



UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA

INSTITUTO DE CIÊNCIA BIOLÓGICAS – IB

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA

Análise comparativa da biologia reprodutiva e do comportamento de diferentes populações de *Telenomus podisi* (Hymenoptera: Scelionidae)

Beatriz Guedes Carneiro dos Santos

Brasília

Julho/2025



UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA

INSTITUTO DE CIÊNCIA BIOLÓGICAS – IB

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA

Análise comparativa da biologia reprodutiva e do comportamento de diferentes populações de *Telenomus podisi* (Hymenoptera: Scelionidae)

Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-graduação em Zoologia, Instituto de Ciências Biológicas, da Universidade de Brasília, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Mestre em Zoologia.

Discente: Beatriz Guedes Carneiro dos Santos

Orientador: Dr. Raúl Alberto Laumann

Brasília

Julho/2025



UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA

INSTITUTO DE CIÊNCIA BIOLÓGICAS – IB

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA

Análise comparativa da biologia reprodutiva e do comportamento de diferentes populações de *Telenomus podisi* (Hymenoptera: Scelionidae)

Comissão Examinadora

Dr. Raül Alberto Laumann

Orientador

Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia

Profa. Dra. Cecília Waichert

Membro Titular Interno

Departamento de Zoologia – UnB/IB

Dra. Michely Ferreira Santos de Aquino

Membro Titular Externo

Embrapa Cerrados

Prof. Dr. Antônio Camillo de Aguiar

Membro Suplente

Departamento de Zoologia – UnB/IB

Brasília, 28 de julho de 2025

Agradecimentos

Especialmente ao meu orientador, Dr. Raúl Alberto Laumann, não apenas por essa oportunidade, mas diversas outras que me proporcionou. Grata à valiosa orientação, pelos ensinamentos, por toda ajuda e apoio, pela confiança, pelo incentivo desde que me ofereceu a oportunidade de fazer parte de sua equipe. Serei eternamente grata por tudo, muito obrigada!

A Dr^a Maria Carolina Blassioli-Moraes pelo auxílio durante o desenvolvimento do trabalho, especialmente quanto às soluções preparadas para essa pesquisa, pelo profissionalismo, e pelos ensinamentos de química.

Ao Dr. Miguel Borges pelo apoio, profissionalismo, pelo carinho, conselhos e sugestões durante a pesquisa.

À Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia, em especial ao Laboratório de Semioquímicos, pelo suporte técnico para o desenvolvimento dessa pesquisa.

Ao programa de Pós-graduação em Zoologia pela oportunidade dada a minha formação profissional.

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

À Prof.^a Regiane Cristina de Oliveira (FCA-UNESP), ao Dr. Adeney de Freitas Bueno (Embrapa Soja) e ao Dr. Dori Edson Nava (Embrapa Clima Temperado) por fornecerem os parasitoides das populações utilizadas.

Aos meus pais, Cláudia e Maurício, pela vida, amor, paciência, pelo zelo, ensinamentos e todo apoio. Enfim, por tudo!

Às minhas irmãs, Karollyna e Kallyne, por todo cuidado desde sempre, por todo amor e carinho, pelos conselhos, pelo suporte e por todos os momentos bons.

À Izabella Maravalho, por todo companheirismo, pelo carinho, bons momentos, suporte e apoio, pela paciência e pelas rápidas aulas de química.

À minha parceira de laboratório e amiga de mestrado Alice Pereira, por toda ajuda e companheirismo, principalmente durante essa jornada.

A todos meus parceiros de laboratório, agora amigos para a vida, em especial, ao João Victor, Giancarlo e Mateus pelos conselhos, ensinamentos e amizade.

À Dr^a Mirian, Dr^a Flávia e Dr^a Michely, pelo incentivo, pelas conversas produtivas e por toda ajuda no laboratório.

Aos meus grandes amigos de vida Dayanne, Victor, Flávia e Mayara, pelo incentivo, pela parceria, comemorações e pelas palavras de conforto.

À Eloah Azeneu, pelas conversas, conselhos, e por toda ajuda que me proporcionou durante essa trajetória.

Em especial, apesar de não poderem presenciar esse momento, dedico esse trabalho aos grandes amores da minha vida, meus avós Altina Carneiro e Manoel Jacó, por todo amor, por me ensinarem a nunca desistir e por todos os momentos cheios de saudade.

Sumário

Resumo.....	xii
Abstract.....	xiv
Introdução geral.....	1
Objetivos	6
Objetivo geral	6
Objetivos específicos	6
Referências	7
 Capítulo 1 – Aspectos biológicos de diferentes populações de <i>Telenomus podisi</i> (Hymenoptera: Scelionidae)	
Introdução.....	13
Material e métodos.....	15
Resultados.....	22
Discussão	28
Referências bibliográficas	33
 Capítulo 2 – Comportamento de forrageamento e de oviposição de diferentes populações de <i>Telenomus podisi</i>	
Introdução.....	37
Material e métodos.....	42
Resultados.....	50
Discussão	63
Referências bibliográficas	67
 Considerações finais.....	 73
Apêndice 1.....	75

Lista de tabelas

Capítulo 1

Tabela 1. Esquema de cruzamento interpopulacionais dos 10 casais entre as quatro populações de <i>Telenomus podisi</i>	20
---	----

Tabela 2. Parâmetros biológicos de <i>Telenomus podisi</i> de quatro populações durante os 10 primeiros dias de vida das fêmeas ⁽¹⁾	22
---	----

Tabela 3. Parâmetros da tabela de vida de fertilidade de <i>Telenomus podisi</i> de quatro populações. Letras diferentes em cada coluna indicam diferenças significativas (teste-t de Student $P < 0,05$, com correções de Bonferroni).....	24
---	----

Capítulo 2

Tabela 1. Tipos de variáveis medidas em bioensaios de olfatometria e tipos de comportamentos associados.	46
--	----

Tabela 2. Tempo (média $\pm$ desvio padrão) em segundos das categorias comportamentais desenvolvidas pelas fêmeas das diferentes populações de <i>Telenomus podisi</i> ⁽¹⁾	57
--	----

Lista de figuras

Introdução geral

Figura 1. Dimorfismo sexual e ciclo de vida de <i>Telenomus podisi</i>	5
---	---

Capítulo 1

- Figura 1.** (A) fêmea de *Telenomus podisi* (antena clavada). (B) macho de *T. podisi* (antena filiforme). (C) emergência de um adulto de *T. podisi* a partir de um ovo de percevejo parasitado. (D) criação de parasitoides. (E) bandeja com as gaiolas de *T. podisi*..... 15
- Figura 2.** (A) ovos de *Euschistus heros* (Fabricius) (50x) retirados das telas de voile. (B) gaiola com parasitoides recém-emergidos e ovos de *E. heros* parasitados. (C) ovos de *E. heros* parasitados (50x)..... 16
- Figura 3.** (A) sala de criação de *Euschistus heros*. (B) gaiola identificada de adultos. (C) *E. heros* adulto. 17
- Figura 4.** (A) adultos de *Euschistus heros* nas gaiolas de criação. (B) dieta natural na gaiola de adultos e telas de voile com posturas.....17
- Figura 5.** Esquema representativo da formação do casal de cada população de *Telenomus podisi* em tubos de ensaio com a massa de ovos em tira de papel.....18
- Figura 6.** Potencial reprodutivo de *Telenomus podisi* de quatro populações: Distrito Federal (DF), Mato Grosso (MT), Paraná (PR) e São Paulo (SP) durante os primeiros dez dias de vida das fêmeas. (A) Proporção de ovos parasitados (número de ovos parasitados/número de ovos oferecidos), (B) Proporção de sobrevivência dos imaturos (número de adultos emergidos/número de ovos parasitados), (C) Razão sexual (número de fêmeas/número total de descendentes).....22
- Figura 7.** Longevidade (em dias) de machos e fêmeas de *Telenomus podisi* de quatro populações: Distrito Federal (DF), Mato Grosso (MT), Paraná (PR) e São Paulo (SP), m = macho e f = fêmea. As caixas mostram o intervalo interquartil e as linhas horizontais indicam medianas. Letras maiúsculas acima das caixas indicam comparações entre populações dentro do mesmo sexo. Letras minúsculas indicam comparações entre machos e fêmeas dentro da mesma população. Letras diferentes representam diferenças significativas segundo o teste de Kruskal-Wallis ($P < 0,05$).....25

Figura 8. Curvas de sobrevivência de fêmeas de *Telenomus podisi* de diferentes populações: Distrito Federal (DF), Mato Grosso (MT), Paraná (PR) e São Paulo (SP) durante os primeiros dez dias de vida das fêmeas. Eixo Y: Proporção de sobrevivência de fêmeas. Eixo X: Idade das fêmeas (dias). As diferenças entre as curvas de sobrevivência foram estatisticamente significativas (Kaplan-Meier, Long-Rank = 9,3, df = 3, P = 0,03).....26

Figura 9. Gráfico de caixa mostrando a proporção de parasitismo (média ± erro padrão) do cruzamento de fêmeas de *Telenomus podisi* de diferentes populações: Distrito Federal (DF), Mato Grosso (MT), Paraná (PR) e São Paulo (SP). m = macho e f = fêmea. A linha horizontal central representa a mediana. * e *** indicam diferenças significativas entre na proporção de ovos parasitados entre os cruzamentos assinalados e os outros cruzamentos avaliados (análise de GLM e análises de contraste, respectivamente P < 0,05 e 0,01 ($\chi^2 = 130,607$, df = 15, P = 0,049)).....27

Figura 10. Proporção de fêmeas e machos observados em cruzamentos entre indivíduos de diferentes populações geográficas: Distrito Federal (DF), Mato Grosso (MT), Paraná (PR) e São Paulo (SP). m = macho e f = fêmea. Eixo X: Razão sexual (proporção de fêmeas e machos). As barras representam a proporção de descendentes de cada sexo na descendência de cada cruzamento.....27

Capítulo 2

Figura 1. (A) olfatômetro de dupla escolha. (B) arena com (a) bloco de acrílico e (b) placas e vidro.....42

Figura 2. (A) Arena de experimentação adaptada para bioensaios com fluxos de ar, (a) seringa com tratamentos, (b) arena. (B) Arena de experimentação adaptada para bioensaios com fluxos de ar, (a) fluxômetro, (b) bombas (c) mangueiras para a entrada de ar (d) mangueira para o escoamento de ar.....43

Figura 3. Equipamentos utilizados para os bioensaios, (a) câmera para captura de imagens, (b) painéis de LED.....	45
Figura 4. Esquemas representativos das diferentes categorias comportamentais de reconhecimento e aceitação de hospedeiros observadas em <i>T. basalis</i> , segundo Bin <i>et al.</i> (1993)	48
Figura 5. Primeira escolha de fêmeas de <i>Telenomus podisi</i> de quatro populações: Distrito Federal (DF), Mato Grosso (MT), Paraná (PR) e São Paulo (SP), utilizando os tratamentos (A) (<i>E,E</i>)- α -farneseno, e (B) 2,6,10 trimetil-tridecanoato de metila. As barras coloridas indicam o número de indivíduos que escolheram o estímulo testado, enquanto as barras cinzas indicam o número de fêmeas que escolheram o controle. Teste χ^2 de Wald. * = $P < 0,05$ indica diferenças significativas. ns = diferenças não significativas.....	50
Figura 6. Médias $\pm$ erro padrão (EP) das variáveis medidas em bioensaios de olfatometria com fêmeas de <i>Telenomus podisi</i> de quatro populações de diferentes origens geográficas. As barras coloridas indicam a resposta dos insetos nos bioensaios com o composto (<i>E,E</i>)- α -farneseno, as barras cinzas indicam a resposta dos insetos em bioensaios controle (ausência de estímulo). Distrito Federal (DF), Mato Grosso (MT), Paraná (PR) e São Paulo (SP). Letras maiúsculas acima das caixas indicam comparações entre populações. Letras minúsculas indicam comparações entre o (<i>E,E</i>)- α -farneseno e controle dentro da mesma população. Letras diferentes indicam diferenças significativas entre as populações para cada variável de acordo GLM e teste de Kruskal-Wallis ($P < 0,05$).	53
Figura 7. Médias $\pm$ erro padrão (EP) das variáveis medidas em bioensaios de olfatometria com fêmeas de <i>Telenomus podisi</i> de quatro populações de diferentes origens geográficas. As barras coloridas indicam a resposta dos insetos nos bioensaios com o composto 2,6,10 trimetil-tridecanoato de metila, as barras cinzas indicam a resposta dos insetos em bioensaios controle (ausência de estímulo). Distrito Federal (DF), Mato Grosso (MT), Paraná (PR) e São Paulo (SP). Letras maiúsculas acima das caixas indicam comparações entre populações. Letras minúsculas indicam comparações entre o 2,6,10 trimetil-tridecanoato de metila e controle dentro da mesma população. Letras diferentes indicam diferenças significativas entre as populações para cada variável de acordo GLM e teste de Kruskal-Wallis ($P < 0,05$).	55

Figura 8. Etogramas do comportamento de reconhecimento e oviposição de fêmeas de *Telenomus podisi* das quatro populações. (A) - Distrito Federal - DF, (B) - Mato Grosso – MT, (C) - Paraná - PR, (D) - São Paulo - SP. Os números nas linhas indicam a probabilidade de transição entre comportamentos. Os números entre parênteses dentro dos retângulos indicam a frequência observada de cada comportamento. As linhas tracejadas indicam probabilidades não diferentes do acaso ($P > 0,05$). As linhas completas indicam as transições de um comportamento para outro que resultaram significativas ($P < 0,05$).....60 e 61

Figura 9. Proporção de ovos parasitados (número de ovos parasitados por número de ovos oferecidos) entre indivíduos de diferentes populações geográficas: Distrito Federal (DF), Mato Grosso (MT), Paraná (PR) e São Paulo (SP). Médias seguidas de mesmas letras minúsculas na coluna não apresentam diferenças significativas por GLM ($P > 0,05$).....62

Figura 10. Proporção de ovos (média $\pm$ IC95%) das diferentes populações de *Telenomus podisi* selecionados para oviposição em relação à sequência de escolha (vizinho ou não vizinho). Distrito Federal (DF), Mato Grosso (MT), Paraná (PR) e São Paulo (SP). Os valores médios e os IC95% foram calculados mediante regressão logística. Teste χ^2 de Wald. *** = $P < 0,001$ e * = $P < 0,05$ indica diferenças significativas na proporção de ovos parasitados vizinhos ou não vizinhos nas posturas de diferentes populações, ns = diferenças não significativas entre a proporção de ovos parasitados vizinhos ou não vizinhos nas posturas.....62

RESUMO

Telenomus podisi se destaca como principal agente no controle de *Euschistus heros* no Brasil, sendo amplamente distribuído e utilizado em programas de manejo integrado. Apesar do avanço, ainda existem lacunas no conhecimento sobre variações biológicas e comportamentais entre populações desse parasitoide, possivelmente associadas à existência de espécies crípticas. Essas diferenças podem impactar diretamente sua eficácia no campo, tornando essencial a caracterização biológica e comportamental para otimizar programas de controle biológico. O objetivo deste estudo foi descrever os aspectos da biologia reprodutiva e do comportamento de populações de *Telenomus podisi* de diferentes origens geográficas, Distrito Federal (DF), Mato Grosso (MT), São Paulo (SP) e Paraná (PR) avaliando se a variabilidade em parâmetros biológicos e comportamentais entre as populações pode influenciar seu desempenho como agente de controle biológico. Para isso, a dissertação foi dividida em dois capítulos. No primeiro capítulo foram realizados estudos para a avaliação dos parâmetros biológicos, utilizando metodologias de tabela de vida e fertilidade, adicionalmente com cruzamentos interpopulacionais. Foram observadas diferenças entre as populações em: respeito à proporção de parasitismo, sobrevivência dos imaturos, o período de desenvolvimento do estágio imaturo e a sobrevivência das fêmeas. A idade das fêmeas também exerceu influência sobre os parâmetros reprodutivos nas quatro populações. Os valores dos parâmetros a partir da tabela de fertilidade indicaram que a taxa líquida de reprodução não diferiu entre as populações, entretanto foram observadas diferenças na taxa intrínseca de aumento e na taxa finita de aumento, mostrando que a população de São Paulo exibiu os parâmetros mais propícios para um agente de controle biológico. Nos cruzamentos interpopulacionais, observou-se que nos cruzamentos entre indivíduos da população do Distrito Federal com indivíduos das outras populações avaliadas, não houve emergência de fêmeas, apresentando incompatibilidade reprodutiva. No segundo capítulo foram realizados estudos em olfatometria para avaliar a influência de semioquímicos voláteis, o (*E,E*)- α -farneseno e o 2,6,10-trimetil tridecanoato de metila, no comportamento de forrageamento de fêmeas de diferentes populações; e em arenas para estudo comparativo do comportamento de oviposição em ovos de *E. heros*. Os resultados obtidos a partir da exposição das diferentes populações

de *Telenomus podisi* aos compostos (*E,E*)- α -farneseno e 2,6,10-trimetil tridecanoato de metila indicam que esses semioquímicos são capazes de modular os padrões comportamentais das fêmeas. As fêmeas das populações do DF e PR mostraram quimiotaxismo positivo frente a estes compostos os que também modificaram o padrão de movimentação dos insetos com aumento das variáveis ortocinéticas o que indicam uma maior exploração das áreas tratadas com estes semioquímicos. Já na avaliação do comportamento de oviposição, os comportamentos de reconhecimento e aceitação de hospedeiros apresentaram-se relativamente constantes sendo observadas sequências de comportamentos similares. Entretanto, o tempo médio investido pelos indivíduos de cada população em cada categoria do comportamental apresentou diferenças para o comportamento de tamborilamento, prova, oviposição e marcação. Os resultados desta pesquisa ressaltam a importância de considerar a variação intraespecífica e a origem populacional na seleção de agentes de controle biológico, uma vez que essas diferenças podem impactar diretamente a eficácia do parasitoide.

ABSTRACT

Telenomus podisi is the primary agent for controlling *Euschistus heros* in Brazil, being widely distributed and used in integrated pest management programs. Despite advances, significant gaps remain in our understanding of the biological and behavioral variation among *T. podisi* populations, potentially related to the presence of cryptic species. These differences can directly impact its effectiveness in the field, making biological and behavioral characterization essential to optimize biological control programs. Thus, the objective of this study was to describe aspects of the reproductive biology and behavior of *Telenomus podisi* populations from different geographical origins, Federal District (DF), Mato Grosso (MT), São Paulo (SP), and Paraná (PR), evaluating whether variability in biological and behavioral parameters among populations can influence their performance as biological control agents. To this end, the dissertation was structured into two chapters. In Chapter 1, studies were conducted to evaluate biological parameters, using life table and fertility methodologies, in addition to interpopulation crosses. Differences were observed between populations in terms of the proportion of parasitism, immature survivorship, developmental period of the immature stage, and the survival of females. The age of females also influenced reproductive parameters in the four populations. The values of the parameters from the fertility table indicated that the net reproduction rate did not differ between populations, however, differences were observed in the intrinsic rate of increase and finite rate of increase, showing that the São Paulo population exhibited the most suitable parameters for a biological control agent. In interpopulation crosses, it was observed that in crosses between individuals from the Federal District population and individuals from the other populations evaluated, there was no emergence of females, presenting reproductive incompatibility. In Chapter 2, olfactometry assays evaluated the influence of volatile semiochemicals, (*E,E*)- α -farnesene and Methyl 2,6,10-trimethyltridecanoate, assessing the foraging behavior of females from different populations; and in arenas for a comparative study of the oviposition behavior of *E. heros* eggs. The results obtained from exposing different populations of *Telenomus podisi* to (*E,E*)- α -farnesene and Methyl 2,6,10-trimethyltridecanoate indicate that these semiochemicals modulated female behavioral responses. In the evaluation of oviposition behavior, host recognition and acceptance behaviors were relatively constant, with similar behavior sequences

being observed. However, the time invested by individuals from each population in each behavioral category showed differences in antennal drumming, probing, oviposition, and marking behavior. Overall, the findings underscore the importance of considering intraspecific variation and geographic origin in selecting effective biological control agents, as these factors can significantly influence the success of parasitoid-based control programs.

