA=*Harmonia axyridis*; HC=*Cycloneda sanguinea*; EC=*Eriopis connexa*; HC=*Hippodamia convergens*.

Tabela II. Valores da análise de predação de ovos de *Cycloneda sanguinea* (Linnaeus, 1763), *Cycloneda pulchella* (Klug, 1829), *Eriopis connexa* (Germar, 1824) e *Hippodamia convergens* Guérin-Meneville, 1842, por *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773), na ausência e presença do alimento *Cinara atlantica* (Wilson, 1919).

Fase de desenvolvimento	Espécie	Desvio	Df	P
L4	<i>C. sanguinea</i>	13,9340	1,5800	< 0,0001
	<i>C. pulchella</i>	7,0889	1,5800	< 0,0001
	<i>E. connexa</i>	5,7406	1,5800	< 0,0001
	<i>H. convergens</i>	35,3430	1,5800	< 0,0001
	<i>H. axyridis</i>	1,7543	1,5800	< 0,0001
Adulto	<i>C. sanguinea</i>	17,4060	1,5800	< 0,0001
	<i>C. pulchella</i>	21,5230	1,5800	< 0,0001
	<i>E. connexa</i>	52,6090	1,5800	< 0,0001
	<i>H. convergens</i>	33,8310	1,5800	< 0,0001
	<i>H. axyridis</i>	198,6600	1,5800	< 0,0001

Df=graus de liberdade.

5. Discussão

O impacto da predação intraguilda na estrutura e diversidade de uma comunidade pode ser extremamente variável, complexo e difícil de prever (Snyder & Evans, 2006; Smith & Gardiner, 2013). Muitos estudos têm avaliado o predomínio da predação intraguilda em guildas afidófagas e relatam que é um fenômeno generalizado, com implicações tanto para a diversidade do predador dentro da guilda, quanto para os serviços proporcionados pela guilda ao ecossistema (Polis et al., 1989; Rosenheim et al., 1995; Lucas, 2005; Pell et al., 2008; Smith & Gardiner, 2013).

Assim como os resultados apresentados neste trabalho, a maioria dos estudos que observaram as interações entre *H. axyridis* e outros Coccinellidae afidófagos mostrou que este coccinelídeo é o competidor intraguilda mais eficiente (Yasuda & Ohnuma, 1999; Kajita et al., 2000; Yasuda et al., 2001; Sato et al., 2003; Ware & Majerus, 2008; Pell et al., 2008; Katsanis et al., 2013; Brown et al., 2014). Adriaens et al. (2008) e Kenis et al. (2010) mostraram que *H. axyridis* apresenta alto grau de sobreposição de nicho com espécies européias nativas, na maioria com espécies afidófagas, sugerindo um elevado potencial de IGP. Somado a isso, Hautier et al. (2011) comprovaram, através da detecção dos alcalóides específicos adaline, propyleine e calvine, pertencentes à *Adalia* spp., *Propylea quatuordecimpunctata* (Linnaeus, 1758) e *Calvia* sp., respectivamente, em *H. axyridis*, que esta espécie exótica realmente preda essas espécies em campo.

Em testes de predação intraguilda entre larvas de 1º ínstar, Katsanis et al. (2013) analisaram a interação entre 11 espécies européias e observaram que houve IGP das larvas de *H. axyridis* com *Anatis ocellata* (Linnaeus, 1758), *Aphidecta oblitterata* (Linnaeus, 1758) e *Hippodamia undecimnotata* (Schneider, 1792), todas favorecendo a espécie invasora. Da mesma forma, Cividanes et al. (2012) e Katsanis et al. (2013) também relataram a predação intraguilda assimétrica em favor de *H. axyridis*, quando combinada com larvas de 4º ínstar de outras espécies nativas.

