

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
FACULDADE DE AGRONOMIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM FITOTECNIA

MORFOMETRIA E COMPETIÇÃO EM DIFERENTES DENSIDADES DE
Telenomus remus E *Trichogramma pretiosum* POR OVOS DE *Spodoptera frugiperda*

Samuel Trapp
Engenheiro Agrônomo/UFRGS

Dissertação apresentada como um dos requisitos
à obtenção do Grau de Mestre em Fitotecnia
Área de concentração: Sanidade Vegetal

Porto Alegre (RS), Brasil
Junho de 2021

CIP - Catalogação na Publicação

Trapp, Samuel
MORFOMETRIA E COMPETIÇÃO EM DIFERENTES DENSIDADES
DE *Telenomus remus* E *Trichogramma pretiosum* POR OVOS
DE *Spodoptera frugiperda* / Samuel Trapp. -- 2021.
82 f.
Orientadora: Luiza Rodrigues Redaelli.

Coorientadora: Natália Alves Leite.

Dissertação (Mestrado) -- Universidade Federal do
Rio Grande do Sul, Faculdade de Agronomia, Programa de
Pós-Graduação em Fitotecnia, Porto Alegre, BR-RS,
2021.

1. Competição entre parasitoides. 2. Parasitoides
de ovos. 3. *Spodoptera frugiperda*. 4. Morfometria. I.
Redaelli, Luiza Rodrigues, orient. II. Leite, Natália
Alves, coorient. III. Título.

SAMUEL TRAPP
Engenheiro Agrônomo - UFRGS

DISSERTAÇÃO

Submetida como parte dos requisitos
para obtenção do Grau de

MESTRE EM FITOTECNIA

Programa de Pós-Graduação em Fitotecnia
Faculdade de Agronomia
Universidade Federal do Rio Grande do Sul
Porto Alegre (RS), Brasil

Aprovado em: 29.06.2021
Pela Banca Examinadora
(Via videoconferência)

Homologado em: 14/07/2022
Por

LUIZA RODRIGUES REDAELLI
Orientadora - PPG Fitotecnia
UFRGS

CARLA ANDRÉA DELATORRE
Coordenador do Programa de
Pós-Graduação em Fitotecnia

NATÁLIA ALVES LEITE
Coorientadora - PPG Fitotecnia
PPG Fitotecnia
UFRGS

SIMONE MUNDSTOCK JAHNKE
PPG Fitotecnia
UFRGS

ALINE POMARI FERNANDES
PPG Agroecologia e
Desenvolvimento Sustentável
UFFS

JOSÉ BRUNO MALAQUIAS
Instituto de Biociências
UNESP

CARLOS ALBERTO BISSANI
Diretor da Faculdade de
Agronomia

AGRADECIMENTOS

À minha família, por todo apoio, força e conselhos em todos os momentos de dificuldade.

À Universidade Federal do Rio Grande do Sul e Faculdade de Agronomia, por toda sua excelência, qualidade de ensino e estrutura, graças aos professores, servidores e alunos.

À professora Dr^a Luiza Rodrigues Redaelli, pela orientação neste trabalho, confiança, paciência, amizade e contribuições durante minha trajetória como estudante.

À Dr^a Natália Alves Leite, pela coorientação, amizade, ensinamentos, críticas e contribuições para minha formação profissional.

Aos professores do Departamento de Fitossanidade, por estarem sempre dispostos, além da contribuição para a minha formação.

Aos colegas do Bioecolab, Augusto, Camila, Cláudia, Carlos Diego, Dânia, Ezequiel, Fernanda, Jucelio, Júlia, Juliana, Geluse, Larissa, Mariana, Nelson, Nicolás, Paloma, Patrícia, Priscila, Roberta Rohr, Roberta Tognon e Thais, pela amizade construída durante minha trajetória como bolsista de iniciação científica e estudante de mestrado.

À Universidade do Vale do Taquari, por ter cedido o espaço para que parte deste trabalho pudesse ter sido realizado, em especial ao professor Dr. Guilherme Liberato da Silva pela amizade de anos e ao aluno Wesley Wurlitzer por toda a ajuda na realização dos trabalhos.

Ao CNPQ pela bolsa conferida.

A todos que de alguma forma contribuíram durante essa jornada. Muito obrigado.

MORFOMETRIA E COMPETIÇÃO EM DIFERENTES DENSIDADES DE *Telenomus remus* E *Trichogramma pretiosum* POR OVOS DE *Spodoptera frugiperda*¹

Autor: Samuel Trapp
Orientadora: Luiza Rodrigues Redaelli
Coorientadora: Natália Alves Leite

RESUMO

O noctuídeo *Spodoptera frugiperda* (Sf) é uma importante praga de grandes culturas. O parasitoide *Trichogramma pretiosum* (Tp) é utilizado no seu controle. *Telenomus remus* (Tr) é outro parasitoide de ovos com grande potencial, pois é capaz de parasitar todas as camadas de ovos. A associação de ambos parasitoides têm sido sugerida para controle de Sf. Os objetivos do estudo foram: a) avaliar o efeito da competição intra e interespecífica de Tr e Tp em diferentes densidades e origens [ovos de *Ephestia kuehniella* (Ek) ou de Sf, na interespecífica] por ovos de Sf; b) mensurar o efeito da competição e da densidade em parâmetros morfométricos da prole. Os bioensaios foram realizados em DIC, com quatro densidades (2, 4, 8 e 16) e 20 repetições. Fêmeas de Tp e/ou Tr foram colocadas em tubos de vidro fechados com duas cartelas (30 ovos de Sf cada) por 2 horas. Na competição interespecífica utilizou-se 50% de parasitoides de cada espécie/densidade. Foram mensurados comprimento do corpo; da tibia direita e comprimento e largura da asa direita de 40 espécimes (20 ♀ e 20 ♂) oriundos das densidades 2 e 16 das competições intra e interespecífica (apenas origem em Sf). O aumento na densidade incrementou o parasitismo e o incremento se deu mais rápido na presença de Tr. Na competição interespecífica, a emergência de Tp (oriundo de Ek) tendeu a aumentar com o aumento da densidade enquanto a de Tr diminuiu. O oposto foi observado quando a origem foi em Sf. Nas interações intraespecíficas, a emergência de Tp aumentou com aumento da densidade e a de Tr diminuiu. O superparasitismo foi mais evidente na competição intra de Tp. A razão sexual foi desviada para fêmeas em todas as competições e para as duas espécies. Na competição intraespecífica, em geral, os machos de Tp e Tr foram menores na densidade 16. Na interação interespecífica, machos e fêmeas de Tp foram menores na densidade 16 e apenas machos de Tr foram maiores na densidade 16. Os resultados indicam melhor desempenho de Tr em relação à Tp nos dois cenários de competição e origens, porém há o efeito da densidade. O superparasitismo de Tp pode ser uma ótima estratégia para a espécie, sendo que não afetou os parâmetros morfométricos da prole e a razão sexual. A alta densidade e a competição afetam a morfometria das estruturas na prole e podem influenciar no *fitness* de ambos parasitoides.

¹Dissertação de Mestrado em Fitotecnia, Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS, Brasil. (82 f.) Junho, 2021.

MORPHOMETRY AND COMPETITION OF *Telenomus remus* AND *Trichogramma pretiosum* AT DIFFERENT DENSITIES FOR *Spodoptera frugiperda* EGGS²

Author: Samuel Trapp
Advisor: Luiza Rodrigues Redaelli
Co-advisor: Natália Alves Leite

ABSTRACT

The noctuid *Spodoptera frugiperda* (Sf) is an important pest of many crops. The parasitoid *Trichogramma pretiosum* (Tp) is used for its control. *Telenomus remus* (Tr) is another egg parasitoid with great potential due to its capacity to parasitize all layers of the egg mass. The association of both parasitoids has been suggested for Sf control. The aims of this study were: a) to evaluate the effect of intra and interspecific competition of Tp and Tr at different densities and host origins (*Ephestia kuehniella* eggs [Ek] or Sf eggs, in intraspecific competition) for Sf eggs; b) to measure the effect of competition and density in morphometric parameters of the offspring. Bioassays were done in completely randomized design, with four densities (2, 4, 8 and 16) and 20 replicates. Females of Tp and/or Tr were released in glass tubes with two cardboards (with 30 Sf eggs each) for 2 hours. In the interspecific competition the proportion used was 50% of each parasitoid specie/density. Body length, right tibia length, and length and width of the right wing were measured in 40 specimens (20 ♀ and 20 ♂) from densities 2 and 16 of intra and interspecific (only Sf origin) competitions. The density augmentation increased the parasitism, and it was faster in the presence of Tr. In the interspecific competition, Tp emergence (originated from Ek) tended to increase as density rose, while in Tr decreased. The opposite was observed when the origin was in Sf. In intraspecific competitions, Tp emergence increased with the density augmentation, while Tr emergence decreased. Superparasitism was more evident in intraspecific competition of Tp. Sex ratio was females biased in all competitions for both parasitoid species. Males in general were smaller at the density 16 in intraspecific competitions. For the interspecific, Tp males and females were smaller at density 16 and only Tr males were larger at density 16. Results indicate that Tr performed better than Tp on both competition scenarios and origins, though there is a density effect. Tp superparasitism may be a great strategy for this species, as it did not affect morphometric parameters and sex ratio of the offspring. The structures morphometry of both parasitoid offspring is affected by high densities and competition, which could impact their *fitness*.

²Master dissertation in Plant Science, Faculdade de Agronomia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS, Brazil. (82 p.) June, 2021.

SUMÁRIO

	Página
1 INTRODUÇÃO	1
2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA.....	5
2.1 <i>Spodoptera frugiperda</i>	5
2.1.1 Distribuição, bioecologia e danos	5
2.1.2 Monitoramento e controle	8
2.2 <i>Trichogramma pretiosum</i> - bioecologia e o uso no controle biológico aplicado	11
2.3 <i>Telenomus remus</i> - bioecologia e uso no controle biológico	14
2.4 Competição em parasitoides.....	17
2.5 Morfometria como parâmetro de avaliação do <i>fitness</i> em parasitoides.....	20
3 MATERIAL E MÉTODOS	24
3.1 Criações de insetos	24
3.2 Bioensaios	25
3.2.1 Competição interespecífica entre <i>Telenomus remus</i> e <i>Trichogramma pretiosum</i> em ovos <i>Spodoptera frugiperda</i>	25
3.2.2 Competição intraespecífica de <i>Telenomus remus</i> e de <i>Trichogramma pretiosum</i>	26
3.2.3 Análise morfométrica em <i>Telenomus remus</i> e <i>Trichogramma pretiosum</i>	27
3.3 Análises estatísticas.....	29
3.3.1 Competição inter e intraespecífica	29
3.3.2 Morfometria	30
4 RESULTADOS	32
4.1 Competição interespecífica	32
4.2 Competição intraespecífica	35
4.3 Análises morfométricas.....	40
4.3.1 Sem competição	40
4.3.2 Competição intraespecífica	43
4.3.3 Competição interespecífica	45

	Página
5 DISCUSSÃO.....	47
6 CONCLUSÕES.....	55
7 REFERÊNCIAS	56
8 APÊNDICE	72

RELAÇÃO DE TABELAS

	Página
1. Razão sexual (\pm EP) de <i>Trichogramma pretiosum</i> e <i>Telenomus remus</i> submetidos à competição interespecífica e intraespecífica em diferentes densidades.....	35
2. Porcentagem média (\pm EP) de ovos murchos, de ovos parasitados murchos e de lagartas nas competições interespecíficas entre <i>Telenomus remus</i> (Tr) e <i>Trichogramma pretiosum</i> (Tp) por ovos de <i>Spodoptera frugiperda</i> (Sf), com Tp oriundo de <i>Ephestia kuehniella</i>	35
3. Porcentagem média (\pm EP) de ovos murchos, de ovos parasitados murchos e de lagartas eclodidas na competição intraespecífica de <i>Telenomus remus</i> (Tr) e <i>Trichogramma pretiosum</i> (Tp) em diferentes densidades por ovos de <i>Spodoptera frugiperda</i>	40

RELAÇÃO DE FIGURAS

	Página
1. Parâmetros morfométricos mensurados em <i>Trichogramma pretiosum</i> (a-c) e <i>Telenomus remus</i> (d-f). Comprimento do corpo (a e d); comprimento e largura de asa direita (b e e) e comprimento da tíbia direita (c e f) 28	28
Curvas de regressão da porcentagem de parasitismo conjunta e emergência de <i>Telenomus remus</i> (Tr) e <i>Trichogramma pretiosum</i> (Tp) em diferentes densidades de competição interespecífica por ovos de <i>Spodoptera frugiperda</i> (Sf): (a) parasitismo total de ovos de Sf (Tr oriundo de Sf e Tp de Ek); (b) emergência de Tr e Tp, sendo Tr oriundo de Sf e Tp de Ek; (c) emergência de Tr e Tp, sendo ambos oriundos de ovos de Sf. Os pontos presentes nas curvas de regressão são baseados na média de 20 repetições (\pm EP) 33	33
3. Curvas de regressão: (a) porcentagem de parasitismo conjunta de <i>Telenomus remus</i> (Tr) e <i>Trichogramma pretiosum</i> (Tp) em diferentes densidades de competição intraespecífica por ovos de <i>Spodoptera frugiperda</i> ; (b) emergência de <i>T. pretiosum</i> submetido à competição intraespecífica em diferentes densidades; (c) emergência de <i>T. remus</i> submetido à competição intraespecífica em diferentes densidades. Os pontos presentes nas curvas de regressão são baseados na média de 20 repetições (\pm EP) 37	37
4. Parasitismo e superparasitismo de <i>Trichogramma pretiosum</i> (Tp) em competição intraespecífica por ovos de <i>Spodoptera frugiperda</i> em diferentes densidades: (a) número médio (\pm EP) de adultos emergidos de Tp; (b) proporção de emergência de adultos oriundos do parasitismo e superparasitismo. Letras maiúsculas (parasitismo) e minúsculas (superparasitismo) iguais não diferem entre si por contrastes do modelo escolhido ($p < 0,05$) 39	39

5. Box plots do comprimento do corpo (cc), comprimento da tibia (ct), comprimento da asa (ca) e largura da asa (la) de fêmeas e machos de *Trichogramma pretiosum* (Tp) oriundos de ovos *Spodoptera frugiperda* (Sf) e *Ephestia kuehniella* (Ek), sem competição. Os box plots exibem a linha mediana, os quartis (75 e 25% dos dados), limites superiores e inferiores e os outliers (● e ○). As letras maiúsculas comparam o mesmo sexo entre os tratamentos e as minúsculas comparam fêmeas e machos dentro do tratamento. Tratamentos com letras minúsculas diferentes diferem significativamente entre si pela ANOVA e maiúsculas pelo teste de comparações múltiplas ($\alpha = 0,05$) 42
6. Box plots do comprimento do corpo (cc), comprimento da tibia (ct), comprimento da asa (ca) e largura da asa (la) de fêmeas e machos de *Trichogramma pretiosum* (Tp) e *Telenomus remus* (Tr) em diferentes densidades de competição intraespecífica e sem competição. Os box plots exibem a linha mediana, os quartis (75 e 25% dos dados), limites superiores e inferiores e os outliers (● e ○). As letras maiúsculas comparam fêmeas e as minúsculas os machos entre os tratamentos. Tratamentos com letras diferentes diferem significativamente entre si pelo teste de comparações múltiplas ($\alpha = 0,05$) 44
7. Box plots do comprimento do corpo (cc), comprimento da tibia (ct), comprimento da asa (ca) e largura da asa (la) de fêmeas e machos de *Telenomus remus* (Tr) e *Trichogramma pretiosum* (Tp) em diferentes densidades de competição interespecífica oriundos de *Spodoptera frugiperda*. Os box plots exibem a linha mediana, os quartis (75 e 25% dos dados), limites superiores e inferiores e os outliers (● e ○). As letras maiúsculas comparam fêmeas e as minúsculas os machos entre os tratamentos. Tratamentos com letras diferentes diferem significativamente entre si pela ANOVA ou por Kruskal-Wallis ($\alpha = 0,05$) 46

1 INTRODUÇÃO

Spodoptera frugiperda (Smith) (Lepidoptera: Noctuidae), conhecida popularmente como lagarta-do-cartucho, é uma praga polífaga que possui mais de 300 espécies de plantas hospedeiras (Montezano *et al.*, 2018). Na cultura do milho, é considerada principal praga desfolhadora, porém também é importante em culturas como algodão, arroz, feijão, soja e trigo (Silva *et al.*, 2017). Esta espécie é natural das regiões tropicais e subtropicais das Américas (Baloch *et al.*, 2020). Já foi relatada em outros continentes, como África (Goergen *et al.*, 2016), Ásia (Sharanabasappa *et al.*, 2018), Oceania (EPPO, 2020) e atualmente se encontra presente em aproximadamente 100 países (Baloch *et al.*, 2020). Estima-se que o custo de controle para essa praga no mundo seja em torno de 600 milhões de dólares anuais e as perdas relativas ao seu ataque próximas a 400 milhões de dólares (Agrolink, 2021). No Brasil, *S. frugiperda* está presente em todos os estados e sua importância está relacionada não somente à sua capacidade desfolhadora, mas, principalmente, pela dificuldade no seu controle (Fernandes *et al.*, 2017).

O controle de *S. frugiperda* geralmente é feito com inseticidas (Gutiérrez-Moreno *et al.*, 2018) e plantas que expressam proteínas de *Bacillus thuringiensis* (Bt) (Burtet *et al.*, 2017). O manejo desta praga tem se tornado mais difícil em razão da evolução da resistência a moléculas inseticidas e plantas Bt, causada principalmente por pulverizações

intensivas com inseticidas de mesmo mecanismo de ação e baixa adoção de áreas de refúgio (Omoto *et al.*, 2016; IRAC, 2021).

O controle biológico é fundamental para contribuir no manejo eficaz de *S. frugiperda*, pois ajuda a manter as populações em baixos níveis e auxilia no manejo da resistência (Silva *et al.*, 2020). Nesse contexto, os parasitoides de ovos têm se destacado como uma ferramenta importante no controle de pragas devido à sua eficiência (Cruz *et al.*, 2009). O uso de *Trichogramma pretiosum* Riley (Hymenoptera: Trichogrammatidae) como agente de controle para *S. frugiperda* no Brasil foi autorizado através da Instrução Normativa Conjunta nº 2, de 12 de julho de 2013 do Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento, podendo ser usado em todas as culturas nas quais a praga ocorre (Brasil, 2013).

Trichogramma pretiosum é um parasitoide de ovos generalista utilizado no controle de pragas com importância agrícola (Souza *et al.*, 2016) e atualmente é o único parasitoide de ovos registrado para controlar *S. frugiperda* no Brasil (Brasil, 2021). Contudo, o uso de *T. pretiosum* é limitado pelo fato desse ser incapaz de parasitar ovos de camadas inferiores, como os de *S. frugiperda*, que são depositados em camadas. Como alternativa, é sugerido o uso de *T. pretiosum* associado com *Telenomus remus* Nixon (Hymenoptera: Platygasteridae), outro parasitoide de ovos, que é capaz de parasitar ovos de camadas inferiores de posturas, o que auxiliaria no controle de *S. frugiperda* e contribuiria com o espectro de controle (Goulart *et al.*, 2011).

Telenomus remus é um microhimenóptero que foi introduzido no Brasil em 1986, visando o controle de *S. frugiperda* (Pedrasi & Parra, 1986). Este possui maior tamanho e é mais agressivo que parasitoides da família Trichogrammatidae (Cave, 2000). Trabalhos laboratoriais têm demonstrado índices de parasitismo acima de 80% em ovos de *S. frugiperda* (Bueno *et al.*, 2010; Pomari-Fernandes *et al.*, 2015). O uso comercial

desse parasitoide ocorre na Colômbia e Venezuela em pequena escala (Ferrer, 2001), no Brasil ainda não há registro para sua comercialização. A criação de *T. remus* normalmente é feita em ovos de *S. frugiperda* (Bueno *et al.*, 2008), enquanto que a de *T. pretiosum* é realizada no hospedeiro alternativo *Ephestia kuehniella* Zeller (Lepidoptera: Pyralidae), o que desonera e facilita a manutenção do parasitoide (Parra & Zucchi, 1997). Todavia, *T. remus* pode ser criado no hospedeiro alternativo *Corcyra cephalonica* (Stainton) (Lepidoptera: Pyralidae), no qual obteve viabilidade semelhante à observada no seu hospedeiro original, *S. frugiperda*, e, do ponto de vista econômico, tem custo menor (Vieira *et al.*, 2017).

Estudos envolvendo *T. pretiosum* e *T. remus* de forma simultânea ou individualmente já foram realizados e estão relacionados principalmente com efeito da densidade de fêmeas de *T. remus* nos índices parasitismo (Carneiro *et al.*, 2009), eficiência da associação das duas espécies de parasitoides no controle do complexo *Spodoptera* (Goulart *et al.*, 2011), interações entre as espécies pelo mesmo recurso (Carneiro & Fernandes, 2012) e capacidade de dispersão de *T. remus* em soja e milho (Pomari-Fernandes *et al.*, 2018). No entanto, a competição interespecífica e a intraespecífica em diferentes densidades por ovos de *S. frugiperda* e sua influência sobre aspectos morfométricos dos dois parasitoides ainda não foi investigada. Em parasitoides, o tamanho do corpo é uma característica que pode estar relacionada ao *fitness*, havendo, de modo geral, uma correlação positiva entre esses (Ellers *et al.*, 1998). Além disso, a influência do hospedeiro de origem na competição dos dois parasitoides também não foi avaliada. Esse fator é importante de ser considerado, pois o hospedeiro de origem poderia influenciar na memória do parasitoide e no reconhecimento do hospedeiro o que poderia interferir na competição (Cobert, 1985).

A competição intra e interespecífica em parasitoides envolve custo de *fitness* e pressupõe que as espécies envolvidas utilizem de diferentes estratégias de forrageamento ou reprodutivas (Harvey *et al.*, 2013; Cusomano *et al.*, 2016) com a finalidade de driblar a própria competição ou obter maior performance e que no fim resume-se em obter maior fecundidade e garantia da prole (Ferreira & Godoy, 2014). Essas estratégias adotadas pelos parasitoides são respostas mediadas por mecanismos dependentes da densidade (Ferreira & Godoy, 2014).

Assim, algumas hipóteses foram levantadas neste estudo: a) *T. remus* é mais eficiente em parasitar ovos de *S. frugiperda* do que *T. pretiosum* mesmo em baixas densidades; b) *T. pretiosum* é inibido por *T. remus* na competição interespecífica com o aumento da densidade, porém *T. pretiosum* é mais competitivo (maior parasitismo) quando oriundo de *S. frugiperda* do que quando oriundo de *E. kuehniella*; c) o aumento da densidade aumenta o índice de parasitismo de ambos parasitoides, mas afeta a morfometria tanto na competição inter quanto intraespecífica e d) a emergência dos parasitoides nas competições intraespecíficas aumenta com o aumento da densidade.