Introdução geral

Atualmente o Brasil é o maior produtor de soja do mundo, com uma área plantada de soja de aproximadamente 45 milhões de hectares e uma produção de cerca de 3,5 ton/ha, alcançando uma produtividade total de aproximadamente 154 milhões de toneladas por ano (CONAB, 2023). A relevância da sojicultura brasileira decorre da elevada demanda no mercado interno e externo de grãos, farelo e óleo, que desempenham papel estratégico no fortalecimento do agronegócio e na economia nacional (Ramos *et al.*, 2024). Entretanto, milhões de toneladas de grãos são perdidos a cada ano em virtude dos danos causados por pragas, principalmente pelos percevejos fitófagos (Guedes *et al.*, 2012).

Os percevejos fitófagos são um dos grupos de insetos com maior impacto em culturas de grãos no Brasil, devido aos danos causados à produção, por se alimentar diretamente dos grãos (Panizzi & Slansky, 1985; Panizzi, 1997), reduzindo significativamente a produtividade (Bueno *et al.*, 2015). Sua importância econômica varia entre espécies e, também, dentro de uma mesma espécie, dependendo da planta atacada (Ademokoya *et al.*, 2022). O impacto desses insetos pode reduzir a produção de 30 a 125 kg/ha, considerando a presença de um único percevejo por metro quadrado (Guedes *et al.*, 2012).

O percevejo-marrom, *Euschistus heros* (Fabricius, 1798) (Hemiptera: Pentatomidae), é uma das espécies neotropicais mais abundantes no cultivo de soja (*Glycine max* L. [Fabaceae]), ao se alimentar de várias estruturas da planta, os danos causados incluem desde a má formação a perda dos grãos, além de atuar como vetores de patógenos, como fungos e bactérias (Panizzi, 1997; Depieri & Panizzi, 2010; Sosa-Gómez *et al.*, 2014). Esta espécie se distribui desde América Central (Panamá) até o sul da América do Sul (Argentina) e está presente em todas as regiões produtoras de soja no Brasil, desde o extremo Sul até a região Norte (Sosa-Gómez *et al.*, 2014; Aquino *et al.*, 2019).

Atualmente, o principal método de controle de percevejos fitófagos em cultivos de soja é o uso de inseticidas químicos (Bueno *et al.*, 2020). Portanto, o desenvolvimento de métodos alternativos, como o controle biológico, pode ajudar a reduzir o impacto da praga em um contexto mais sustentável (Gallo *et al.*, 2002; Laumann, *et al.*, 2010; Borges *et al.*, 2011), uma vez que esse método apresenta diversas vantagens. Entre elas, destaca-se a proteção da diversidade biológica, por atuar diretamente sobre as populações-alvo com alta especificidade, proporcionar

maior sustentabilidade ao sistema produtivo, e com menor probabilidade de causar desequilíbrios ambientais (Gallo *et al.*, 2002). Nos últimos anos, o interesse crescente dos agricultores em programas de manejo integrado de pragas na soja aumentou a procura por tecnologias de controle biológico (Bueno *et al.*, 2023).

Diversos insetos parasitoides empregam artrópodes como seus hospedeiros para o desenvolvimento de suas fases imaturas (Austin *et al.*, 2005). Vespas parasitoides de ovos pertencentes a Família Scelionidae (Hymenoptera) são inimigos naturais importantes de percevejos fitófagos. O desenvolvimento pós-embrionário destes parasitoides ocorre inteiramente dentro do hospedeiro, onde a larva, ao eclodir, consome o conteúdo do ovo hospedeiro, transformando-se em pupa dentro deste (Sujii *et al.*, 2002; Austin *et al.*, 2005). Nessa família são reconhecidas atualmente três subfamílias: Telenominae, Teleasinae e Scelioninae (Chen *et al.*, 2021).

Devido a sua eficiência e potencial de parasitismo, espécies dos gêneros *Telenomus* Haliday e *Trissolcus* Ashmead (Telenominae), são utilizados mundialmente em programas de controle biológico de percevejos, atuando como regulador populacional de diversas espécies (Colazza *et al.*, 2004; Austin *et al.*, 2005; Ramos *et al.*, 2024; Bueno *et al.*, 2024). Os Scelionidae possuem características biológicas e comportamentais que permitem respostas densamente dependentes em relação às populações dos seus hospedeiros, os que os torna agentes eficientes para regular as populações de percevejos (Laumann *et al.*, 2008). Assim, o uso de parasitoides de ovos é considerado uma ferramenta valiosa para o controle de percevejos (Bueno *et al.*, 2020).

No Brasil, a espécie que atua como principal agente de mortalidade do percevejo *E. heros* é *Telenomus podisi* (Ashmead, 1893) (Johnson, 1984; Austin *et al.*, 2005; Tognon *et al.*, 2013). Este parasitoide mostra alta eficiência de parasitismo em áreas de produção orgânica com índices de parasitismo que podem atingir até 70% (Bueno *et al.*, 2022). *Telenomus podisi* possui ampla distribuição geográfica em áreas tropicais e temperadas do continente americano, desde o sul dos Estados Unidos até o centro da Argentina (Powell & Shepard, 1982; Johnson, 1984). No Brasil, está amplamente distribuído com registros desde o Centro-Oeste ao Sul do país (Ramos *et al.*, 2024), ocorrendo em pelo menos 10 dos 26 estados brasileiros (Paz-Neto *et al.*, 2015).

Destacando-se como um agente eficiente de controle biológico, *T. podisi* tem sido amplamente utilizado em programas de liberação inoculativa ou inundativa na cultura da soja (Bueno *et al.*, 2020; Ramos *et al.*, 2024). A partir de 2019, *T. podisi* estão disponíveis no mercado brasileiro e vêm sendo comercializado por diversas empresas (MAPA, 2019; Parra *et al.*, 2023; Bueno *et al.*, 2024) para uso, pelos agricultores como parte das estratégias integradas de manejo de percevejos (Bueno *et al.*, 2022; Bueno *et al.*, 2024). Atualmente, aproximadamente 60.000 hectares de soja no Brasil são alvo de liberações de *T. podisi* para controle de *E. heros* (Parra, 2021), evidenciando um cenário promissor para a ampliação dessa estratégia de controle biológico nos próximos anos (Parra *et al.*, 2023; Hoback *et al.*, 2024).

Apesar disso, há pouco conhecimento comparativo em relação às características biológicas, comportamentais e ecológicas de diferentes populações deste parasitoide (Aquino *et al.*, 2019; Wengrat, 2022), associado a uma resolução taxonômica pouco precisa e à possibilidade dessas populações serem um conjunto de espécies crípticas classificadas como *T. podisi* (Kenis *et al.*, 2019; Wengrat, 2022). Essa limitação é ampliada pelo fato do gênero *Telenomus* incluir um grande número de espécies e apresentar ampla variação morfológica e comportamental, o que torna difícil uma revisão taxonômica genérica, mesmo quando restritas a uma única região biogeográfica (Borges *et al.*, 2003). Adicionalmente, o desenvolvimento de pesquisas para estabelecer parâmetros de qualidade dos insetos comercializados ainda é incipiente.

Frequentemente, insetos da mesma espécie e provenientes de diferentes localidades geográficas apresentam variações biológicas, ecológicas e comportamentais (Foster & Endlers, 1999; Wolf & Weissing, 2012; Jomaa *et al.*, 2024), que podem modificar a sua eficiência como agentes de controle biológico (Pacheco & Corrêa-Ferreira, 1998). Dessa maneira, o estudo dos aspectos biológicos de diferentes populações torna-se essencial para o aprimoramento de programas de controle biológico, uma vez que possibilita a seleção de populações com maior desempenho e eficácia na regulação de pragas (Wengrat, 2022; Hoback *et al.*, 2024). Em todas as situações, além das características biológicas e ecológicas próprias dos inimigos naturais, o êxito na regulação de uma praga está ligado às decisões comportamentais que o parasitoide realiza ao procurar e parasitar seus hospedeiros (Mills & Wajnberg, 2008), utilizando-se estímulos

visuais ou mecânicos, químicos (Lagôa *et al.*, 2024) ou bioquímicos como pistas (Mills & Wajnberg, 2008). Dessa forma, o conhecimento da ecologia comportamental dos parasitoides representa um componente fundamental para a implementação bem-sucedida de programas de controle biológico (Mills & Wajnberg, 2008).

Portanto, estabelecer e interpretar as variações entre populações junto com uma resolução taxonômica precisa, é relevante para compreender as diferenças ecológicas e evolutivas de populações de diferentes origens geográficas (Laumann *et al.*, 2010, Wolf & Weissing, 2012; Laumann & Sampaio, 2020; Hopper *et al.*, 2024). Essa abordagem emerge como uma ferramenta essencial para promover o desenvolvimento de ferramentas de manejo, com o objetivo de utilizar o controle biológico no manejo de pragas, de forma a aprimorar a qualidade dos produtos agrícolas, também minimizar a poluição ambiental e desempenhar um papel crucial na preservação dos recursos naturais (Sujii *et al.*, 2002; Mills & Wajnberg, 2008).

Características morfológicas e biológicas da espécie modelo: Telenomus podisi

Telenomus é um gênero, com 628 espécies descritas, de microvespas da família Scelionidae, todas endoparasitoides de ovos de diversas ordens de insetos (Polaszek *et al.*, 2021). *Telenomus podisi* Ashmead, 1893 (Hymenoptera: Scelionidae) é o parasitoide de ovos mais comum de *E. heros*. Os adultos desta espécie, com cerca de 1 mm de comprimento, apresentam coloração do corpo e cabeça variando do marrom-escuro ao preto; as coxas anteriores variam de marrom-amarelado a marrom-escuro enquanto as coxas médias e posteriores podem ser amarelas ou pretas. As demais porções das pernas são geralmente amarelas, com variações nos fêmures de coloração marrom-amarelada a marrom-escura, especialmente nas extremidades. Os tarsos, trocanteres e tíbias mantêm a coloração amarela a amarelo-amarronzada. As antenas apresentam base geralmente amarelada, com machos (antena filiforme) podendo ser diferenciadas das fêmeas (antena clavada) pela sua anatomia (Johnson, 1984).

O ciclo de vida de *T. podisi* é intimamente ligado ao hospedeiro, desenvolvendo-se inteiramente dentro dos ovos parasitados. Após a oviposição, o desenvolvimento embrionário ocorre rapidamente, eclodindo uma larva que consome o conteúdo do ovo do hospedeiro. O período de desenvolvimento completo (Figura 1), do ovo ao adulto, varia de acordo com as condições

ambientais, podendo durar entre 12 a 15 dias em condições laboratoriais. A emergência dos adultos ocorre por um pequeno orifício perfurado no córion do ovo do hospedeiro. Entre os principais parâmetros biológicos de *T. podisi*, destacam-se a alta fecundidade das fêmeas, que podem parasitar mais de 100 ovos ao longo da vida (Bueno *et. al.*, 2022), e uma longevidade que varia de 15 a 20 dias, dependendo das condições ambientais.

Esta espécie apresenta um espectro relativamente amplo de hospedeiros dentro dos Pentatomidae, embora demonstre maior eficiência e preferência por ovos de *E. heros*. Características biológicas como sobrevivência, período de desenvolvimento das fases imaturas, longevidade, fecundidade e razão sexual são essenciais para avaliar seu potencial e eficiência. Nesse contexto, a combinação de características biológicas, como o curto ciclo de vida, alta taxa de parasitismo e adaptabilidade a diferentes hospedeiros, torna *T. podisi* um agente promissor para programas de controle biológico de percevejos fitófagos em culturas como a soja.

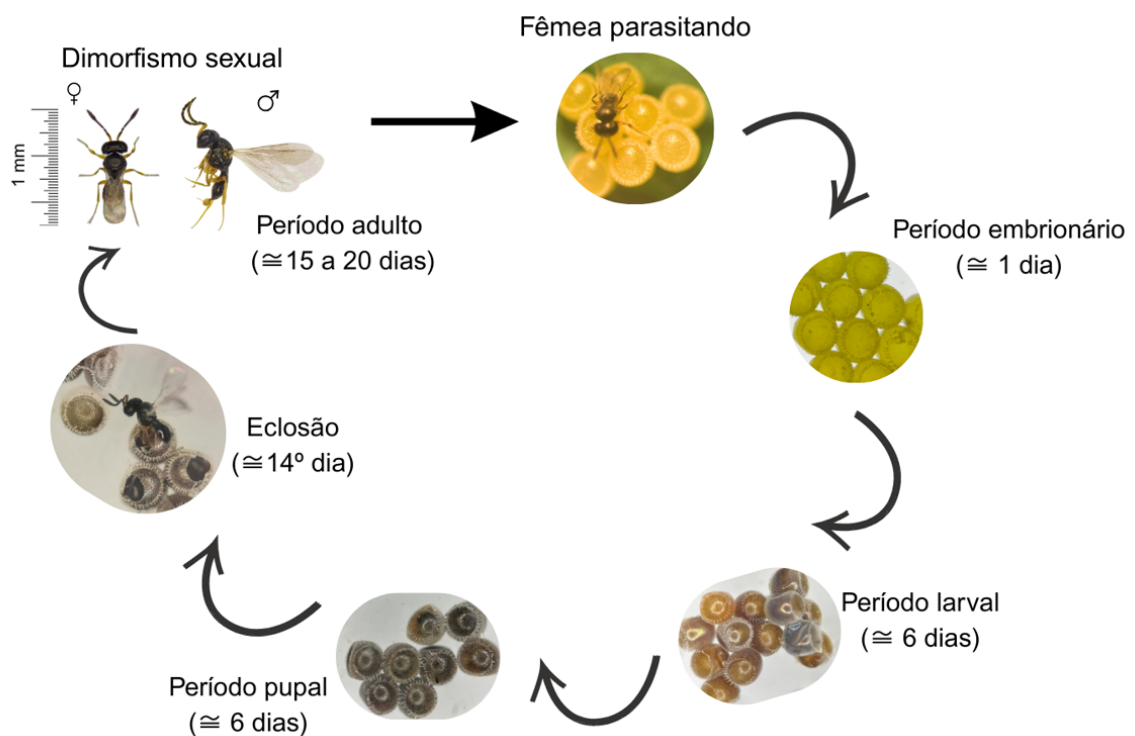


Figura 1. Dimorfismo sexual e ciclo de vida de *Telenomus podisi*.

Objetivos

Objetivo geral

Descrever aspectos da biologia reprodutiva e do comportamento de diferentes populações de *Telenomus podisi*, verificando se a variabilidade em parâmetros biológicos e no comportamento entre as populações podem influenciar no desempenho como agentes de controle biológico.

Objetivos específicos

- Descrever os aspectos biológicos de diferentes populações de *Telenomus podisi*, incluindo a análise do potencial de crescimento populacional; e verificando a compatibilidade reprodutiva dos parasitoides das diferentes populações por meio de cruzamentos interpopulacionais;
- Avaliar comparativamente a influência de semioquímicos voláteis, o (E,E)- α -farneseno, composto majoritário dos voláteis de soja com herbivoria de *E. heros*, e um dos componentes do feromônio sexual de *E. heros*, o 2,6,10-trimetil tridecanoato de metila no comportamento de forrageamento de fêmeas de diferentes populações;
- Avaliar o comportamento de oviposição de fêmeas de diferentes populações de *T. podisi* em ovos de *E. heros*, por meio de observação dos comportamentos de reconhecimento e aceitação do hospedeiro.

Referências

- Ademokoya, B., Athey, K., & Ruberson, J. (2022). Natural Enemies and Biological Control of Stink Bugs (Hemiptera: Heteroptera) in North America. *Insects*, 13(10):932. <https://doi.org/10.3390/insects13100932>
- Aquino, M. F. S., M., Sujii, E. R., Borges, M., Blassioli-Moraes, M. C., & Laumann, R. A. (2019). Diversity of stink bug adults and their parasitoids in soybean crops in Brazil: influence of a latitudinal gradient and insecticide application intensity. *Environmental entomology*, 48:105-113. <https://doi.org/10.1093/ee/nvy174>
- Austin, A.D., Johnson, N.F., & Downton, M. (2005). Systematics, evolution, and biology of scelionid and platygastriid wasps. *Annual Review of Entomology*, 50:553-582. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.50.071803.130500>
- Borges, M., Colazza, S., Ramirez-Lucas, P., Chauhan, K. R., Blassioli-Moraes, M. C., & Richard Aldrich, J. (2003). Kairomonal effect of walking traces from *Euschistus heros* (Heteroptera: Pentatomidae) on two strains of *Telenomus podisi* (Hymenoptera: Scelionidae). *Physiological Entomology*, 28:349-355. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.2003.00350.x>
- Borges, M., Blassioli-Moraes, M. C., Laumann, R. A., Pareja, M., Silva, C. C., Michereff, M. F. F., & Paula, D. B. (2011). Chemical ecology studies in soybean crop in Brazil and their application to pest management. Em: Soybean-Biochemistry, Chemistry and Physiology. Rijeka, Croatia: *InTech Publishing*, pp 31-66.
- Bueno, A. F., Bortolotto, O. C., Pomari-Fernandes, A., & Barros França-Neto, J. (2015). Assessment of a more conservative stink bug economic threshold for managing stink bugs in Brazilian soybean production. *Crop Protection*, 71:132-137. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2015.02.012>
- Bueno, A. F. *et al.* (2023). Biological Control as Part of the Soybean Integrated Pest Management (IPM): Potential and Challenges. *Agronomy*, 13:2532. <https://doi.org/10.3390/agronomy13102532>
- Bueno, A. F., Braz, É. C., Favetti, B. M., França-Neto, J.D.B, & Silva, G. V. (2020). Release of the egg parasitoid *Telenomus podisi* to manage the Neotropical Brown

Stink Bug, *Euschistus heros*, in soybean production. *Crop Protection*, 137. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2020.105310>

Bueno, A. F., Parra J. R. P., Colombo, F. C., Colmenarez Y. C., Narde B.V.F., Pereira F.F. (2022). Manejo de pragas com parasitoides. Em: Meyer, M.C, Bueno, A.F, Mazaro S. M. M., Silva J. C. *Bioinsumos na cultura da soja*. Brasília, DF: Embrapa; 2022. pp 417–434.

Bueno, A. F. *et al.* (2024). Augmentative biological control of stink bugs on soybean: the Brazilian scenario. *CABI Agriculture and Bioscience*, 5(58). <https://doi.org/10.1186/s43170-024-00264-9>.