Avaliando a predação entre larvas de 1º e 4º ínstar de *H. axyridis* e 12 espécies de coccinelídeos, Ware & Majerus (2008) demonstraram que a espécie comportou-se como predador intraguilda de todas as outras, com exceção de *Anatis ocellata*. Segundo os autores, as larvas de *A. ocellata* são maiores que as de *H. axyridis* e apresentam

escolos dorsais mais longos, tais características favorecem a espécie em ser pouco atacada e preda *H. axyridis*.

De acordo com Félix & Soares (2004) e Pell et al. (2008), as características-chave que favorecem *H. axyridis* na competição intraguilida são o maior tamanho, o comportamento agressivo, a extrema polifagia e o fato de apresentar estratégias físicas e químicas de defesa. Portanto, a elevada taxa de predação realizada por *H. axyridis* pode estar relacionada à maior susceptibilidade das larvas das demais espécies testadas, pois duas horas após o início do experimento, 30% dessas larvas já haviam sido predadas. E ainda, aparentemente, todos os ínstaes larvais de *H. axyridis* são de maior tamanho e apresentam escolos ao longo do corpo, beneficiando-as no confronto.

Quando a IGP entre larvas ocorre, geralmente a espécie maior ataca a menor (Dixon, 2000; Félix & Soares, 2004). Assim, ser de maior tamanho do que a média, em cada estágio de desenvolvimento pode ser uma adaptação para a IGP bem sucedida (Ware & Majerus, 2008).

Dessa forma, as larvas de 4º ínstar e os adultos de *H. axyridis* são consideravelmente maiores do que as das demais espécies estudadas neste trabalho, o que pode explicar parcialmente sua dominância como predador intraguilida. Contudo, o tamanho não é o único fator determinante para a susceptibilidade da larva para IGP, visto que nas larvas de 1º ínstar a diferença de tamanho é menos evidenciada. No entanto, ao contrário das demais espécies, que apresentam a parte dorsal do corpo coberta por cerdas mais finas, as larvas de *Hippodamia convergens* possuem uma superfície com escolos mais esclerotinizados, o que pode explicar a menor taxa de predação e a demora de *H. axyridis* em se aproximar das mesmas (Snyder et al., 2004; Smith & Gardiner, 2013)

Apesar do maior tamanho das larvas de *Coccinella septempunctata* Linnaeus 1758, Katsanis et al. (2013) observaram que essa espécie não apresenta resistência contra os ataques de larvas de *H. axyridis*, agindo como presa intraguilida. A explicação seria pelo fato de larvas de *C. septempunctata* não apresentarem escolos dorsais, os quais são citados como mecanismos de defesa, pois os torna impalatáveis e/ou difíceis de manejar (Yasuda et al., 2001; Michaud & Grant, 2003; Ware et al., 2008).

Vale ressaltar que, em campo, *H. axyridis* e as espécies nativas não estão necessariamente no mesmo ínstar quando se encontram. Portanto, existe a possibilidade

de que ínstares larvais mais novos de *H. axyridis* tornem-se presas de estágios larvais mais avançados das demais espécies de Coccinellidae (Katsanis et al., 2013). Porém, Yasuda et al. (2001) observaram que larvas mais jovens de *H. axyridis* podem predar larvas de ínstares mais avançados de outras espécies de Coccinellidae.

As larvas de coccinelídeos afidógafos, além de poderem apresentar escolos dorsais, também possuem outros mecanismos de defesa. Em uma situação de perigo podem simplesmente fugir (Ware & Majerus, 2008), abandonar a planta hospedeira ou migrar para uma nova localidade antes que a população de afídeos torne-se escassa (Sato et al., 2005). Contudo, a migração é uma estratégia precária para os estágios imaturos de Coccinellidae e, muitas vezes, permanecer na planta e correr o risco de sofrer predação é a melhor opção (Pell et al., 2008).

A susceptibilidade das diferentes espécies à predação intraguildda está provavelmente associada as suas defesas química e/ou físicas (Ware & Majerus, 2008). Diferenças no comportamento de oviposição também podem influenciar na probabilidade de larvas de dois diferentes predadores encontrarem-se em campo, pois as espécies afidófagas de Coccinellidae geralmente ovipositam perto das colônias de afídeos, a fim de proporcionar aos estágios larvais alimento suficiente para seu desenvolvimento (Hodek & Honek, 1996; Almohamad et al., 2009; Hodek et al., 2012).