A importância do estudo da competição de parasitoides na tomada decisão para aplicação do controle biológico já foi mencionada por Hagvar (1989). Deste modo, este estudo teve como objetivos: a) quantificar um efeito da competição intraespecífica de diferentes densidades de *T. remus* e de *T. pretiosum* em ovos de *S. frugiperda*; b) avaliar a competição interespecífica de *T. remus* e *T. pretiosum*, em diferentes densidades e origens, em ovos de *S. frugiperda* e c) mensurar o efeito da competição e da densidade em parâmetros morfométricos da prole.

2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1 *Spodoptera frugiperda*

2.1.1 Distribuição, bioecologia e danos

Spodoptera frugiperda (Smith) (Lepidoptera: Noctuidae), conhecida como lagarta-do-cartucho ou lagarta-militar é originária das Américas (Nagoshi *et al.*, 2018). Em 2016 esta espécie foi detectada no centro e no oeste do continente Africano (Goergen *et al.*, 2016), em 2018 foi relatada na Índia e Iêmen (Shylesha *et al.*, 2018) e, em 2019, foi registrada em Bangladesh, Sri-Lanka, Tailândia, Mianmar, China, Indonésia, Malásia, Egito, República da Coreia e Japão (Sharanabasappa *et al.*, 2018).

No Brasil, a lagarta-do-cartucho é encontrada em todos os estados (Sarmiento *et al.*, 2002). É uma praga polífaga, que se alimenta de mais de 300 espécies de plantas, principalmente de milho, porém, ataca outras culturas de importância econômica, entre elas algodão, arroz, feijão, soja e trigo (Montezano *et al.*, 2018). Além de *S. frugiperda*, outras duas espécies compõem o chamado “complexo *Spodoptera*”, tais como *Spodoptera eridania* Cramer e *Spodoptera cosmioides* Walker, as quais têm recebido maior atenção em razão do aumento considerável da ocorrência e conseqüentemente das perdas econômicas em culturas como algodão, soja e solanáceas (Pogue, 2002). O clima tropical associado à disponibilidade e diversificação de plantas hospedeiras favorece a ocorrência dessas espécies durante o ano todo (Barros *et al.*, 2010).

Os adultos de *S. frugiperda* medem cerca de 35 mm de envergadura, as asas anteriores variam de coloração acinzentada à parda escura, sendo as posteriores branco-translúcidas (Pogue, 2002). Cada fêmea pode colocar de 1.500 a 2.000 ovos durante toda a sua vida, os quais são depositados em grupos de até quatro camadas, em média 100 a 150 ovos por postura e recobertos com escamas abdominais e torácicas (Pogue, 2002). Os adultos possuem hábito noturno e vivem em média 12 dias (Sparks, 1979). Os ovos são colocados a partir do terceiro dia de vida e medem cerca de 0,3 mm altura x 0,4 mm diâmetro, possuem coloração variável, a mais comum é verde-clara, evoluindo para cor escura à medida que a larva se desenvolve, sendo o tempo médio de incubação de três dias, em temperatura de 25 °C (Sparks, 1979; Barros, Torres & Bueno, 2010).

As lagartas recém-eclodidas possuem o corpo de coloração esbranquiçada e, após alimentação, tornam-se esverdeadas, com cápsula cefálica preta (Cruz, 1995). Na fase larval passam por seis ínstaes, após abandonam a planta e penetram no solo para iniciar a pupação (Sparks, 1979). As pupas recém-formadas são de coloração clara, logo após tornam-se alaranjadas e no final da fase ficam marrom-avermelhadas (Cruz, 1995). O tamanho das pupas varia de 13 a 16 mm de comprimento e essa fase pode durar de nove a 27 dias (Sparks, 1979; Cruz, 1995).

A temperatura é o fator mais importante que afeta o ciclo biológico de *S. frugiperda*, de maneira geral, o período de ovo a adulto é de aproximadamente 30 dias em uma temperatura de 25 °C (Cruz & Monteiro, 2004). O aumento da temperatura provoca uma diminuição no tempo de desenvolvimento de todas as fases (Ferraz, 1982). Giolo *et al.* (2002) compararam, em laboratório, a duração do ciclo biológico de *S. frugiperda*, mantidas em milho e em arroz a 25 °C e constataram que em arroz este é mais curto (25-27 dias) em comparação com o milho (31-32 dias) mostrando que o alimento também é determinante no desenvolvimento do inseto.

A principal injúria causada por *S. frugiperda* é a redução da área foliar da planta (Cruz, 1995). As lagartas recém-eclodidas consomem o córion do ovo e, em seguida iniciam a alimentação sobre o hospedeiro (Cruz, 1995). No milho, *S. frugiperda* pode atacar as plantas durante a fase vegetativa e reprodutiva, causando injúrias principalmente nas folhas mais novas antes de serem totalmente expandidas e no cartucho (Cruz & Monteiro, 2004). Nos estádios mais avançados de desenvolvimento do milho é comum encontrar lagartas dessa espécie atacando o pendão ou espigas em formação (Cruz & Monteiro, 2004). A injúria secundária está relacionada com a abertura para infecção por microrganismos oportunistas, principalmente, quando esta ocorre na espiga, provocando destruição dos grãos e até a queda desta (Cruz *et al.*, 1999).

Os danos ocasionados por *S. frugiperda* têm variado de 17 até 55,6% na cultura do milho, dependendo da cultivar e da fase de desenvolvimento fenológico em que a lagarta ataca (Cruz, 2008). Em algodão, as lagartas se alimentam das folhas, botões florais e, preferencialmente, das maçãs em formação (Barros *et al.*, 2010a). Em arroz irrigado, a maior injúria é na fase inicial de estabelecimento da cultura, antes da entrada da água, no qual as lagartas provocam cortes nas plantas ao nível do solo (Busato *et al.*, 2005). Em soja, as injúrias consistem principalmente, no consumo de folhas e posterior ataque às vagens durante o período reprodutivo da cultura (Barros *et al.*, 2010a). Todavia, a sucessão de cultivos em regiões do Cerrado brasileiro e a palhada resultante do plantio direto têm facilitado a sobrevivência desta praga o ano todo (Barros *et al.*, 2010a). Devido a isso, tem-se observado o hábito de lagarta-rosca em *S. frugiperda*, a qual encontra-se já grande na implementação da cultura (milho e soja) e, assim, destrói as plântulas (Triboni *et al.*, 2019).

2.1.2 Monitoramento e controle

O monitoramento de pragas é uma etapa fundamental na implementação do manejo integrado de pragas, bem como para a tomada de decisão no controle (Cruz *et al.*, 2010). Para *S. frugiperda* o monitoramento pode ser feito de duas maneiras, a primeira, é a avaliação visual utilizando-se da escala de danos proposta por Davis *et al.* (1992) em milho, composta por notas de zero a nove referentes ao tamanho das lesões encontradas nas folhas. A segunda maneira, é pela captura de adultos por meio de armadilhas atrativas contendo feromônio sexual sintético (Rosa, 2011).

A tomada de decisão para o controle irá depender da nota atribuída e do número de mariposas capturadas nas armadilhas, sendo que o nível de dano recomendado como base é quando 20% das plantas atingirem nível igual ou maior que três na escala Davis (Teodoro *et al.*, 2015) ou pela captura, em média, de três adultos por armadilha (Embrapa, 2008). No caso de utilização de armadilhas para o monitoramento, ao atingir o nível de controle, a recomendação é de que o controle químico seja feito 10 dias após a coleta das mariposas (Embrapa, 2008).

O uso de plantas transgênicas expressando proteínas de *Bacillus thuringiensis* (Bt) é atualmente o método mais comum de manejo de *S. frugiperda*, principalmente no milho (Farias *et al.*, 2014; Chandrasena *et al.*, 2018). O milho Cry1Ab, o primeiro a ser cultivado nas Américas, era apenas parcialmente eficaz contra *S. frugiperda* (Adamczyk *et al.*, 1998; Buntin *et al.*, 2004);. Em 2003, um evento denominado TC 1507 contendo o gene Cry1F tornou-se comercialmente disponível nos Estados Unidos da América e em 2009/10 no Brasil (Siebert *et al.*, 2008, Storer *et al.*, 2012). Em comparação com as plantas Cry1Ab, o milho Cry1F foi muito mais eficaz no controle de *S. frugiperda* nos primeiros anos (Siebert *et al.*, 2008, Buntin, 2008). Atualmente, esta espécie é listada

como inseto-alvo para todas as variedades de milho Bt piramidado e algodão Bt que visam lepidópteros praga na América do Norte e do Sul (DiFonzo, 2020).

O amplo uso do milho Bt, associado a baixa adoção do refúgio levou a uma rápida seleção de indivíduos resistentes ao milho Cry1F em *S. frugiperda*, o que se tornou uma grande ameaça ao uso sustentável da tecnologia (Farias *et al.*, 2014). Até o momento, a resistência de populações de campo de *S. frugiperda* ao milho Cry1F foi documentada em pelo menos quatro casos nas Américas, em Porto Rico (Storer *et al.*, 2012), no Brasil (Farias *et al.*, 2014), na região costeira sudeste do continente dos EUA (Huang *et al.*, 2014) e na Argentina (Chandrasena *et al.*, 2018). Além da resistência a Cry1F, a resistência a outras proteínas em plantas de milho Bt, como a Cry1Ab (Omoto *et al.*, 2016), Cry1A.105 (Huang *et al.*, 2016) e Cry2Ab2 (Niu *et al.*, 2016; Muraro *et al.*, 2019), também foi relatada em populações de campo de *S. frugiperda*. Atualmente, a única proteína que permanece eficaz é a Vip3Aa20 (Barcelos & Angelini, 2018; Scoton *et al.*, 2020).

O controle químico com inseticidas é uma das ferramentas utilizadas para o controle de *S. frugiperda* nas plantas cultivadas (Gutiérrez-Moreno *et al.*, 2018). No Brasil, encontram-se registrados para o controle dessa praga 78, 230 e 44 produtos comerciais nas culturas de algodão, milho e soja respectivamente (Brasil, 2021). Todos esses produtos pertencem a diversos grupos químicos com diferentes modos de ação (Brasil, 2021). O controle de *S. frugiperda* com inseticidas é um desafio, principalmente em milho devido ao seu hábito de se inserir no cartucho (Cook *et al.*, 2004). Ademais, a alta frequência de aplicações de inseticidas pode provocar efeitos indesejáveis como a seleção de indivíduos resistentes (Farias *et al.*, 2014; Omoto *et al.*, 2016) e quando utilizado de maneira incorreta, causar efeitos negativos em inimigos naturais e no meio ambiente (Nunes & Tajara, 1998). Há registros da ocorrência de resistência de *S.*

frugiperda à 40 ingredientes ativos, dos quais sete são proteínas Bt (Arthropod Pesticide Resistance Database, 2021). Além do número elevado de casos de resistência, o potencial reprodutivo e a sucessão de plantas hospedeiras (“ponte verde”) dificultam o manejo da lagarta (Omoto *et al.*, 2013). Desse modo, alternativas como o controle biológico são imprescindíveis para contribuir no manejo de *S. frugiperda* e possibilitar a integração de diferentes estratégias visando o manejo integrado desta e de outras pragas (Silva *et al.*, 2020).

Em relação aos inimigos naturais de *S. frugiperda* espécies de “tesourinhas” como, *Doru luteipes* Scuder (Dermaptera: Forficulidae) e *Euborrelia annulipes* Lucas (Dermaptera: Carcinophoridae) são comumente encontradas em plantas de milho e são predadoras de ovos e lagartas de ínstaes iniciais (Cruz *et al.*, 2009). Percevejos predadores como *Podisus nigrispinus* Dallas (Hemiptera: Pentatomidae) (Zanuncio *et al.*, 2008) e *Orius indiosus* Say (Hemiptera: Anthocoridae) (Mendes *et al.*, 2012) também são relatados como predadores de lagartas de *S. frugiperda*.

Os parasitoides recebem maior relevância devido à sua eficiência e especificidade aos hospedeiros (Cruz *et al.*, 2009). Cruz *et al.* (1995) destacaram as ordens Hymenoptera e Diptera como as que compreendem os principais inimigos naturais de *S. frugiperda*. No Brasil, parasitoides associados à *S. frugiperda* estão distribuídos nas famílias: Braconidae, Ichneumonidae, Platygastriidae, Tachinidae e Trichogrammatidae (Favero, 1998; Molina-Ochoa *et al.*, 2003). A grande maioria das espécies é parasitoide de ovos e lagartas de *S. frugiperda*, alguns taquinídeos importantes como *Archytas incertus* Macquart (Diptera: Tachinidae) têm preferência por parasitar pupas (Silva *et al.*, 1997).

Trabalhos desenvolvidos em diferentes regiões do Brasil mostraram que as espécies *Campoletis flavicincta* (Ashmead) (Hymenoptera: Ichneumonidae), *Chelonus insularis* (Cresson) (Hymenoptera: Braconidae), espécies de *Eiphosoma* Cresson

(Hymenoptera: Ichneumonidae) e de *Trichogramma* Westwood (Hymenoptera: Trichogrammatidae) são as mais abundantes parasitando *S. frugiperda* em áreas de milho (Valicente *et al.*, 1999; Dequech *et al.*, 2004; Figueredo *et al.*, 2006; Cruz *et al.*, 2009).

No âmbito do controle biológico aplicado, a utilização do parasitoide de ovos *Trichogramma pretiosum* Riley (Trichogrammatidae) já é uma realidade presente na agricultura brasileira (Figueiredo *et al.*, 2015), tendo registro de comercialização do produto para todas as culturas nas quais ocorrem seus hospedeiros (Brasil, 2021). No entanto, para o controle de *S. frugiperda* seu uso é limitado, pois este parasitoide não possui capacidade de parasitar eficientemente todas as camadas da massa de ovos pois estas são sobrepostas desse hospedeiro (Carneiro & Fernandes, 2012) Dessa forma, estudos acerca da utilização do parasitoide de ovos *Telenomus remus* Nixon (Platygastridae) no Brasil foram intensificados (Silva, 2019). A utilização desse parasitoide vem sendo amplamente realizada em diversos países (Kenis *et al.*, 2019) principalmente pelo potencial de controle de espécies do gênero *Spodoptera*, capacidade reprodutiva (Pomari *et al.*, 2012) e de dispersão (Pomari *et al.*, 2015). A utilização de *T. remus* ainda não está liberada para a comercialização no Brasil (Pesquisa Fapesp, 2012).

2.2 *Trichogramma pretiosum* - bioecologia e o uso no controle biológico aplicado

O gênero *Trichogramma* Westwood é o maior em abundância de espécies dentro da família Trichogrammatidae (Querino & Zucchi, 2003). Espécies desse gênero são exclusivamente parasitoides de ovos, preferencialmente de espécies de Lepidoptera (Ayvaz *et al.*, 2008). No Brasil, há registros da presença de 26 espécies (Zucchi *et al.*, 2010), das 210 do gênero *Trichogramma* (Querino *et al.*, 2017).

Trichogramma pretiosum destaca-se por ter ampla distribuição natural (Pinto *et al.*, 1997), ser de fácil criação em laboratório em hospedeiros alternativos e ser generalista (Parra & Zucchi, 2004). Há registros de parasitismo por *T. pretiosum* em 45 espécies no mundo (CABI, 2021). Segundo Moreira *et al.* (2009), essa espécie é facilmente encontrada parasitando ovos de lepidópteros de importância agrícola como *Chloridea virescens* (Fabricius) (Noctuidae) e *Alabama argillacea* (Hübner) (Noctuidae) em algodoeiro, *S. frugiperda* em milho, *Plutella xylostella* Linnaeus (Plutellidae) em repolho e *Tuta absoluta* (Meyrick) (Gelechiidae) em tomateiro.

Parasitoides da família Trichogrammatidae possuem tamanho entre 0,2 e 1,5 mm de comprimento (Knutson, 1998) sendo variável de acordo com o hospedeiro, mas em geral o comprimento do corpo em *T. pretiosum* é de 0,3 a 0,4 mm (Lindsey *et al.*, 2018). Os machos de trichogrammatídeos possuem nas antenas, cerdas curtas e cerdas alongadas sobre a superfície do flagelo, rígidas e apicalmente direcionadas, semelhantes a pelos, enquanto as fêmeas são facilmente reconhecidas pela clava apical no flagelo (Querino & Zucchi, 2011). De acordo com Bai *et al.* (1992), o tamanho de fêmeas de *T. pretiosum* que emergem de ovos parasitados depende de dois fatores: do tamanho do ovo do hospedeiro e do número de coespecíficos que emergem desse ovo, o que explica a variação significativa em tamanho de parasitoides dessa espécie em diferentes hospedeiros.

Através de estudos de microscopia eletrônica, Volkoff *et al.* (1995) e Dahlan & Gordh (1996) verificaram que espécies do gênero *Trichogramma* possuem apenas um instar larval. O desenvolvimento é holometabólico, passando pelas fases de ovo, larva, pré-pupa, pupa e adulto (Cônsoi *et al.*, 1999). A temperatura é o fator principal que influencia na duração do ciclo de ovo a adulto que é, em média, 10 dias a 25 °C, independente do hospedeiro (Pratissoli & Parra, 2000). Diversos estudos têm

demonstrado a correlação inversa entre tempo de desenvolvimento e temperatura, independente do hospedeiro, em geral a faixa de temperatura entre 18 e 32 °C permite um desenvolvimento satisfatório para manipulação do tempo de desenvolvimento do parasitoide em criações de laboratório (Bueno *et al.*, 2010; Morais *et al.*, 2020). Além da duração do desenvolvimento, fatores como taxa de parasitismo, razão sexual e emergência também são afetados pela temperatura (Pastori *et al.*, 2008; Paes, 2015).

A reprodução em *T. pretiosum* é sexuada, mas também ocorre a partenogênese arrenótoca, bastante comum na maioria dos himenópteros, no qual ovos não fertilizados dão origem a machos haplóides e ovos fertilizados originam fêmeas diplóides (haplodiploidia) (Russel & Stouthamer, 2010). Entretanto, também pode-se verificar partenogênese telítoca, quando fêmeas são infectadas por bactérias do gênero *Wolbachia*, as quais induzem a telitoquia (Pinto & Stouthamer, 1994). Os machos encontram suas parceiras na própria área de emergência ou logo após a dispersão dessas e, geralmente, os machos emergem brevemente antes das fêmeas e aguardam as parceiras saírem para o acasalamento (Doyon & Boivin, 2006). Grande parte das fêmeas que deixa a área de emergência são copuladas, mas uma porcentagem baixa destas deixam o local sem acasalar (virgens), sugerindo uma troca genética entre subpopulações (Boivin, 2010b).

Uma característica do parasitismo das fêmeas de *T. pretiosum* é a incapacidade de ovipositar nas camadas inferiores em massas de ovos, principalmente nas posturas de *S. frugiperda* (Goulart *et al.*, 2011). Outra característica que ocorre no parasitismo por trichogrammatídeos é o superparasitismo, caracterizado pela oviposição de mais de um ovo dentro do hospedeiro (Vinson, 1997). A quantidade de ovos depositados é bastante variável e está relacionada com o tamanho do hospedeiro (Vinson, 1997) e a densidade destes (van Alphen & Visser, 1990). O tamanho do ovo do hospedeiro é um fator determinante que influencia no parasitismo por *T. pretiosum* (Gomes, 1997) e a aceitação

do hospedeiro pelo parasitoide está fortemente ligada com a idade e o contato prévio com hospedeiro já parasitado (Vinson, 1997).

O uso de espécies de *Trichogramma* no controle biológico não é algo recente, os avanços em pesquisas e desenvolvimento de tecnologias para a produção em larga escala e a ampla presença de espécies do gênero no mundo permitiram sua utilização em sistemas agrícolas, sendo praticamente constatado em quase todas regiões de cultivo no mundo (Pratissoli *et al.*, 2019). A facilidade da criação massal permite a utilização em programas de controle biológico por inundação (Fontes & Valadares-Ingles, 2020)

Em laboratório, a criação de *T. pretiosum* é realizada em ovos do hospedeiro alternativo *Ephestia kuehniella* Zeller (Lepidoptera: Pyralidae) por ser nutricionalmente mais adequado que outras espécies (Lewis *et al.*, 1976; Parra & Zucchi, 1997), porém há outros hospedeiros alternativos em Lepidoptera que também são viáveis, como *Sitotroga cerealella* (Olivier) (Gelechiidae) e *Corcyra cephalonica* (Stainton) (Pyralidae) (Cruz & Monteiro, 2004).

A recomendação do uso de *T. pretiosum* é para o controle dos lepidópteros, *Anticarsia gemmatilis* Hübner (Erebidae), *Chrysodeixis includens* (Walker) (Noctuidae), *Helicoverpa zea* (Boddie) (Noctuidae), *S. frugiperda*, e *T. absoluta*, sendo recomendada a liberação semanal de 100.000 a 750.000 vespas por hectare, dependendo da praga-alvo e da cultura (Bula Pretiobug®, acesso em 8 abril de 2021). Para *S. frugiperda* são recomendadas três liberações de 100.000 adultos em intervalos de sete dias, subdivididas em 48 pontos por hectare (Bula Pretiobug®, acesso em 11 de maio de 2021).

2.3 *Telenomus remus* - bioecologia e uso no controle biológico

Telenomus remus é originário da Nova Guiné e Sarawak e parasita principalmente ovos de espécies de noctuídeos do gênero *Spodoptera* (Wojcik *et al.*, 1976; Cave, 2000;

Bueno *et al.*, 2008). Entretanto, já foi observado em ovos de espécies das famílias Arctiidae e Pyralidae (Cave, 2000). Segundo esse autor, 30 espécies são conhecidas como hospedeiras de *T. remus* e nove pertencem ao gênero *Spodoptera*.

Os adultos possuem coloração preta e medem cerca de 0,5-0,6 mm de comprimento (Cave, 2000). De acordo com o mesmo autor, os machos possuem antenas filiformes e pernas claras, enquanto que as fêmeas se distinguem por terem antenas clavadas e pernas com manchas escuras nos fêmures e tíbias .

A fase de ovo dura entre 10 a 24 horas dependendo da temperatura (Cave, 2000). As larvas passam por dois ínstaes, alimentam-se do conteúdo do ovo do hospedeiro por até oito dias e após inicia-se a pupação, fase que dura entre cinco a seis dias (Amancio, 2017). O ciclo de vida, do ovo até emergência, tem duração média de sete dias a 34 °C e 13,7 a 23 °C (Cave, 2000). Bueno *et al.* (2008) estudaram as exigências térmicas de *T. remus* e observaram a correlação inversa entre temperatura e o tempo de desenvolvimento, assim como em *T. pretiosum*. Para machos e fêmeas, o tempo de desenvolvimento médio na temperatura de 15 °C foi 47 dias e na de 31 °C oito dias, sendo que a 35 °C não houve emergência (Bueno *et al.*, 2008). Em ovos de *C. cephalonica*, Pomari (2013) observou que o período médio de ovo-adulto de *T. remus* foi de 11,5 dias na temperatura de 25 °C.