Chen, H., *et al.* (2021). An integrated phylogenetic reassessment of the parasitoid superfamily Platygastroidea (Hymenoptera: Proctotrupomorpha) results in a revised familial classification. *Systematic Entomology*, 46(4): 1088-1113. <https://doi.org/10.1111/syen.12511>

Colazza, S., Fucarino, A., Peri, E., Salerno, G., Conti, E., & Bin, F. (2004). Insect oviposition induces volatile emission in herbaceous plants that attracts egg parasitoids. *Journal of Experimental Biology*, 207:47-53. <https://doi.org/10.1242/jeb.00732>

CONAB, Companhia Nacional de Abastecimento. (2023). *Histórico de conjunturas de soja*. Disponível em: <https://www.conab.gov.br/info-agro/analises-do-mercado-agropecuário-e-extrativista/analises-do-mercado/historico-de-conjunturas-de-soja>. Acesso em 30 de outubro de 2023.

Depieri, R. A. & Panizzi, A. R. (2010). Rostrum length, mandible serration, and food and salivary canals area of selected species of stink bugs (Heteroptera, Pentatomidae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 54:584–587. <https://doi.org/10.1590/S0085-56262010000400008>

Foster, S. A. & Endler, J. A., (Eds.) (1999). *Geographic variation in behavior: perspectives on evolutionary mechanisms*. Oxford University Press.

Gallo, D. *et al.* (2002). Entomologia agrícola, Piracicaba: FEALQ. *Biblioteca de Ciências Agrárias Luiz de Queiroz*, n 10, 920p.

Guedes, J. V. C., Arnemann, J. A., Stürmer, G. R., Melo, A. A., Bigolin, M., Perini, C. R., & Sari, B. G. (2012). Percevejos da soja: novos cenários, novo manejo. *Revista Plantio Direto*, 27:24-30.

Hoback W. W., Ramos G., Hayashida R., Santos D. M., Alvarez D.D.L., & Oliveira R.C.D (2024). Optimizing the Release Pattern of *Telenomus podisi* for Effective Biological Control of *Euschistus heros* in Soybean. *Insects*, 15:192. <https://doi.org/10.3390/insects15030192>

Hopper, K. R., Wang, X., Kenis, M., Seehausen, M. L., Abram, P. K., Daane, K. M., & Bernberg, E. (2024). Genome divergence and reproductive incompatibility among populations of *Ganaspis near brasiliensis*. *G3: Genes, Genomes, Genetics*, 14(7). <https://doi.org/10.1093/g3journal/jkae090>

Johnson, N.F. (1984). Systematics of Nearctic *Telenomus*: classification and revisions of the podisi and phymatae species groups (Hymenoptera: Scelionidae). *Bulletin of the Ohio Biological Survey*, 6:1-113.

Jomaa, F. W., Laub, E. C., & Tibbetts, E. A. (2024). Behavioral syndromes in paper wasps: Links between social and non-social personality in *Polistes fuscatus*. *Current Zoology*, 70:659-667. <https://doi.org/10.1093/cz/zoad054>

Kenis, M., *et al.* (2019). *Telenomus remus*, a Candidate Parasitoid for the Biological Control of *Spodoptera frugiperda* in Africa, is already Present on the Continent. *Insects*, 10:92. <https://doi.org/10.3390/insects10040092>

Lagôa, A. C. G., Togni, P. H., Aquino, M. F., Blassioli-Moraes, M. C., Borges, M., & Laumann, R. A. (2024). Chemical and visual stimuli for conservation biological control of stink bugs in soybean: potential use and flaws on egg parasitoid recruitment. *BioControl*, 69:551-562. <https://doi.org/10.1007/s10526-024-10241-w>

Laumann, R.A., Sampaio M.V. (2020). Controle de artrópodes-praga com parasitoides. Em: Fontes, E.M.G. & Valadares-Inglis, M.C. *Controle biológico de pragas na agricultura*. 1 Ed. Brasília: Embrapa, Volume 1, pp 65-112.

Laumann, R. A. *et al.* (2008) Comparative biology and functional response of *Trissolcus spp.* (Hymenoptera: Scelionidae) and implications for stink bugs (Hemiptera: Pentatomidae) biological control. *Biological Control*, 44:32-41. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2007.10.003>

Laumann, R. A., *et al.* (2010). Egg parasitoid wasps as natural enemies of the neotropical stink bug *Dichelops melacanthus*. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 45: 442-449. <https://doi.org/10.1590/S0100-204X2010000500002>

Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento – MAPA (2019). *Instrução Normativa da Especificação de Referência*. Disponível em: <https://www.gov.br/agricultura/pt-br/assuntos/insumos-agropecuarios/insumos-agricolas/agrotoxicos/produtos-fitossanitarios/arquivos-especificacao-de-referencia/INSDAn252019.especificreferDOU.pdf>. Acesso em 10 de maio de 2025.

Mills, N.J. & Wajnberg, E. (2008). Optimal foraging behaviour and efficient biological control methods. Em: Wajnberg, E.; Bernestein, C.; Van Alphen, J.J.M. (Ed.). *Behavioral ecology of insects parasitoids: from theoretical approaches to field applications*. Oxford: Blackwell Publishing, pp 1-30.

Pacheco, D. J., & Corrêa-Ferreira, B. S. (1998). Potencial reprodutivo e longevidade do parasitóide *Telenomus podisi* Ashmead, em ovos de diferentes espécies de percevejos. *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil*, 27:585-591. <https://doi.org/10.1590/S0301-80591998000400011>

Panizzi, A.R. & Slansky JR., F. (1985). Review of phytophagous pentatomids (Hemiptera: Pentatomidae) associated with soybean in the Americas. *Florida Entomologist*, 68:184-214. <https://doi.org/10.2307/3494344>

Panizzi, A.R. (1997). Wild hosts of pentatomids: ecological significance and role in their pest status crops. *Annual Review of Entomology*, 42:99-122. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.42.1.99>

Parra, J.R.P. Elaboração de programas de controle biológico: Uma visão inter e multidisciplinar (2021). Em: Parra, J.R.P., Pinto, A.S., Nava, D.E., Oliveira, R.C., Diniz, A.J.F. *No Controle Biológico com Parasitoides e Predadores na Agricultura Brasileira*. Piracicaba: FEALQ, Brasil, pp 592.

Parra, L. M., Carvalho, J. R. D., Hoback, W. W., & Oliveira, R. C. D. (2023). Optimizing mass rearing of the egg parasitoid, *Telenomus podisi*, for control of the brown stink bug, *Euschistus heros*. *Insects*, 14:35. <https://doi.org/10.3390/insects14050435>

- Paz-Neto, A. A., Querino, R. B., & Margaría, C. B. (2015). Egg parasitoids of stink bugs (Hemiptera: Coreidae and Pentatomidae) on soybean and cowpea in Brazil. *The Florida Entomologist*, 98:929–932. <http://www.jstor.org/stable/24587745>
- Polaszek, A., Al-Riyami, A., Lahey, Z., Al-Khatri, S. A., Al-Shidi, R. H., & Hardy, I. C. W. (2021). *Telenomus nizwaensis* (Hymenoptera: Scelionidae), an important egg parasitoid of the pomegranate butterfly *Deudorix livia* Klug (Lepidoptera: Lycaenidae) in Oman. *PLoS One*, 16(5). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0250464>
- Powell, J.E. & Shepard, M. (1982). Biology of Australian and United States strains of *Trissolcus basalis*, a parasitoid of the green vegetable bug, *Nezara viridula*. *Australian Journal of Ecology*, 7:181-186. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1982.tb01591.x>
- Ramos, G. S., Dalbianco, A. B., Santos, D. M., de Lima Alvarez, D., & de Oliveira, R. C. (2024). Management of *Euschistus heros* with the release of *Telenomus podisi* in soybean in Brazil. *BioControl*, 69:529-537. <https://doi.org/10.1007/s10526-023-10235-0>
- Sosa-gómez, D.R. *et al.* (2014). Manual de identificação de insetos e outros invertebrados da cultura da soja. Londrina: Embrapa Soja, *Embrapa Soja. Documentos*, n 269.
- Sujii, E. R., Costa, M. L. M., Pires, C. S. S., Colazza, S., & Borges, M. (2002). Interações inter-guilda e intra-guilda entre espécies de parasitoides de ovos que atacam o complexo de percevejos da soja. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 37:1541-1549.
- Tognon, R., Sant'Ana, J., & Jahnke, S. M. (2013). Aprendizagem e memória de *Telenomus podisi* (Hymenoptera: Platygasteridae). *Iheringia. Série Zoologia*, 103:266–271. <https://doi.org/10.1590/S0073-47212013000300009>
- Wengrat, A. P. G. D. S., Costa, V. A., & Zucchi, R. A. (2022). Uma abordagem taxonômica integrativa para o conhecimento da diversidade de parasitoides de ovos (Hymenoptera: Scelionidae) na cultura da soja sob diferentes manejos. Dissertação (Doutorado em Ciências - Entomologia). Universidade de São Paulo, Piracicaba, Brasil. <https://doi.org/10.11606/T.11.2022.tde-12082022-141152>

Wolf, M. & Weissing, F. J. (2012). Animal personalities: consequences for ecology and evolution, *Trends in Ecology & Evolution*, 27:452-461. DOI: [10.1016/j.tree.2012.05.001](https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.05.001)

CAPÍTULO 1

Aspectos biológicos de diferentes populações de *Telenomus podisi* (Hymenoptera: Scelionidae)

Introdução

Devido a suas características biológicas como o elevado potencial de parasitismo, o parasitoide *Telenomus podisi* é considerado um dos principais agentes de controle biológico de percevejos, principalmente *Euschistus heros*, uma das principais pragas da soja na América do Sul (Sosa-Gómez *et al.*, 2014; Aquino *et al.*, 2019; Bueno *et al.*, 2024; Ramos *et al.*, 2024). A eficácia desse controle está associada à capacidade do inimigo natural de apresentar um potencial maior de crescimento populacional em relação ao da praga, o que lhe permite responder de forma eficiente às variações na densidade populacional do hospedeiro (Mills & Wajnberg, 2008; Laumann & Sampaio, 2020).

Considerando parasitoides de ovos, como *Telenomus podisi*, aspectos biológicos como sobrevivência, período de desenvolvimento das fases imaturas, longevidade, fecundidade e razão sexual são fundamentais para avaliar seu potencial de multiplicação e eficiência no campo como agente de controle biológico (Yeargan, 1982; Laumann & Sampaio, 2020; Hoback *et al.*, 2024). Entretanto, essas características biológicas podem variar entre populações de insetos da mesma espécie (Foster & Endlers, 1999; Jomaa *et al.*, 2024).

O conhecimento comparativo acerca dessas características biológicas de diferentes populações de *T. podisi* ainda é limitado, somado à uma resolução taxonômica ainda restrita e grande semelhança morfológica entre as espécies (Wengrat, 2022; Wengrat *et al.*, 2021). Devido à sua ampla distribuição geográfica, há a possibilidade dessas populações serem um complexo de espécies crípticas denominadas como *Telenomus podisi* (Wengrat, 2022; Kenis *et al.*, 2019). A existência de mecanismos de isolamento reprodutivo entre linhagens geograficamente distantes (Borges *et al.*, 2003), reforça a possibilidade de que a atual denominação *T. podisi* inclua mais de uma espécie.

O uso de linhagens de parasitoides mal adaptadas ao clima local ou com menor eficiência de busca frequentemente resultam em falhas nas estratégias de controle biológico (Parra *et al.*, 2002). Assim, a caracterização biológica e sua variabilidade intraespecífica de diferentes populações de um parasitoide pode impactar decisivamente nos programas de controle biológico uma vez que permitiria utilizar em campo, populações/espécies mais eficientes como agentes de controle biológico, e reduzir os impactos negativos em organismos não-alvo (Borges *et al.* 2003; Seehausen *et al.*, 2020; Hoback *et al.*, 2024).

Portanto, os objetivos deste capítulo foram: (i) descrever os aspectos biológicos de diferentes populações de *Telenomus podisi*, incluindo a análise do potencial de crescimento populacional; e (ii) verificar a compatibilidade reprodutiva entre os parasitoides das diferentes populações, por meio de cruzamentos interpopulacionais.

Material e métodos

Criação e manejo dos insetos

As colônias de laboratório de *Telenomus podisi* utilizadas foram originárias de quatro regiões do Brasil. Uma população foi obtida da colônia previamente estabelecida no Laboratório de Semioquímicos da Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia, com origem em insetos coletados no Distrito Federal (DF) (15°43'51"S, 47°54'10"W). Enquanto as outras populações foram originárias de Botucatu, São Paulo (SP) (22°53'09" S, 48°26'42" W); Embrapa Soja - Londrina, Paraná (PR) (23°11'32.0"S, 51°10'57.3"W); e Tangará da Serra, Mato Grosso (MT) (14° 37' 40" S, 57° 30' 25" W). Todas as colônias foram originadas a partir de indivíduos obtidos de ovos de *E. heros* coletados em campo. As criações de *T. podisi*, foram mantidas sob as condições de $25 \pm 1^\circ\text{C}$, $60 \pm 10\%$ UR e 14L:10D horas de fotofase (Figura 1).

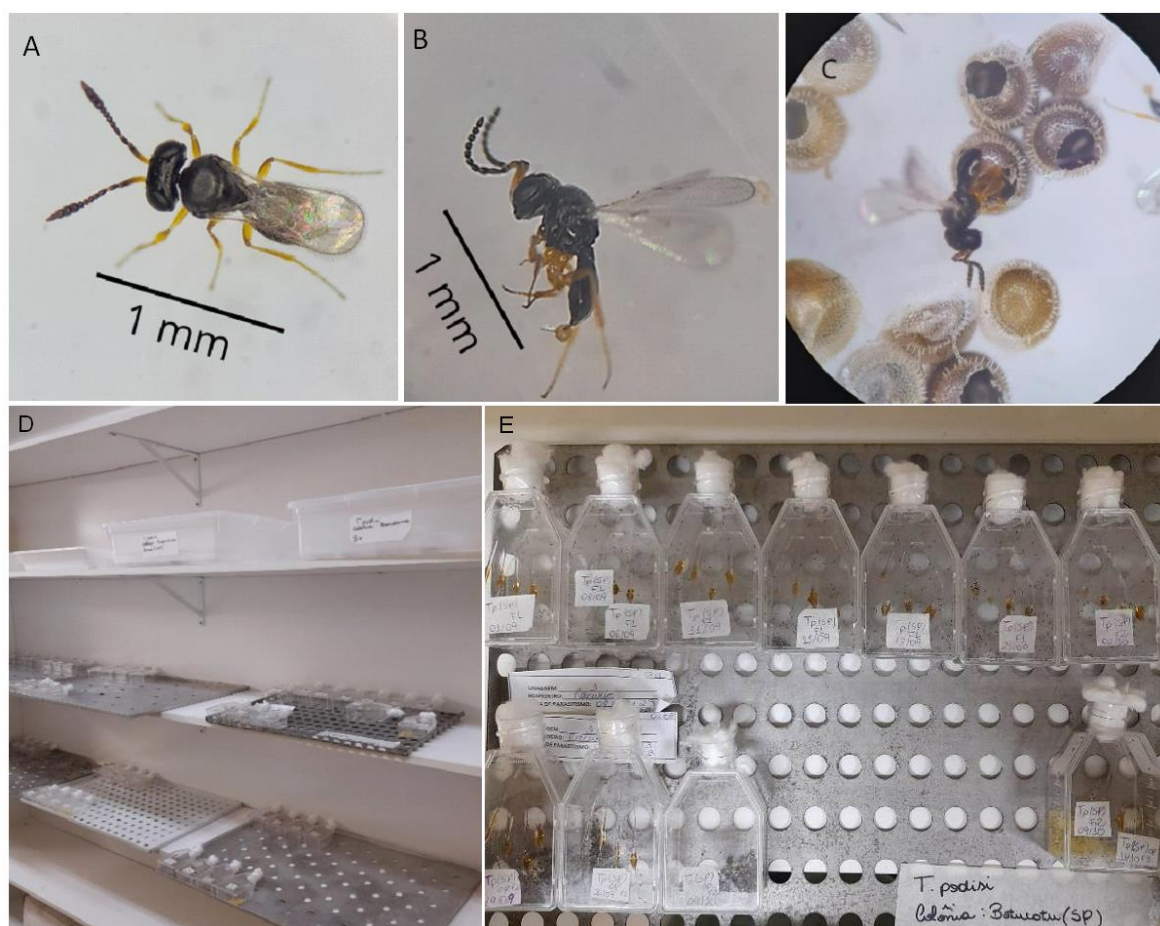


Figura 1. (A) fêmea de *Telenomus podisi* (antena clavada). (B) macho de *T. podisi* (antena filiforme). (C) emergência de um adulto de *T. podisi* a partir de um ovo de percevejo parasitado. (D) criação de parasitoides. (E) bandeja com as gaiolas de *T. podisi*.

As criações de *T. podisi*, são mantidas utilizando ovos do percevejo marrom *Euschistus heros* (Fabricius) como hospedeiros (Figura 2A), em recipientes de plástico do tipo cultura de células, com tampa de pescoço inclinado (9,0 x 5,0 x 2,0 cm) (Figura 2B). Os ovos dos hospedeiros foram expostos aos parasitoides por 24 horas e, em seguida, removidos e colocados em novos recipientes para incubação, até a emergência dos adultos do parasitoide (Figura 2B e C). Os adultos do parasitoide foram alimentados com gotas de mel de abelha. Todas as colônias tem histórico de criação em laboratório por mais de 24 meses. Para aclimação às novas condições os experimentos foram iniciados após a terceira geração das colônias estabelecidas a partir das populações de MT, SP e PR.

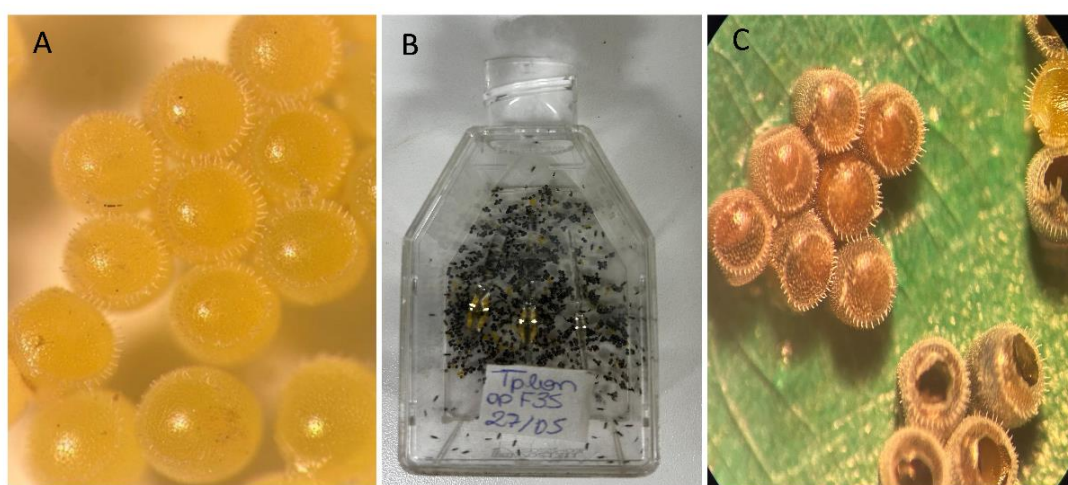


Figura 2. (A) ovos de *Euschistus heros* (Fabricius) (50x) retirados das telas de voile. (B) gaiola com parasitoides recém-emergidos e ovos de *E. heros* parasitados. (C) ovos de *E. heros* parasitados (50x).