Dois fatores principais afetam a frequência de IGP por parte de *H. axyridis*: a presença de afídeos e de larvas de outras espécies, sendo que ambos influenciam na frequência da IGP, com magnitude similar (Rosenheim et al., 1995; Hautier et al., 2011). Dixon (2000) discute que o decréscimo do nível de presa, tipicamente resultaria em um aumento da predação intraguildda entre as espécies de Coccinellidae, e vice-versa. No entanto, nos nossos resultados não houve diferença significativa nos tratamentos com e sem alimento, demonstrando que *H. axyridis* age como predador intraguildda independente da presença de afídeos.

Da mesma forma, Ware & Majeurs (2008) e Pell et al. (2008) também relataram a ocorrência de IGP por *H. axyridis*, mesmo na presença de afídeos. Contudo, apesar de larvas de *H. axyridis* demonstrarem ser dominantes na competição com *Eriopis connexa*, em condições de laboratório (Santos et al., 2009), os autores relataram que as taxas de predação de larvas de *E. connexa* por *H. axyridis* foram influenciadas pela disponibilidade de presa e de abrigo, sendo maior na ausência de ambos.

A predação de ovos em Coccinellidae está geralmente associada aos estágios larvais, e para muitas espécies pode ser afetada pela abundância relativa de presas extraguiladas: em baixas densidades de afídeos, as larvas apresentam maior probabilidade de realizar a IGP e o canibalismo (Dixon, 2000; Sato et al., 2003; Yasuda et al., 2004; Cottrell, 2007; Hautier et al., 2011; Smith & Gardiner, 2013). Dessa forma, nossos resultados indicaram que a presença de presa influenciou nas taxas de predação, sendo que na ausência do alimento *H. axyridis* predou mais ovos.

Cottrell (2007) também observou que *H. axyridis* preda ovos de *Coleomegilla maculata*, *Cycloneda munda* (Say, 1835), *Hippodamia convergens* e *O. v-nigrum*, porém o oposto não ocorre.

A predação de ovos pode desempenhar um papel importante em como *H. axyridis* pode impactar as espécies nativas de Coccinellidae. Cottrell (2004) observou em laboratório que larvas de *H. axyridis* foram capazes de completar seu desenvolvimento alimentando-se unicamente de ovos da espécie nativa *Coleomegilla maculata* De Geer, 1775 e *Olla v-nigrum*, e, no entanto, as larvas dessas espécies não conseguiram completar seu desenvolvimento alimentando-se de ovos de *H. axyridis*. Além disso, quando as larvas nativas atacaram as posturas de *H. axyridis*, muitos ovos da postura foram consumidos somente parcialmente (Cottrell, 2005).

No Brasil, Santos et al. (2014) relataram a ocorrência de canibalismo de ovos por larvas e adultos de *H. axyridis*. Na Europa e América do Norte, Cottrell (2004), Ware et al. (2008) e Katsanis et al. (2013) também observaram a predação de ovos de Coccinellidae por *H. axyridis*.

Hemptinne & Dixon (2000) e Hemptinne et al. (2000) demonstraram a existência de químicos extrínsecos, presentes na superfície dos ovos de algumas espécies, os quais impedem a predação intraguilada. Essa concentração de alcalóides pode variar dentre e entre espécies (Kajita et al., 2010). No caso dos ovos de *H. axyridis*, sua química defensiva tem sido relatada como essencial para explicar a resistência de seus ovos contra predação intraguilada por outros afidófagos, que aparentemente os acham impalatáveis (Sato & Dixon, 2004).