De acordo com Rojas & García-Roa (1995), a reprodução em *T. remus* é sexuada mas também ocorre a partenogênese arrenótoca. As fêmeas são capazes de produzir até 270 descendentes durante sua vida (Morales *et al.*, 2000). Os machos de *T. remus* emergem 24 horas antes das fêmeas e permanecem sobre a massa de ovos aguardando para a cópula que dura em torno de 5 a 10 segundos (Schwartz & Gerling, 1974; Cave, 2000). As fêmeas colocam apenas um ovo por cada ovo do hospedeiro, dessa forma o superparasitismo é menos evidente nessa espécie, apesar de já ter sido registrado em laboratório (Schwartz & Gerling, 1974; Cave, 2000). Além disso, as fêmeas ao

ovipositem realizam marcação externa raspando o ovipositor sobre o córion do ovo, esse comportamento é bastante comum em Platygastriidae (Rabb & Bradley, 1970; Johnson, 1984) e visa evitar o superparasitismo, pois permite que outras fêmeas identifiquem o parasitismo e não realizem a oviposição sobre aquele mesmo ovo. Entretanto, Schwartz & Gerling (1974) já observaram que esse comportamento não evitou o superparasitismo durante a primeira hora após a oviposição.

Telenomus remus é uma espécie conhecida pelo alto potencial de parasitismo, pelo fato de parasitar ovos de todas as camadas da massa de ovos dos seus hospedeiros, conseguindo atingir aqueles das camadas inferiores (Bueno *et al.*, 2008; Carneiro & Fernandes, 2012). Isso confere uma vantagem sobre outros parasitoides de ovos como os da família Trichogrammatidae, além da sua maior agressividade e seu maior tamanho (Cave, 2000).

A criação massal em laboratório normalmente ocorre em ovos de *S. frugiperda* por ser o hospedeiro natural e mais adequado para manutenção (Bueno *et al.*, 2008). Entretanto, este é um fator que impede a criação em larga escala laboratorial e conseqüentemente inviabiliza sua utilização a campo em razão do alto custo e mão de obra para manutenção (Pomari, 2013). Pomari (2013) indicou que *C. cephalonica* pode ser utilizado como um hospedeiro alternativo em criações de laboratório, pois a partir de F8 apresentou índices semelhantes aos da criação feita em seu hospedeiro natural. Além disso, Vieira *et al.* (2017) verificaram que a criação de *T. remus* em *C. cephalonica* possui custo duas vezes menor do que quando em *S. frugiperda* em razão do menor valor por parasitoide produzido, uso de menos mão de obra e maior número de indivíduos por ciclo, entre outras vantagens. Queiroz *et al.* (2017) também avaliaram a qualidade de adultos de *T. remus* após sucessivas gerações no hospedeiro alternativo *C. cephalonica*. Segundo os autores, a qualidade dos parasitoides foi avaliada a partir de parâmetros morfométricos,

biológicos e de *fitness*, o que levou à conclusão que a multiplicação do parasitoide nesse hospedeiro alternativo é promissora já que não foi verificada queda na qualidade da prole.

Estudos em diversas partes do mundo foram realizados utilizando *T. remus* para o controle de *S. frugiperda* e outras pragas em diferentes culturas, entretanto nem todos apresentaram índices de parasitismo satisfatórios (Guevara, 2013). O uso comercial ocorre apenas na Colômbia e Venezuela (Ferrer, 2001). Na Venezuela, Hernández *et al.* (1989) registraram 90% de parasitismo em ovos de *S. frugiperda* em dez hectares de milho, após liberarem 4.000 parasitoides semanalmente, durante três semanas. No Brasil, alguns estudos relacionados com densidade de liberação e capacidade de dispersão já foram realizados, como o de Figueiredo *et al.* (2002), os quais observaram parasitismo de 74% e 88,3% em ovos de *S. frugiperda* no milho quando foram utilizados 9 e 12 parasitoides/m² respectivamente. Queiroz *et al.* (2017) verificaram que uma média entre 0,133 e 0,150 fêmeas/ovo de *S. frugiperda* foi suficiente para atingir aproximadamente 70% de parasitismo nesta espécie. Pomari-Fernandes *et al.* (2018) utilizaram uma densidade de 150.000 parasitoides/hectare e determinaram que *T. remus* deve ser liberado em 34 pontos/hectare em milho e 35 pontos/hectare em soja.

2.4 Competição em parasitoides

A competição pode ser definida como uma interação entre diferentes organismos de uma mesma ou de diferentes espécies por determinado recurso, resultando em efeitos na sobrevivência, crescimento ou reprodução de pelo menos um dos indivíduos envolvidos (Begon *et al.*, 2006). Quando ocorre entre organismos de diferentes espécies é denominada de competição interespecífica e entre indivíduos de uma mesma espécie, é intraespecífica (Rosenheim *et al.*, 1995).

A competição interespecífica entre parasitoides pode desempenhar papel na coexistência das espécies e dimensionar e moldar as estruturas da comunidade (Godfray, 1994). No caso de parasitoides de ovos, a competição pode ocorrer por um mesmo hospedeiro ou sítio de oviposição (extrínseca) ou pela própria competição entre as larvas dentro do ovo do hospedeiro (intrínseca) (Mills, 2006). Segundo Arim & Marquet (2004), a competição tem efeitos na dinâmica populacional dos organismos no ambiente, na sua distribuição e no número de indivíduos.

Características comportamentais e ecológicas podem afetar a competição interespecífica de adultos como a capacidade de busca, habilidade de dispersão, capacidade reprodutiva e habilidade para luta (Cusumano *et al.*, 2016). A compreensão de como a competição entre parasitoides pode afetar a supressão de pragas pode auxiliar a melhorar o controle biológico (Cusumano *et al.*, 2011).

Em parasitoides a coexistência é possível dependendo da quantidade de recurso disponível, dessa forma, quando há a competição, diferentes estratégias de forrageamento podem ser adotadas como tentativa de evitá-la (Palacio *et al.*, 1991; García-Medel *et al.*, 2007) ou obter maior performance (Awmack & Leather, 2002). Tais estratégias tem como objetivo garantir uma maior fecundidade, que por sua vez é uma resposta mediada por efeitos dependentes da densidade (Ferreira & Godoy, 2014). Parasitoides de ovos têm capacidade de modificar suas estratégias reprodutivas quando não existem hospedeiros durante determinado período, ajustando a produção de ovos até encontrarem um hospedeiro adequado (Hougardy & Mills, 2006). Um outro mecanismo é prolongar a vida reprodutiva a partir da retenção de ovos para compensar o período de ausência de hospedeiros (Zera & Harshman, 2001).

O superparasitismo, que é o parasitismo de hospedeiros já parasitados, pela mesma fêmea ou por uma coespecífica é considerado uma estratégia reprodutiva, na qual

o objetivo é gerar o maior número de indivíduos a fim de compensar o recurso escasso (van Alphen & Visser, 1990). No entanto, o superparasitismo pode ter um efeito negativo sobre a prole (menor tamanho), como observado por Moreira *et al.* (2009) em indivíduos de *T. pretiosum* oriundos de ovos de *S. cerealella*. Os autores registraram maior comprimento da tíbia em descendentes de *T. pretiosum* emergidos de ovos do hospedeiro sem superparasitismo, quando comparado aos descendentes oriundos de ovos superparasitados. Além disso, neste mesmo estudo, as fêmeas que se desenvolveram sozinhas no ovo de *S. cerealella* apresentaram maior capacidade de parasitismo do que as emergidas de ovos em que houve o desenvolvimento de mais de um indivíduo. Pereira *et al.* (2004) observaram que, quando uma, duas e quatro fêmeas de *T. pretiosum* foram confinadas, o aumento do número de ovos de *P. xylostella* influenciou negativamente no parasitismo pela competição entre as fêmeas ou tempo insuficiente para o parasitismo. Os autores desse trabalho também sugerem que possa ter havido superparasitismo quando confinaram quatro fêmeas e expostos 15 ovos para cada fêmea, o que resultou em proles menores e/ou deformadas.

Fêmeas de *T. remus* são capazes de alterar a razão sexual quando estão em alta densidade populacional ou existe uma pequena quantidade de hospedeiros para o parasitismo, principalmente em criações de laboratório (van Welzen & Waage, 1987). Segundo van Welzen & Waage (1987), uma grande quantidade de ovos que vão originar machos é produzida quando o número de fêmeas de *T. remus* é muito maior que o de hospedeiros. Cave (2000) apontou que proporções inadequadas de massas de ovos para fêmeas *T. remus* em criações massais podem resultar em proporção sexual subótima da progênie.

A associação de *T. remus* e *T. pretiosum* no controle de pragas de importância agrícola da cultura da soja foi sugerida por Goulart *et al.* (2011). Os autores indicam que

a proporção de 10-20% de *T. remus* e 80-90% de *T. pretiosum* é suficiente para maior incremento no parasitismo, além de ampliar o espectro de controle de espécies-praga do gênero *Spodoptera*. Carneiro *et al.* (2009) não observaram diferenças no parasitismo de *T. remus* em *S. frugiperda* quando foram utilizadas as densidades três, seis e nove fêmeas/100 ovos de *S. frugiperda* em condições de campo e laboratório. Segundo os autores, o parasitismo foi acima de 90% nas densidades mencionadas e não foram observados efeitos negativos no parasitismo, entretanto, ressaltaram que a viabilidade foi menor no campo em relação aos resultados obtidos em laboratório.

É importante a compreensão das interações entre parasitoides em que duas ou mais espécies são utilizadas nos programas de controle biológico (Murdoch & Briggs, 1996). O entendimento do efeito da competição entre parasitoides é necessário para a melhor eficiência desses programas (Kester & Jackson, 1996; Arim & Jaksic, 2005; Aluja *et al.*, 2013; Wang *et al.*, 2016).

2.5 Morfometria como parâmetro de avaliação do *fitness* em parasitoides

Na perspectiva do controle biológico de pragas, o *fitness* de parasitoides é definido como a capacidade do indivíduo em localizar seu hospedeiro e obter sucesso no parasitismo, ou seja, deixar o maior número de descendentes (Godfray, 1994; Roitberg *et al.*, 2001).

Os estudos em insetos têm se concentrado em aspectos quantitativos, envolvendo parâmetros que afetam o *fitness* diretamente, como tamanho do corpo, comprimento e largura da asa, comprimento de tibia posterior, tamanho de cápsula cefálica, entre outros componentes (Godfray, 1994, Greenberg *et al.*, 1998; Boivin & Lagace, 1999; Kölliker-Ott *et al.*, 2003; Boivin, 2010a).

A variação de tamanho em insetos é uma característica que pode ser observada em quase todos os organismos (Ellers *et al.*, 1998). Em parasitoides, o tamanho do corpo é uma característica fundamental relacionada ao *fitness* e essa relação é determinante pelo fato de que parasitoides acumulam seus recursos durante o estágio larval, dessa forma, dependem exclusivamente dos nutrientes do seu hospedeiro e no caso de parasitoides de ovos, está intimamente ligado ao tamanho do ovo de seu hospedeiro (King, 1989; Godfray, 1994; Harvey *et al.*, 1994).

Modelos ecológicos associados ao comportamento de parasitoides indicam que há uma correlação positiva entre tamanho do inseto e *fitness* (Ellers *et al.*, 1998). Estudos também têm demonstrado uma correlação positiva entre tamanho do hospedeiro e o do parasitoide emergido (Godfray, 1994), o que resulta em uma maior performance desse indivíduo (Mayhew & Heitmans, 2000; Milonas, 2005; Jervis *et al.*, 2008; Kasamatsu & Abe, 2015).

Ellers *et al.* (1998) observaram que as fêmeas de *Asobara tabida* (Ness) (Hymenoptera: Braconidae) com maior tamanho, tinham maior capacidade de dispersão e de voo que as menores, por acumularem maior quantidade de reservas energéticas. Cloutier *et al.* (2000) verificaram que fêmeas de *Aphidius nigripes* Ashmead (Hymenoptera: Braconidae) oriundas de 4º ínstar e de adultos de *Macrosiphum euphorbiae* Thomas (Hemiptera: Aphididae) apresentaram tamanho maior do que as que se desenvolveram no 1º, 2º e 3º ínstars do hospedeiro. Os mesmos autores também constataram que as fêmeas maiores de *A. nigripes* possuíam maior fecundidade durante o início da vida adulta. Da mesma forma, fêmeas de *Dirhinus giffardii* Silvestri (Hymenoptera: Chalcididae) originadas de pupas de *Bactrocera latifrons* (Hendel) (Diptera: Tephritidae) eram maiores (entre 5,2-5,4 mm de comprimento e 2,1-2,3 mm de largura) e possuíam maior capacidade de parasitismo e de encontro de hospedeiros do que

as produzidas em pupas de *Ceratitis capitata* (Wiedemann) (Diptera: Tephritidae) (4,5-4,7mm de comprimento e 1,9-2,1 mm de largura) (Wang & Messing, 2004).

O comprimento da tíbia posterior é um outro caracter morfológico relacionado com o *fitness*, bastante utilizado para estimar o tamanho do corpo e que se correlaciona por exemplo, com a capacidade de machos localizarem as fêmeas, com um comportamento de busca por hospedeiro mais eficiente e com uma maior longevidade e fecundidade (Waage & Ming, 1984; Bai *et al.*, 1992; Olson & Andow, 1998). Fêmeas de *Trichogramma atopovirilia* Oatman & Platner (Hymenoptera: Trichogrammatidae) e de *T. pretiosum* apresentaram comprimento maior da tíbia e do ovipositor quando emergiram de ovos de *S. frugiperda* em comparação àquelas oriundas de ovos de *E. kuehniella*, evidenciando que em espécies de *Trichogramma* há resposta na variação de tamanho quando expostas a ovos hospedeiros com tamanho maior (Beserra & Parra, 2004).

A mesma resposta foi observada em *T. remus*, no qual parasitoides emergidos de ovos de *Agrotis spinifera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae), que são maiores, apresentaram tamanho maior do que os provenientes de ovos de *Spodoptera litura* (Fabricius) (Lepidoptera: Noctuidae) (Gautum, 1986). Pomari-Fernandes *et al.* (2016) constataram diferenças morfológicas em adultos de *T. remus* quando compararam parasitoides emergidos do hospedeiro natural *S. frugiperda* com os oriundos do alternativo *C. cephalonica*, sendo que parasitoides emergidos do hospedeiro natural apresentaram caracteres morfológicos maiores. Os autores entretanto, enfatizam que tal influência é determinada não somente pelo tamanho do hospedeiro, uma vez que, em termos de volume, ovos de *S. frugiperda* e *C. cephalonica* são similares.

Bai *et al.* (1992) verificaram variação no comprimento médio da tíbia posterior de fêmeas de *T. pretiosum* em função do ovo hospedeiro no qual haviam se desenvolvido, sendo 0,19 mm em ovos de *Manduca sexta* (Linnaeus) (Lepidoptera: Sphingidae), 0,16

mm em *Trichoplusia ni* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae), 0,14 mm em *E. kuehniella*, 0,12 mm em *S. cerealella* e 0,11 mm em *Plodia interpunctella* (Hübner) (Lepidoptera: Pyralidae). Além disso, os autores observaram que as fêmeas oriundas dos dois hospedeiros naturais, que são maiores, (*M. sexta* e *T. ni*) eram mais fecundas e longevas.

A correlação positiva entre o *fitness* e o comprimento da asa foi registrada em *T. pretiosum* e *T. brassicae* por Kolliker-Ott *et al.* (2003). Segundo Roitberg *et al.* (2001), a mensuração do *fitness* através de estruturas morfológicas, especialmente o tamanho do corpo, é a maneira mais fácil para quantificar esse atributo. Entretanto, os autores destacaram que a utilização de apenas um único parâmetro pode não ser o mais adequado para mensurar o efeito sobre o *fitness*. O entendimento sobre as relações morfométricas e sua influência sobre o *fitness* e a qualidade de parasitoides é fundamental para a adoção do controle biológico de pragas (Bennett & Hoffmann, 1998).

3 MATERIAL E MÉTODOS

As criações dos insetos e os bioensaios foram conduzidos no Laboratório de Biologia, Ecologia e Controle Biológico de Insetos (BIOECOLAB) da UFRGS em câmaras climatizadas a 25 ± 2 °C, $70 \pm 10\%$ UR e fotofase de 14 horas. As medidas morfológicas dos parasitoides foram feitas no Laboratório de Acarologia, localizado no Parque Tecnológico e Científico (Tecnovates) da Universidade do Vale do Taquari (UNIVATES), Lajeado, RS.

3.1 Criações de insetos

A criação de *S. frugiperda* teve início em 2016 a partir de pupas adquiridas da empresa Promip[®] e foi mantida seguindo a metodologia proposta por Parra (2001), com dieta artificial à base de feijão carioca.

Trichogramma pretiosum foi obtido de ovos de *E. kuehniella* parasitados adquiridos da empresa Promip[®] em 2018. A criação de *T. pretiosum* foi mantida em ovos de *E. kuehniella*, previamente inviabilizados em luz ultravioleta (Philips[®] UV 15 W), por 1 hora. Este parasitoide e seu hospedeiro foram mantidos conforme metodologia de Parra & Zucchi (1997).

Telenomus remus foi obtido de ovos de *S. frugiperda* parasitados provenientes do Laboratório Biologia de Insetos da Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”

(Esalq/USP) em 2018. A criação de *T. remus* seguiu a metodologia de Pomari *et al.* (2013), utilizando como hospedeiro ovos de *S. frugiperda* não inviabilizados.

3.2 Bioensaios

3.2.1 Competição interespecífica entre *Telenomus remus* e *Trichogramma pretiosum* por ovos *Spodoptera frugiperda*

A competição foi avaliada utilizando fêmeas de *T. remus* e de *T. pretiosum*, com idade entre 24 e 36 horas, mantidas desde a emergência com machos e sem experiência em oviposição, em quatro densidades de parasitoides: 2, 4, 8 e 16, sendo 50% dos indivíduos de cada uma das espécies. As fêmeas foram simultaneamente expostas por 2 horas a 60 ovos de *S. frugiperda* (até 24 horas de idade e não inviabilizados) em tubos de vidro (8 × 2 cm de diâmetro) fechados com filme plástico PVC. Os ovos, sem escamas, foram fixados com pincel nº 000 e água destilada, em duas cartelas de cartolina branca (1 × 1 cm), cada cartela contendo 30 ovos.

Após a exposição, cada uma das cartelas foi acondicionada em um tubo de vidro de igual tamanho, fechado com filme plástico e mantido na mesma câmara. Diariamente os ovos foram inspecionados, até a emergência dos parasitoides ou eclosão de lagartas, as quais foram removidas.

Foram realizadas 20 repetições por densidade, sendo cada tubo considerado uma repetição em delineamento inteiramente casualizado (DIC). Foram registrados os números de: ovos parasitados totais, ovos murchos/inviáveis, ovos parasitados murchos, lagartas, parasitoides emergidos e o sexo. Considerou-se como ovos murchos/inviáveis aqueles que não apresentaram mudança na coloração e/ou desidrataram. Ovos parasitados murchos se referem aos ovos que tiveram mudança na coloração e, posteriormente, murcharam. A quantificação do superparasitismo foi feita a partir de uma medida indireta,

obtida a partir da diferença entre o número de insetos emergidos e número de ovos parasitados.

Para avaliar se a origem de *T. pretiosum* influenciaria na competição com *T. remus*, esse bioensaio foi conduzido em dois cenários. No primeiro, os indivíduos de *T. pretiosum* foram originados de ovos de *E. kuehniella* e no segundo, da primeira geração em ovos de *S. frugiperda*. Nos dois cenários, os indivíduos de *T. remus* foram oriundos de ovos de *S. frugiperda*. As variáveis avaliadas foram as mesmas descritas anteriormente.

Os adultos de ambas as espécies, com origem em ovos de *S. frugiperda*, nas densidades 2 e 16, foram armazenados em tubos de vidro (10 mL) contendo álcool etílico 70% para as análises morfométricas.

3.2.2 Competição intraespecífica de *Telenomus remus* e de *Trichogramma pretiosum*

A competição intraespecífica de *T. remus*, oriundos de ovos de *S. frugiperda* e de *T. pretiosum*, provenientes de ovos de *E. kuehniella*, foi realizada conforme descrito no item anterior. Entretanto, foram liberadas nos tubos apenas fêmeas de uma espécie por vez nas mesmas densidades (2, 4, 8 e 16 fêmeas). Cada tubo foi considerado uma repetição e foram feitas 20 repetições por densidade em delineamento inteiramente casualizado (DIC). Os parâmetros avaliados neste bioensaio, para cada espécie, foram os mesmos do anterior (item 3.2.1).

Os adultos de *T. remus* e os de *T. pretiosum* obtidos nas densidades 2 e 16 foram armazenados em tubos de vidro (10 mL) contendo álcool etílico 70% para as análises morfométricas.

3.2.3 Análise morfométrica em *Telenomus remus* e *Trichogramma pretiosum*

Primeiramente, foram medidas as estruturas de fêmeas e machos de *T. pretiosum* oriundos de ovos de *E. kuehniella* e de *S. frugiperda* e de *T. remus* com origem em *S. frugiperda*, sem os efeitos da competição. Para obter esses insetos, fêmeas de ambos os parasitoides foram colocadas individualmente em tubos de vidro (8 × 2 cm de diâmetro) juntamente com uma cartela contendo 30 ovos de cada hospedeiro por duas horas, visando evitar o superparasitismo pelas fêmeas. Essa metodologia foi repetida mais de uma vez até se atingir pelo menos 20 indivíduos de cada sexo.

Adultos de *T. remus* e de *T. pretiosum* oriundos da competição interespecífica, no cenário em que *T. pretiosum* teve origem em *S. frugiperda*, e intraespecíficas, nas densidades 2 e 16, foram submetidos à análise morfométrica. O delineamento foi inteiramente casualizado (DIC) com 20 repetições para cada tratamento (20 machos e 20 fêmeas), totalizando 440 insetos mensurados.

Para realizar as medidas de *T. pretiosum*, cada indivíduo foi colocado em lâmina de microscopia de vidro (26 × 76 mm), contendo uma gota de meio de Hoyer, com auxílio de pincel nº 000 na posição dorsoventral (Querino & Zucchi, 2011) e fixados com lamínula. Os adultos de *T. remus* também foram colocados em lâminas contendo meio de Hoyer, entretanto, permaneceram na posição lateral, sendo o lado direito apoiado na lâmina para melhor abertura da asa. As lâminas foram levadas ao microscópio Zeiss e fotografadas com uma câmera Zeiss Axiocam 506 Color acoplada ao microscópio.