As colônias do percevejo-marrom, *E. heros* (Figura 3), foram mantidas em gaiolas de plásticos de 8,0 L identificadas e forradas com papel (Figura 3A e B), em sala climatizada, sob as condições de $26 \pm 1^{\circ}\text{C}$, $49 \pm 10\%$ UR e 14:10 horas de fotofase, no Prédio da Criação, na Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia. A dieta natural foi baseada em sementes de girassol (*Heliantus annuus* L. [Asteraceae]), amendoim (*Arachis hypogaea* L. [Fabaceae]), soja (*Glycine max* L. [Fabaceae]), e vagens de feijão (*Phaseolus vulgaris* L. [Fabaceae]), coladas com cola branca (não tóxica e lavável) em cartelas de papel (10 cm de comprimento x 8 cm de largura). Como complemento da alimentação e fonte de umidade foram utilizados brotos de boldo (*Plectranthus barbatus* Andrews [Lamiaceae]) colocados em potes com vermiculita (Figura 4A) (Laumann *et. al.*, 2010). Para permitir a circulação de ar, a parte superior da gaiola foi forrada com tecido tipo organza. No

interior das gaiolas foram colocadas telas de voile como substrato de oviposição (Figura 4B). Diariamente os ovos dos percevejos foram coletados das telas de voile e separados em dois grupos, um para a criação de percevejos e o outro para a criação de parasitoides.

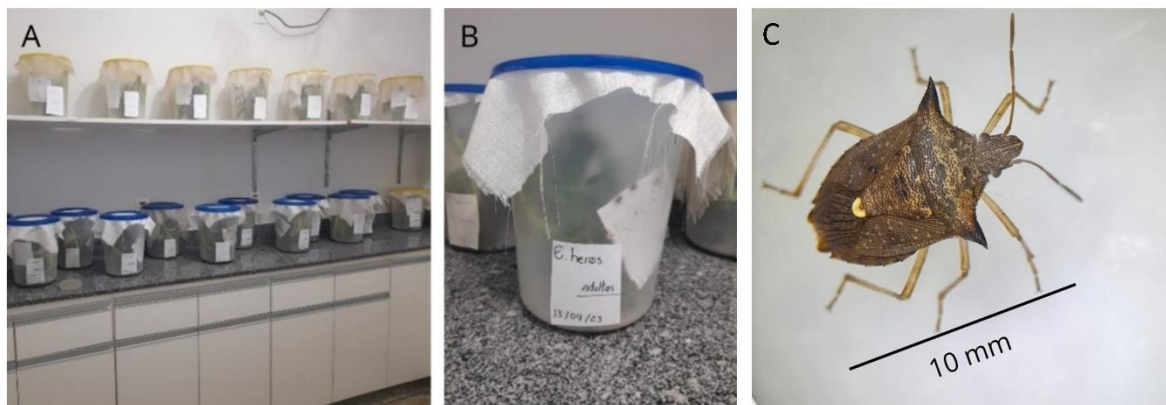


Figura 3. (A) sala de criação de *Euschistus heros*. (B) gaiola identificada de adultos. (C) *E. heros* adulto.

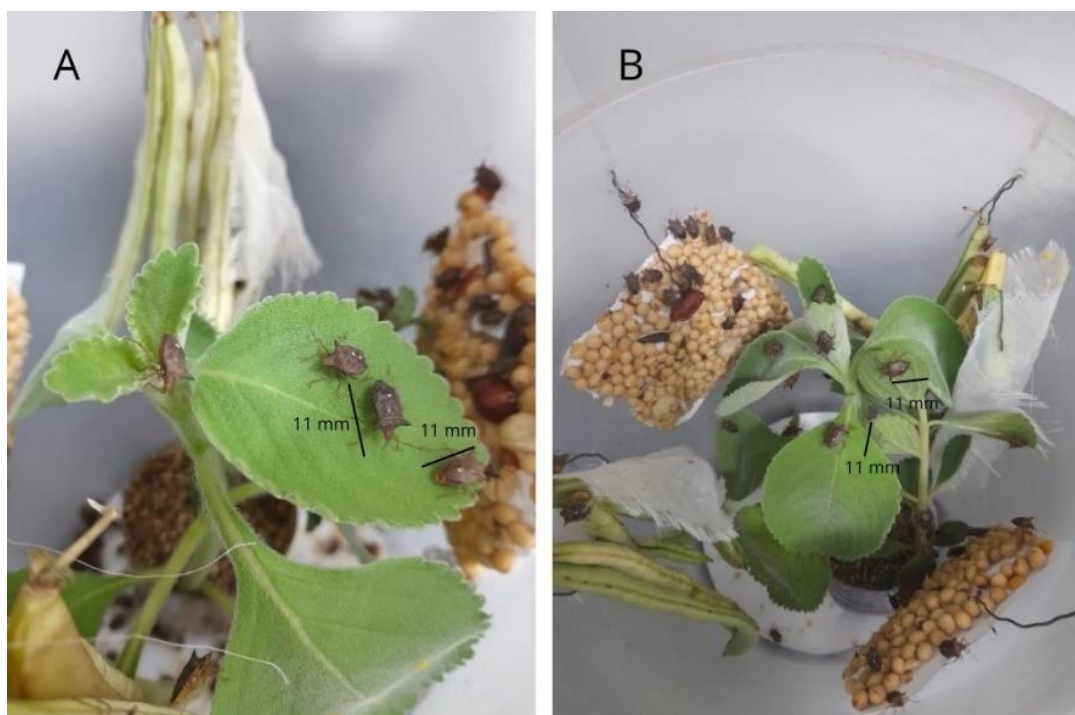


Figura 4. (A) adultos de *Euschistus heros* nas gaiolas de criação. (B) dieta natural na gaiola de adultos e telas de voile com posturas.

Avaliação dos parâmetros biológicos

Para a estimativa dos parâmetros biológicos, 25 casais (1 fêmea e 1 macho, < 24 horas após a emergência) de cada população de *T. podisi* foram formados e mantidos juntos em tubos de ensaio de vidro (7,5 cm comprimento x 1 cm diâmetro), devidamente identificados com a população de origem e o número correspondente a cada casal (Figura 5), permanecendo assim até a morte dos indivíduos. Em intervalos de 24 horas foi oferecida, para cada casal, uma massa de ovos contendo 20 ovos de *E. heros*. Os ovos foram colados com goma arábica, em tiras de papel de coloração verde (1 cm x 1 cm). Após 24 horas, a massa de ovos foi substituída por um nova. Esse procedimento foi mantido por um período de 10 dias. Este período foi estabelecido com base no pico de oviposição de fêmeas de *T. podisi* quando tem acesso diário a massas de ovos, que se concentra nos primeiros 10 dias de vida (~90% dos ovos são depositados neste período), com pico máximo no primeiro e segundo dia (Pacheco & Corrêa-Ferreira, 1998). Após serem oferecidos aos parasitoides, as massas de ovos foram colocadas em tubos de ensaio de vidro e mantidas em sala de criação para o desenvolvimento das fases imaturas do parasitoide e posterior avaliação do parasitismo.

Após o término do período de exposição dos ovos de *E. heros*, as observações diárias do casal de parasitoides nos tubos de vidro foram mantidas, sob as mesmas condições ambientais e de alimentação, para registro da longevidade dos machos e fêmeas de *T. podisi*.



Figura 5. Esquema representativo da formação do casal de cada população de *Telenomus podisi* em tubos de ensaio com a massa de ovos em tira de papel.

Os tubos de ensaio com os ovos expostos aos parasitoides, foram observados diariamente sob microscópio estereoscópico Zeiss SV6 (Carl Zeiss Microimaging GmbH, Munique, Alemanha) para avaliar o número de ovos parasitados, o número de ninfas de *E. heros* emergidas e o número de parasitoides emergidos das massas de ovos. Também foram registrados o período de desenvolvimento (em dias) da fase imatura, e a sobrevivência das fêmeas. Com esses dados, foram calculados os seguintes parâmetros demográficos de cada população: proporção de ovos parasitados (número de ovos parasitados pelo número de ovos oferecidos), sobrevivência dos imaturos (proporção de ovos parasitados com desenvolvimento bem sucedido do parasitoide), razão sexual (número de fêmeas/número total de descendentes) e o período de desenvolvimento da fase imatura. Posteriormente, utilizando metodologias de tabela de vida e fertilidade descritas em Laumann *et al.* (2010), foram calculados os parâmetros de fertilidade das populações avaliadas.

Cruzamentos interpopulacionais

Para avaliar a compatibilidade reprodutiva dos parasitoides das diferentes populações foram realizados cruzamentos entre todas as combinações possíveis de populações e sexo dos indivíduos, totalizando 12 cruzamentos interpopulacionais e, 4 cruzamentos intrapopulacionais (Tabela 1). Para cada combinação se formaram 10 casais (1 fêmea e 1 macho virgens, < 24 horas após a emergência), e mantidos juntos até a morte dos indivíduos em tubos de ensaio de vidro devidamente identificados com as populações e o número de cada casal. Prévio ao início do experimento, cada casal foi mantido junto por um período de 24 horas para acasalamento. Posteriormente, durante 2 dias, uma massa de ovos por dia, com 10 ovos de *E. heros* colados com goma arábica em tiras de papel de coloração verde (1 cm x 1 cm) foi oferecida para cada casal. Após 24 horas, a massa de ovos foi substituída por um nova. Os ovos retirados foram colocados em tubos de ensaio de vidro para incubação. Foram realizadas observações diárias sob microscópio estereoscópico Zeiss SV6 para avaliar o número de ovos parasitados e a razão sexual da prole (número de fêmeas/número total de descendentes). Considerando que pelo sistema de determinação do sexo haplodiploide de Hymenoptera, as fêmeas que produziram somente descendência de machos não foram fertilizadas.

Tabela 1. Esquema de cruzamento interpopulacionais dos 10 casais entre as quatro populações de *Telenomus podisi*

Cruzamentos	
DF x PR	♀ DF x ♂ PR
	♀ PR x ♂ DF
DF x MT	♀ DF x ♂ MT
	♀ MT x ♂ DF
DF x SP	♀ DF x ♂ SP
	♀ SP x ♂ DF
PR x MT	♀ PR x ♂ MT
	♀ MT x ♂ PR
SP x MT	♀ SP x ♂ MT
	♀ MT x ♂ SP
SP x PR	♀ SP x ♂ PR
	♀ PR x ♂ SP

MT = Mato Grosso (Tangará da Serra), SP = São Paulo (Botucatu), DF = Distrito Federal, PR = Paraná (Londrina). ♀ fêmea e ♂ - macho.

Análise de dados

A proporção média de parasitismo, a sobrevivência dos imaturos e o período de desenvolvimento do estágio imaturo (dias) das diferentes populações foram comparadas utilizando modelos lineares generalizados (GLM) e análise de deviança (ANODEV) com distribuição binomial e função de ligação logarítmica para proporção de parasitismo e sobrevivência de imaturos e com distribuição gaussiana e função de ligação identidade para o tempo de desenvolvimento. Quando os dados apresentaram sobre dispersão um fator de correção foi adicionado ao modelo (função quasi da plataforma R). Quando constatadas diferenças significativas entre os parâmetros das populações foram utilizados contrastes ortogonais para comparação par a par.

Os dados da oviposição e sobrevivência foram condensados em tabela de fertilidade (TF) para estimar os parâmetros da fertilidade: taxa reprodutiva líquida (R_0 , fêmeas/fêmea), taxa líquida de aumento populacional (rm , produção instantânea de progênie fêmea/fêmea) e a taxa finita de aumento (λ ,

fêmeas/fêmea/dia) durante o período de observação (10 dias). Para calcular estes parâmetros foi utilizado o pacote Lifetable (Maia *et al.*, 2014), desenvolvido a partir do pacote *lifetable.sas* (Maia *et al.*, 2000) para ambiente R (Development Core Team, 2024). O pacote R lifetable usa algoritmos para o cálculo dos parâmetros de tabela de fertilidade e seus respectivos parâmetros de dispersão utilizando o método iterativo jackknife (25 iterações) (Meyer *et al.*, 1986).

Com ajuste do modelo, o programa R fornece gráficos que exibem pseudovalores, modelos ajustados e respectivas faixas de confiança de 95% para cada parâmetro e uma tabela contendo estimativas dos parâmetros do modelo linear, respectivos erros padrão e níveis de significância nominal associados aos testes de hipótese. Para realizar comparações de pares entre as populações foi usado o teste *t* de Student.

A longevidade (em dias) de fêmeas e machos das diferentes populações foi analisado com teste de Kruskal-Wallis e para comparação de médias par a par, pelo teste de Mann-Whitney com correções de Bonferroni, para avaliar a significância entre os valores médios. A sobrevivência das fêmeas, durante o período do experimento, foi comparada com a Análise de Sobrevivência de Kaplan-Meier com comparações entre pares usando o teste Log-Rank, os níveis de significância foram ajustados com correção de Bonferroni.

A compatibilidade reprodutiva dos parasitoides das diferentes populações, foi avaliada com base na razão sexual (número de fêmeas/número total de descendentes), e na análise da proporção média de parasitismo, esta última conduzida por meio de modelos lineares generalizados (GLM) com distribuição binomial e função de ligação logarítmica, com correção de sobre dispersão dos resíduos. Adicionalmente, foi realizada uma análise de deviança (ANODEV) e análise de contrastes para avaliar a significância entre os valores médios das populações.

Resultados

Parâmetros biológicos

Foram observadas diferenças entre as populações quanto à proporção de parasitismo ($\chi^2 = 1199,4$, $df = 3$, $P = 0,029$), sobrevivência dos imaturos ($\chi^2 = 2456,5$, $df = 3$, $P < 0,001$) e o período de desenvolvimento do estágio imaturo ($\chi^2 = 1538,6$, $df = 3$, $P < 0,0001$). A proporção de parasitismo resultou significativamente maior para as fêmeas da população de Mato Grosso (MT) e Paraná (PR) em relação às fêmeas do Distrito Federal (DF). A população do DF mostrou maior sobrevivência dos estágios imaturos e maior tempo de desenvolvimento em comparação aos imaturos das outras populações avaliadas. As populações do MT e do PR apresentaram valores intermediários e estatisticamente semelhantes para todos os parâmetros estudados (Tabela 2).

Tabela 2. Parâmetros biológicos de *Telenomus podisi* de quatro populações durante os 10 primeiros dias de vida das fêmeas ⁽¹⁾

Origem da população	Proporção de parasitismo	Sobrevivência dos imaturos (proporção)	Período de desenvolvimento imaturo (dias)
Distrito Federal	0,39 ± 0,02 a N = 1902	0,79 ± 0,01 a N = 1506	15,5 ± 0,10 a N = 1506
Mato Grosso	0,48 ± 0,02 b N = 2051	0,68 ± 0,17 b N = 1387	14,3 ± 0,11 b N = 1387
Paraná	0,47 ± 0,02 b N = 2141	0,64 ± 0,17 b N = 1419	14,4 ± 0,11 b N = 1419
São Paulo	0,40 ± 0,02 ab N = 1769	0,68 ± 0,18 b N = 1214	13,7 ± 0,12 c N = 1214

⁽¹⁾ Médias ± erro padrão seguidos pelas mesmas letras na coluna não diferem significativamente de acordo com análise GLM e contrastes entre as médias ($P > 0,05\%$).

A idade das fêmeas exerceu influência similar sobre os parâmetros reprodutivos nas quatro populações de *T. podisi* avaliadas. Verificou-se uma redução progressiva na proporção média de ovos parasitados e na sobrevivência dos imaturos com o avanço da idade das fêmeas (Figura 6A e B), indicando um impacto negativo da idade na capacidade de oviposição e na viabilidade da prole. Adicionalmente, observou-se uma diminuição na razão sexual das fêmeas na progênie, ao longo do tempo houve um aumento no número de machos (Figura 6C). Esse efeito é observado mais claramente na população de São Paulo (SP), pois nessa população a proporção de fêmeas na progênie caiu abaixo de 0,1 após o 6º dia, em comparação as outras populações.

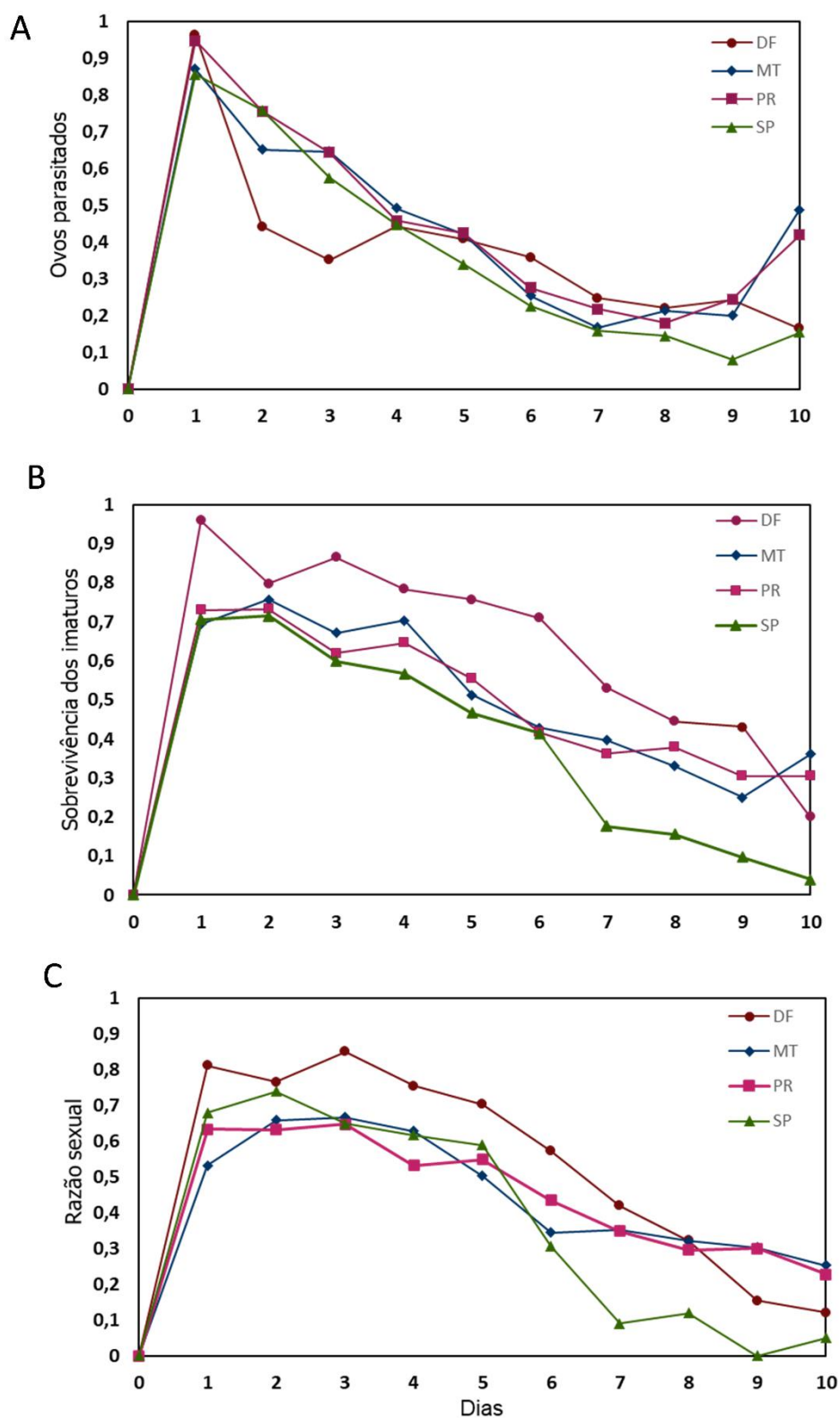


Figura 6. Potencial reprodutivo de *Telenomus podisi* de quatro populações: Distrito Federal (DF), Mato Grosso (MT), Paraná (PR) e São Paulo (SP) durante os primeiros dez dias de vida das fêmeas. (A) Proporção de ovos parasitados (número de ovos parasitados/número de ovos oferecidos), (B) Proporção de sobrevivência dos imaturos (número de adultos emergidos/número de ovos parasitados), (C) Razão sexual (número de fêmeas/número total de descendentes).