De acordo com Burgio et al. (2008), os ovos de *H. axyridis* são mais bem protegidos de predação intraguilada do que os ovos de *Adalia bipunctata* (Linnaeus, 1758), por exemplo, pois a taxa de predação de ovos foi maior com os ovos da espécie

nativa. No entanto, de acordo com Ware et al. (2007), os ovos de *Calvia muiri* (Timberlake, 1943) (= *Eocaria muiri*) e de *Calvia quatuordecimguttata* (Linnaeus, 1758) são bem protegidos, através de toxinas internas, da predação intraguilha por *H. axyridis*.

Diversos trabalhos têm mostrado que *H. axyridis* interage com diversos outros predadores, como os crisopídeos (Neuroptera: Chrysopidae) (Pell et al., 2008). Segundo Gardiner & Landis (2007), *H. axyridis* age como predador intraguilha de *Chrysoperla carnea* (Stephens, 1836) (Neuroptera: Chrysopidae), *Aphidoletes aphidimyza* (Rondani, 1847) (Diptera: Cecidomyiidae) e de *Episyrphus balteatus* (De Geer, 1776) (Syrphidae) (Diptera) (Wells et al., 2010; Ingels & De Clercq, 2011; Brown et al., 2014). Além disso, pode ainda interagir com espécies micófagas, fitófagas e mirmecófagas devido a sua alta polifagia (Pell et al., 2008).

Desde o estabelecimento de *H. axyridis* nos Estados Unidos, a espécie deslocou *Coccinella septempunctata* como predador predominante, demonstrando a dominância de *H. axyridis* como predador intraguilha de espécies nativas e estabelecidas (Snyder et al., 2004). De acordo com Michaud (2002), após a introdução de *H. axyridis* em pomares de citrus na Flórida, sua população aumentou, enquanto que a população de *C. sanguinea*, a espécie dominante, diminuiu.

Todas as espécies analisadas neste estudo são multivoltinas no Brasil e co-ocorrem nos mesmos habitats. Portanto, devido ao grande potencial como predador intraguilha de *H. axyridis* e a impalatabilidade de seus ovos e larvas, é provável que a abundância e diversidade dessas espécies sejam influenciadas pela competição com *H. axyridis*.

6. Considerações Finais

Os resultados demonstraram que as larvas de 1º e 4º ínstar e os adultos de *H. axyridis* são capazes de predação de larvas e ovos das quatro espécies de Coccinellidae analisadas, *Cycloneda sanguinea* (Linnaeus, 1763), *Cycloneda pulchella* (Klug, 1829), *Eriopis connexa* (Germar, 1824) e *Hippodamia convergens* Guérin-Meneville, 1842 e também seus próprios ovos, sendo que essa espécie exótica mostra-se como um predador dominante dentro desta guilda de coccinelídeos afidófagos.

Baseado nos resultados de predação intraguilha assimétrica em favor de *H. axyridis*, as espécies nativas/estabelecidas, as quais compartilham o mesmo nicho que

este predador, podem estar em risco com o estabelecimento de *H. axyridis*. Além disso, é pouco provável que essas mesmas espécies de Coccinellidae estejam predando *H. axyridis*.

Apesar de diversas espécies de Coccinellidae, com alimentação e habitats semelhantes aos de *H. axyridis* estarem em risco, outros coccinelídeos e espécies não-alvo de outras guildas, como Hemiptera, ovos e larvas de Lepidoptera, parasitas e patógenos, em diferentes níveis tróficos podem ser negativamente afetados. Isso representa uma ameaça à biodiversidade, visto que, algumas dessas espécies são de considerável importância para a conservação.

A predação intraguilda não é o único fenômeno através do qual *H. axyridis* pode afetar populações de coccinelídeos nativos. A competição por recursos também pode levar ao desalojamento das espécies nativas, as quais compartilham o mesmo alimento e habitat que esta espécie invasora.

Os experimentos foram realizados em espaços confinados e com condições controladas de alimento, temperatura, umidade relativa e fotoperíodo. No entanto, a predação intraguilda pode ser menos severa em campo, onde existem outras fontes de alimento e também a possibilidade de fuga, por exemplo, o que pode reduzir o risco de IGP. Além disso, a estrutura do habitat pode levar à redução da predação intraguilda. Porém, com o cenário ambiental atual, as alterações climáticas e a fragmentação dos habitats podem aumentar os efeitos adversos das espécies invasoras através da redução de refúgios para as espécies nativas, nos quais elas podem evitar a competição e a predação direta de outros invasores.