As medidas foram feitas com auxílio do software Zen Lite versão 2.1 e aumento entre 100× e 400×. As estruturas medidas nos espécimes foram: comprimento do corpo (tórax + abdômen) (Sagarra *et al.*, 2001) (Fig. 1a e 1d); comprimento e largura da asa anterior direita e comprimento da tíbia posterior direita. O comprimento da asa para *T. pretiosum* foi medido do início ao fim da nervura MA e a largura da asa, medida do final

da nervura R1 ao final da nervura 3A (Bennett & Hoffmann, 1998) (Fig. 1b). Para *T. remus*, o comprimento da asa foi medido do ponto de inserção no tórax até ápice da asa e a largura, do ponto de maior distância entre a borda anterior e a posterior da asa (Fig. 1e). O comprimento da tíbia posterior direita foi medido, em ambas espécies, da junção do fêmur com a tíbia à junção da tíbia com o tarso (Figs. 1c e 1f). Cada parte do corpo foi mensurada três vezes em cada inseto avaliado.

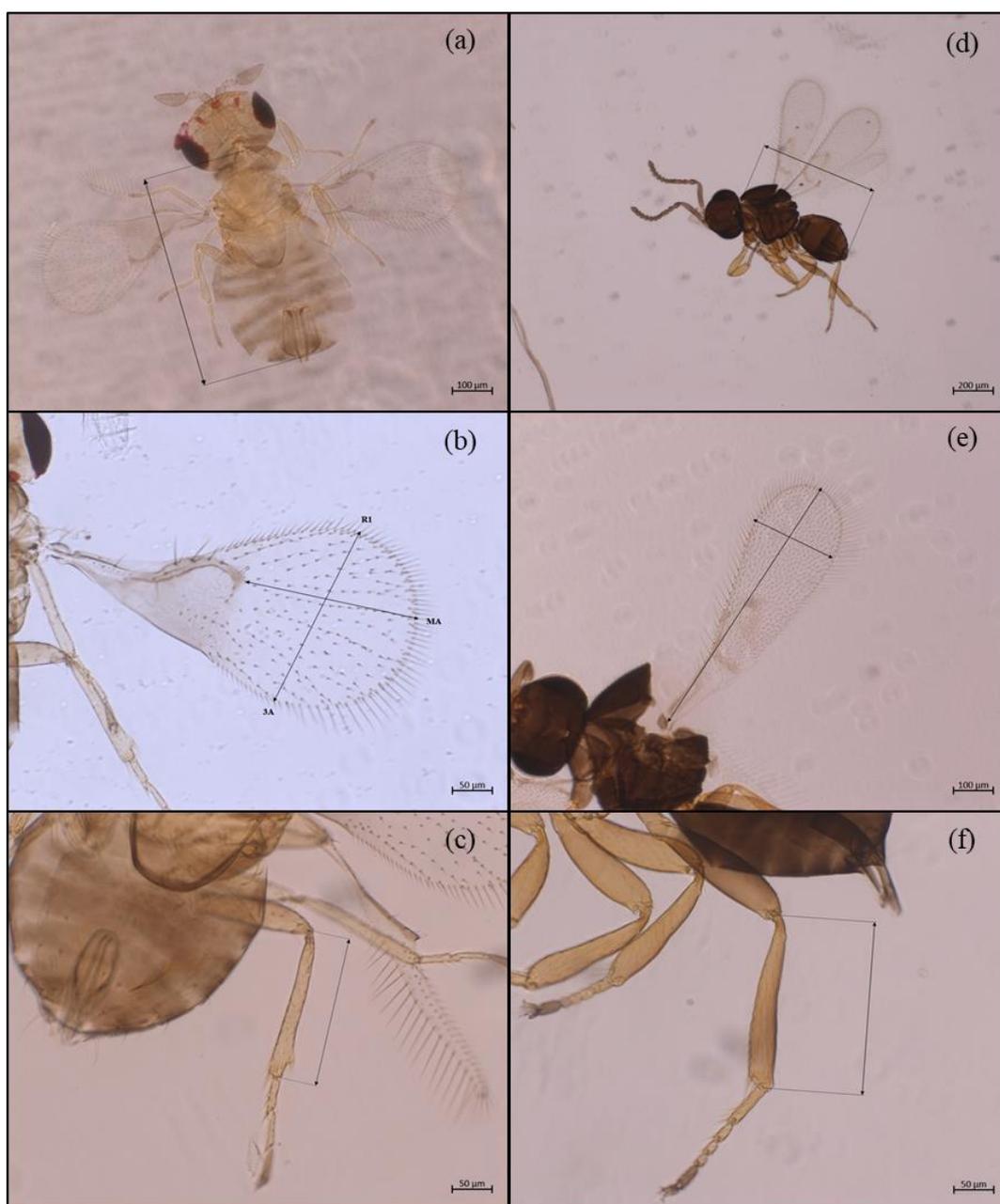


FIGURA 1. Parâmetros morfométricos mensurados em *Trichogramma pretiosum* (a-c) e *Telenomus remus* (d-f). Comprimento do corpo (a e d); comprimento e largura de asa direita (b e e) e comprimento da tíbia direita (c e f).

3.3 Análises estatísticas

3.3.1 Competição inter e intraespecífica

Os dados médios de porcentagem de parasitismo em cada densidade das competições inter e intraespecíficas foram submetidos à análise de regressão não linear utilizando o modelo exponencial no SigmaPlot® 14.0 (SigmaPlot, 2018). A área abaixo da curva (AAC) foi estimada para cada curva de regressão (médias das repetições) (Whittaker & Robinson, 1967), a fim de verificar se as curvas eram iguais, através do modelo: $\text{área} = \sum_i [(Y_i (X_{i+1} - X_i)] + 0.5 (Y_{i+1} - Y_i) (X_{i+1} - X_i)$, onde Y_i = porcentagem emergência de parasitoides na i observação, X_i = densidade de parasitoides na i observação. Posteriormente, os dados das AACs foram avaliados quanto à normalidade (Shapiro & Wilk, 1965) e a homogeneidade de variâncias (Bartlett, 1954). Os dados de AAC da competição intraespecífica foram comparados pelo teste de Kruskal-Wallis ($\alpha = 0,05$) e os da competição interespecífica foram transformados pelo método de Box-Cox (pacote MASS) e comparados pelo teste t não-pareado ($\alpha = 0,05$) no RStudio versão 1.3.1073 (RStudio Team, 2020). Os dados de porcentagem média de emergência por densidade das competições intra e interespecíficas foram submetidos à análise de regressão não linear utilizando o modelo polinomial quadrático e polinomial quadrático inverso (apenas na interespecífica com origem em Sf) no SigmaPlot® 14.0 (SigmaPlot, 2018).

Devido ao superparasitismo observado na competição intraespecífica de *T. pretiosum*, os dados de número de insetos emergidos por ovo parasitado e por superparasitismo desse bioensaio foram analisados com o modelo linear generalizado (MLG) com distribuição quase-poisson. Os dados do sexo dos parasitoides nas competições inter e intraespecíficas foram analisados com MLG com distribuição quase-binomial e considerando a probabilidade de ser fêmea como resultado principal (Razão

Sexual). Na competição interespecífica, essa análise foi realizada em esquema fatorial de dois parasitoides (*T. pretiosum* e *T. remus*) por quatro densidades (2, 4, 8 e 16). Os dados de proporção de ovos murchos/inviáveis, de ovos parasitados murchos e de lagartas das competições inter e intraespecíficas foram analisados com MLG com distribuição quase-binomial. Para avaliar a qualidade do ajuste dos modelos aos dados, foi utilizado um envelope simulado meio normal do pacote hnp (Moral *et al.*, 2017) (RStudio Team, 2020). As médias foram comparadas por contrastes do modelo escolhido ($\alpha = 0,05$), utilizando a função glht do pacote multcomp (Hothorn, 2008).

3.3.2 Morfometria

As medidas de cada uma das estruturas foram testadas quanto à normalidade (Shapiro & Wilk, 1965) e homogeneidade de variâncias (Bartlett, 1954). Foi realizada a análise de correlação das variáveis pelo coeficiente de Spearman (pacotes tidyverse e correlation) (Wickham *et al.*, 2019; Makowski *et al.*, 2019) para machos e fêmeas de cada espécie para verificar a possibilidade de exclusão de alguma destas variáveis nas análises subsequentes. Os dados para cada variável dos controles (sem competição) para cada espécie e origem foram submetidos à ANOVA e nas comparações entre espécies e origens por sexo foram submetidos ao teste de Kruskal-Wallis seguido pelo teste de comparações múltiplas ($\alpha = 0,05$) (Siegel & Castellan, 1988) do pacote pgirmess (Giraudoux, 2018). Os dados médios de morfometria de machos e fêmeas de cada espécie, por sexo, da competição intraespecífica para cada variável foram submetidos ao teste de Kruskal-Wallis seguido pelo teste de comparações múltiplas ($\alpha = 0,05$). Os dados de morfometria da competição interespecífica para cada variável foram submetidos à ANOVA ou ao teste de Kruskal-Wallis dependendo dos resultados dos testes de normalidade e

homocedasticidade. As análises foram feitas no RStudio versão 1.3.1073 (RStudio Team, 2020).

4 RESULTADOS

4.1 Competição interespecífica

Em ambos os cenários de competição (diferentes origens de *T. pretiosum* vs *T. remus*), o parasitismo total na menor densidade foi maior que 70% e ultrapassou 97% na densidade de oito parasitoides (Fig. 2a). Não houve diferença entre as curvas de parasitismo das duas origens de *T. pretiosum* ($g_l = 1$; $p = 0,067$). A área abaixo da curva (AAC) de parasitismo foi em média de 1.345,4 quando *T. pretiosum* teve sua origem em *E. kuehniella* e de 1.315,9 quando a origem foi em *S. frugiperda*.

As curvas de porcentagem de emergência dos parasitoides apresentaram comportamentos distintos com o aumento da densidade nos dois cenários de competição (Figs. 2b e 2c). Quando *T. pretiosum* teve origem em *E. kuehniella*, a emergência de *T. remus* tendeu a diminuir com o aumento da densidade de indivíduos, enquanto em *T. pretiosum* o maior percentual foi observado na densidade 16 (Fig. 2b). A emergência de *T. remus* variou de 75,3 na menor densidade a 35,6 na maior densidade, enquanto a de *T. pretiosum* variou de 10,44 a 28,0, respectivamente. No cenário em que *T. pretiosum* teve origem em *S. frugiperda*, a emergência de *T. remus* tendeu a aumentar com o aumento da densidade de indivíduos e a de *T. pretiosum* a diminuir (Fig. 2c). A emergência de *T. remus* variou de 51,4 na menor densidade a 71,6 na maior, enquanto a de *T. pretiosum* variou de 23,25 a 4,7, respectivamente.

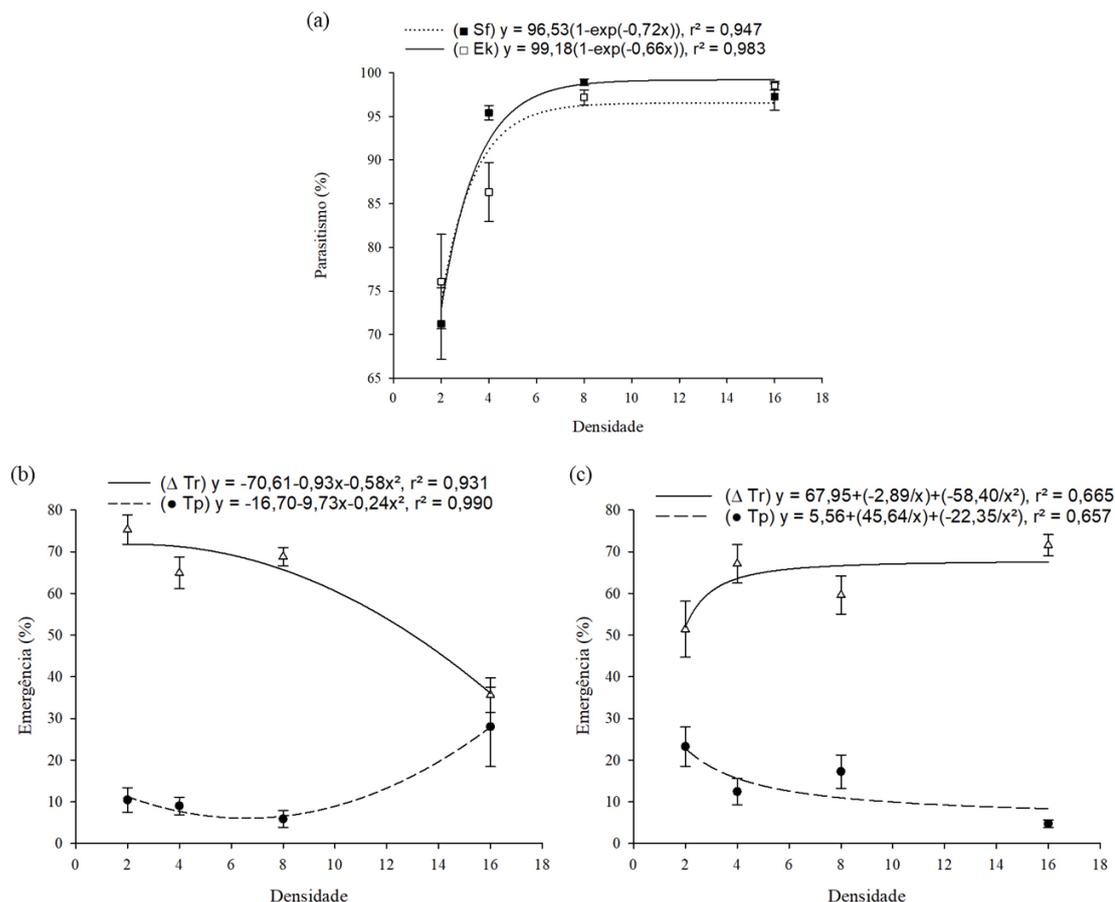


FIGURA 2. Curvas de regressão da porcentagem de parasitismo conjunta e emergência de *Telenomus remus* (Tr) e *Trichogramma pretiosum* (Tp) em diferentes densidades de competição interespecífica por ovos de *Spodoptera frugiperda* (Sf): (a) parasitismo total de ovos de Sf (Tr oriundo de Sf e Tp de Ek); (b) emergência de Tr e Tp, sendo Tr oriundo de Sf e Tp de Ek; (c) emergência de Tr e Tp, sendo ambos oriundos de ovos de Sf. Os pontos presentes nas curvas de regressão são baseados na média de 20 repetições (\pm EP).

Constatou-se superparasitismo por *T. pretiosum* sobre ovos de *S. frugiperda* apenas quando esse teve origem em *E. kuehniella* na densidade 16, em duas repetições, nas quais emergiram 97 e 74 espécimes de *T. pretiosum*, resultando em um percentual de emergência de 161,7% e 123,3%, respectivamente.

Não houve interação entre os fatores densidade e espécie de parasitoide para a razão sexual tanto quando a origem foi em *E. kuehniella* ($F = 1,20$; $gl = 3$; $p = 0,311$) quanto em *S. frugiperda* ($F = 1,52$; $gl = 3$; $p = 0,212$). A razão sexual de ambas as espécies foi desviada para fêmeas, sendo que a probabilidade de emergir fêmeas de *T. pretiosum* foi significativamente maior do que a de *T. remus* nos dois cenários, com origem em *E.*

kuehniella ($F = 16,63$; $gl = 1$; $p < 0,001$) e em *S. frugiperda* ($F = 7,69$; $gl = 1$; $p = 0,006$) (Tabela 1). Na densidade dois, a razão sexual de *T. pretiosum* foi maior em relação às demais, quando a origem foi em *E. kuehniella* ($F = 13,26$; $gl = 3$; $p < 0,001$). Quando a origem foi em *S. frugiperda*, a razão sexual foi maior na densidade 2 e menor nas densidades 8 e 16 ($F = 16,99$; $gl = 3$; $p < 0,001$). Para *T. remus*, a razão sexual não variou entre as densidades (Tabela 1).

Em relação aos ovos murchos/inviáveis, no tratamento em que *T. pretiosum* teve origem em *E. kuehniella*, o maior percentual médio foi registrado na densidade 2 e o menor na densidade 8. ($F = 16,53$; $gl = 3$; $p < 0,001$) (Tabela 2). Quando a origem de *T. pretiosum* foi em *S. frugiperda*, nas densidades 2 e 4 foram constatados os maiores percentuais e nas densidades 8 e 16, os menores ($F = 8,89$; $gl = 3$; $p < 0,001$) (Tabela 2).

A maior porcentagem de ovos parasitados murchos foi constatada na densidade 16 e a menor na densidade 2 ($F = 29,44$; $gl = 3$; $p < 0,001$), quando *T. pretiosum* teve origem em *E. kuehniella*, no entanto, este percentual não diferiu entre as densidades quando a origem foi de ovos de *S. frugiperda* ($F = 1,49$; $gl = 3$; $p = 0,225$) (Tabela 2).

A porcentagem de lagartas diferiu tanto quando a origem de *T. pretiosum* foi em *E. kuehniella* ($F = 32,28$; $gl = 2$; $p < 0,001$) quanto em *S. frugiperda* ($F = 12,18$; $gl = 2$; $p < 0,001$) (Tabela 2). A porcentagem de lagartas, quando a origem foi *E. kuehniella*, foi maior na densidade 2, semelhante na 4 e 16 e nenhuma lagarta eclodiu na densidade 8. Quando a origem dos parasitoides foi em *S. frugiperda*, a porcentagem de lagartas foi semelhante entre as densidades 2 e 4 e menor na 8, nenhuma lagarta eclodiu na densidade 16.

TABELA 1. Razão sexual (\pm EP) de *Trichogramma pretiosum* e *Telenomus remus* submetidos à competição interespecífica e intraespecífica em diferentes densidades.

Parasitoide	n ^(b)	Razão Sexual ^(a)			
		Densidades			
		2	4	8	16
Competição interespecífica (<i>Ephestia kuehniella</i>)					
Tp	597	-	-	-	-
Tr	2617	-	-	-	-
Competição interespecífica (<i>Spodoptera frugiperda</i>)					
Tp	569	-	-	-	-
Tr	2772	-	-	-	-
Competição intraespecífica					
Tp	5089	0,69 \pm 0,050 ab	0,61 \pm 0,039 b	0,68 \pm 0,014 b	0,73 \pm 0,012 a
Tr	3220	0,67 \pm 0,054 a	0,53 \pm 0,028 c	0,62 \pm 0,024 b	0,63 \pm 0,029 bc

^(a)Médias seguidas pela mesma letra minúscula nas linhas e maiúsculas na coluna "Total" dentro de cada competição interespecífica não diferem entre si por contrastes do modelo quase-binomial ($p < 0,05$).

^(b)n = número de insetos avaliados.

TABELA 2. Porcentagem média (\pm EP) de ovos murchos, de ovos parasitados murchos e de lagartas nas competições interespecíficas entre *Telenomus remus* (Tr) e *Trichogramma pretiosum* (Tp) por ovos de *Spodoptera frugiperda* (Sf), com Tp oriundo de *Ephestia kuehniella*

Origem ^(a)	Densidades ^(b)			
	2	4	8	16
Ovos murchos (%)				
Ek	15,9 \pm 2,72 a	4,4 \pm 0,86 b	1,1 \pm 0,36 c	2,7 \pm 1,51 bc
Sf	8,3 \pm 2,11 a	7,1 \pm 1,10 a	2,6 \pm 0,75 b	1,5 \pm 0,49 b
Ovos parasitados murchos (%)				
Ek	2,9 \pm 0,89 c	11,8 \pm 1,62 b	8,6 \pm 1,10 b	23,7 \pm 2,44 a
Sf	11,0 \pm 2,22 a	7,6 \pm 1,25 a	7,8 \pm 1,23 a	6,6 \pm 1,30 a
Lagartas (%)				
Ek	12,8 \pm 3,50 a	0,2 \pm 0,11 b	0,0 \pm 0,00*	0,1 \pm 0,08 b
Sf	15,6 \pm 3,95 a	6,6 \pm 2,81 a	0,2 \pm 0,17 b	0,0 \pm 0,00*

^(a)*Telenomus remus* nos tratamentos Ek e Sf foi oriundo de *Spodoptera frugiperda*.

^(b) Médias seguidas pela mesma letra na linha não diferem entre si por contrastes do modelo quase-binomial ($p < 0,05$).

*Tratamentos excluídos das análises devido à ausência de variabilidade.

4.2 Competição intraespecífica

Os percentuais de parasitismos de *T. pretiosum* e de *T. remus* em ovos de *S. frugiperda* aumentaram com o aumento da densidade de competição (Fig. 3a). Em *T.*

remus variou de 69,8% na densidade 2 a 99,3% na 16, sendo que já na densidade 4 esse valor superou 98%, crescendo de forma rápida. O parasitismo de *T. pretiosum* partiu de 34% na densidade 2 e atingiu o máximo (97,2%) na 16, evidenciando crescimento mais lento. Houve diferença entre as curvas de parasitismo de *T. pretiosum* e *T. remus* ($\chi^2 = 26,14$; gl = 1; $p < 0,001$). A área abaixo da curva (AAC) de parasitismo foi em média (\pm EP) de $1.178,1 \pm 24,50$ para *T. pretiosum* e de $1.364,8 \pm 7,36$ para *T. remus*.

As curvas de porcentagem de emergência dos parasitoides apresentaram comportamentos distintos com o aumento da densidade (Fig. 3b e 3c). A emergência de *T. pretiosum* foi crescente à medida que a densidade aumentava, passando de 61,7% na menor densidade para 227,5% na maior (Fig. 3b). Para *T. remus*, este percentual reduziu a partir da densidade 4 (Fig. 3c), sendo o maior valor (83,7%) registrado na densidade 4 e o menor (58,9%) na 16.