A análise dos parâmetros da tabela de fertilidade não mostrou diferenças significativas entre as populações quando considerada a taxa líquida de reprodução (R_0), as populações do DF e SP mostraram taxas intrínsecas de aumento (rm) maiores do que as populações de MT e PR, entretanto a rm da população do DF não deferiu das populações de MT e PR. Resultados similares foram observados ao comparar a taxa finita de aumento com as populações do DF e SP mostrando valores significativamente maiores às populações de MT e PR (Tabela 3).

Tabela 3. Parâmetros da tabela de vida de fertilidade de *Telenomus podisi* de quatro populações. Letras diferentes em cada coluna indicam diferenças significativas (teste-t de Student $P < 0,05$, com correções de Bonferroni).

Origem da População	Taxa reprodutiva líquida (R_0)	Taxa líquida de aumento populacional (rm)	Taxa finita de aumento (λ)
Distrito Federal	45,80 $\pm$ 2,55 a N = 25	1,05 $\pm$ 0,05 ab N = 25	2,86 $\pm$ 0,15 ab N = 25
Mato Grosso	44,20 $\pm$ 5,48 a N = 25	0,93 $\pm$ 0,04 b N = 25	2,54 $\pm$ 0,12 b N = 25
Paraná	44,45 $\pm$ 6,02 a N = 25	0,90 $\pm$ 0,04 b N = 25	2,46 $\pm$ 0,11 b N = 25
São Paulo	46,70 $\pm$ 4,85 a N = 25	1,14 $\pm$ 0,08 a N = 25	3,11 $\pm$ 0,26 a N = 25

A longevidade, em dias, de machos e fêmeas variou significativamente entre as populações avaliadas. Observou-se que indivíduos da população do DF apresentaram os maiores valores médios de longevidade, especialmente os machos (DFm), com valores superiores a 80 dias, com alta variabilidade, diferindo significativamente dos machos das outras três populações ($\chi^2 = 29,87$, $df = 3$, $P < 0,0001$). As fêmeas do DF (DFf) também exibiram longevidade elevada, diferindo significativamente das fêmeas das populações do MT ($\chi^2 = 17,05$, $df = 3$, $P = 0,01$) e SP ($\chi^2 = 17,05$, $df = 3$, $P < 0,001$). Em contraste, quando comparados, os tempos de longevidade entre fêmeas e machos dentro da mesma população não apresentaram diferenças entre os sexos (Figura 7).

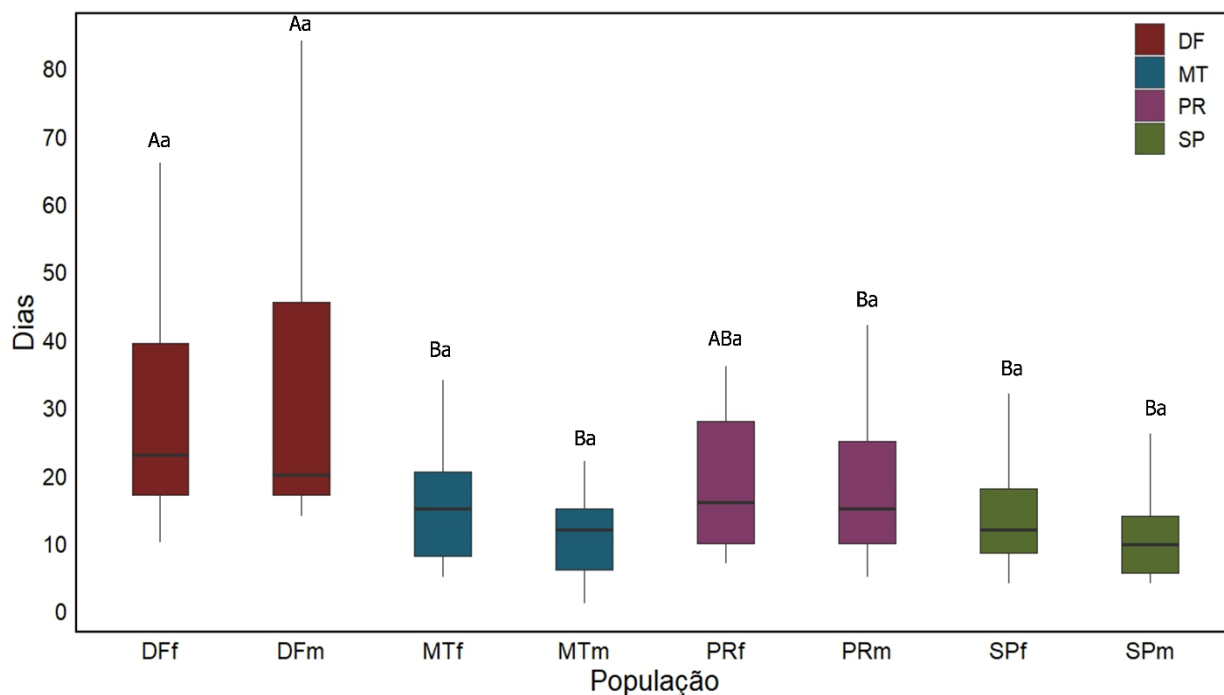


Figura 7. Longevidade (em dias) de machos e fêmeas de *Telenomus podisi* de quatro populações: Distrito Federal (DF), Mato Grosso (MT), Paraná (PR) e São Paulo (SP), m = macho e f = fêmea. As caixas mostram o intervalo interquartil e as linhas horizontais indicam medianas. Letras maiúsculas acima das caixas indicam comparações entre populações dentro do mesmo sexo. Letras minúsculas indicam comparações entre machos e fêmeas dentro da mesma população. Letras diferentes representam diferenças significativas segundo o teste de Kruskal-Wallis ($P < 0,05$).

A análise da probabilidade de sobrevivência das fêmeas indicou diferenças significativas entre as populações avaliadas (Kaplan-Meier = 9,3, df = 3, $P = 0,03$). A população de São Paulo mostrou uma sobrevivência menor à do Distrito Federal ($\chi^2 = 9,3$, $P = 0,01$). Observou-se que, ao longo do período de 10 dias, a proporção de fêmeas das populações do DF, MT e PR se manteve relativamente constante (Figura 8).

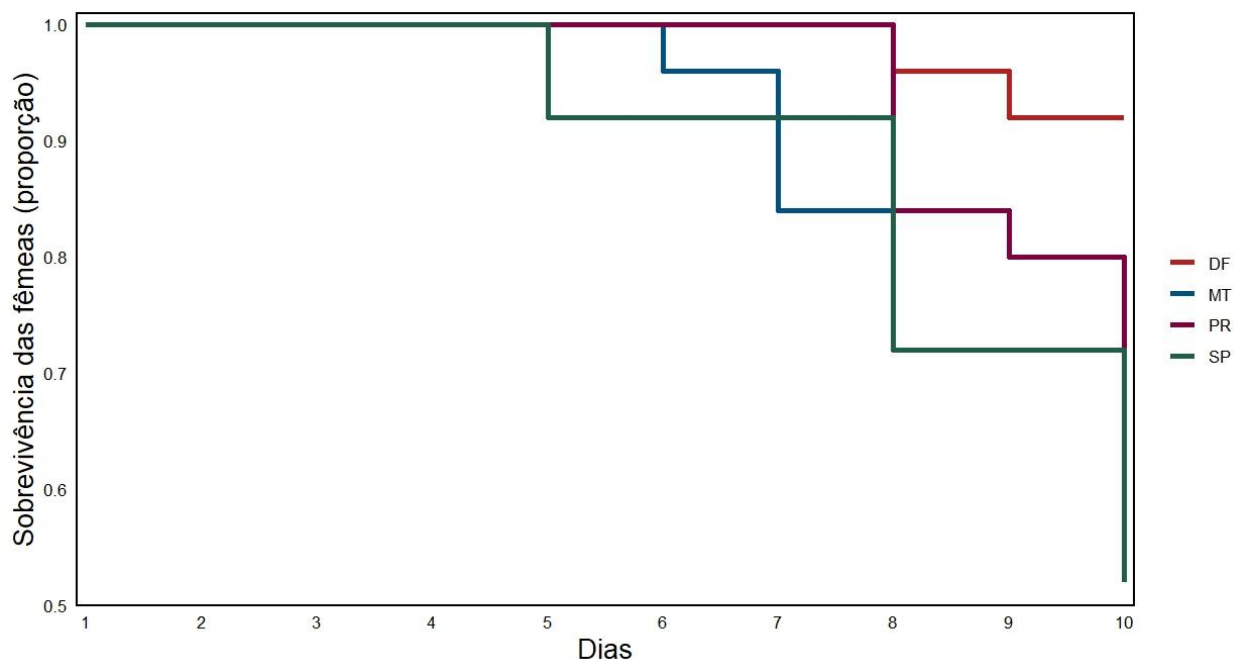


Figura 8. Curvas de sobrevivência de fêmeas de *Telenomus podisi* de diferentes populações: Distrito Federal (DF), Mato Grosso (MT), Paraná (PR) e São Paulo (SP) durante os primeiros dez dias de vida das fêmeas. Eixo Y: Proporção de sobrevivência de fêmeas. Eixo X: Idade das fêmeas (dias). As diferenças entre as curvas de sobrevivência foram estatisticamente significativas (Kaplan-Meier, Log-Rank = 9,3, df = 3, P = 0,03).

Cruzamentos interpopulacionais

A análise da proporção de parasitismo revelou variações significativas entre os cruzamentos ($\chi^2 = 130,607$, df = 15, P = 0,049) (Figura 9). O cruzamento DFm × DFf exibiu elevada variabilidade e uma média inferior de parasitismo. Em contraste, os cruzamentos entre as populações do MT, SP e PR mostraram proporções de parasitismo consistentemente elevadas e com menor variação (Figura 9). Nos cruzamentos realizados entre a população do DF e as demais populações (MT, SP e PR) não houve emergência de fêmeas. Em contrapartida, os cruzamentos interpopulacionais realizados entre as populações de MT, SP e PR mostraram proporção de fêmea iguais ou superiores a 0,7 em todos os casos. Adicionalmente, cruzamentos entre indivíduos da mesma população (intrapopulacionais), apresentaram todos proporção de fêmeas maior de 0,6 (Figura 10).

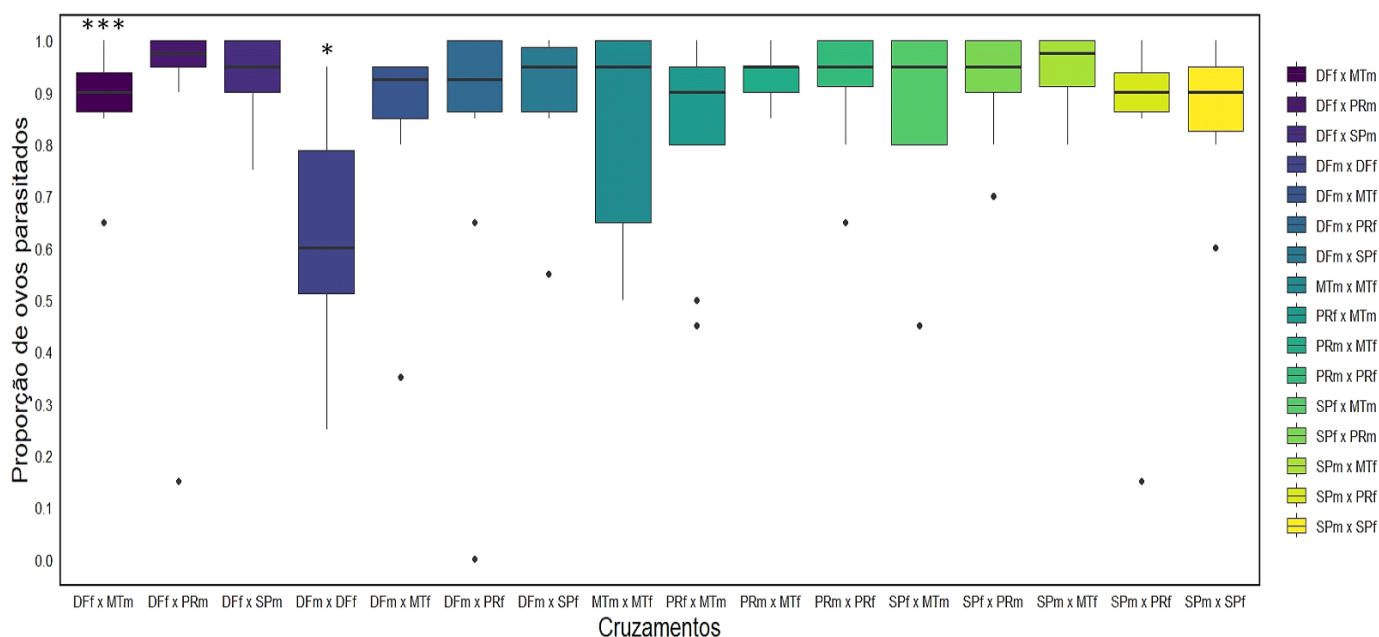


Figura 9. Gráfico de caixa mostrando a proporção de parasitismo (média $\pm$ erro padrão) do cruzamento de fêmeas de *Telenomus podisi* de diferentes populações: Distrito Federal (DF), Mato Grosso (MT), Paraná (PR) e São Paulo (SP). m = macho e f = fêmea. A linha horizontal central representa a mediana. * e *** indicam diferenças significativas entre na proporção de ovos parasitados entre os cruzamentos assinalados e os outros cruzamentos avaliados (análise de GLM e análises de contraste, respectivamente $P < 0,05$ e $0,01$ ($\chi^2 = 130,607$, $df = 15$, $P = 0,049$)).

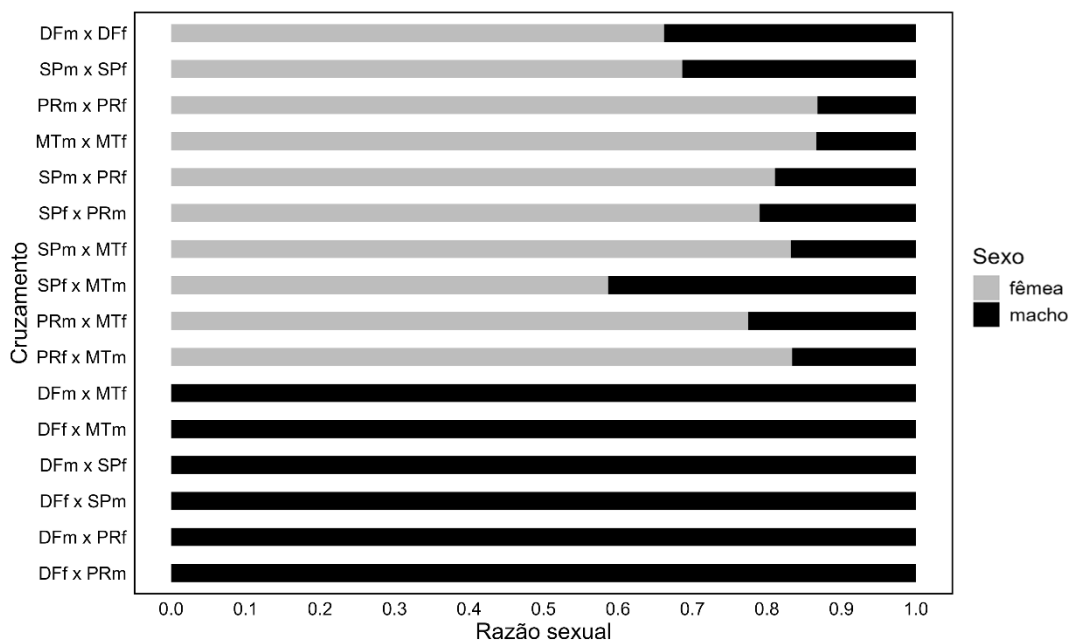


Figura 10. Proporção de fêmeas e machos observados em cruzamentos entre indivíduos de diferentes populações geográficas: Distrito Federal (DF), Mato Grosso (MT), Paraná (PR) e São Paulo (SP). m = macho e f = fêmea. Eixo X: Razão sexual (proporção de fêmeas e machos). As barras representam a proporção de descendentes de cada sexo na descendência de cada cruzamento.

Discussão

As características biológicas são ferramentas fundamentais na comparação entre espécies de inimigos naturais, auxiliando na seleção dos agentes mais efetivos para o controle biológico. Os parâmetros biológicos como, sobrevivência dos imaturos, fecundidade e período de desenvolvimento da fase imatura, podem fornecer informações sobre o potencial do parasitoide como agente de controle biológico (Laumann & Sampaio, 2020), permitindo inferências sobre sua eficácia e adaptabilidade.

Os resultados obtidos indicaram variações significativas entre populações de diferentes origens geográficas quanto à proporção de parasitismo, sobrevivência dos imaturos e tempo de desenvolvimento, sugerindo que mecanismos de adaptação a condições específicas do local de origem podem estar moldando o desempenho biológico das populações de *T. podisi*. As fêmeas das quatro populações estudadas apresentaram a maior parte das posturas, bem como o número de descendentes, nos primeiros quatro dias de vida, seguida por uma queda acentuada na fecundidade e sobrevivência da progênie nos dias subsequentes, indicando um padrão típico de declínio reprodutivo ao longo da vida adulta, padrão constatado também para *T. podisi* por Yeargan (1982) e Pacheco & Corrêa-Ferreira (1998), evidenciando um impacto negativo da idade na capacidade de oviposição e na viabilidade da prole que também é característico em espécies de *Trissolcus* (Laumann *et al.*, 2010).