Dessa forma, são recomendados estudos, principalmente o acompanhamento dessas espécies em campo a longo prazo, relatando sua abundância e diversidade, bem como seu comportamento e impacto dentro de guildas afidófagas, especialmente em espécies de Coccinellidae. Em particular, a comparação entre os grupos de coccinelídeos em áreas invadidas e não invadidas fornecerá melhor entendimento do impacto dessa espécie exótica.

7. Referências

- Adriaens T, San Martin y Gomez G & Maes D (2008) Invasion history, habitat references and phenology of the invasive ladybird *Harmonia axyridis* in Belgium. *BioControl* 53: 69-88.
- Alhmedi A, Haubruge É & Francis F (2010) Intraguild interactions implicating invasive species: *Harmonia axyridis* as a model species. *Biotechnology, Agronomy, Society and Environment* 14: 187-201.
- Almeida LM & Castro-Guedes CF (2015) Environmental Impact of Arthropod Biological Agents. In: Parra JR (ed) *Biological Control in Brazil*. Springer, *In Press*.
- Almohamad R, Verheggen FJ & Haubruge E (2009) Searching and oviposition behavior of aphidophagous hoverflies (Diptera: Syrphidae): a review. *Biotechnology, Agronomy, Society and Environment* 13: 467-481.
- Brown MW & Miller SS (1998) Coccinellidae (Coleoptera) in apple orchards of eastern West Virginia and their impact of invasion by *Harmonia axyridis*. *Entomological News* 109: 136-142.
- Brown PMJ, Thomas CE, Lombaert E, Jeffries DL, Estoup A & Handley L-JL (2011) The global spread of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae): distribution, dispersal & routes of invasion. *BioControl* 56: 623-641.
- Brown PMJ, Ingels B, Wheatley A, Rhule EL, De Clercq P, Leeuwen VT & Thomas A (2014) Intraguild predation by *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) on native insects in Europe: molecular detection from field samples. *Entomological Science* 1-4.
- Burgio G, Lanzoni A, Gianumberto A & Maini S (2008) Estimation of mortality by entomophages on exotic *Harmonia axyridis* versus native *Adalia bipunctata* in semi-field conditions in northern Italy. *BioControl* 53: 277-287.
- Castro CF, Almeida LM & Penteadó SRC (2011) The impact of temperature on biological aspects and life table of *Harmonia axyridis* (Pallas) (Coleoptera: Coccinellidae). *Florida Entomologist* 94: 923-932.
- Cividanes TMS, Ramos TO, Cividanes FJ & Suguino E (2012) Predação intraguilda entre coccinelídeos (Insecta: Coccinellidae). *Pesquisa & Tecnologia* 9: 1-6.