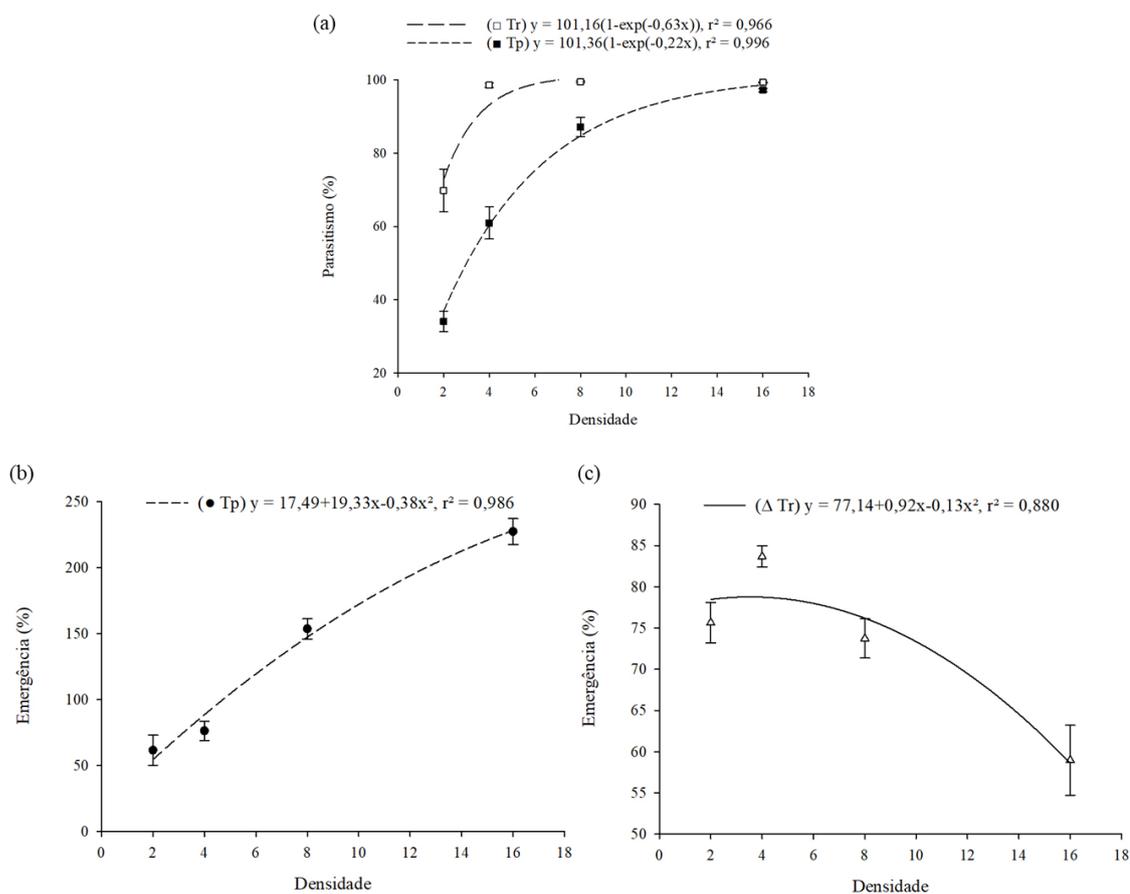


FIGURA 3. Curvas de regressão: (a) porcentagem de parasitismo conjunta de *Telenomus remus* (Tr) e *Trichogramma pretiosum* (Tp) em diferentes densidades de competição intraespecífica por ovos de *Spodoptera frugiperda*; (b) emergência de *T. pretiosum* submetido à competição intraespecífica em diferentes densidades; (c) emergência de *T. remus* submetido à competição intraespecífica em diferentes densidades. Os pontos presentes nas curvas de regressão são baseados na média de 20 repetições (\pm EP).

Foi observado superparasitismo em todas as densidades de *T. pretiosum*. Houve diferença significativa no parasitismo ($F = 79,85$; $gl = 3$; $p < 0,001$) e no superparasitismo ($F = 82,5$; $gl = 3$; $p < 0,001$) entre as densidades avaliadas (Fig. 4a). O número médio de insetos que emergiram na densidade 2 por parasitismo foi de 58,4, semelhante ao da densidade 8 e distinto do constatado na 4 e 2, que diferiram entre si (Fig. 4a). Nas densidades 8 e 16, onde foi observado maior parasitismo, também ocorreu maior superparasitismo (Fig. 4a). O número médio de insetos que emergiram por superparasitismo na densidade 16 foi de 74,5, diferindo da 8, que foi de 28,95 e os menores valores foram constatados nas densidades 2 e 4, semelhantes entre si. Em termos

de proporção, do total dos parasitoides que emergiram na maior densidade 56% foi devido ao superparasitismo, já na menor densidade esse valor foi de apenas 6,6% (Fig. 4b).

A razão sexual em todas as densidades, para ambos os parasitoides foi acima de 0,5, ou seja, desviada para fêmeas (Tabela 1). A probabilidade de emergência de fêmeas na competição intraespecífica de *T. pretiosum* foi maior na densidade 16, a qual não diferiu da densidade 2 ($F = 3,49$; $gl = 3$; $p = 0,019$). Em *T. remus*, esta probabilidade foi maior na densidade 2, seguida da 8 e 16 e menor na 4, sendo que essa última não diferiu da 16 ($F = 6,57$; $gl = 3$; $p < 0,001$).

A menor porcentagem de ovos murchos/inviáveis em *T. pretiosum*, foi verificada na densidade 16, seguida da 8 e as maiores, nas densidades 2 e 4 semelhantes entre si ($F = 32,67$; $gl = 3$; $p < 0,001$) (Tabela 3). A porcentagem de ovos murchos/inviáveis em *T. remus*, foi maior na densidade dois e distinta das demais, que não diferiram entre si ($F = 31,00$; $gl = 3$; $p < 0,001$) (Tabela 3).

Em *T. pretiosum*, a porcentagem de ovos parasitados murchos foi menor nas densidades 8 e 16 e semelhante entre si, enquanto os maiores valores foram registrados nas densidades 2 e 4 que também não diferiram entre si ($F = 8,54$; $gl = 3$; $p < 0,001$) (Tabela 3). Não houve diferença entre a porcentagem de ovos parasitados murchos nas diferentes densidades para *T. remus* ($F = 0,83$; $gl = 3$; $p = 0,482$) (Tabela 3).

Houve diferença na porcentagem de lagartas na competição entre fêmeas de *T. pretiosum* ($F = 80,43$; $gl = 3$; $p < 0,001$) e de *T. remus* ($F = 34,42$; $gl = 1$; $p < 0,001$) (Tabela 3). Em *T. pretiosum*, essa porcentagem foi maior na densidade dois, seguida da quatro e ambas foram distintas das observadas nas maiores densidades, as quais não diferiram entre si. Na competição entre fêmeas de *T. remus*, o percentual de lagartas foi maior na densidade 2 e menor na 4, não se constatou eclosão nas densidades 8 e 16.

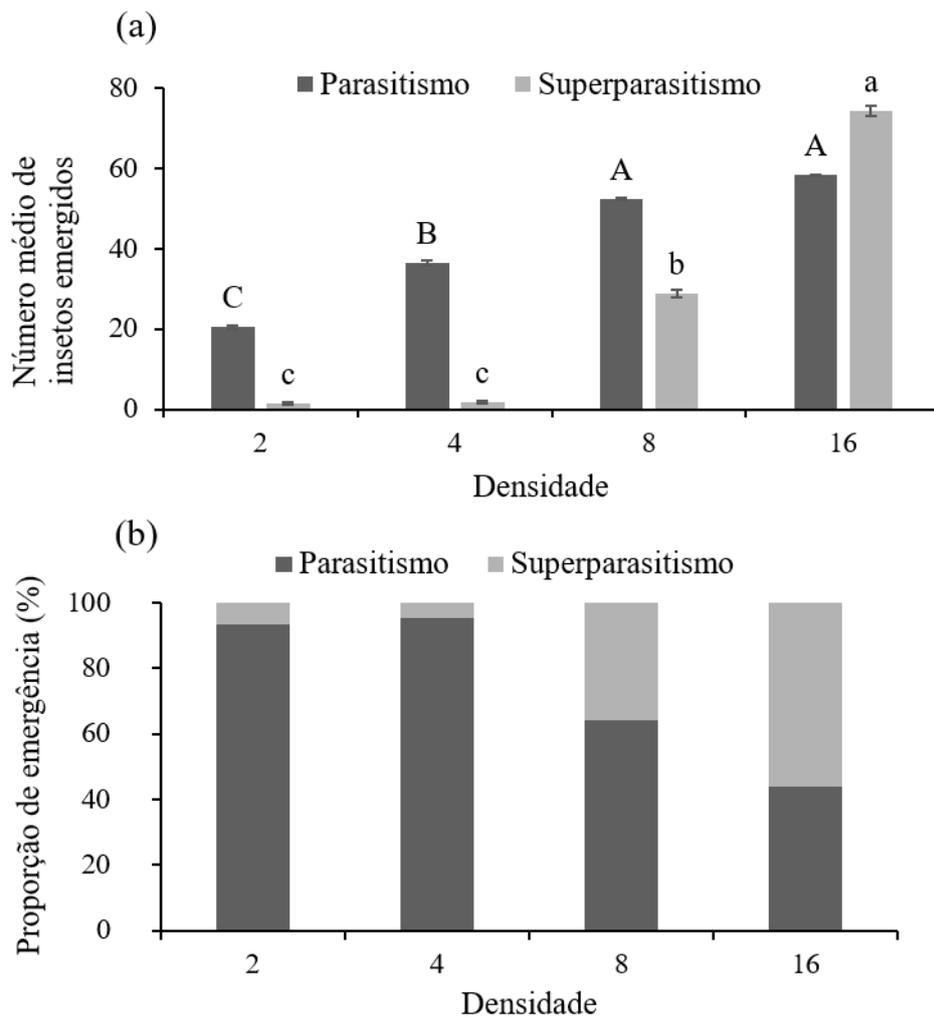


FIGURA 4. Parasitismo e superparasitismo de *Trichogramma pretiosum* (Tp) em competição intraespecífica por ovos de *Spodoptera frugiperda* em diferentes densidades. (a) Número médio (\pm EP) de adultos emergidos de Tp. (b) Proporção de emergência de adultos oriundos do parasitismo e superparasitismo. Letras maiúsculas (parasitismo) e minúsculas (superparasitismo) iguais não diferem entre si por contrastes do modelo quase-poisson ($p < 0,05$).

TABELA 3. Porcentagem média (\pm EP) de ovos murchos, de ovos parasitados murchos e de lagartas eclodidas na competição intraespecífica de *Telenomus remus* (Tr) e *Trichogramma pretiosum* (Tp) em diferentes densidades por ovos de *Spodoptera frugiperda*.

Parasitoide	Densidades ^(a)			
	2	4	8	16
Ovos murchos/inviáveis (%)				
Tp	23,3 \pm 1,80 a	23,3 \pm 2,90 a	10,3 \pm 2,34 b	1,8 \pm 0,31 c
Tr	9,0 \pm 1,50 a	1,3 \pm 0,48 b	0,5 \pm 0,27 b	0,7 \pm 0,19 b
Ovos parasitados murchos (%)				
Tp	20,1 \pm 2,89 a	23,8 \pm 3,17 a	10,7 \pm 1,24 b	10,0 \pm 1,91 b
Tr	6,9 \pm 1,05 a	5,2 \pm 0,82 a	6,6 \pm 1,13 a	5,3 \pm 0,83 a
Lagartas (%)				
Tp	42,7 \pm 3,07 a	15,7 \pm 3,11 b	2,5 \pm 0,77 c	0,9 \pm 0,26 c
Tr	21,2 \pm 5,28 a	0,1 \pm 0,11 b	0,0 \pm 0,00*	0,0 \pm 0,00*

^(a)Médias seguidas pela mesma letra na linha não diferem entre si por contrastes do modelo quase-binomial ($p < 0,05$).

*Tratamentos excluídos das análises devido à ausência de variabilidade.

4.3 Análises morfométricas

O coeficiente de correlação para as variáveis de fêmeas de *T. pretiosum* (Tp) variou de 0,80 para comprimento do corpo (cc) e comprimento da asa (ca) a 0,95 para largura da asa (la) e comprimento da tíbia (ct) e nos machos de *T. pretiosum*, os valores variaram de 0,67 para cc e ca a 0,95 para la e ca. Nas fêmeas de *T. remus* (Tr), a variação foi de 0,37 para cc e ca a 0,61 para cc e ct e nos machos de Tr, de 0,41 para cc e ca a 0,78 para la e ct. Todas as correlações foram positivas e significativas ($p < 0,001$) (Apêndice 1).

4.3.1 Sem competição

Houve diferença significativa em todos os parâmetros morfológicos mensurados entre as fêmeas e entre os machos sem competição (Fig. 5). As fêmeas de *T. pretiosum*, oriundas de *S. frugiperda* (TpSf), apresentaram maior comprimento do corpo ($\chi^2 = 46,23$;

gl = 2; p < 0,001), comprimento da tíbia ($\chi^2 = 31,84$; gl = 2; p < 0,001), comprimento da asa ($\chi^2 = 46,14$; gl = 2; p < 0,001) e largura da asa ($\chi^2 = 46,52$; gl = 2; p < 0,001), que Tp oriundo de ovos de *E. kuehniella* (TpEk). Não houve diferença significativa nos parâmetros mensurados entre os machos de *T. pretiosum* das duas origens.

Quando a comparação foi feita entre os sexos por origem (Fig. 5), fêmeas de TpEk apresentaram menor comprimento (F = 9,15; gl = 1; p = 0,004) e largura da asa (F = 39,04; gl = 1; p < 0,001) que os machos. Porém, não houve diferença no comprimento do corpo (F = 0,98; gl = 1; p = 0,327) e da tíbia (F = 0,02; gl = 1; p = 0,898) entre os sexos. Registrou-se em machos e fêmeas de TpSf igual comprimento da asa (F = 0,90; gl = 1; p = 0,349), largura da asa (F = 0,001; gl = 1; p = 0,973) e comprimento da tíbia (F = 3,38; gl = 1; p = 0,074). Todavia, o comprimento do corpo (F = 18,93; gl = 1; p < 0,001) das fêmeas foi maior que o dos machos.

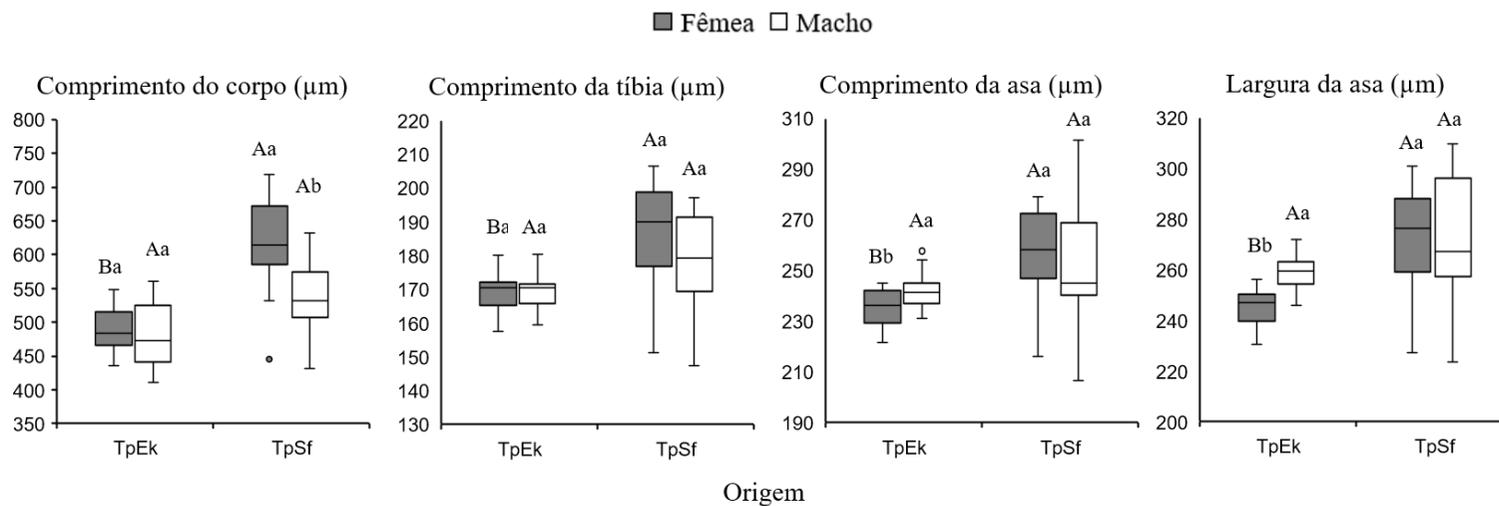


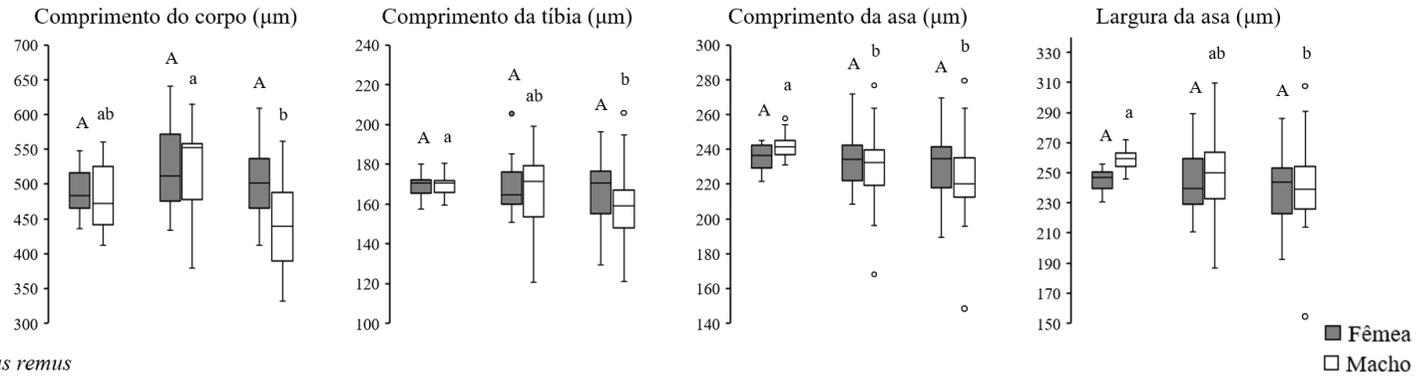
FIGURA 5. Box plots do comprimento do corpo (cc), comprimento da tibia (ct), comprimento da asa (ca) e largura da asa (la) de fêmeas e machos de *Trichogramma pretiosum* (Tp) oriundos de ovos *Spodoptera frugiperda* (Sf) e *Ephesia kuehniella* (Ek), sem competição. Os box plots exibem a linha mediana, os quartis (75 e 25% dos dados), limites superiores e inferiores e os outliers (● e ○). As letras maiúsculas comparam o mesmo sexo entre os tratamentos e as minúsculas comparam fêmeas e machos dentro do tratamento. Tratamentos com letras minúsculas diferentes diferem significativamente entre si pela ANOVA e maiúsculas pelo teste de comparações múltiplas ($\alpha = 0,05$).

4.3.2 Competição intraespecífica

Não houve diferença entre as densidades 2 e 16 e o controle (densidade 1, sem competição) nas variáveis mensuradas para as fêmeas de *T. pretiosum* originadas de *E. kuehniella* (comprimento do corpo: $\chi^2 = 2,78$; gl = 2; p = 0,249; comprimento da tíbia: $\chi^2 = 0,36$; gl = 2; p = 0,836; comprimento da asa: $\chi^2 = 0,55$; gl = 2, p = 0,758; largura da asa: $\chi^2 = 0,48$; gl = 2; p = 0,786) (Fig. 6). Para os machos, houve diferença em todas as variáveis. O comprimento da tíbia ($\chi^2 = 7,04$; gl = 2; p = 0,029) e a largura da asa ($\chi^2 = 32,65$; gl = 2; p < 0,001) foram maiores na densidade 1 quando comparado com a 16. O comprimento do corpo foi maior na densidade 2 em comparação à 16 ($\chi^2 = 10,53$; gl = 2; p = 0,005) e o comprimento da asa somente foi maior na densidade 1 ($\chi^2 = 12,11$; gl = 2; p = 0,002).

Fêmeas de *T. remus* originadas da densidade 16 apresentaram comprimento do corpo significativamente menor do que as oriundas sem competição, no entanto, não diferiram das da densidade dois ($\chi^2 = 15,30$; gl = 2; p < 0,001) (Fig. 6). O comprimento de tíbia ($\chi^2 = 24,02$; gl = 2; p < 0,001) e a largura da asa ($\chi^2 = 12,70$; gl = 2; p = 0,002) também foram menores para as fêmeas emergidas da densidade 16 em relação as demais densidades, que não diferiram entre si (Fig. 6). O comprimento da asa das fêmeas foi semelhante nas três densidades ($\chi^2 = 0,58$; gl = 2; p = 0,747) (Fig. 6). Os machos de *T. remus* oriundos das densidades 1, 2 e 16 apresentaram o comprimento do corpo distinto ($\chi^2 = 30,20$; gl = 2; p < 0,001), sendo que o menor registrado na densidade 16 (Fig. 6). O comprimento da tíbia dos machos foi semelhante nas densidades 1 e 2 e maior que o da densidade 16 ($\chi^2 = 24,36$; gl = 2; p < 0,001) (Fig. 6). Em relação ao comprimento da asa ($\chi^2 = 7,03$; gl = 2; p = 0,03) e a largura ($\chi^2 = 13,2$; gl = 2; p = 0,001) constatou-se diferença apenas entre machos das densidades 2 e 16 (Fig. 6)

Trichogramma pretiosum



Telenomus remus

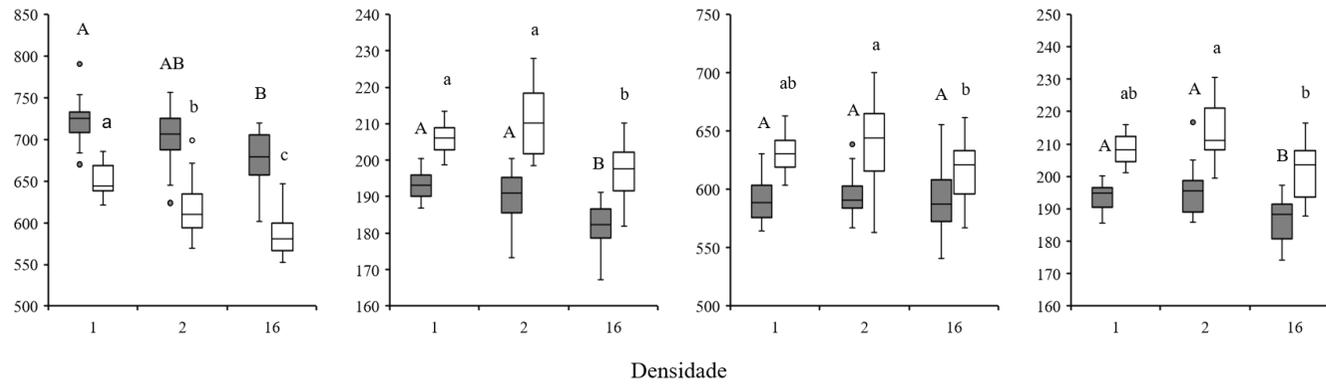


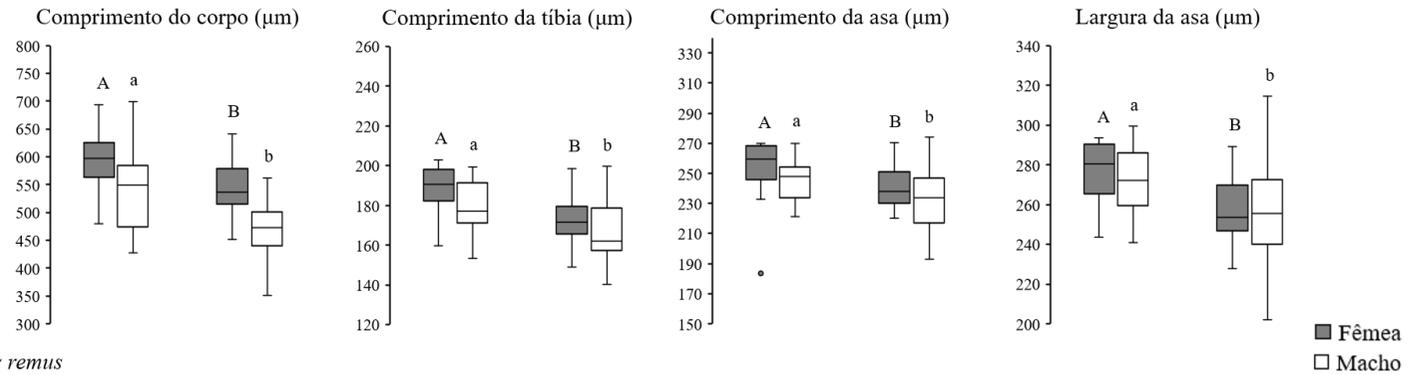
FIGURA 6. Box plots do comprimento do corpo (cc), comprimento da tíbia (ct), comprimento da asa (ca) e largura da asa (la) de fêmeas e machos de *Trichogramma pretiosum* (Tp) e *Telenomus remus* (Tr) em diferentes densidades de competição intraespecífica e sem competição. Os box plots exibem a linha mediana, os quartis (75 e 25% dos dados), limites superiores e inferiores e os outliers (● e ○). As letras maiúsculas comparam fêmeas e as minúsculas os machos entre os tratamentos. Tratamentos com letras diferentes diferem significativamente entre si pelo teste de comparações múltiplas ($\alpha = 0,05$).