A maior sobrevivência dos estágios imaturos e o período de desenvolvimento mais prolongado observados na população do Distrito Federal em relação às outras populações, podem estar relacionados com adaptações específicas à forma de exploração dos hospedeiros, um desenvolvimento mais lento pode contribuir para melhor aproveitamento dos nutrientes, que no caso de parasitoides de ovos são fixos, aumentando a sobrevivência dos imaturos (Jervis *et al.*, 2008; Van Baalen & Hemerik, 2008). Entretanto, o desenvolvimento mais lento pode contrastar com a aptidão do parasitoide uma vez que alonga o tempo generacional e aumenta a exposição a riscos de mortalidade o que pode reduzir a taxa de crescimento populacional e a resposta numérica do parasitoide (Pennacchio & Strand, 2006; Jervis *et al.*, 2008; Kraaijeveld & Godfray, 2008).

A maioria dos himenópteros parasitoides se reproduz por partenogênese, sendo a determinação do sexo por haplodiploidia, em que um ovo não fertilizado se desenvolve em um macho haploide e um ovo fertilizado em uma fêmea diploide (Heimpel & de Boer 2008; Laumann & Sampaio, 2020). Sendo assim, as fêmeas acasaladas podem controlar a proporção de sexo de sua progênie, para adaptar-se a condições específicas (Ode & Hardy, 2008; Cingolani *et al.*, 2014). Com o avanço na idade das fêmeas, ocorreu diminuição do número de fêmeas e aumento do número de machos gerados, fato apresentado também por Pacheco & Corrêa-Ferreira (1998), a diminuição na razão sexual na progênie sugere uma possível depleção do esperma ao longo do tempo. Esse efeito é observado principalmente na população de São Paulo, havendo um grande declínio na proporção de fêmeas após o 6º dia, em relação as outras populações.

Para compreender a dinâmica populacional, é essencial analisar o potencial de crescimento populacional, de forma a poder estabelecer estratégias de manejo no controle populacional de pragas, com o objetivo de responder de forma eficiente às variações na densidade dos organismos-alvo do controle (Maia *et al.*, 2000; Bonsall & Bernstein, 2008; Laumann & Sampaio, 2020). A estimativa do crescimento populacional pode ser realizada por meio de tabela de fertilidade, procedimento matemático que integra informações sobre os dados de reprodução e mortalidade de uma população (Maia *et al.*, 2000). Esses parâmetros funcionam como indicadores quantitativos importantes para avaliar as interações entre populações e o ambiente (Maia *et al.*, 2014) e no caso dos parasitoides a adaptação aos hospedeiros.

Com nossos resultados, os dados de potencial reprodutivo, em condições de laboratório, mostraram que as fêmeas das quatro populações de *T. podisi* podem parasitar uma média de, aproximadamente, 70 a 80 ovos, durante o período de oviposição de 10 dias, com uma prole estimada de 44 a 46 fêmeas/fêmea, mostrando uma constância na média do número de fêmeas geradas entre as populações. A população de SP destacou-se com os maiores valores de rm (1.15) e λ (3.15) sugerindo maior potencial de multiplicação por unidade de tempo. No entanto, as demais populações também exibiram características biológicas e reprodutivas favoráveis à sua utilização para o controle biológico.

Considerando essas conclusões, bem como os dados disponíveis sobre o potencial reprodutivo de fêmeas de *E. heros*, no qual podem ovipositar 130 ovos durante sua vida, e com uma prole estimada de 40 fêmeas/fêmea (Costa *et al.*, 1998; Malaguido & Panizzi, 1999), observa-se que todas as populações de *T. podisi* avaliadas apresentaram uma produção de progênie feminina (R_0) maior à de *E. heros*, isso indica que o parasitoide possui potencial para aumentar sua população mais rapidamente do que o percevejo. Essa vantagem é refletida diretamente nas taxas intrínsecas de crescimento (rm) do parasitoide, que também foram consistentemente elevadas, indicando maior capacidade de expansão populacional por unidade de tempo, mantendo padrões constantes de fecundidade e mortalidade (Maia *et al.*, 2000). Considerando que taxas líquidas de reprodução e de aumento populacional mais elevadas estão diretamente relacionadas ao potencial de controle do inimigo natural (Van Baalen & Hemerik, 2008; Laumann & Sampaio, 2020), os resultados reforçam o potencial de *T. podisi* como agente no controle biológico de *E. heros*.

Os resultados obtidos apresentaram variações significativas na longevidade de machos e fêmeas entre as quatro populações analisadas. A tendência observada, com fêmeas apresentando maior longevidade que os machos, é coerente com o que se observa em diversas espécies de Scelionidae, nas quais o investimento energético é diferente entre os sexos. Na fase adulta, os machos podem ser selecionados para priorizar o período intenso de esforço reprodutivo em detrimento da longevidade (Kraaijeveld & Godfray, 2008).

A população do DF apresentou maiores valores médios de longevidade tanto para fêmeas ($31,56 \pm 19,87$) quanto para machos ($32,52 \pm 21,66$). Esse padrão pode estar relacionado à menor taxa reprodutiva observada nas fêmeas de *T. podisi* desta população, o que favoreceu o aumento da longevidade. Em geral, uma maior taxa reprodutiva está associada a um maior gasto de energia e, consequentemente, menor longevidade das fêmeas (Pacheco & Corrêa-Ferreira, 1998; Van Baalen & Hemerik, 2008). Além disso, diversos fatores podem influenciar a longevidade de parasitoides, como alimentação, condições ambientais e o custo energético relacionado à cópula (Pacheco & Corrêa-Ferreira, 1998).

As curvas de sobrevivência das fêmeas de *T. podisi* apresentaram diferenças entre as populações avaliadas. A população do DF apresentou maior longevidade, com elevada proporção de fêmeas vivas até o 10º dia, sugerindo que a maior longevidade em fêmeas do DF pode refletir, possivelmente, à menor taxa de parasitismo observada. Em parasitoides, é comum observar um trade-off entre fecundidade e longevidade, no qual fêmeas com maior investimento reprodutivo tendem a ter vida mais curta (Pexton & Mayhew, 2002; Jervis *et al.*, 2008). Em contraste, a população de SP apresentou uma queda mais acentuada na sobrevivência a partir do 6º dia, sugerindo menor expectativa de vida sob as condições experimentais, o qual pode comprometer sua eficiência em ambientes com menor disponibilidade de hospedeiros.

Ao analisar a proporção de parasitismo, observou-se que o cruzamento DFm × DFf apresentou uma elevada variabilidade na proporção de ovos parasitados, no entanto, a média de parasitismo foi inferior em comparação aos demais cruzamentos, isso pode refletir em efeitos negativos quando o macho é da mesma população. Esses resultados apontam para uma característica intrínseca da população, e que a origem populacional pode influenciar significativamente o desempenho reprodutivo das fêmeas.

Nos cruzamentos interpopulacionais, observou-se que nos cruzamentos entre indivíduos (machos e fêmeas) da população do DF com indivíduos das outras populações avaliadas (MT, SP e PR), não houve emergência de fêmeas. Esse resultado sugere a ocorrência de incompatibilidade reprodutiva, possivelmente indicando que a população do DF é morfologicamente semelhante às demais populações, mas geneticamente isolada e reprodutivamente incompatível. Resultado similar apresentado por Borges *et al.* (2003), utilizando duas linhagens nos cruzamentos, uma linhagem de parasitoide originária do Brasil (DF) e uma segunda linhagem originária de Maryland (EUA), resultando em todos descendentes machos, sugerindo incompatibilidade reprodutiva entre as duas linhagens. Esse padrão reforça a hipótese de que *T. podisi* seja, na verdade, um complexo de espécies crípticas, considerando sua ampla distribuição geográfica (Kenis *et al.*, 2019; Wengrat, 2022) e que a linhagem do DF pode ser uma espécie diferente.

Em contraste, os cruzamentos interpopulacionais entre as populações de MT, SP e PR apresentaram proporções elevadas de fêmeas, indicando alta compatibilidade entre essas populações, sugerindo que tais populações constituem uma única espécie. Além disso, os cruzamentos intrapopulacionais resultaram em proporções de fêmeas superiores a 0,6, reforçando a viabilidade reprodutiva dentro das próprias populações.

As populações de *Telenomus podisi* analisadas apresentaram variações marcantes em parâmetros biológicos e reprodutivos, refletindo possíveis adaptações locais. Esses achados destacam a importância de considerar a origem populacional na seleção de linhagens para programas de controle biológico.

Referências

- Aquino, M.F.S, Sujii, E. R., Borges, M., Blassioli-Moraes, M. C., & Laumann, R. A. (2019). Diversity of stink bug adults and their parasitoids in soybean crops in Brazil: influence of a latitudinal gradient and insecticide application intensity. *Environmental entomology*, 48(1):105-113. <https://doi.org/10.1093/ee/nvy174>
- Bonsall, M. B. & Bernstein, C. Linking foraging and dynamics (2008). Em: Wajnberg, E.; Bernestein, C.; Van Alphen, J.J.M. (Ed.). *Behavioral ecology of insects parasitoids: from theoretical approaches to field applications*. Oxford: Blackwell Publishing, pp 292-314.
- Borges, M., Colazza, S., Ramirez-Lucas, P., Chauhan, K. R., Blassioli-Moraes, M. C., & Richard Aldrich, J. (2003). Kairomonal effect of walking traces from *Euschistus heros* (Heteroptera: Pentatomidae) on two strains of *Telenomus podisi* (Hymenoptera: Scelionidae). *Physiological Entomology*, 28(4):349-355. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.2003.00350.x>
- Bueno, A. F. *et al.* (2024). Augmentative biological control of stink bugs on soybean: the Brazilian scenario. *CABI Agriculture and Bioscience*, 5(1):58. <https://doi.org/10.1186/s43170-024-00264-9>.
- Cingolani, M. F., Greco, N. M., & Liljesthröm, G. G. (2014). Effect of *Telenomus podisi*, *Trissolcus urichi*, and *Trissolcus basal* (Hymenoptera: Platygasteridae) age on attack of *Piezodorus guildinii* (Hemiptera: Pentatomidae) eggs. *Environmental entomology*, 43(2):377-383. <https://doi.org/10.1603/EN13250>
- Costa, M. L. M., Borges, M. & Vilela, E.F. (1998). Biologia reprodutiva de *Euschistus heros* (F.) (Heteroptera: Pentatomidae). *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil*, 27:559-568. <https://doi.org/10.1590/S0301-80591998000400008>
- Foster, S. A. & Endler, J. A., (Eds.) (1999). Geographic variation in behavior: perspectives on evolutionary mechanisms. *Oxford University Press*.
- Heimpel, G. E., & De Boer, J. G. (2008). Sex determination in the Hymenoptera. *Annual Review of Entomology* 53(1): 209-230. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.53.103106.093441>
- Hoback W. W., Ramos G., Hayashida R., Santos D. M., Alvarez D.D.L., & Oliveira R.C.D (2024). Optimizing the Release Pattern of *Telenomus podisi* for Effective

Biological Control of *Euschistus heros* in Soybean. *Insects*, 15:192.
<https://doi.org/10.3390/insects15030192>

Jervis, M. A., Ellers, J., & Harvey, J. A. (2008). Resource acquisition, allocation, and utilization in parasitoid reproductive strategies. *Annual Review of Entomology*, 53:361-385. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.53.103106.093433>

Jomaa, F. W., Laub, E. C., & Tibbetts, E. A. (2024). Behavioral syndromes in paper wasps: Links between social and non-social personality in *Polistes fuscatus*. *Current Zoology*, 70:659-667. <https://doi.org/10.1093/cz/zoad054>

Kenis, M., et al. (2019). *Telenomus remus*, a Candidate Parasitoid for the Biological Control of *Spodoptera frugiperda* in Africa, is already Present on the Continent. *Insects*, 10:92. <https://doi.org/10.3390/insects10040092>

Kraaijeveld, A. R. & Godfray, H.C.J (2008). Linking behavioral ecology to the study of host resistance and parasitoid. Em: Wajnberg, E.; Bernestein, C.; Van Alphen, J.J.M. (Ed.). *Behavioral ecology of insects parasitoids: from theoretical approaches to field applications*. Oxford: Blackwell Publishing, pp 315-334.

Laumann, R.A., Sampaio M.V. (2020). Controle de artrópodes-praga com parasitoides. Em: Fontes, E.M.G. & Valadares-Inglis, M.C. *Controle biológico de pragas na agricultura*. 1 Ed. Brasília: Embrapa, n 1, pp 65-112.

Laumann, R. A., et al. (2010) Egg parasitoid wasps as natural enemies of the neotropical stink bug *Dichelops melacanthus*. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 45:442-449. <https://doi.org/10.1590/S0100-204X2010000500002>

Maia, A. D. H., Luiz, A. J., & Campanhola, C. (2000). Statistical Inference on Associated Fertility Life Table Parameters Using Jackknife Technique: Computational Aspects. *Journal of Economic Entomology*, 93:511–518. <https://doi.org/10.1603/0022-0493-93.2.511>

Maia, A. D. N., Pazianotto, R. A. D. A., Jose, A., Luiz, B., Marinho-Padro, J. S., & Pervez, A. (2014). Inference on Arthropod Demographic Parameters: Computational Advances Using R. *Journal of Economic Entomology*, 107:432-439. <https://doi.org/10.1603/EC13222>

Malaguido, A.B. & Panizii, A.R. (1999). Nymph and adult biology of *Euschistus heros* (Hemiptera: Pentatomidae) and its abundance related to planting date and

phenological stages of sunflower. *Annals of the Entomological Society of America*, 92:424–429. <https://doi.org/10.1093/aesa/92.3.424>

Meyer, J. S., et al. (1986). Estimating uncertainty in population growth rates: jackknife vs. bootstrap techniques. *Ecology*, 67:1156-1166. <https://doi.org/10.2307/1938671>

Mills, N.J. & Wajnberg, E. (2008). Optimal foraging behaviour and efficient biological control methods. Em: Wajnberg, E.; Bernestein, C.; Van Alphen, J.J.M. (Ed.). *Behavioral ecology of insects parasitoids: from theoretical approaches to field applications*. Oxford: Blackwell Publishing, pp 1-30.

Ode, P. J.; Hardy, I.C.W. Parasitoid sex ratios and biological control (2008). Em: Wajnberg, E.; Bernestein, C.; Van Alphen, J.J.M. (Ed.). *Behavioral ecology of insects parasitoids: from theoretical approaches to field applications*. Oxford: Blackwell Publishing, pp 253-291.

Pacheco, D. J., & Corrêa-Ferreira, B. S. (1998). Potencial reprodutivo e longevidade do parasitóide *Telenomus podisi* Ashmead, em ovos de diferentes espécies de percevejos. *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil*, 27:585-591. <https://doi.org/10.1590/S0301-80591998000400011>

Parra, J. R. P., Botelho, P. S. M., Corrêa-Ferreira, B. S., & Bento, J. M. S. (2002). O futuro do controle biológico. *Controle Biológico no Brasil: Parasitóides e Predadores*. São Paulo: Manole, pp 581-587.

Pennacchio, F., & Strand, M. R. (2006). Evolution of developmental strategies in parasitic Hymenoptera. *Annual Review of Entomology*, 51:233-258. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.51.110104.151029>

Pexton. J. J. & Mayhew, P. J. (2002), Siblicide and life-history evolution in parasitoids, *Behavioral Ecology*, 13:690–695, <https://doi.org/10.1093/beheco/13.5.690>

Ramos, G. S., Dalbianco, A. B., Santos, D. M., de Lima Alvarez, D., & de Oliveira, R. C. (2024). Management of *Euschistus heros* with the release of *Telenomus podisi* in soybean in Brazil. *BioControl*, 69:529-537. <https://doi.org/10.1007/s10526-023-10235-0>

R Core Team (2024). R: A language and environment for statistical computing. *R Foundation for Statistical Computing*, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org>

Seehausen, M. L. *et al.* (2020). Evidence for a cryptic parasitoid species reveals its suitability as a biological control agent. *Scientific reports*, 10:19096. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-76180-5>

Sosa-gómez, D.R., *et al.* (2014). Manual de identificação de insetos e outros invertebrados da cultura da soja. Londrina: Embrapa Soja, *Embrapa Soja. Documentos*, n 269.

Van Baalen, M. & Lia Hemerik, L. (2008). Parasitoid fitness: from a simple idea to an intricate concept. Em: Wajnberg, E.; Bernestein, C.; Van Alphen, J.J.M. (Ed.). *Behavioral ecology of insects parasitoids: from theoretical approaches to field applications*. Oxford: Blackwell Publishing, pp 31-50.

Wengrat, A. P. G. D. S., *et al.* (2021). Integrative taxonomy and phylogeography of *Telenomus remus* (Scelionidae), with the first record of natural parasitism of *Spodoptera spp.* in Brazil. *Scientific Reports*, 11(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-021-93510-3>

Wengrat, A. P. G. D. S., Costa, V. A., & Zucchi, R. A. (2022). Uma abordagem taxonômica integrativa para o conhecimento da diversidade de parasitoides de ovos (Hymenoptera: Scelionidae) na cultura da soja sob diferentes manejos. Dissertação (Doutorado em Ciências - Entomologia). Universidade de São Paulo, Piracicaba, Brasil. <https://doi.org/10.11606/T.11.2022.tde-12082022-141152>

Yeargan, K. V. (1982). Reproductive capability and longevity of the parasitic wasps *Telenomus podisi* and *Trissolcus euschisti*. *Annals of the Entomological Society of America*, 75(2):181-183. <https://doi.org/10.1093/aesa/75.2.181>

CAPÍTULO 2

Comportamento de forrageamento e de oviposição de diferentes populações de *Telenomus podisi*

Introdução

O controle biológico é uma prática que promove a regulação ou supressão de populações de pragas por meio da atuação de inimigos naturais. Nesse contexto, o sucesso na regulação de pragas está diretamente relacionado às decisões comportamentais dos parasitoides durante a busca e o parasitismo dos hospedeiros (Mills & Wajnberg, 2008). Esse processo é mediado por estímulos ou pistas de natureza física (visuais ou mecânicos), química (semioquímicos) ou bioquímica, sendo os semioquímicos os mais frequentemente utilizados por vespas parasitoides na localização de seus hospedeiros (Godfray, 1994; Vinson, 1998; Michereff *et al.*, 2011). A manipulação do comportamento de parasitoides por meio de semioquímicos e pistas físicas, visando aumentar seu recrutamento e permanência no campo, representa uma abordagem eficiente no fortalecimento de estratégias de controle biológico por conservação (Blassioli-Moraes *et al.*, 2016, 2022).

O forrageamento de fêmeas dos parasitoides envolve sequências comportamentais, que incluem a localização do habitat do hospedeiro, a busca e localização do hospedeiro, o reconhecimento e a aceitação do hospedeiro e adequação para o desenvolvimento (Laumann & Sampaio, 2020). Estes comportamentos estão submetidos a pressão de seleção, visando otimizar a oviposição e garantir o sucesso do desenvolvimento de sua prole. Dessa forma, o sucesso reprodutivo dos parasitoides depende de estratégias de busca que maximizem os encontros bem-sucedidos com hospedeiros, resultando na sua morte e, conseqüentemente na redução da população da praga (Aquino, 2011; Laumann & Sampaio, 2020). A utilização de sinais e pistas do ambiente como fonte de informação são fundamentais para tornar as estratégias de busca de hospedeiros mais eficientes (Wäschke *et al.*, 2013; Laumann & Sampaio, 2020).