- Colunga-Garcia GM & Gage SH (1998). Arrival, establishment, and habitat use of the multicolored Asian lady beetle (Coleoptera: Coccinellidae) in a Michigan landscape. *Environmental Entomology* 27: 1574-1580.
- Cottrell TE (2004) Suitability of exotic and native lady beetle eggs (Coleoptera: Coccinellidae) for development of lady beetle larvae. *Biological Control* 31: 362-371.
- Cottrell TE (2005) Predation and cannibalism of lady beetle eggs by adult lady beetles. *Biological Control* 34: 159-164.
- Cottrell TE (2007) Predation by adult and larval lady beetles (Coleoptera: Coccinellidae) on initial contact with lady beetles eggs. *Environmental Entomology* 36: 390-401.
- Crowder DW & Snyder WE (2010) Eating their way to the top? Mechanisms underlying the success of invasive insect generalist predators. *Biological Invasions* 12: 2857-2876.
- De Bach P & Rosen D (1991) *Biological Control by Natural Enemies*. Cambridge University Press. Cambridge, UK.
- De Clerq P, Mason PG & Babendreier (2011) Benefits and risks of exotic biological control agents. *BioControl* 56:681-698.
- Dixon AFG (2000) *Insect predator-prey dynamics: ladybird beetles and biological control*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Elliott N, Kieckhefer R & Kauffman W (1996) Effects of an invading coccinellid on native coccinellids in an agricultural landscape. *Oecologia* 105: 537-544.
- Félix S & Soares AO (2004) Intraguild predation between the aphidophagous ladybird beetles *Harmonia axyridis* and *Coccinella undecimpunctata* (Coleoptera: Coccinellidae): the role of body weight. *European Journal of Entomology* 101: 237-242.
- Gardiner MM & Landis DA (2007) Impact of intraguild predation by adult *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) on *Aphis glycines* (Hemiptera: Aphididae) biological control in cage studies. *Biological Control* 40: 386-395.
- Guedes CFC & Almeida LM (2013) The potential of different fruit species as food for *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) (Coleoptera: Coccinellidae). *Revista Brasileira de Fruticultura* 35: 1025-1031.

- Hautier L, Martin GS, Callier P, Biseau J-C & Grégoire J-C (2011) Alkaloids provide evidence of intraguild predation on native coccinellids by *Harmonia axyridis* in the field. *Biological Invasions* 13: 1805-1814.
- Hemptinne J-L & Dixon AFG (2000) Defence, oviposition and sex: semiochemical parsimony in two species of ladybird beetles (Coleoptera: Coccinellidae)? A short review. *European Journal of Entomology* 97: 443-447.
- Hemptinne J-L, Lognay G, Gauthier C & Dixon AFG (2000) Role of surface chemical signals in egg cannibalism and intraguild predation in ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae). *Chemoecology* 10: 123-128.
- Hodek I & Honek A (1996) *Ecology of Coccinellidae*. Springer, Dordrecht.
- Hodek I, Van Emden HF, Honěk A (2012) *Ecology of Coccinellidae*. Wiley-Blackwell, Dordrecht.
- Hoogendoorn M & Heimpel GE (2002) Indirect interactions between an introduced and a native ladybird beetle species mediated by a shared parasitoid. *Biological Control* 25: 224-230.
- Iablokoff-Khznorian SM (1982) *Les coccinelles, Coléoptères-Coccinellidae*. Société Nouvelle des Éditions Boubée, Paris, France.
- Ingels B & De Clercq P (2011) Effect of size, extraguild prey and habitat complexity on intraguild interactions: a case study with the invasive ladybird *Harmonia axyridis* and the hoverfly *Episyrphus balteatus*. *BioControl* 56: 871-882.
- Kajita Y, Obrycki JJ, Sloggett JJ & Haynes KF (2010) Intraspecific alkaloid variation in ladybird eggs and its effects on con- and hetero-specific intraguild predators. *Oecologia* 163: 313-322.
- Katsanis A, Babendreier D, Nentwig W & Kenis M (2013) Intraguild predation between the invasive ladybird *Harmonia axyridis* and non-target European coccinellid species. *BioControl* 58: 73-83.
- Kenis M, Adriaens T, Brown P, Katsanis A, van Vlaenderen J, Eschen R, Golaz L, Zindel R, San Martín y Gómez G, Babendreier D & Ware R (2010) Impact of *Harmonia axyridis* on European ladybirds: Which species are most at risk? *IOBC/WPRS Bulletin* 58: 57-59.