4.3.3 Competição interespecífica

Os adultos de *T. pretiosum*, de ambos os sexos, provenientes da densidade 2 apresentaram valores significativamente maiores que os da densidade 16 para todas as variáveis (comprimento do corpo: fêmeas, $F = 7,20$; $gl = 1$; $p = 0,011$; machos, $F = 13,05$; $gl = 1$; $p < 0,001$; comprimento da tibia: fêmeas, $F = 11,99$; $gl = 1$; $p = 0,001$; machos, $F = 7,55$; $gl = 1$; $p = 0,009$; comprimento da asa: fêmeas, $\chi^2 = 4,14$; $gl = 1$; $p = 0,008$; machos, $F = 5,33$; $gl = 1$; $p = 0,026$; largura da asa: fêmeas, $F = 12,4$; $gl = 1$; $p < 0,001$; machos, $\chi^2 = 5,04$; $gl = 1$; $p = 0,024$) (Fig. 7).

Em relação às fêmeas de *T. remus*, apenas o comprimento do corpo foi maior na densidade 16 em relação ao da 2 ($F = 5,73$; $gl = 1$; $p = 0,022$). O comprimento da tibia ($\chi^2 = 1,48$; $gl = 1$; $p = 0,224$), o comprimento da asa ($F = 0,20$; $gl = 1$; $p = 0,652$) e a largura da asa ($F = 0,27$; $gl = 1$; $p = 0,601$) foram semelhantes entre as fêmeas das densidades 2 e 16 (Fig. 7). Os machos de *T. remus* oriundos da densidade 16 diferiram dos da densidade 2 e apresentaram maior comprimento do corpo ($F = 17,81$; $gl = 1$; $p < 0,001$), comprimento de tibia ($F = 32,61$; $gl = 1$; $p < 0,001$), comprimento da asa ($F = 8,52$; $gl = 1$; $p = 0,006$) e largura da asa ($\chi^2 = 23,97$; $gl = 1$; $p < 0,001$) (Fig. 7).

Trichogramma pretiosum



Telenomus remus

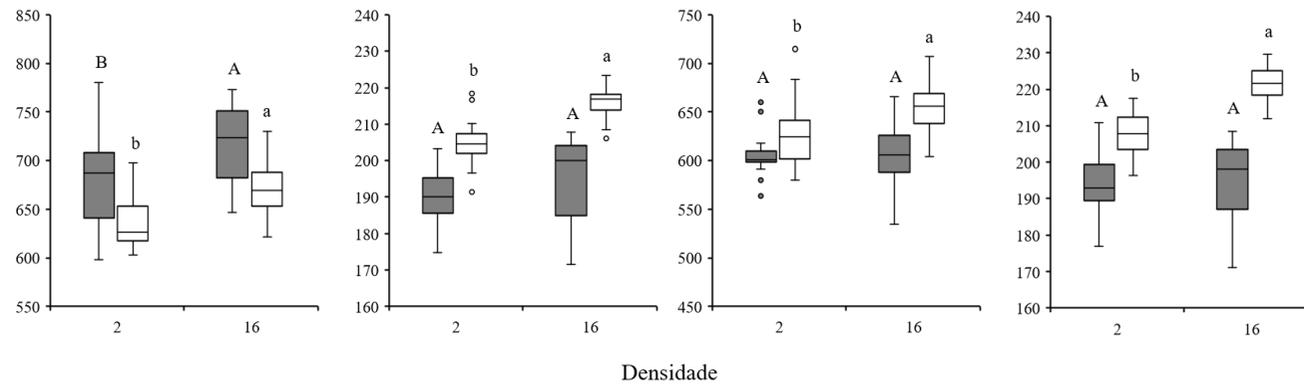


FIGURA 7. Box plots do comprimento do corpo (cc), comprimento da tibia (ct), comprimento da asa (ca) e largura da asa (la) de fêmeas e machos de *Telenomus remus* (Tr) e *Trichogramma pretiosum* (Tp) em diferentes densidades de competição interespecífica oriundos de *Spodoptera frugiperda*. Os box plots exibem a linha mediana, os quartis (75 e 25% dos dados), limites superiores e inferiores e os outliers (● e ○). As letras maiúsculas comparam fêmeas e as minúsculas os machos entre os tratamentos. Tratamentos com letras diferentes diferem significativamente entre si pela ANOVA ou por Kruskal-Wallis ($\alpha = 0,05$).

5 DISCUSSÃO

Os resultados obtidos neste estudo demonstram que o parasitismo de ovos de *S. frugiperda* é influenciado pelo tipo de competição (inter ou intraespecífica) e pela densidade dos parasitoides. Na competição interespecífica, independente da origem do parasitoide *T. pretiosum* (oriundo de *E. kuehniella* ou *S. frugiperda*) a partir da densidade oito (quatro parasitoides de cada espécie) as taxas de parasitismo ultrapassaram os 95%. Nas competições intraespecíficas, *T. remus* já na densidade de quatro parasitoides alcançou 98,6% de parasitismo enquanto para *T. pretiosum* o incremento no parasitismo em função da densidade foi mais lento, aproximando-se da taxa de *T. remus* só na densidade 16. Desta forma *T. remus* mostrou possuir maior potencial de parasitismo do que *T. pretiosum*, sendo que na competição intraespecífica apresentou taxa de parasitismo acima de 60% já na menor densidade (dois indivíduos).

Nossos resultados enfatizam o que foi observado por Carneiro & Fernandes (2012), os quais estudando outras interações entre essas duas espécies de parasitoides constataram que *T. remus* apresentou tempo de busca, de oviposição e intervalo entre oviposições menores, o que aumentou o potencial de parasitismo em relação à *T. pretiosum*. Assim, *T. remus* além de mais rápido poderia deslocar seu competidor por ser maior.

Segundo Cusomano *et al.*, (2016), geralmente a larva que eclode antes acaba se desenvolvendo e vencendo a competição dentro do ovo. Portanto, mesmo que tenha

havido competição intrínseca (dentro do ovo) (Mills, 2006) entre as larvas de *T. remus* e *T. pretiosum*, por ser mais rápido e maior, *T. remus* possui vantagens frente ao seu competidor e isso se refletiu nos resultados obtidos nas competições interespecíficas desse trabalho.

Na competição interespecífica, a emergência dos parasitoides foi também influenciada pela densidade e pela origem de *T. pretiosum*. Quando a origem foi em ovos de *E. kuehniella*, a emergência de *T. remus* decresceu à medida que a densidade aumentou, sendo o menor percentual (35,6%) registrado na densidade 16. Por outro lado, a de *T. pretiosum* seguiu um padrão inverso com maior percentual (28,0%) na maior densidade. A redução da emergência de *T. remus* na maior densidade e o aumento do número de ovos parasitados murchos constatado nessa mesma densidade pode ser consequência do superparasitismo exercido por *T. pretiosum* e até mesmo de *T. remus*, ou do multiparasitismo. A ocorrência do multiparasitismo é comum na natureza e estudos comportamentais mostram que esse fenômeno não é evitado pelas espécies (van Alphen & Visser, 1990). A hipótese é de que a marcação não é reconhecida pelo heteroespecífico (van Alphen & Visser, 1990). Há relatos de espécies de parasitoides que fazem reconhecimento de feromônios de outra, mas tratam-se de espécies semelhantes, logo é sugerido que esse comportamento ocorra apenas entre espécies estritamente próximas (van Alphen & Visser, 1990). Portanto, é provável que o multiparasitismo tenha ocorrido entre as fêmeas de *T. remus* e *T. pretiosum*, o que poderia explicar a maior porcentagem de ovos parasitados murchos e também a baixa emergência de ambas as espécies na densidade 16.

O superparasitismo é considerado uma estratégia reprodutiva, na qual o objetivo é gerar o maior número de indivíduos a fim de compensar o recurso escasso (van Alphen & Visser, 1990), no presente estudo fica claro que fêmeas de *T. pretiosum* utilizaram essa

estratégia à medida que a densidade aumentava. Segundo van Alphen & Viesser (1990), o superparasitismo pode ser prejudicial, pois a prole, geralmente, é afetada morfológicamente (menor tamanho). Este fato foi constatado por Moreira *et al.* (2009) em fêmeas de *T. pretiosum* emergidas de ovos superparasitados de *S. cerealella*, as quais apresentaram menor comprimento de tibia posterior e isso se refletiu na menor capacidade de parasitismo dessas fêmeas, em relação às que foram geradas sem superparasitismo. Embora nosso estudo não tenha avaliado a capacidade de parasitismo da prole gerada por superparasitismo, os resultados demonstraram que ovos de *S. frugiperda* podem comportar mais de uma larva de *T. pretiosum* sem afetar os parâmetros morfométricos do adulto. Entretanto, o superparasitismo não atingiu o seu máximo, já que na curva de emergência não observamos uma tendência de platô desse parâmetro na densidade 16, logo, é provável que haja uma densidade ótima ajustada pela fêmea para a máxima emergência de sua descendência sem maiores efeitos sobre a morfologia de machos e fêmeas, conseqüentemente sobre o *fitness* da prole.

No caso de *T. remus* é bastante incomum a ocorrência de superparasitismo, segundo Schwartz & Gerling (1974) esse pode ocorrer durante a primeira hora após a primeira oviposição e, mesmo em um ovo superparasitado, apenas uma larva acaba se desenvolvendo. Além disso, as fêmeas de *T. remus*, como outras de Platygastriidae, após o parasitismo costumam esfregar o seu ovipositor sobre o ovo do hospedeiro depositando sinais químicos que são percebidos por outras fêmeas da mesma espécie e com isso o superparasitismo tende a ser evitado (Rabb & Bradley, 1970; Johnson, 1984).

A redução da emergência de *T. remus* quando este esteve com o coespecífico, sugere que possa ter ocorrido superparasitismo, a competição entre as larvas por recursos limitados, não permitiu o desenvolvimento completo dessas, afetando negativamente a emergência quando as fêmeas de *T. remus* estavam em altas densidades. No entanto, não

se verificou aumento do número de ovos murchos e parasitados murchos com aumento da densidade na competição intraespecífica de *T. remus*. O fato das fêmeas de *T. remus* oriundas dessa competição terem tíbia e asas menores na maior densidade comparada com a menor e os machos menores para todas as variáveis mensuradas, demonstra uma possível redução do *fitness* em relação ao aumento da densidade quando na competição com coespecíficos, o que pode ter refletido na redução da emergência. Entretanto, não é possível afirmar que de fato isso tenha ocorrido uma vez que não foram mensuradas as fêmeas oriundas das densidades 4 e 8.

Os resultados de morfometria na competição interespecífica com *T. pretiosum* vindo de *S. frugiperda* demonstraram que a prole de *T. pretiosum* emergida da densidade 2, de ambos os sexos, foi maior que na 16 em todos os parâmetros mensurados, indicando o efeito do hospedeiro e da densidade nessa espécie. Em relação a *T. remus*, as fêmeas foram iguais nas duas densidades (pela maioria das variáveis mensuradas) e os machos de *T. remus* foram maiores na densidade 16. Esses resultados sugerem que, quando a origem de ambos os parasitoides foram em *S. frugiperda*, a maior densidade de competição interespecífica diminuiu o *fitness* de *T. pretiosum*, enquanto o de *T. remus* se manteve e/ou foi maior de acordo com o aumento das medidas dos machos. Além disso, a maior emergência de *T. pretiosum* e menor de *T. remus* na densidade dois, o oposto do observado quando *T. pretiosum* teve origem em *E. kuehniella*, pode ser decorrente da experiência pré-imaginal obtida pelo parasitoide. Segundo Cobert (1985), as informações adquiridas na fase imatura podem ser transmitidas para a fase adulta pela Hipótese do Legado Químico, a qual prediz que os compostos químicos presentes no ambiente de desenvolvimento larval também estariam presentes na hemolinfa dos insetos ou na camada mais externa do hospedeiro e influenciam na resposta quimiosensorial e na escolha do adulto. Assim, após uma geração em *S. frugiperda*, *T. pretiosum* pode ter

reconhecido seu hospedeiro mais rapidamente, aumentando a capacidade de parasitar ovos de *S. frugiperda* nas baixas densidades ao competir com *T. remus*. Apesar disso, *T. remus* ainda foi superior a *T. pretiosum* considerando as duas origens desta última espécie.

Apesar dessas diferenças na emergência e do superparasitismo observado na competição intraespecífica de *T. pretiosum*, a razão sexual em todas as competições, densidades e para as duas espécies de parasitoides foi desviada para fêmeas. Nas competições interespecíficas *T. pretiosum* teve razão sexual maior que *T. remus* e os valores decaíram com o aumento da densidade. Na competição intraespecífica o aumento da densidade não afetou a razão sexual de *T. pretiosum*, que ficou sempre acima de 0,6 e, em *T. remus*, esta foi apenas menor na densidade dois. Em ovos de *S. frugiperda*, a razão sexual de *T. remus* registrada no presente trabalho variou de 0,53 a 0,67, menor que os encontrados por Pomari *et al.* (2012) (0,71 a 0,81) e por Guevara (2013) (média de 0,79). Segundo Cave (2000), a razão sexual em *T. remus* em condições de superparasitismo pode ser reduzida para valores próximos a 0,5 em razão da maior proporção de machos, isso pode explicar a redução observada no presente trabalho.

Em relação à *T. pretiosum*, Silva (2012) constatou que as competições intraespecífica e interespecífica de *T. pretiosum* e *T. atopovirilia* não afetaram a razão sexual, semelhante ao que foi observado no presente estudo. Pratissoli *et al.* (2005) relataram que em condições de baixas densidades de ovos do hospedeiro em relação ao número de fêmeas, a razão sexual de três espécies de *Trichogramma* diminuiu pela indução da maior emergência de machos. Por outro lado, nossos resultados da competição intraespecífica de *T. pretiosum* não demonstraram isso. É importante ressaltar, que no estudo de Pratissoli *et al.* (2005) foram utilizadas fêmeas de *T. pretiosum* recém-emergidas, isso pode ter interferido nos resultados de razão sexual observados, pois é possível que estas fêmeas não tenham acasalado e com isso a reprodução por

partenogênese arrenótoca (no qual ovos não fertilizados originam machos) pode ter ocorrido.

Os parâmetros mensurados nesse trabalho como comprimento do corpo, tibia, asa e largura da asa são sugeridos como indicadores de *fitness* em diversas espécies de parasitoides (Souza, 2017) principalmente, dos órgãos locomotores, que estariam relacionados com maior capacidade de dispersão no ambiente (Gardner & Lenteren, 1986), longevidade e fecundidade (Jervis *et al.*, 2003). O tamanho do hospedeiro está diretamente relacionado com as dimensões do parasitoide (Gautum, 1986; Godfray, 1994) e o tamanho do corpo com a capacidade de *fitness* (Godfray, 1994), entretanto, é importante ressaltar que nem sempre o maior tamanho do corpo indica maior aptidão do parasitoide (Wang *et al.*, 2004), uma vez que o custo do maior *fitness* pode ser refletido em maior tempo de desenvolvimento ou maior mortalidade juvenil (Harvey & Strand, 2002; Dorn & Beckage, 2007). O tamanho do parasitoide também pode ser decorrente da qualidade do hospedeiro em termos nutricionais (Jones *et al.*, 2015).

Diante dos resultados obtidos nesse trabalho, foi observado que a nossa hipótese inicial de que *T. remus* seria mais eficiente que *T. pretiosum* em parasitar ovos de *S. frugiperda*, mesmo em baixas densidades foi atendida. Entretanto, é importante notar que quando se utilizou os dois parasitoides em conjunto a porcentagem de parasitismo foi maior nas menores densidades do que apenas quando foi utilizado o *T. pretiosum*. Assim, a associação de ambos pode ser benéfica quando se pensa no controle de lepidópteros com hábito de oviposição em camadas e também no controle do espectro de espécies praga desta ordem quando a densidade populacional destas não está alta.

A segunda hipótese, na qual *T. pretiosum* seria inibido por *T. remus* com o aumento da densidade, porém seria mais competitivo quando oriundo de *S. frugiperda*, foi confirmada em parte. *Telenomus remus* foi mais competitivo (maior emergência),

porém o aumento da densidade favoreceu *T. pretiosum* apenas quando oriundo de *E. kuehniella*, hospedeiro no qual estava sendo criado por várias gerações. Nas criações massais *T. pretiosum* é normalmente criado em *E. kuehniella* para ser liberado a campo. Assim, esse fator não foi um obstáculo na competição com outra espécie de parasitoide por ovos de *S. frugiperda*. Porém, para a melhor compreensão do efeito do hospedeiro de origem na competição interespecífica, seria interessante a realização de estudos utilizando *T. pretiosum* criado por mais gerações em ovos de *S. frugiperda*.

A terceira hipótese, de que o aumento da densidade incrementaria o parasitismo de ambas as espécies, mas afetaria a morfometria tanto na competição inter quanto na intraespecífica, foi confirmada. Houve incremento do parasitismo com o aumento da densidade e a morfometria foi alterada em pelo menos um dos sexos dos parasitoides. Entretanto, a nossa hipótese que a emergência aumentaria com o aumento da densidade nas competições intraespecíficas somente se confirmou para *T. pretiosum*. Assim, o tipo de competição e a densidade afetaram a morfometria de machos e fêmeas das duas espécies de parasitoides, o que pode ter alterado o *fitness* da prole e, conseqüentemente, a sua emergência. Dessa forma, altas densidades de criação e de liberação de *T. remus* poderiam afetar negativamente esse parasitoide. Ademais, foi observado superparasitismo com o aumento da densidade na competição intraespecífica de *T. pretiosum* e esse não alterou marcadamente a morfometria e a razão sexual da prole. Assim, o superparasitismo em ovos de *S. frugiperda* pode ser uma ótima estratégia para essa espécie.

Por fim, estudos com a prole originada desses cenários de competição, relacionando caracteres morfométricos com parâmetros biológicos, como parasitismo, emergência e razão sexual seriam adequados para elucidar melhor os fatores que influenciam no *fitness* de *T. remus* e *T. pretiosum*. Ensaio em semicampo seriam

relevantes para averiguar se há conformidade com o que foi observado em laboratório neste estudo e, assim, auxiliar na recomendação da densidade de liberação de parasitoides para o controle biológico aplicado.

6 CONCLUSÕES

- O aumento da densidade de *T. remus* e *T. pretiosum* incrementa o parasitismo total em ovos de *S. frugiperda* em competição inter e intraespecífica.
- *Telenomus remus* é superior ao competir com *T. pretiosum* no parasitismo de ovos de *S. frugiperda*, independentemente da origem de *T. pretiosum*.
- O hospedeiro de origem de *T. pretiosum* afeta a emergência da prole em competição interespecífica.
- A emergência de *T. remus* é afetada negativamente com aumento da densidade em competição intraespecífica.
- Em competição intraespecífica o superparasitismo é evidente em *T. pretiosum* com o aumento da densidade.
- O hospedeiro de origem tem influência nos parâmetros morfométricos de machos e fêmeas e na razão sexual de *T. pretiosum*
- A competição intra e interespecífica afeta os parâmetros morfométricos da prole de *T. remus* e *T. pretiosum*.

7 REFERÊNCIAS

- ADAMCZYK, J. J. Jr. *et al.* Larval survival and development of the fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) on normal and transgenic cotton expressing the *Bacillus thuringiensis* CryIA (c) δ -endotoxin. **Journal of Economic Entomology**, Lanham, v. 91, n. 2, p. 539-545, 1998.
- ALUJA, M. *et al.* Inter-specific competition and competition-free space in the tephritid parasitoids *Utetes anastrephae* and *Doryctobracon areolatus* (Hymenoptera: Braconidae: Opiinae). **Ecological Entomology**, Saint Albans, v. 38, n. 5, p. 485-496, 2013.
- AMANCIO, M. B. **Criação de *Telenomus remus* Nixon (1937) (Hymenoptera: Platygasteridae):** seleção de insetos e avaliação de alimentos para adultos. 2017. 78 f. Dissertação (Mestrado em Agronomia) – Programa de Pós-Graduação em Ciências Agrárias e Veterinárias, Universidade Estadual Paulista, Jaboticabal, 2017.
- ARIM, M.; JAKSIC, F. M. Productivity and food web structure: association between productivity and link richness among top predators. **Journal of Animal Ecology**, London, v. 74, n. 1, p. 31-40, 2005.
- ARIM, M.; MARQUET, P. A. Intraguild predation: a widespread interaction related to species biology. **Ecology Letters**, Hoboken, v. 7, n. 7, p. 557-564, 2004.
- AWMACK, C. S.; LEATHER, S. R. Host plant quality and fecundity in herbivorous insects. **Annual Review of Entomology**, Palo Alto, v. 47, n. 1, p. 817-844, 2002.
- AYVAZ, A. *et al.* Dispersal ability and parasitization performance of egg parasitoid *Trichogramma evanescens* Westwood (Hymenoptera: Trichogrammatidae) in field and storage conditions. **Turkish Journal of Biology**, Ankara, v. 32, n. 2, p. 127-133, 2008.
- BAI, B. *et al.* The effect of host size on quality attributes of the egg parasitoid, *Trichogramma pretiosum*. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Dordrecht, v. 64, n. 1, p. 37-48, 1992.
- BALOCH, M. N. *et al.* Mapping potential distribution of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) in central Asia. **Insects**, Beijing, v. 11, n. 3, [art.] 172, 2020.