Os estímulos recebidos pelo inseto durante as etapas de localização do habitat e localização do hospedeiro, modificam seus padrões de movimentação, podendo gerar respostas táxicas (de orientação), etapas que acontecem em longas distâncias (vários metros), ou respostas cinéticas (modificação do padrão geral de movimentação) (Laumann *et al.*, 2011), que se observam em curtas distâncias, em geral quando os insetos permanecem nos substratos onde estão os hospedeiros. Durante as etapas de reconhecimento e aceitação, as pistas contribuem para identificar e selecionar o hospedeiro. A ecologia comportamental de parasitoides de ovos da família Scelionidae ainda não é totalmente elucidada, existem informações em relação a diversas etapas do comportamento de forrageamento e os estímulos associados. É conhecido que em Scelionidae as fêmeas respondem às mudanças sutis na química das plantas (Blassioli-Moraes *et al.*, 2008), utilizando semioquímicos como pistas de médio e longo alcance durante o processo de busca de hospedeiros (Borges *et al.*, 2003).

Plantas danificadas por herbívoros liberam uma mistura complexa de compostos orgânicos voláteis, conhecidos como voláteis induzidos por herbívoros (VPIHs), que atuam como sinais utilizados por parasitoides durante o forrageamento, auxiliando na localização de seus hospedeiros (Dicke, 1999; Blassioli-Moraes *et al.*, 2005; D'Alessandro *et al.*, 2009). Processos similares podem ser observados como resultado da oviposição de insetos herbívoros nas plantas (Hilker & Meiners, 2006; Heil, 2008). A influência dos VPIHs no comportamento de Scelionidae tem sido estudada em vários sistemas tri-tróficos envolvendo plantas hospedeiras-percevejos-parasitoides de ovos (Colazza *et al.*, 2004, Blassioli-Moraes *et al.*, 2016). Em particular para *Telenomus podisi* vários trabalhos têm demonstrado que os voláteis induzidos por percevejos em plantas de soja são atrativos para as fêmeas do parasitoide (Blassioli-Moraes *et al.*, 2005, 2008; Michereff *et al.*, 2013, 2015). Entre os compostos identificados nos VPIHs produzidos pela soja dois compostos, (*E,E*)- α -farneseno e salicilato de metila, se destacam pela sua influência táxica e quinética no comportamento do parasitoide (Michereff *et al.*, 2013, Lagôa *et al.*, 2024). Estes compostos aplicados no campo são eficientes para recrutar fêmeas de *Telenomus podisi* e incrementar os índices de parasitismo (Michereff *et al.*, 2024).

De forma similar, *T. podisi* reconhece e responde tanto a sinais químicos quanto físicos associados ao percevejo, utilizando esses sinais na localização do hospedeiro durante seu comportamento de busca (Godfray, 1994; Borges *et al.*, 1999; Laumann *et al.*, 2009; Lagôa *et al.*, 2024). Por exemplo, compostos químicos presentes nos rastros deixados pelos hospedeiros sobre o substrato (Borges *et al.*, 2003, Lagôa *et al.*, 2020); e voláteis (caiomônios) produzidos pelos próprios hospedeiros, como os feromônios sexuais (Borges *et al.*, 1998) ou feromônios de alarme (Laumann *et al.*, 2009) são atrativos para o parasitoide. Nesse contexto, um componente do feromônio sexual produzido pelo macho de *Euschistus heros*, o 2,6,10-trimetil tridecanoato de metila, apresenta efeito atrativo sobre *T. podisi*, indicando que constitui uma pista particularmente relevante na localização do hospedeiro (Borges *et al.*, 1998, 1999).

Portando, os VPIHs e os caiomônios auxiliam os parasitoides na localização do habitat do hospedeiro. Uma vez no habitat, utilizam uma combinação de estímulos químicos, voláteis ou não, e sinais físicos para localizar e reconhecer os hospedeiros (Lagôa *et al.*, 2024)

Uma vez localizado o hospedeiro, o parasitoide de ovos executa uma sequência de comportamentos que, dependendo das informações obtidas, pode levar ou não à oviposição (Vinson, 1984, 1998; Godfray, 1994). Esses comportamentos têm como objetivo obter informações necessárias para o reconhecimento e a seleção do hospedeiro (Aquino, 2011). Inicialmente, a fêmea realiza uma inspeção externa do hospedeiro com pequenos golpes das antenas no córion dos ovos, um comportamento conhecido como tamborilamento, antes de se concentrar em um ou dois ovos (Bin *et al.*, 1993; Laumann & Sampaio, 2020), esse comportamento está diretamente associado à obtenção de informações químicas que lhe permite a identidade, o estágio de desenvolvimento e o tamanho do hospedeiro, informações fundamentais para sua aceitação (Laumann & Sampaio, 2020).

Após o reconhecimento, a fêmea realiza o comportamento de prova do hospedeiro, buscando um local adequado para perfurar o córion do ovo com seu ovipositor. Durante esse processo, as sensilas presentes no ovipositor (Vinson, 1984) auxiliam na avaliação das condições físico-químicas internas do hospedeiro (Vinson, 1984; Laumann & Sampaio, 2020). Finalmente, a fêmea procede à oviposição ou o abandono do hospedeiro (Aquino, 2011). Posteriormente à

oviposição, a fêmea pode realizar o comportamento de marcação, no qual após a oviposição, retira-se seu ovipositor, esfregando-o repetidamente na superfície do ovo, tem por função sinalizar a presença de um ovo já parasitado (Bin *et al.*, 1993). Nesse contexto, a aceitação e adequação estão condicionadas à uma série de comportamentos específicos (Vinson & Iwantsch, 1980).

A ecologia comportamental dos parasitoides da subfamília Telenominae em relação aos mecanismos de busca e seleção de hospedeiros ainda é pouco conhecida (Lagôa, 2021). As informações disponíveis são restritas a aspectos isolados de determinadas etapas de forrageamento e, ainda são insuficientes para uma compreensão abrangente desse comportamento (Laumann & Sampaio, 2020, Lagôa, 2021). Nesse contexto, a compreensão do comportamento de forrageamento de parasitoides exige o entendimento dos estímulos envolvidos, dos comportamentos que eles desencadeiam e possíveis variações decorrentes da experiência prévia do inseto. Esses conhecimentos são fundamentais não apenas para elucidar os aspectos básicos do comportamento desses organismos, mas também para compreender a dinâmica temporal e espacial da interação do hospedeiro e parasitoide, e dessa forma desenvolver ferramentas que potencializem seu uso em programas de controle biológico (Mills & Wajnberg, 2008; Laumann & Sampaio, 2020).

Quando se analisa o comportamento de forrageamento de parasitoides é relevante também considerar a diversidade genética, como fonte de variabilidade na resposta a estímulos e como meio para explicar as diferenças inter e intrapopulacionais muitas vezes observadas em estudos de comportamento (Mills & Wajnberg, 2008).

Esta diversidade genética pode se expressar em diferentes fenótipos tanto a nível individual (personalidade ou tipos comportamentais, definida com a consistência dos indivíduos para executar um comportamento determinado) como coletivo (síndrome comportamental, quando os indivíduos de uma população exibem consistência/correlação entre dois ou mais comportamentos) (Garamszegi & Herczeg, 2012). Embora estes tipos ou síndromes comportamentais tenham sido mais profundamente estudados em insetos sociais e sirvam para explicar a divisão da labor e desenvolvimento de castas nestes insetos (Pinter-Wollman, 2012, Wright *et al.*, 2014) também têm sido pesquisados em relação a decisões de forrageamento ou atitudes defensivas em insetos como percevejos (Hemiptera:

Pyrrochoridae) (Gyuris *et al.*, 2011), afídeos (Hemiptera: Aphididae) (Schuett *et al.*, 2011), besouros (Coleoptera: Chrysomelidae) (Tremmel & Müller, 2013) e também em parasitoides (Gomes *et al.*, 2019).

O estado do conhecimento atual sugere que diferenças nos tipos e síndromes comportamentais, uma vez que determinam como uma população explora recursos do ambiente e influenciam o sucesso reprodutivo dos indivíduos, devem ser consideradas como uma dimensão-chave nas variações ecológicas e evolutivas intraespecíficas (Wolf & Weissing, 2012). A seleção de alguns tipos comportamentais (como por exemplo, indivíduos mais agressivos, com maior capacidade de dispersão ou com maior potencial de explorar pistas durante o forrageamento) podem ser determinantes para o sucesso de programas de controle biológico ou para entender a dinâmica das relações hospedeiros e parasitoides (Sih *et al.*, 2012).

Considerando os conhecimentos prévios e o marco teórico descrito, este capítulo tem como objetivo principal estudar o comportamento de forrageamento e de oviposição de quatro populações do parasitoide *Telenomus podisi* com diferente origem geográfica visando estabelecer se existem diferenças que possam influenciar a sua eficiência como agentes de controle biológico de percevejos.

Os objetivos específicos foram: (i) avaliar a influência de semioquímicos voláteis, o (*E,E*)- α -farneseno, composto majoritário dos voláteis de soja com herbivoria de *E. heros*, e o 2,6,10-trimetil tridecanoato de metila, composto majoritário do feromônio sexual de *E. heros*; e se influenciam de diferentes formas o comportamento de forrageamento de fêmeas de diferentes populações; (ii) avaliar o comportamento de parasitismo de fêmeas de diferentes populações de *T. podisi* em ovos de *E. heros*, por meio de observação de reconhecimento e aceitação do hospedeiro.

Materiais e métodos

Insetos

Os insetos utilizados nos experimentos foram mantidos como descrito no capítulo 1. Foram utilizadas fêmeas com idade entre 24 e 48 horas após a emergência, sempre em contato com machos para fecundação e sem experiência prévia de oviposição.

Comportamento de forrageamento

Foi avaliada a resposta comportamental de forrageamento de fêmeas das populações de *Telenomus podisi* em relação a influência dos semioquímicos voláteis ((*E,E*) α -farneseno e 2,6,10 trimetil tridecanoato de metila). Como foi detalhado anteriormente estes dois compostos têm comprovada ação no comportamento de forrageamento dos insetos atuando como estímulos voláteis atrativos para os parasitoides (Borges *et al.*, 1998, Michereff *et al.*, 2013). Para os bioensaios foi utilizado olfatômetro de dupla escolha em formato de “Y”. Este equipamento consiste em uma arena com circulação ativa de ar. O olfatômetro é formado por um bloco quadrado de acrílico (19 x 19 x 1 cm) com uma cavidade em forma de Y (2,0 cm largura), o tronco (braço comum) medindo 8,0 cm e cada braço com 7,0 cm de comprimento (Figura 1A). Os braços atuam como áreas de escolha dos semioquímicos que foram avaliados. Para fechar o bloco, duas placas de vidro (19 x 19 x 0,4 cm) foram colocadas por cima (vidro transparente), e abaixo (vidro translucido) (Figura 1B). Todo o sistema foi ensablado com prendedores plásticos para manter as peças unidas e impedir a entrada de ar do ambiente no sistema.

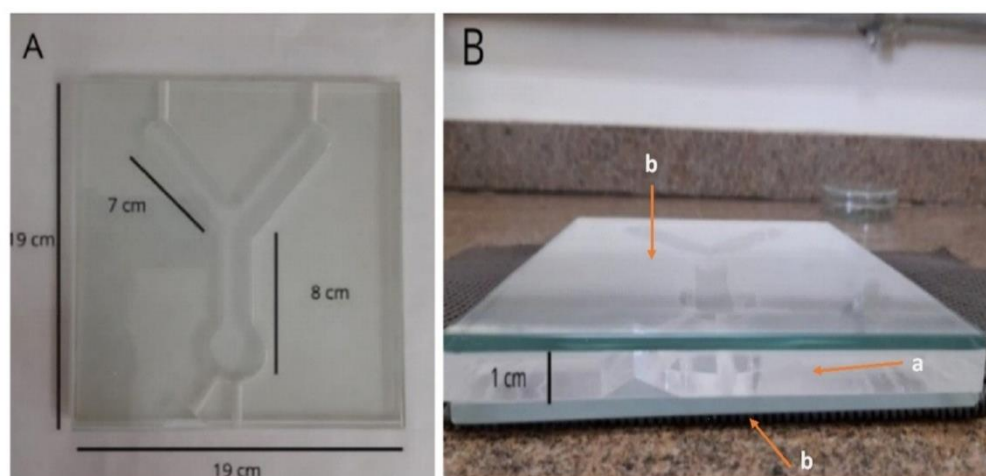


Figura 1. (A) olfatômetro de dupla escolha. (B) arena com (a) bloco de acrílico e (b) placas de vidro.

Os olfatômetros foram ligados a uma corrente de ar gerada utilizando bombas de aquário. O fluxo de ar criado pela bomba foi conduzido utilizando mangueiras de silicone para um filtro com carvão ativado, para filtragem, e para um umidificador. Posteriormente a corrente de ar foi dividida em dois ramos cada um dos quais se conecta a uma seringa de vidro de 20 mL (Arti-Glass, Due Carrare, Itália), conectadas ao olfatômetro com mangueiras de silicone (Figura 2A). Nestas seringas foram colocados os compostos semioquímicos avaliados. Finalmente o ar é conduzido para o interior do olfatômetro. No extremo oposto da entrada das seringas (base do tronco ou braço comum), foi adaptada uma bomba de vácuo, para succionar o ar para fora da arena. Desta forma, estabeleceu-se um sistema de tipo “push-pull” com fluxo de ar de entrada de 0,6 l/min e fluxo de saída de 0,4 l/min. O fluxo foi regulado mediante fluxômetros e a diferença entre o fluxo de entrada e o fluxo de saída assume uma leve pressão positiva no interior do sistema para evitar contaminação com ar do ambiente (Figura 2B).

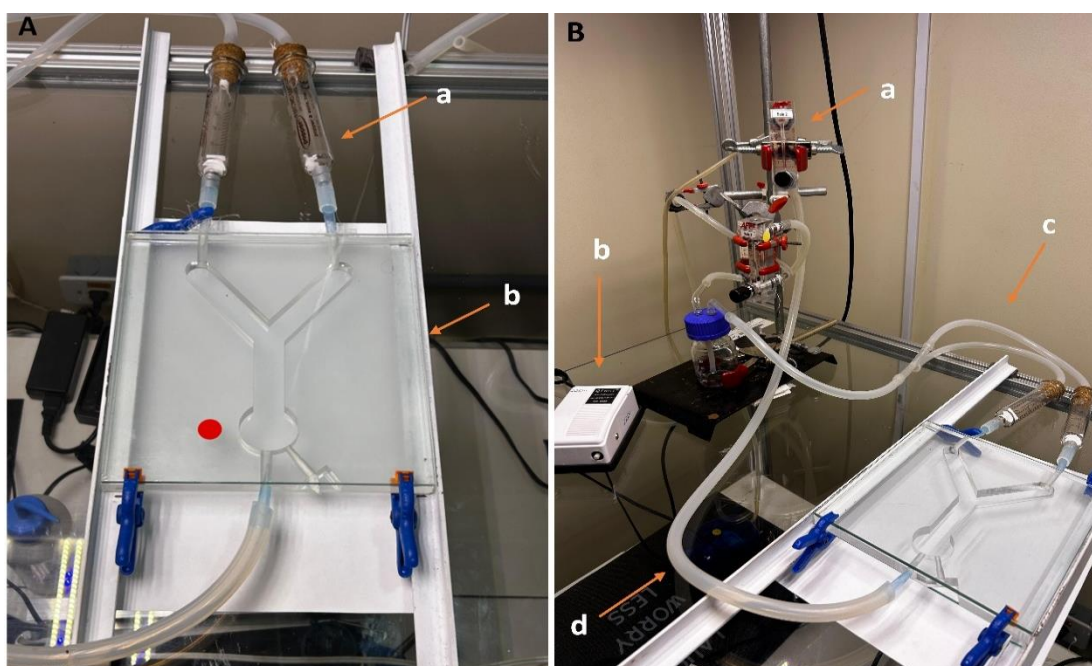


Figura 2. (A) Arena de experimentação adaptada para bioensaios com fluxos de ar, (a) seringa com tratamentos, (b) arena. (B) Arena de experimentação adaptada para bioensaios com fluxos de ar, (a) fluxômetro, (b) bombas (c) mangueiras para a entrada de ar (d) mangueira para o escoamento de ar.

Os compostos utilizados nos bioensaios foram testados em concentrações previamente estabelecidas de: 0,002 mg/ml, para o (*E,E*)- α -farneseno, com uma alíquota de 10 μ L (Michereff *et al.*, 2013); e 1 mg/ml de 2,6,10–trimetil tridecanoato de metila (Borges *et al.*, 1998), com uma alíquota de 10 μ L (Lagôa, 2021). As soluções foram preparadas a partir de padrões sintéticos puros diluídos em *n*-hexano. Foram feitas 35 repetições para cada composto volátil, nas quatro populações, totalizando 140 bioensaios com o (*E,E*)- α -farneseno e 140 bioensaios com 2,6,10–trimetil tridecanoato de metila. Adicionalmente, foram feitas 35 repetições controle (ar x ar) para cada uma das quatro populações, totalizando também 140 bioensaios.

Os semioquímicos foram contrastados com o solvente *n*-hexano, como controle. Uma alíquota de 10 μ L das soluções avaliadas ou de *n*-hexano foi aplicada em pedaços de papel filtro (~ 1 cm² (Qualy J Prolab, Paraná, Brasil). Antes de serem colocados dentro das seringas de vidro, o papel filtro foi deixado à temperatura ambiente por 40 segundos até a evaporação do solvente. O mesmo procedimento foi realizado para o papel filtro contendo somente o solvente *n*-hexano. Os papéis-filtro contendo os compostos testados e o solvente, bem como a posição dos braços do olfatômetro foram trocados a cada três bioensaios para evitar qualquer viés de posição sobre a escolha das fêmeas.

Para cada bioensaio foi introduzida uma única fêmea do parasitoide de cada população no olfatômetro, na base do braço comum e seu padrão de movimento foi registrado durante 600 segundos. Cada fêmea foi usada apenas uma vez no bioensaios.

Os insetos foram monitorados por uma câmera de vídeo (Basler ace 2 USB 3.0 – Sensor Sony IMX392), com resolução 1600 x 1200 pixels. Para garantir condições homogêneas de iluminação sobre a arena, foram utilizados dois painéis de LED (Quantum Barra 120W PRO UV+IR, Master Plants) posicionadas na parte superior (Figura 3), com intensidade de 45%.

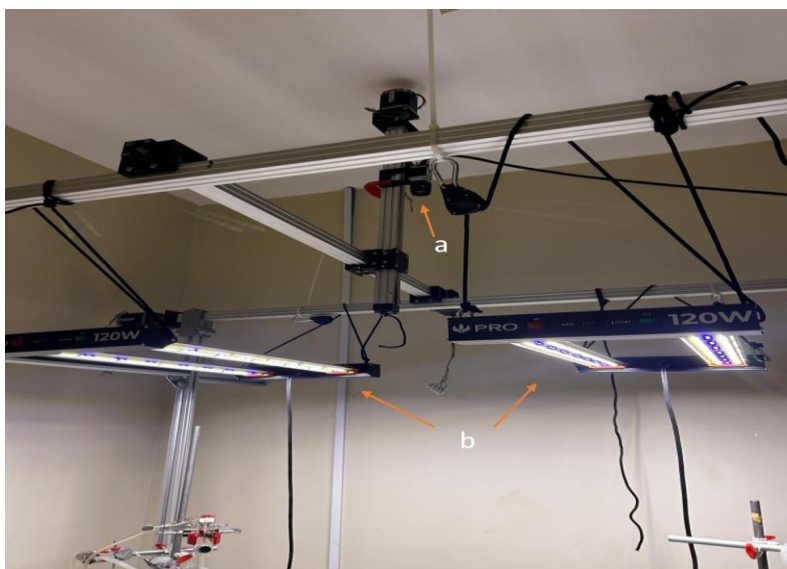


Figura 3. Equipamentos utilizados para os bioensaios, (a) câmera para captura de imagens, (b) painéis de LED.