- Koch RL, Burkness EC, Burkness SJ & Hutchison WD (2004) Phytophagous Preferences of the Multicolored Asian Lady Beetle (Coleoptera: Coccinellidae) for Autumn-Ripening Fruit. *Journal of Economic Entomology* 97: 539-544.
- Lanzoni A, Accinelli G, Bazzocchi GG & Burgio G (2004) Biological traits and life table of the exotic *Harmonia axyridis* compared with *Hippodamia variegata* and *Adalia bipunctata* (Col.: Coccinellidae). *Journal of Applied Entomology* 128: 298-306.
- Lucas É (2005) Intraguild predation among aphidophagous predators. *European Journal of Entomology* 102: 351-363.
- Lucas É, Coderre D & Brodeur J (1998) Intraguild predation among aphid predators: characterization and influence of extraguild prey density. *Ecology* 79: 1084-1092.
- Majerus MEN (1994) *Ladybirds*. Harper Collins, London, UK.
- Martins CBC, Almeida LM, Zonta-de-Carvalho RC, Castro CF & Pereira RA (2009) *Harmonia axyridis*: a threat to Brazilian Coccinellide? *Revista Brasileira de Entomologia* 53: 663-671.
- Meisner M, Harmon JP, Harvey CT & Ives AR (2011) Intraguild predation on the parasitoid *Aphidius erviby* the generalist predator *Harmonia axyridis*: the threat and its avoidance. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 138: 193-201.
- Michaud JP (2002) Invasion of the Florida Citrus Ecosystem by *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) and Asymmetric Competition with a Native Species, *Cycloneda sanguinea*. *Environmental Entomology* 31: 827-835.
- Michaud JP & Grant AK (2003) Intraguild predation among ladybeetles and a green lacewing: Do the larval spines of *Curinus coeruleus* (Coleoptera: Coccinellidae) serve a defensive function? *Bulletin Entomological Research* 93: 499-50.
- Nault BA & Kennedy GG (2003) Establishment of multicolored Asian lady beetle in Eastern North Carolina: Seasonal abundance and crop exploitation within an agricultural landscape. *BioControl* 48: 363-378.
- Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHH & Wagner H (2013) *Vegan - Community Ecology Package*. Available at: <http://cran.r-project.org>, <http://vegan.r-forge.r-project.org/>.

- Osawa N (2000) Population field studies on the aphidophagous ladybird beetle *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae): resource tracking and population characteristics. *Population Ecology* 42: 115-127.
- Pell JK, Baverstock J, Roy HE, Ware RL & Majerus MEN (2008) Intraguild predation involving *Harmonia axyridis*: a review of current knowledge and future perspectives. *BioControl* 53: 147-168.
- Polis GA, Myers CA & Holt RD (1989) The ecology and evolution of intraguild predation: potential competitors that eat each other. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 20: 297-330.
- R Development Core Team (2011) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available at <http://www.R-project.org>.
- Rosenheim JA, Kaya HK, Ehler LE, Marois JJ & Jafee BA (1995) Intraguild predation among biological control agents: theory and evidence. *Biological Control* 5: 303-335.
- Roy HE, Brown P & Majerus MEN (2006) *Harmonia axyridis*: a successful biocontrol agent or an invasive threat? In Eilenberg J & Hokkanen HMT (eds): *An Ecological and Societal Approach to Biological Control*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 295-309.
- Roy HE, Baverstock J, Ware RL, Clark SJ, Majerus MEN, Baverstock KE & Pell JK (2008) Intraguild predation of the aphid pathogenic fungus *Pandora neoaphidis* by the invasive coccinellid *Harmonia axyridis*. *Ecological Entomology* 33: 1-8.
- Roy HE, Adriaens T, Isaac NJB, Kenis M, Onkelinx T, San Martin G, Brown PMJ, Hautier L, Poland RL, Roy DB, Comont R, Eschen R, Frost R, Zindel R, Van Vlaenderen J, Nedvěd O, Ravn HP, Grégoire J-C, De Biseau J-C & Maes D (2012) Invasive alien predator causes rapid declines of native European ladybirds. *Diversity and Distributions* 18:717-725.
- Santos AA, Almeida LM, Castro-Guedes CF & Penteadó SCR (2014) Life table analysis and consumption capacity for *Harmonia axyridis* (Coleoptera:Coccinellidae), feeding on *Cinara atlantica* (Hemiptera: Aphididae). *Florida Entomologist* 97: 1702-1709.