- BARCELOS, P. H. S.; ANGELINI, M. R. Controle de *Spodoptera frugiperda* (Smith, 1797) em diferentes tecnologias Bts (*Bacillus thuringiensis*) na cultura do milho. **Journal of Neotropical Agriculture**, Cassilândia, v. 5, n. 1, p. 35-40, 2018.
- BARROS, E. M. *et al.* Development of *Spodoptera frugiperda* on different hosts and damage to reproductive structures in cotton. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Dordrecht, v. 137, n. 3, p. 237-245, 2010.
- BARROS, E. M.; TORRES, J. B.; BUENO, A. F. Oviposition, development, and reproduction of *Spodoptera frugiperda* (JE Smith)(Lepidoptera: Noctuidae) fed on different hosts of economic importance. **Neotropical Entomology**, Londrina, v. 39, n. 6, p. 996-1001, 2010.
- BARTLETT, M. S. A note on the multiplying factors for various χ^2 approximations. **Journal of the Royal Statistical Society: Series B (Methodological)**, Hoboken, v. 16, n. 2, p. 296-298, 1954.
- BEGON, M.; TOWNSEND, C. R.; HARPER, J. L. **Ecology**: from individuals to ecosystems. 4th ed. Malden: Blackwell Publishing, 2006.
- BENNETT, D. M.; HOFFMANN, A. A. Effects of size and fluctuating asymmetry on field fitness of the parasitoid *Trichogramma carverae* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). **Journal of Animal Ecology**, London, v. 67, n. 4, p. 580-591, 1998.
- BESERRA, E. B.; PARRA, J. R. P. Biology and parasitism of *Trichogramma atopovirilia* Oatman & Platner and *Trichogramma pretiosum* Riley (Hymenoptera, Trichogrammatidae) on eggs of *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) (Lepidoptera, Noctuidae). **Revista Brasileira de Entomologia**, Curitiba, v. 48, n. 1, p. 119-126, 2004.
- BOIVIN, G. Phenotypic plasticity and fitness in egg parasitoids. **Neotropical Entomology**, Londrina, v. 39, n. 4, p. 457-463, 2010a.
- BOIVIN, G. Reproduction and immature development of egg parasitoids. *In*: CÔNSOLI, F. L.; PARRA, J. R. P.; ZUCCHI, R. A. (ed.). **Egg parasitoids in agroecosystems with emphasis on *Trichogramma***. Dordrecht: Springer, 2010b. cap. 1, p. 1-24.
- BOIVIN, G.; LAGACÉ, M. Effet de la taille sur la fitness de *Trichogramma evanescens* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *In*: CONFÉRENCE INTERNATIONALE FRANCOPHONE D'ENTOMOLOGIE, 4., 1998, Saint Malo. **Annales de la Société Entomologique de France**. Paris: Académie des Sciences, 1999. p. 371-378.
- BRASIL. Instrução Normativa Conjunta nº 2, de 12 de julho de 2013. Estabelece as especificações de referência de produtos fitossanitários com uso aprovado para a agricultura orgânica. **Diário Oficial da União**: seção 1, Brasília, DF, v. 134, p. 6, 15 jul. 2013.
- BRASIL. Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento. **AGROFIT - Sistema de agrotóxicos fitossanitários**. [Base de Dados]. Brasília, DF: MAPA, 2018.

Disponível em: http://agrofit.agricultura.gov.br/agrofit_cons/principal_agrofit_cons. Acesso em: 23 abr. 2021.

BUENO, R. C. O. D. F. *et al.* Biology and thermal requirements of *Telenomus remus* reared on fall armyworm *Spodoptera frugiperda* eggs. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 38, n. 1, p. 1-6, 2008.

BUENO, R. C. O. D. F. *et al.* Parasitism capacity of *Telenomus remus* Nixon (Hymenoptera: Scelionidae) on *Spodoptera frugiperda* (Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) eggs. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, Curitiba, v. 53, n. 1, p. 133-139, 2010.

BUNTIN, G. D. Corn expressing Cry1Ab or Cry1F endotoxin for fall armyworm and corn earworm (Lepidoptera: Noctuidae) management in field corn for grain production. **Florida Entomologist**, Lanham, v. 91, n. 4, p. 523-530, 2008.

BUNTIN, G. D. *et al.* Plant-incorporated *Bacillus thuringiensis* resistance for control of fall armyworm and corn earworm (Lepidoptera: Noctuidae) in corn. **Journal of Economic Entomology**, Lanham, v. 97, n. 5, p. 1603-1611, 2004.

BURTET, L. M. *et al.* Managing fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae), with Bt maize and insecticides in southern Brazil. **Pest Management Science**, New York, v. 73, n. 12, p. 2569-2577, 2017.

BUSATO, G. R. *et al.* Biologia comparada de populações de *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) em folhas de milho e arroz. **Neotropical Entomology**, Londrina, v. 34, n. 5, p. 743-750, 2005.

CABI - CAB INTERNATIONAL. *Trichogramma pretiosum*. [Datasheet]. Wallingford: CABI, 2021. Disponível em: <https://www.cabi.org/isc/datasheet/54771>. Acesso em: 15 abr. 2021.

CARNEIRO, T. R.; FERNANDES, O. A. Interspecific interaction between *Telenomus remus* (Hymenoptera: Platygasteridae) and *Trichogramma pretiosum* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) on *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) eggs. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, v. 84, n. 4, p. 1127-1135, 2012.

CARNEIRO, T. R.; FERNANDES, O. A.; CRUZ, I. Influência da competição intra-específica entre fêmeas e da ausência de hospedeiro no parasitismo de *Telenomus remus* Nixon (Hymenoptera, Scelionidae) sobre ovos de *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) (Lepidoptera, Noctuidae). **Revista Brasileira de Entomologia**, São Paulo, v. 53, n. 3, p. 482-486, 2009.

CAVE, R. D. Biology, ecology and use in pest management of *Telenomus remus*. **Biocontrol News and Information**, Heidelberg, v. 21, n. 1, p. 21-26, 2000.

CHANDRASENA, D. I. *et al.* Characterization of field-evolved resistance to *Bacillus thuringiensis*-derived Cry1F δ -endotoxin in *Spodoptera frugiperda* populations from Argentina. **Pest Management Science**, London, v. 74, n. 3, p. 746-754, 2018.

- CLOUTIER, C. *et al.* Host instar, body size and fitness in the koinobiotic parasitoid *Aphidius nigripes*. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Dordrecht, v. 97, n. 1, p. 29-40, 2000.
- CÔNSOLI, F. L.; ROSSI, M. M.; PARRA, J. R. P. Developmental time and characteristics of the immature satges of *Trichogramma galloi* and *T. pretiosum* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). **Revista Brasileira de Entomologia**, Curitiba, v. 43, p. 271-275, 1999.
- COOK, D. R.; LEONARD, B. R.; GORE, J. Field and laboratory performance of novel insecticides against armyworms (Lepidoptera: Noctuidae). **Florida Entomologist**, Gainesville, v. 87, n. 4, p. 433-439, 2004.
- CRUZ, I. **A lagarta-do-cartucho na cultura do milho**. Sete Lagoas: Embrapa Milho e Sorgo, 1995, 45 p. (Circular Técnica, 21).
- CRUZ, I. *et al.* Damage of *Spodoptera frugiperda* (Smith) in different maize genotypes cultivated in soil under three levels of aluminium saturation. **International Journal of Pest Management**, London, v. 45, n. 4, p. 293-296, 1999.
- CRUZ, I. *et al.* **Monitoramento de parasitoides de lagartas de *Spodoptera frugiperda* (JE Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) em municípios de Minas Gerais, Brasil**. Sete Lagoas: Embrapa Milho e Sorgo, 2009. 29 p. (Documentos, 92).
- CRUZ, I. Manejo de pragas da cultura do milho. *In*: CRUZ, J. C. *et al.* (ed.). **A cultura do milho**. Sete Lagoas: Embrapa Milho e Sorgo, 2008. cap.12, p. 303-362.
- CRUZ, I.; FIGUEIREDO, M. L. C.; SILVA, R. B. **Monitoramento de adultos de *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) e *Diatraea saccharalis* (Fabricius) (Lepidoptera: Pyralidae) em algumas regiões produtoras de milho no Brasil**. Sete Lagoas: Embrapa Milho e Sorgo, 2010. 42 p. (Documentos, 93).
- CRUZ, I.; MONTEIRO, M. A. R. **Controle biológico da lagarta do cartucho do milho, *Spodoptera frugiperda*, utilizando o parasitoide *Trichogramma pretiosum***. Sete Lagoas: Embrapa Milho e Sorgo, 2004. 4 p. (Comunicado Técnico, 98).
- CUSUMANO, A. *et al.* Intraguild interactions between two egg parasitoids exploring host patches. **BioControl**, Heidelberg, v. 56, n. 2, p. 173-184, 2011.
- CUSUMANO, A.; PERL, E.; COLAZZA, S. Interspecific competition/facilitation among insect parasitoids. **Current Opinion in Insect Science**, Amsterdam, v. 14, p. 12-16, 2016.
- DAHLAN, A.; GORDH, G. Development of *Trichogramma australicorn* Girault (Hymenoptera: Trichogrammatidae) on *Helicoverpa armigera* (Hubner) eggs (Lepidoptera: Noctuidae). **Australian Journal of Entomology**, Hoboken, v. 35, n. 4, p. 337-344, 1996.

DAVIS, F. M.; NG, S. S.; WILLIAMS, W. P. Visual rating scales for screening whorl-stage corn for resistance to fall armyworm. **Technical Bulletin**, State College, n. 186, p. 1-9, 1992.

DEQUECH, S. T. B.; SILVA, R. F. P.; FIUZA, L. M. Ocorrência de parasitoides de *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) (Lep., Noctuidae) em lavouras de milho em Cachoeirinha, RS. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 34, n. 4, p. 1235-1237, 2004.

DIFONZO, C.; PORTER, P.; TILMON, K. **The handy Bt trait table for US corn production**. [United States], 2020. Disponível em: https://agrilife.org/lubbock/files/2020/02/BtTraitTable_FEB_2020.pdf. Acesso em: 17 maio 2021.

DOYON, J.; BOIVIN, G. Impact of the timing of male emergence on mating capacity of males in *Trichogramma evanescens* Westwood. **BioControl**, Heidelberg, v. 51, n. 6, p. 703-713, 2006.

ELLERS, J.; VAN ALPHEN, J. J. M.; SEVENSTER, J. G. A field study of size–fitness relationships in the parasitoid *Asobara tabida*. **Journal of Animal Ecology**, London, v. 67, n. 2, p. 318-324, 1998.

EPPO – EUROPEAN AND MEDITERANEAN PLANT PROTECTION. *Spodoptera frugiperda*. [EPPO Datasheet]. Paris, 2020. Disponível em: <https://gd.eppo.int/taxon/LAPHFR/datasheet>. Acesso em: 21 maio 2021.

FARIAS, J. R. *et al.* Field-evolved resistance to Cry1F maize by *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) in Brazil. **Crop Protection**, Oxford, v. 64, p. 150-158, 2014.

FAVERO, S. **Controle da lagarta-do-cartucho-do-milho, *Spodoptera frugiperda* (J. E. SMITH) (Lepidoptera: Noctuidae): interações entre milho resistente, inseticidas e inimigos naturais**. 1998. 53 f. Tese (Doutorado) – Programa de Pós-Graduação em Produção Vegetal, Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Rio de Janeiro, 1998.

FERNANDES, F. O. *et al.* **Desenvolvimento de *Spodoptera frugiperda* (Smith, 1797) em cultivares de milho em laboratório**. Pelotas: Embrapa Clima Temperado, 2017. 35 p. (Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento, 264).

FERRAZ, M. C. V. D. **Determinação das exigências térmicas de *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith, 1797) (Lepidoptera: Noctuidae) em cultura de milho**. 1982. 75 f. Dissertação (Mestrado em Fitotecnia) - Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 1982.

FERREIRA, C. P.; GODOY, W. A. C. **Ecological modelling applied to entomology**. Cham: Springer, 2014.

FERRER, F. Biological control of agricultural insect pests in Venezuela: advances, achievements, and future perspectives. **Biocontrol News and Information**, Heidelberg, v. 22, n. 3, p. 67-74, 2001.

- FIGUEIREDO, M. L. C.; DELLA LUCIA, T. M. C.; CRUZ, I. Effect of *Telenomus remus* Nixon (Hymenoptera: Scelionidae) density on control of *Spodoptera frugiperda* (Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) egg masses upon release in a maize field. **Revista Brasileira de Milho e Sorgo**, Sete Lagoas, v. 1, n. 2, p. 12-19, 2002.
- FIGUEREDO, M. L. C. *et al.* Associação entre inimigos naturais e *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith, 1797) (Lepidoptera: Noctuidae) na cultura do milho. **Revista Brasileira de Milho e Sorgo**, Sete Lagoas, v. 5, n. 3, p. 340-350, 2006.
- FONTES, E. M. G.; VALADARES-INGLIS, M. C. **Controle biológico de pragas da agricultura**. Brasília, DF: Embrapa, 2020.
- GARCÍA-MEDEL, D. *et al.* Foraging behavior by six fruit fly parasitoids (Hymenoptera: Braconidae) released as single-or multiple-species cohorts in field cages: Influence of fruit location and host density. **Biological Control**, Orlando, v. 43, n. 1, p. 12-22, 2007.
- GAUTUM, R. D. Influence of different noctuid hosts on the parasitisation by *Telenomus remus* Nixon (Scelionidae: Hymenoptera). **Journal of Entomological Research**, Nova Delhi, v. 10, p. 70-73 1986.
- GIOLO, F. P. *et al.* Parâmetros biológicos de *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith, 1797) (Lep.: Noctuidae) oriundas de diferentes localidades e hospedeiros. **Revista Brasileira de Agrociência**, Pelotas, v. 8, n. 3, p. 219-224, 2002.
- GIRAUDOUX, P. *et al.* **pgirmess**: spatial analysis and data mining for field ecologists. R package version 1.6.9. [Vienna: The R Foundation], 2018. Pacote destinado à leitura, escrita e transformação de dados espaciais e sazonais, seleção de modelos e testes estatísticos específicos para ecologistas. Disponível em: <https://CRAN.R-project.org/package=pgirmess>. Acesso em: 22 nov. 2020.
- GODFRAY, H. C. J. **Parasitoids**: behavioral and evolutionary ecology. Princeton: Princeton University Press, 1994.
- GOERGEN, G. *et al.* First report of outbreaks of the fall armyworm *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) (Lepidoptera, Noctuidae), a new alien invasive pest in West and Central Africa. **PLOS ONE**, San Francisco, v. 11, n. 10, [art.] e0165632, 2016.
- GOMES, S. M. **Comparação de três hospedeiros alternativos para criação e produção massal de *Trichogramma pretiosum* Riley, 1879 e *T. galloi* Zucchi, 1988**. 1997. 106 f. Dissertação (Mestrado em Ciências) – Programa de Pós-Graduação em Ciências Agrárias, Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 1997.
- GOULART, M. M. P. *et al.* Interaction between *Telenomus remus* and *Trichogramma pretiosum* in the management of *Spodoptera* spp. **Revista Brasileira de Entomologia**, São Paulo, v. 55, n. 1, p. 121-124, 2011.
- GREENBERG, S. M.; NORDLUND, D. A.; WU, Z. Influence of rearing host on adult size and ovipositional behavior of mass produced female *Trichogramma minutum* Riley

and *Trichogramma pretiosum* Riley (Hymenoptera: Trichogrammatidae). **Biological Control**, Orlando, v. 11, n. 1, p. 43-48, 1998.

GUEVARA, N. N. **Bioecología comparada de duas linhagens de *Telenomus remus* Nixon (Hymenoptera: Platygasteridae) parasitando ovos de *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae)**. 2013. 74 f. Dissertação (Mestrado em Agronomia) – Programa de Pós-Graduação em Ciências Agrárias e Veterinárias, Universidade Estadual Paulista, Jaboticabal, 2013.

GUTIÉRREZ-MORENO, R. *et al.* Field-evolved resistance of the fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) to synthetic insecticides in Puerto Rico and Mexico. **Journal of Economic Entomology**, Lanham, v. 112, n. 2, p. 792-802, 2018.

HAGVAR, E. B. Interspecific competition in parasitoids, with implications for biological control. **Acta Entomologica Bohemoslovaca**, Praha, v. 86, n. 5, p. 321-335, 1989.

HARVEY, J. A.; HARVEY, I. F.; THOMPSON, D. J. Flexible larval growth allows use of a range of host sizes by a parasitoid wasp. **Ecology**, Washington, DC, v. 75, n. 5, p. 1420-1428, 1994.

HARVEY, J. A.; POELMAN, E. H.; TANAKA, T. Intrinsic inter- and intraspecific competition in parasitoid wasps. **Annual Review of Entomology**, Palo Alto, v. 58, p. 333-351, 2013.

HERNÁNDEZ, D.; FERRER, F.; LINARES, B. Introducción de *Telenomus remus* Nixon (Hym.: Scelionidae) para controlar *Spodoptera frugiperda* (Lep.: Noctuidae) en Yaritagua - Venezuela. **Agronomía Tropical**, Maracay, v. 39, n. 4/6, p. 199-205, 1989.

HOTHORN, T. *et al.* Simultaneous inference in general parametric models. **Biometrical Journal**, Weinheim, v. 50, n. 3, p. 346-363, 2015.

HOUGARDY, E.; MILLS, N. J. The influence of host deprivation and egg expenditure on the rate of dispersal of a parasitoid following field release. **Biological Control**, Orlando, v. 37, n. 2, p. 206-213, 2006.

HUANG, F. *et al.* Cry1F resistance in fall armyworm *Spodoptera frugiperda*: single gene versus pyramided Bt maize. **PLOS ONE**, San Francisco, v. 9, n. 11, [art.] e112958, 2014.

HUANG, F. *et al.* Frequency of *Bacillus thuringiensis* Cry1A. 105 resistance alleles in field populations of the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda*, in Louisiana and Florida. **Crop Protection**, Oxford, v. 83, p. 83-89, 2016.

JERVIS, M. A.; ELLERS, J.; HARVEY, J. A. Resource acquisition, allocation, and utilization in parasitoid reproductive strategies. **Annual Review of Entomology**, Palo Alto, v. 53, p. 361-385, 2008.

- JOHNSON, N. F. **Systematics of nearctic telenomus**: classification and revisions of the *podisi* and *phymatae* species groups (Hymenoptera: Scelionidae). Columbus: Ohio Biological Survey, 1984.
- KASAMATSU, E.; ABE, J. Influence of body size on fecundity and sperm management in the parasitoid wasp *Anisopteromalus calandrae*. **Physiological Entomology**, Saint Albans, v. 40, n. 3, p. 223-231, 2015.
- KENIS, M. *et al.* *Telenomus remus*, a candidate parasitoid for the biological control of *Spodoptera frugiperda* in Africa, is already present on the continent. **Insects**, Beijing, v. 10, n. 4, [art. 92], 2019.
- KESTER, K. M.; JACKSON, D. M. When good bugs go bad: intraguild predation by *Jalysus wickhami* on the parasitoid, *Cotesia congregata*. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Dordrecht, v. 81, n. 3, p. 271-276, 1996.
- KING, B. H. Host-size-dependent sex ratios among parasitoid wasps: does host growth matter? **Oecologia**, Bloomington v. 78, n. 3, p. 420-426, 1989.
- KNUTSON, A. **The Trichogramma manual**. College Station: Texas Agricultural Extension Service, Texas A & M University System, 1998.
- KÖLLIKER-OTT, U. M. *et al.* Are wing size, wing shape and asymmetry related to field fitness of *Trichogramma* egg parasitoids? **Oikos**, Lund, v. 100, n. 3, p. 563-573, 2003.
- LEWIS, W. J. *et al.* Production and performance of *Trichogramma* reared on eggs of *Heliothis zea* and other hosts. **Environmental Entomology**, Tifton, v. 5, n. 3, p. 449-452, 1976.
- LINDSEY, A. R. I. *et al.* Comparative genomics of the miniature wasp and pest control agent *Trichogramma pretiosum*. **BMC Biology**, London, v. 16, n. 1, [art.] 54, [p. 1-20], 2018.
- MAGALHÃES, G. O. *et al.* Parasitismo de *Trichogramma pretiosum* Riley, 1879 (Hymenoptera: Trichogrammatidae) em diferentes hospedeiros e cores de cartelas. **Arquivos do Instituto Biológico**, São Paulo, v. 79, n. 1, p. 55-60, 2012.
- MAKOWSKI, D. *et al.* Methods and algorithms for correlation analysis in R. **Journal of Open Source Software**, Chicago, v. 5, n. 51, [art.] 2306, 2020.
- MALISZEWSKI, E. **Lagarta-do-Cartucho do Bem é aprovada**. [Base de Dados Agrolink]. [S. l.], abr. 2021. Disponível em: https://www.agrolink.com.br/noticias/lagarta-do-cartucho-do-bem-e-aprovada_448861.html. Acesso em: 11 maio 2021.
- MAYHEW, P. J.; HEITMANS, R. B. Life history correlates and reproductive biology of *Laelius pedatus* (Hymenoptera: Bethyridae) in The Netherlands. **European Journal of Entomology**, České Budějovice, v. 97, n. 3, p. 313-322, 2000.

- MENDES, S. M. *et al.* Biologia e comportamento do percevejo predador, *Orius insidiosus* (Say, 1832) (Hemiptera: Anthocoridae) em milho Bt e não Bt. **Bioscience Journal**, Uberlândia, v. 28, n. 5, p. 753-761, 2012.
- MILLS, N. Interspecific competition among natural enemies and single versus multiple introductions in biological control. *In*: BRODEUR, J.; BOIVIN, G. (ed.). **Trophic and Guild in Biological Interactions Control**. Dordrecht: Springer, 2006. p. 191-220.
- MILONAS, P. G. Influence of initial egg density and host size on the development of the gregarious parasitoid *Bracon hebetor* on three different host species. **BioControl**, Heidelberg, v. 50, n. 3, p. 415-428, 2005.
- MOLINA-OCHOA, J. *et al.* Parasitoids and parasites of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) in the Americas and Caribbean Basin: an inventory. **Florida Entomologist**, Gainesville, v. 86, n. 3, p. 254-289, 2003.
- MONTEZANO, D. G. *et al.* Host plants of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) in the Americas. **African Entomology**, Pretória, v. 26, n. 2, p. 286-300, 2018.
- MORAIS, R. M. *et al.* *Trichogramma pretiosum* em liberação no campo e sob diferentes temperaturas em laboratório. **Arquivos do Instituto Biológico**, São Paulo, v. 87, [art.] e1152018, [p. 1-6], 2020.
- MORAL, R. A.; HINDE, J.; DEMÉTRIO, C. G. B. Half-normal plots and overdispersed models in R: The HNP package. **Journal of Statistical Software**, Los Angeles, v. 81, n. 10, p. 1-23, 2017.
- MORALES, J. *et al.* Patrón de emergencia, longevidad, parasitismo y proporción sexual de *Telenomus remus* (Hymenoptera: Scelionidae) con relación al cogollero del maíz. **Bioagro**, Barquisimeto, v. 12, n. 2, p. 47-54, 2000.
- MOREIRA, M. D. *et al.* Parasitism and superparasitism of *Trichogramma pretiosum* Riley (Hymenoptera: Trichogrammatidae) on *Sitotroga cerealella* (Oliver) (Lepidoptera: Gelechiidae) eggs. **Neotropical Entomology**, Londrina, v. 38, n. 2, p. 237-242, 2009.
- MOTA-SANCHEZ, D.; WISE, J. C. **The Arthropod Pesticide Resistance Database**. Michigan, 2021. Disponível em: <https://www.pesticideresistance.org/>. Acesso em: 11 maio 2021.
- MURARO, D. S. *et al.* Laboratory and field survival of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) on Bt and non-Bt maize and its susceptibility to insecticides. **Pest Management Science**, West Sussex, v. 75, n. 8, p. 2202-2210, 2019.
- MURDOCH, W. W.; BRIGGS, C. J. Theory for biological control: recent developments. **Ecology**, Washington, DC, v. 77, n. 7, p. 2001-2013, 1996.

NAGOSHI, R. N. *et al.* Analysis of strain distribution, migratory potential, and invasion history of fall armyworm populations in northern Sub-Saharan Africa. **Scientific Reports**, London, v. 8, [art.] 3710, [p. 1-10], 2018.

NIU, Y. *et al.* F2 screen for resistance to *Bacillus thuringiensis* Cry2Ab2-maize in field populations of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) from the southern United States. **Journal of Invertebrate Pathology**, New York, v. 138, p. 66-72, 2016.

NUNES, M. V.; TAJARA, E. H. Efeitos tardios dos praguicidas organoclorados no homem. **Revista de Saúde Pública**, São Paulo, v. 32, p. 372-382, 1998.

OLSON, D. M.; ANDOW, D. A. Larval crowding and adult nutrition effects on longevity and fecundity of female *Trichogramma nubilale* Ertle & Davis (Hymenoptera: Trichogrammatidae). **Environmental Entomology**, Annapolis, v. 27, n. 2, p. 508-514, 1998.

OMOTO, C. *et al.* Field-evolved resistance to Cry1Ab maize by *Spodoptera frugiperda* in Brazil. **Pest Management Science**, West Sussex, v. 72, n. 9, p. 1727-1736, 2016.

OMOTO, C. *et al.* **Manejo da resistência de *Spodoptera frugiperda* aos inseticidas e plantas *Bt***. Piracicaba: ESALQ/USP, 2013. Disponível em: <https://www.irac-br.org/folhetos>. Acesso em: 11 maio 2013.

OMOTO, C. **Lagarta-do-Cartucho: *Spodoptera frugiperda***. Mogi Mirim: IRAC, [2021]. Disponível em: <https://www.irac-br.org/spodoptera-frugiperda>. Acesso em: 11 maio 2021.

PAES, J. P. P. **Seleção e caracterização de *Trichogramma* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) em *Duponchelia fovealis* Zeller (Lepidoptera: Crambidae)**. 2015. 83 f. Dissertação (Mestrado em Produção Vegetal) – Programa de Pós-Graduação em Produção Vegetal, Universidade Federal do Espírito Santo, Alegre, 2015.

PALACIO, I. A. *et al.* Interspecific competition among opiine parasitoids of the oriental fruit, *Bactrocera dorsalis* (Hendel). **Philippine Entomologist**, Laguna, 1991, v. 8. p. 1087-1097, 1991.

PARRA, J. R. P. **Técnicas de criação de insetos para programas de controle biológico**. Piracicaba: FEALQ, 2001.

PARRA, J. R. P.; ZUCCHI, R. A. *Trichogramma* in Brazil: feasibility of use after twenty years of research. **Neotropical Entomology**, Londrina, v. 33, n. 3, p. 271-281, 2004.

PARRA, J. Técnicas de criação de *Anagasta kuehniella*, hospedeiro alternativo para produção de *Trichogramma*. In: PARRA, J. R. P.; ZUCCHI, R. A. (ed.). ***Trichogramma* e o controle aplicado**. Piracicaba: FEALQ, 1997. p. 121-150.

PASTORI, P. L.; MONTEIRO, L. B.; BOTTON, M. Biologia e exigências térmicas de *Trichogramma pretiosum* Riley (Hymenoptera, Trichogrammatidae)" linhagem bonagota" criado em ovos de *Bonagota salubricola* (Meyrick) (Lepidoptera,

Tortricidae). **Revista Brasileira de Entomologia**, São Paulo, v. 52, n. 3, p. 472-476, 2008.

PEDRASI, T. C.; PARRA, J. R. P. Técnica de criação e determinação das exigências térmicas de *Telenomus remus* Nixon (Hymenoptera, Scelionidae). In: CONGRESSO BRASILEIRO DE ENTOMOLOGIA, 10., 1986. **Anais**. Rio de Janeiro: Sociedade Entomológica do Brasil, 1986. p. 227.

PEREIRA, F. F.; BARROS, R.; PRATISSOLI, D. Desempenho de *Trichogramma pretiosum* Riley e *T. exiguum* Pinto & Platner (Hymenoptera: Trichogrammatidae) submetidos a diferentes densidades de ovos de *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae). **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 34, n. 6, p. 1669-1674, 2004.

PINTO, J. D. Systematics of the North American species of *Trichogramma* Westwood (Hymenoptera: Trichogrammatidae). **Memoirs of Entomological Society of Washington**, Washington, DC, v. 22, p. 1-287, 1998.

PINTO, J. D. Taxonomia de Trichogrammatidae (Hymenoptera) com ênfase nos gêneros que parasitam Lepidoptera. In: PARRA, J. R. P.; ZUCCHI, R. A. (ed.). **Trichogramma e o controle biológico aplicado**. Piracicaba: FEALQ, 1997. cap. 11, p. 13-40.

PINTO, J. D.; STOUTHAMER, R. Systematics of Trichogrammatidae with emphasis on *Trichogramma*. In: WAJNBERG, E.; HASSAN, S. A. (ed.). **Biological control with egg parasitoids**. Wallingford: CAB International, 1994. cap. 1, p. 1-36.

POGUE, M. G. A world revision of the genus *Spodoptera* Guenée: (Lepidoptera: Noctuidae). **Memoirs of the American Entomological Society**, Philadelphia, v. 43, p. 1-202, 2002.

POMARI, A. F. **Características biológicas de *Telenomus remus* Nixon em ovos de *Corcyra cephalonica* (Stainton) e *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith): bases para o desenvolvimento de programas de controle biológico aplicado para as culturas da soja e milho**. 2013. 122 f. Tese (Doutorado em Ciências) – Programa de Pós-Graduação em Entomologia, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Ribeirão Preto, 2013.

POMARI, A. F. *et al.* Biological characteristics and thermal requirements of the biological control agent *Telenomus remus* (Hymenoptera: Platygasteridae) reared on eggs of different species of the genus *Spodoptera* (Lepidoptera: Noctuidae). **Annals of the Entomological Society of America**, College Park, v. 105, n. 1, p. 73-81, 2012.

POMARI-FERNANDES, A. *et al.* Dispersal capacity of the egg parasitoid *Telenomus remus* Nixon (Hymenoptera: Platygasteridae) in maize and soybean crops. **Biological Control**, Orlando, v. 126, n. 1, p. 158-168, 2018.

POMARI-FERNANDES, A. *et al.* The importance of relative humidity for *Telenomus remus* (Hymenoptera: Platygasteridae) parasitism and development on *Corcyra cephalonica* (Lepidoptera: Pyralidae) and *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera:

- Noctuidae) eggs. **Annals of the Entomological Society of America**, College Park, v. 108, n. 1, p. 11-17, 2015.
- POMARI-FERNANDES, A.; BUENO, A. F.; BORTOLI, S. A. Size and flight ability of *Telenomus remus* parasitoids reared on eggs of the factitious host *Corcyra cephalonica*. **Revista Brasileira de Entomologia**, Curitiba, v. 60, n. 2, p. 177-181, 2016.
- PRATISSOLI, D.; BUENO, R. C. O. F.; CARVALHO, J. R. **Trichogramma**: da coleta a pesquisa. Alegre, ES: UNICOPY, 2019.
- PRATISSOLI, D.; PARRA, J. R. P. Desenvolvimento e exigências térmicas de *Trichogramma pretiosum* Riley, criados em duas traças do tomateiro. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, DF, v. 35, n. 7, p. 1281-1288, 2000.
- PRETIOBUG®: ovos à granel. Piracicaba: Bug Agentes Biológicos, 2017. Bula do produto. Disponível em: http://agrofit.agricultura.gov.br/agrofit_cons/principal_agrofit_cons. Acesso em: 11 maio 2021.
- QUEIROZ, A. P. *et al.* Quality control of *Telenomus remus* (Hymenoptera: Platygasteridae) reared on the factitious host *Corcyra cephalonica* (Lepidoptera: Pyralidae) for successive generations. **Bulletin of Entomological Research**, London, v. 107, p. 791-798, 2017.
- QUERINO, R. B. *et al.* New species, notes and new records of *Trichogramma* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) in Brazil. **Zootaxa**, Auckland, v. 4232, n. 1, p. 137-143, 2017.
- QUERINO, R. B.; ZUCCHI, R. A. Caracterização morfológica de dez espécies de *Trichogramma* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) registradas na América do Sul. **Neotropical Entomology**, Londrina, v. 32, n. 4, p. 597-613, 2003.
- QUERINO, R. B.; ZUCCHI, R. A. **Guia de identificação de Trichogramma para o Brasil**. 2. ed. Brasília, DF: Embrapa Meio-Norte, 2012.
- RABB, R. L.; BRADLEY, J. R. Marking host eggs by *Telenomus sphingis*. **Annals of the Entomological Society of America**, College Park, v. 63, n. 4, p. 1053-1056, 1970.
- ROITBERG, B. D.; BOIVIN, G.; VET, L. E. M. Fitness, parasitoids, and biological control: an opinion. **The Canadian Entomologist**, Toronto, v. 133, n. 3, p. 429-438, 2001.
- ROJAS, L.; GARCÍA-ROA, F. Comportamiento parasítica de *Telenomus* sp. en *Spodoptera frugiperda*. **Revista Colombiana de Entomología**, Bogotá, v. 21, n. 4, p. 191-197, 1995.
- ROSA, A. P. S. A. **Monitoramento da lagarta-do-cartucho do milho**. Pelotas: Embrapa Clima Temperado, 2011.

- ROSENHEIM, J. A. *et al.* Intraguild predation among biological-control agents: theory and evidence. **Biological Control**, Orlando, v. 5, n. 3, p. 303-335, 1995.
- RSTUDIO Team. **RStudio**: integrated development for R. Boston: RStudio, PBC, 2020.
- RUSSEL, J. E.; STOUTHAMER, R. Sex ratio modulators of egg parasitoids. *In*: CÔNSOLI, F. L.; PARRA, J. R. P.; ZUCCHI, R. A. (ed.). **Egg parasitoids in agroecosystems with emphasis on *Trichogramma***. Dordrecht: Springer, 2010. cap. 6, p. 167-190.
- SAGARRA, L. A.; VINCENT, C.; STEWART, R. K. Body size as an indicator of parasitoid quality in male and female *Anagyrus kamali* (Hymenoptera: Encyrtidae). **Bulletin of Entomological Research**, London, v. 91, n. 5, p. 363-368, 2001.
- SARMENTO, R. A. *et al.* Revisão da biologia, ocorrência e controle de *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera, Noctuidae) em milho no Brasil. **Bioscience Journal**, Uberlândia, v. 18, n. 2, p. 41-48, 2002.
- SCHWARTZ, A.; GERLING, D. Adult biology of *Telenomus remus* (Hymenoptera: Scelionidae) under laboratory conditions. **Entomophaga**, Tel Aviv, v. 19, n. 4, p. 483-492, 1974.
- SCOTON, A. M. N. *et al.* *Spodoptera frugiperda* (J. E. SMITH, 1797) (Lepidoptera: Noctuidae) control and productive performance of Bt maize genotypes. **Brazilian Journal of Agriculture**, Piracicaba, v. 95, n. 1, p. 68-82, 2020.
- SHAPIRO, S. S.; WILK, M. B. An analysis of variance test for normality (complete samples). **Biometrika**, Oxford, v. 52, n. 3/4, p. 591-611, 1965.
- SHARANABASAPPA, D. *et al.* First report of the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (JE Smith) (Lepidoptera: Noctuidae), an alien invasive pest on maize in India. **Pest Management in Horticultural Ecosystems**, Karnataka, v. 24, n. 1, p. 23-29, 2018.
- SHYLESHA, A. N. *et al.* Studies on new invasive pest *Spodoptera frugiperda* (JE Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) and its natural enemies. **Journal of Biological Control**, Coimbatore, v. 32, n. 3, p. 145-151, 2018.
- SIEBERT, M. W. *et al.* Efficacy of Cry1F insecticidal protein in maize and cotton for control of fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae). **Florida Entomologist**, Gainesville, v. 91, n. 4, p. 555-565, 2008.
- SIGMAPLOT Version. 14.0. San Jose, USA: Systat Software, 2018.
- SILVA, C. L. T. *et al.* Interaction between corn genotypes with Bt protein and management strategies for *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae). **Florida Entomologist**, Gainesville, v. 102, n. 4, p. 725-730, 2020.

SILVA, C. S. **Caracterização morfológica e de endossimbiontes *Telenomus remus* Nixon (Hymenoptera: Platygasteridae) criados em diferentes hospedeiros e determinação do número ideal para liberação conjunta com *Trichogramma pretiosum* Riley (Hymenoptera: Trichogrammatidae) para controle de *Spodoptera frugiperda* J. E. Smith (Lepidoptera: Noctuidae).** 2019. 100 f. Dissertação (Mestrado em Proteção de Plantas) – Programa de Pós-Graduação em Ciências Agronômicas, Universidade Estadual Paulista, Botucatu, 2019.

SILVA, D. M. *et al.* Biology and nutrition of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) fed on different food sources. **Scientia Agricola**, Piracicaba, v. 74, n. 1, p. 18-31, 2017.

SILVA, F.; FOWLER, H. G.; LEMOS, R. N. S. Parasitismo em lagarta-do-cartucho, *Spodoptera frugiperda* (Smith), na região do Triângulo Mineiro, MG. **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, Londrina, v. 26, n. 2, p. 235-241, 1997.

SOUZA, A. R. *et al.* Natural parasitism of lepidopteran eggs by *Trichogramma* species (Hymenoptera: Trichogrammatidae) in agricultural crops in Minas Gerais, Brazil. **Florida Entomologist**, Gainesville, v. 99, n. 2, p. 221-225, 2016.

SPARKS, A. N. A review of the biology of the fall armyworm. **Florida Entomologist**, Gainesville, v. 62, n. 2, p. 82-87, 1979.

SPEARMAN, C. E. General intelligence, objectively determined and measured. **American Journal of Psychology**, Champaign, v. 15, n. 2, p. 201–293, 1904.

STORER, N. P. *et al.* Discovery and characterization of field resistance to Bt maize: *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) in Puerto Rico. **Journal of Economic Entomology**, Annapolis, v. 103, n. 4, p. 1031-1038, 2010.

STORER, N. P. *et al.* Status of resistance to Bt maize in *Spodoptera frugiperda*: lessons from Puerto Rico. **Journal of Invertebrate Pathology**, Annapolis, v. 110, n. 3, p. 294-300, 2012.

TEODORO, A. V. **Suscetibilidade de cultivares de milho à Lagarta-do-cartucho *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae).** Aracaju: Embrapa Tabuleiros Costeiros, 2015. 12 p. (Comunicado Técnico, 165).

TRIBONI, Y. B. *et al.* Effect of seed treatment with insecticides on the control of *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) in soybean. **Arquivos do Instituto Biológico**, São Paulo, v. 86, [art.] e0332018, [p. 1-6], 2019.

VALICENTE, F. H.; BARRETO, M. R. Levantamento dos inimigos naturais da lagarta do cartucho do milho, *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae), na região de Cascavel, PR. **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, Londrina, v. 28, n. 2, p. 333-337, 1999.

VAN ALPHEN, J. J. M.; VISSER, M. E. Superparasitism as an adaptive strategy for insect parasitoids. **Annual Review of Entomology**, Palo Alto, v. 35, n. 1, p. 59-79, 1990.

VAN WELZEN, C. R. L.; WAAGE, J. K. Adaptive responses to local mate competition by the parasitoid, *Telenomus remus*. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, Boston, v. 21, n. 6, p. 359-365, 1987.

VASCONCELOS, Y. Inseto contra inseto. **Pesquisa FAPESP**, São Paulo, v. 195, maio 2012. Disponível em: <https://revistapesquisa.fapesp.br/inseto-contra-inseto/>. Acesso em: 30 maio 2021.

VIEIRA, N. F. *et al.* Cost of production of *Telenomus remus* (Hymenoptera: Platygasteridae) grown in natural and alternative hosts. **Journal of Economic Entomology**, Lanham, v. 110, n. 6, p. 2724-2726, 2017.

VINSON, S. B. Comportamento de seleção hospedeira de parasitóides de ovos, com ênfase na família Trichogrammatidae. In: PARRA, J. R. P.; ZUCCHI, R. A. (ed.). **Trichogramma e o controle biológico aplicado**. Piracicaba: FEALQ, 1997. cap. 3, p. 67-119.

VOLKOFF, A. N. *et al.* Development of *Trichogramma cacoeciae* Marchal (Hymenoptera: Trichogrammatidae): time table and evidence for a single larval instar. **International Journal of Insect Morphology and Embryology**, Oxford, v. 24, n. 4, p. 459-466, 1995.

WAAGE, J. K.; MING, N. S. The reproductive strategy of a parasitic wasp: I. optimal progeny and sex allocation in *Trichogramma evanescens*. **The Journal of Animal Ecology**, London, v. 53, n. 2, p. 401-415, 1984.

WANG, X. *et al.* Foraging efficiency and outcomes of interactions of two pupal parasitoids attacking the invasive spotted wing drosophila. **Biological Control**, Orlando, v. 96, p. 64-71, 2016.

WANG, X. G.; MESSING, R. H. Fitness consequences of body-size-dependent host species selection in a generalist ectoparasitoid. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, Boston, v. 56, n. 6, p. 513-522, 2004.

WHICKHAM, H. *et al.* Welcome to the Tidyverse. **Journal of Open Source Software**, Chicago, v. 4, n. 43, [art.] 1686, 2019.

WHITTAKER, E. T.; ROBINSON, G. The trapezoidal and parabolic rules. In: WHITTAKER, E. T.; ROBINSON, G. (ed.). **The calculus of observations: a treatise on numerical mathematics**. 4th ed. New York: Dover, 1967. p. 156-158.

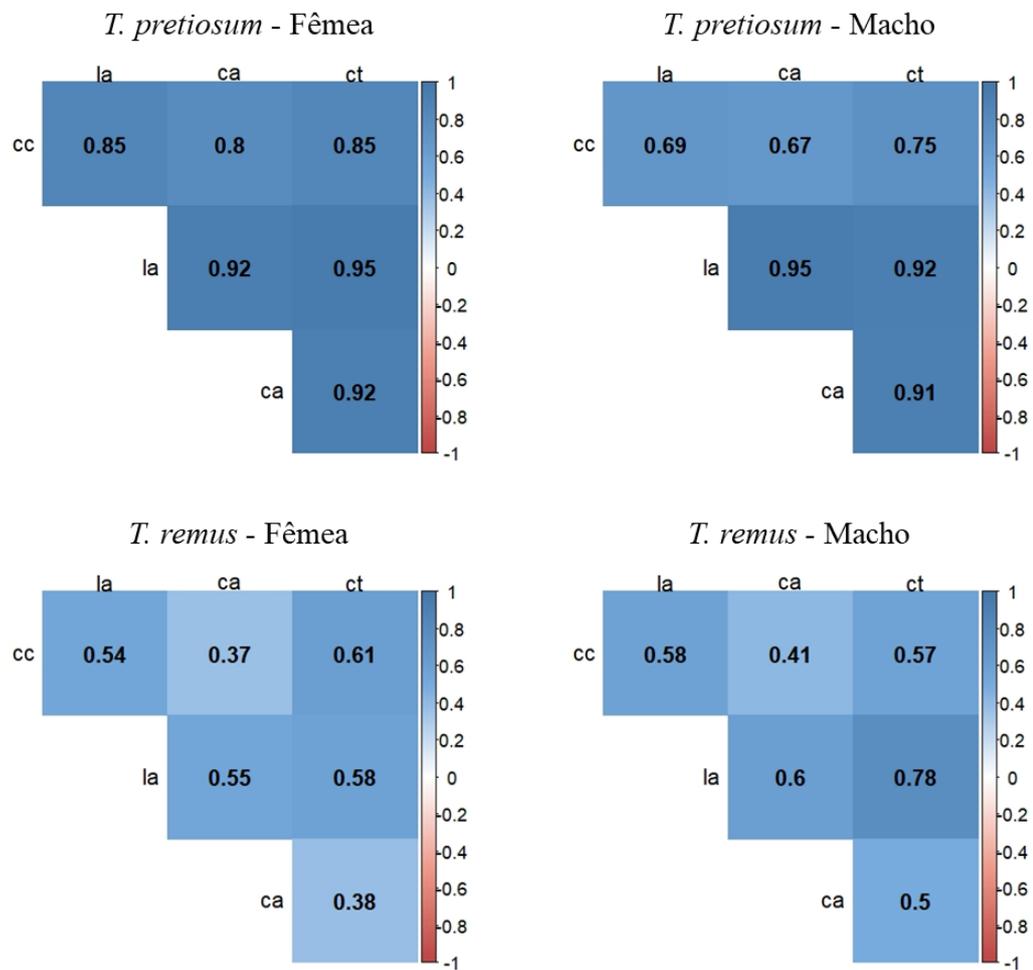
WOJCIK, B.; WHITCOMB, W.; HABECK, D. Host range testing of *Telenomus remus* (Hymenoptera: Scelionidae). **Florida Entomologist**, Gainesville, v. 59, n. 2, p. 195-198, 1976.

ZANUNCIO, J. C. *et al.* Predation rate of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) larvae with and without defense by *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae). **Brazilian Archives of Biology and Technology**, Curitiba, v. 51, n. 1, p. 121-125, 2008.

ZERA, A. J.; HARSHMAN, L. G. The physiology of life history trade-offs in animals. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Nebraska, v. 32, n. 1, p. 95-126, 2001.

ZUCCHI, R. A. *et al.* Diversity and hosts of Trichogramma in the New World, with emphasis in South America. *In*: CÔNSOLI, F. L.; PARRA, J. R. P.; ZUCCHI, R. A. (ed.). **Egg parasitoids in agroecosystems with emphasis on Trichogramma**. Dordrecht: Springer, 2009. cap. 8. p. 219-236.

8 APÊNDICE



APÊNDICE 1. Matrizes de correlação entre as variáveis comprimento do corpo (cc), largura da asa (la), comprimento da asa (ca) e comprimento da tíbia (ct) de *Trichogramma pretiosum* (Tp) e *Telenomus remus* (Tr) fêmeas e machos. Os valores dentro de cada quadrado indicam o coeficiente de correlação (ρ). As legendas de cores no lado direito das matrizes mostram os coeficientes de correlação e as cores correspondentes (azul – para coeficientes positivos, vermelho – para coeficientes negativos). Todas as correlações foram significativas ($p < 0,001$) de acordo com o método de Spearman ($\alpha = 5\%$).