- Santos NRP, Santos-Cividanes TM, Cividanes FJ, Anjos ACR & Oliveira LVL (2009) Aspectos Biológicos de *Harmonia axyridis* alimentada com duas espécies de presas e predação intraguilda com *Eriopis connexa*. Pesquisa Agropecuária Brasileira 44: 554-60.
- Sato S & Dixon AFG (2004) Effect of intraguild predation on the survival and development of three species of aphidophagous ladybirds: consequences for invasive species. Agricultural and Forest Entomology 6: 21-24.
- Sato S, Dixon AFG & Hironori Y (2003) Effect of emigration on cannibalism and intraguild predation in aphidophagous ladybirds. Ecological Entomology 28: 628-633.
- Sato S, Yasuda H & Evans EW (2005) Dropping behaviour of larvae of aphidophagous ladybirds and its effects on incidence of intraguild predation: interactions between the intraguild prey, *Adalia bipunctata* and *Coccinella septempunctata* and the intraguild predator, *Harmonia axyridis* Pallas. Ecological Entomology 30: 220-224.
- Smith CA & Gardiner MM (2013) Biodiversity Loss following the Introduction of Exotic Competitors: Does Intraguild Predation Explain the Decline of Native Lady Beetles? Plos One 8: 1-10.
- Snyder WE (2009) Coccinellids in diverse communities: Which niche fits? Biological Control 51: 323-335.
- Snyder WE, Clevenger GM & Eigenbrode SD (2004) Intraguild predation and successful invasion by introduced ladybird beetles. Oecologia 140: 559-565.
- Snyder WE & Evans EW (2006) Ecological effects of invasive arthropod generalist predators. Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics 37: 95-122.
- Vance-Chalcraft HD, Rosenheim JA, Vonesh JR, Osenberg WC & Sih A (2007) The influence of intraguild predation on aphid suppression and prey release: a meta-analysis. Ecology 88: 2689-2696.
- Van Lenteren JC, Babendreier D, Bigler F, Burgio G, Hokkanen HMT, Kuske S, Loomans AJM, Menzler-Hokkanen I, Van Rijn PCJ, Thomas MB, Tommasini MG, Zeng Q-Q (2003) Environmental risk assessment of exotic natural enemies used in inundative biological control. BioControl 48: 3-38.

- Ware RL, Ramon-Portugal F, Magro A, Ducamp C, Hemptinne J-L & Majerus MEN (2007) Chemical protection of *Calvia quatuordecimguttata* eggs against intraguild predation by the invasive ladybird *Harmonia axyridis*. *BioControl* 53: 189-200.
- Ware RL & Majerus MEN (2008) Intraguild predation of immature stages of British and Japanese coccinellids by the invasive ladybird *Harmonia axyridis*. *BioControl* 53: 169-188.
- Ware RL, Evans N, Malpas L, Michie LJ, O'Farrell K & Majerus MEN (2008) Intraguild predation of British and Japanese coccinellid eggs by the invasive ladybird *Harmonia axyridis*. *Neobiota* 7: 263-275.
- Wells P, Baverstock J, Roy HE, Jiggins F, Majerus MEN & Pell J (2010) Intraguild predation of non-coccinellid aphid natural enemies by *Harmonia axyridis*: prey range and factors influencing intraguild predation. *IOBC-WPRS Bulletin* 58: 185-192.
- Yasuda H, Ohnuma N (1999) Effect of cannibalism and predation on the larval performance of two ladybird beetles. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 93: 63-67.
- Yasuda H, Kikuchi T, Kindlmann P & Sato S (2001) Relationships Between Attack and Escape Rates, Cannibalism, and Intraguild Predation in Larvae of Two Predatory Ladybirds. *Journal of Insect Behaviour* 14: 373-284.
- Yasuda H, Evans EW, Kajita Y, Urakawa K & Takizawa T (2004) Asymmetric larval interactions between introduced and indigenous ladybirds in North America. *Oecologia* 141: 722-731.