As imagens capturadas foram digitalizadas e enviadas para um computador. Os dados foram registrados e processados utilizando o software de rastreamento EthoVision XT 17 (Noldus), com o qual se obtiveram as trilhas que descrevem o padrão de movimento do inseto. A partir destas trilhas e da informação espaço temporal registrada pelo software é possível calcular uma série de variáveis que descrevem e caracterizam diferentes aspectos do forrageamento dos insetos (Tabela 1).

As variáveis selecionadas permitem comparar o padrão geral de forrageamento das fêmeas de cada população em presença dos estímulos e comparar em cada população o padrão de forrageamento em presença (tratamento) ou ausência (controle) dos estímulos. Assim, algumas variáveis caracterizam a resposta de orientação para um estímulo (taxismo, quimiotaxismo no caso de substâncias químicas) e outras definem o padrão geral de movimento do inseto (cinese). Neste último caso algumas variáveis são indicativas de atividade geral ou variações na velocidade de deslocamento do inseto (ortocinese) e outras indicam variações no padrão geral de movimento em relação à tortuosidade, linearidade e curvatura do deslocamento (clinocinese). Ao mudar o padrão geral de movimentação do inseto aumentando a exploração das áreas em presença à um estímulo, os efeitos cinéticos dos mesmos estão diretamente relacionados à retenção dos insetos nestas áreas.

Tabela 1. Tipos de variáveis medidas em bioensaios de olfatometria e tipos de comportamentos associados.

Variável	Descrição	Tipo de comportamento
Escolha inicial	Braço do olfatômetro onde o inseto entrou pela primeira vez e permaneceu por ao menos 10s	Quimiotaxismo
Distância	Total da distância (mm) percorrida pelo inseto durante todo o bioensaio (600s)	Ortocinese
Velocidade	Velocidade média (mm/s) do deslocamento do inseto durante todo o bioensaio (600s)	Ortocinese
Tempo em movimento	Duração total do movimento do inseto, considerado inseto em movimento em deslocamentos em distâncias > de 3 mm/s	Ortocinese
Alternância entre zonas	Número de vezes que o inseto troca entre áreas do olfatômetro previamente definidas	Clinocinese
Ângulo de giro	Ângulo de rotação (valor médio) relativo com base na direção do inseto, sendo a diferença de direção entre duas amostras	Clinocinese
Velocidade angular	Velocidade angular relativa com base na trajetória do inseto (ω)	Clinocinese

Nota: para escolha inicial somente foram considerados os insetos que fizeram a escolha nos primeiros 300 s do bioensaio.

Análises estatísticas

A preferência pelos braços do olfatômetro tratamento ou controle nos bioensaios com (*E,E*)- α -farneseno e 2,6,10-trimetil tridecanoato foi avaliada para cada população por separado utilizando teste χ^2 ($P < 0,05$) com hipótese nula de não preferência (50% de chance de escolha para cada braço do olfatômetro).

Para avaliar o efeito dos tratamentos em comparação a situação controle foram utilizados os dados dos bioensaios realizados em presença ou em ausência (bioensaios controle) dos estímulos. Em princípio foram considerados os bioensaios realizados em indivíduos de cada população separadamente.

As variáveis de distância, velocidade, tempo em movimento, velocidade angular e ângulo de giro foram utilizados modelos GLM com distribuição Gamma; para alternância entre zonas foram utilizados modelos GLM com distribuição de Poisson. Para as variáveis ângulo de giro e velocidade angular, quando mostraram sobredispersão dos dados, foram analisadas com teste não paramétrico de Kruskal-Wallis e comparação par a par com teste de Mann-Whitney (comparação entre populações e comparação de cada população com seus controles). Os mesmos modelos foram utilizados para comparar as variáveis entre as populações medidas em bioensaios em presença dos semioquímicos. Neste caso as populações foram consideradas efeitos fixos. A análise se complementou com uma análise de deviança e contrastes par a par entre as populações. As análises foram realizadas utilizando o software R (R Development Core Team, 2024). Em todos os casos cada fêmea avaliada foi considerada uma repetição.

Comportamento de oviposição

Posturas de *E. heros* (n=8 ovos/postura) foram inseridas individualmente no centro de arenas formadas por placas de Petri (3,5 cm de diâmetro x 1 cm de altura). Fêmeas de *T. podisi* (< 24 horas após a emergência) foram introduzidas nas arenas para observação das categorias comportamentais. Foram registradas as categorias comportamentais e o tempo de duração de cada uma delas. Para identificação das categorias comportamentais foram utilizadas como referências as estabelecidas previamente por Bin *et al.* (1993) para *Trissolcus basalis* (Figura 4) e utilizadas em trabalhos prévios com *T. podisi* (Borges *et al.*, 1999; Aquino 2011):

Encontro – que corresponde o tempo decorrido desde a liberação da fêmea na arena até o encontro com a postura.

Tamborilamento – exame dos hospedeiros com as antenas, realizando movimentos de percussão na superfície e laterais dos ovos.

Prova – exploração da lateral do ovo e inserção do ovipositor através do córion alcançando o interior.

Oviposição – caracterizada por movimentos rítmicos do abdômen no sentido do eixo longitudinal do corpo.

Marcação – caracterizada por movimentos em zig-zag realizados com o ovipositor estendido sobre a superfície do ovo, vários autores indicam que com

este movimento a fêmea deposita um feromônio de marcação no ovo, entretanto, o mesmo não foi isolado até o momento.

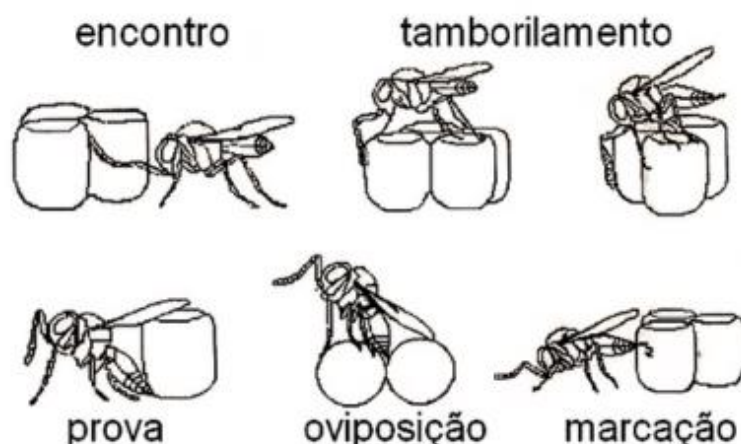


Figura 4. Esquemas representativos das diferentes categorias comportamentais de reconhecimento e aceitação de hospedeiros observadas em *T. basalis*, segundo Bin *et al.* (1993).

Em observações prévias dos comportamentos de *T. podisi* foram registrados com relativa frequência alguns comportamentos complementares aos descritos por Bin *et al.* (1993). Esses comportamentos foram detalhados a seguir e também foram incluídos nas observações e análises deste trabalho (Aquino 2011):

Retorno – corresponde ao retorno a um ovo previamente visitado e onde a fêmea já realizou alguns dos comportamentos anteriormente descritos (tamborilamento, prova ou oviposição).

Abandono – corresponde à saída da fêmea do parasitoide de perto da postura após a exploração da mesma, se deslocando a uma distância considerável (periferia da placa), após 1 minuto sem retorno à postura.

As observações de comportamento foram conduzidas sob microscópio estereoscópico Zeiss SV6. Fêmeas de cada população (n=8/postura) foram observadas individualmente. As observações foram realizadas até o abandono da postura pela fêmea. Adicionalmente, e com o intuito de estabelecer se existe algum padrão de exploração da postura, a posição dos ovos escolhidos para parasitar foi registrada seguindo o critério de sequência de ovos escolhidos para oviposição. No qual, a partir de cada ovo selecionado para oviposição, foi registrado se o próximo ovo selecionado foi um vizinho (ovo em contato físico com o anteriormente selecionado) ou não vizinho (ovo sem contato físico com o parasitado previamente).

Com os dados da observação da sequência de comportamentos foram construídos etogramas para verificar a sequência comportamental seguida por cada parasitoide das quatro populações.

Análises Estatísticas

O tempo de cada categoria comportamental observada para cada população de parasitoide no hospedeiro foi comparado através de teste de Kruskal-Wallis e teste de Mann Whitney para comparações múltiplas par a par, com correções de Bonferroni. A frequência de observação dos comportamentos no hospedeiro foi utilizada para construção de etogramas. Para isto, os dados das observações dos comportamentos das fêmeas foram utilizados para criar uma matriz de transição de primeira ordem (Matriz de Markov) onde foram consideradas as frequências totais de cada uma das transições (passagem de uma categoria comportamental para outra). As probabilidades de transição foram calculadas a partir da frequência de transição observada entre dois eventos divididos pelo número total de observações do primeiro evento. Os valores esperados das células da matriz foram obtidos multiplicando-se os valores totais de cada coluna e linha da respectiva célula e dividindo-os pelo total geral da matriz (número total de transições observadas). Para testar a hipótese de que as transições não ocorrem ao acaso, a significância estatística das transições individuais foi avaliada pelo teste χ^2 (valores observados vs. valores esperados), com significância ajustada pela correção de Bonferroni.

Para analisar o número de ovos parasitados foi utilizada análise de modelos lineares generalizados (GLM) e análise de deviança (ANODEV) com distribuição binomial e função de ligação logarítmica. As escolhas realizadas pelos parasitoides relativas à sequência de oviposição (ovo vizinho ou não vizinho) foram analisadas através de regressão logística estimando a probabilidade de escolha de ovo vizinho após uma oviposição. As hipóteses de não preferência entre os ovos vizinho e não vizinho na sequência de seleção (50% de seleção em cada uma das opções) foram avaliadas através de teste χ^2 de Wald (Aquino, 2011).

Resultados

Comportamento de forrageamento

Nos bioensaios de olfatometria, ao considerar a primeira escolha quando as fêmeas do parasitoide foram expostas ao (*E,E*)- α -farneseno, foi observado que as fêmeas das populações de Mato Grosso e São Paulo não mostraram preferência para o tratamento. Em contraste, as fêmeas da população do Paraná ($\chi^2 = 6,43$, df =1, P = 0,01) e Distrito Federal ($\chi^2 = 3,90$, df =1, P = 0,048), exibiram preferência inicial pelo tratamento (Figura 5A). Resultado semelhante foi observado para as fêmeas do DF ao serem expostas ao componente do feromônio do percevejo, 2,6,10 trimetil-tridecanoato de metila, ($\chi^2 = 4,24$, df =1, P = 0,04), exibindo preferência inicial pelo braço com o tratamento (Figura 5B). No apêndice 1 (Página 75) se apresentam exemplos de uma trilha característica das fêmeas de cada população em bioensaios com (*E,E*)- α -farneseno x *n*-hexano; 2,6,10 trimetil-tridecanoato de metila x *n*-hexano; e controle (ar x ar).

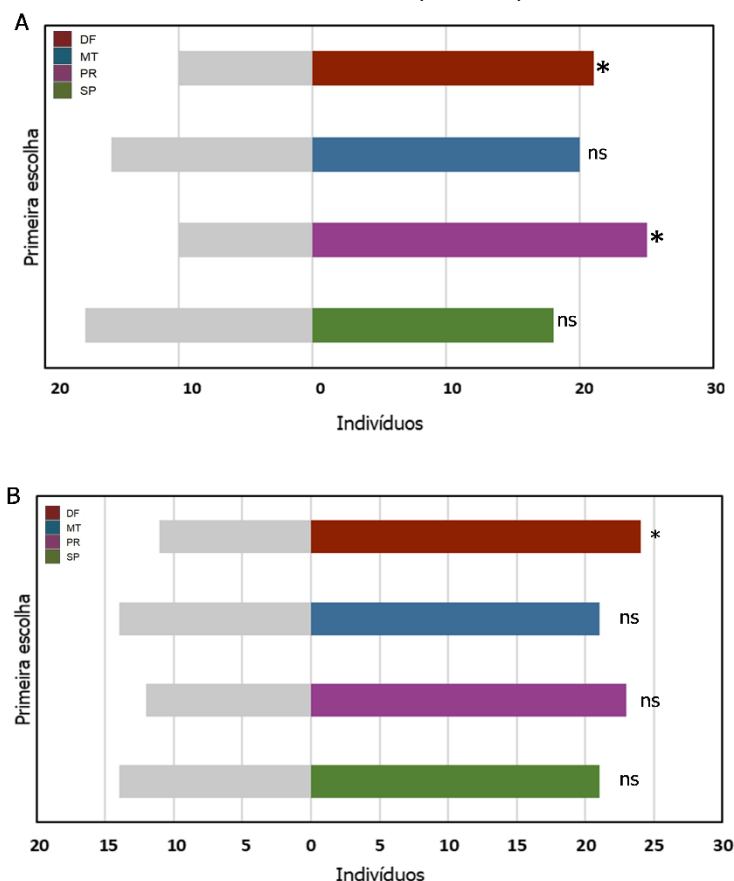


Figura 5. Primeira escolha de fêmeas de *Telenomus podisi* de quatro populações: Distrito Federal (DF), Mato Grosso (MT), Paraná (PR) e São Paulo (SP), utilizando os tratamentos (A) (*E,E*)- α -farneseno, e (B) 2,6,10 trimetil-tridecanoato de metila. As barras coloridas indicam o número de indivíduos que escolheram o estímulo testado, enquanto as barras cinzas indicam o número de fêmeas que escolheram o controle. Teste χ^2 de Wald. * = P < 0,05 indica diferenças significativas. ns = diferenças não significativas.

As análises comportamentais utilizando o tratamento com o (E,E)- α -farneseno, indicaram diferenças significativas entre as populações de *T. podisi* para todas as variáveis avaliadas. A distância total percorrida foi maior em fêmeas da população do PR, diferindo significativamente daquelas do DF ($\chi^2 = 70,87$, df = 3, P = 0,01), cuja média foi a menor entre as populações analisadas. Quando comparados aos respectivos controles (*n*-hexano), as populações do DF ($\chi^2 = 54,768$, df = 1, P = 0,0008), do PR ($\chi^2 = 33,054$, df = 1, P < 0,0001) e de SP ($\chi^2 = 33,054$, df = 1, P = 0,04) diferiram significativamente de seus controles, sendo que no caso do DF e PR as fêmeas percorreram maiores distâncias em presença do estímulo e as fêmeas de SP menores distâncias (Figura 6A).

Comportamento semelhante foi observado na velocidade, visto que as fêmeas do PR apresentaram maiores valores médios de velocidade, diferindo das populações do DF ($\chi^2 = 51,024$, df = 3, P = 0,04) e do MT ($\chi^2 = 51,024$, df = 3, P = 0,03), que exibiram menores valores de velocidade. Quando comparados aos respectivos controles, as populações do DF ($\chi^2 = 31,825$, df = 1, P = 0,04), do PR ($\chi^2 = 26,689$, df = 1, P < 0,0001) e de SP ($\chi^2 = 23,573$, df = 1, P = 0,02) também apresentaram diferenças significativas, com as fêmeas do DF e PR movimentando-se a velocidades maiores em presença do estímulo e as fêmeas de SP em velocidades inferiores à observada em ausência do estímulo (Figura 6B).

Quanto ao tempo em movimento, fêmeas da população do MT permaneceram ativas por mais tempo, diferindo significativamente das populações do DF ($\chi^2 = 23,138$, df = 3, P = 0,001) e SP ($\chi^2 = 23,138$, df = 3, P = 0,01). Quando comparados aos respectivos controles, apenas a população do DF ($\chi^2 = 28,242$, df = 1, P = 0,005), diferiu significativamente do seu controle (Figura 6C). A alternância entre zonas foi maior na população do PR superando significativamente ($\chi^2 = 423,04$, df = 3, P = 0,03) todas as demais. Já quando comparados aos respectivos controles, somente as populações do PR ($\chi^2 = 227,20$, df = 1, P < 0,0001) e de SP ($\chi^2 = 254,61$, df = 1, P = 0,04) exibiram diferenças significativas (Figura 6D) mas de efeito inverso. A população de DF mostrou menor alternância entre zonas e a do PR maior alternância nos bioensaios nos quais o estímulo esteve presente.

Na análise do ângulo de giro, os maiores valores foram registrados na população do PR que diferiu significativamente das demais populações ($\chi^2 = 26,56$, $df = 3$, $P < 0,0001$). A população de SP também apresentou valores significativamente superior em relação à de MT ($\chi^2 = 26,56$, $df = 1$, $P = 0,03$). Quando comparados aos respectivos controles, somente as populações do PR ($\chi^2 = 68,507$, $df = 1$, $P = 0,002$) e de SP ($\chi^2 = 107,64$, $df = 1$, $P < 0,0001$) diferiram significativamente de seus controles (Figura 6E). A velocidade angular foi significativamente maior na população de SP, que diferiu da população do PR ($\chi^2 = 201,64$, $df = 3$, $P < 0,03$). Esta, por sua vez, apresentou valores intermediários, semelhante aos observados nas populações do MT e do DF, sem diferenças significativas entre si. Em comparação aos respectivos controles, somente a população de SP ($\chi^2 = 108,52$, $df = 1$, $P < 0,0001$) diferiu significativamente de seu controle (Figura 6F).

Em presença do componente do feromônio de *E. heros*, o composto 2,6,10 trimetil-tridecanoato de metila, a população do DF apresentou deslocamento significativamente menor em comparadas às populações de SP, MT e PR ($\chi^2 = 54,878$, $df = 3$, $P = 0,01$), cujas fêmeas se deslocaram em maiores distâncias. Estas três populações, por sua vez, não diferiram significativamente entre si. Quando comparados aos seus controles (bioensaios em ausência de estímulos), as populações do PR ($\chi^2 = 31,970$, $df = 1$, $P = 0,03$), de SP ($\chi^2 = 24,752$, $df = 1$, $P < 0,001$) e do MT ($\chi^2 = 42,355$, $df = 1$, $P = 0,04$) diferiram significativamente de seus controles (Figura 7A) com deslocamentos em menores distância em presença do estímulo nas populações de MT e SP e em maiores distâncias na população de PR.

Ao considerar a velocidade média de deslocamento, não foram observadas diferenças expressivas entre si, com exceção da população de SP que exibiu valores significativamente maiores em relação a população do DF ($\chi^2 = 47,525$, $df = 3$, $P = 0,02$). Quando comparados aos respectivos controles, apenas as populações de SP ($\chi^2 = 16,982$, $df = 1$, $P < 0,001$) e do MT ($\chi^2 = 38,916$, $df = 1$, $P = 0,02$) diferiram significativamente de seus controles, fêmeas de ambas as populações se movimentaram em menores velocidades em presença do estímulo (Figura 7B).

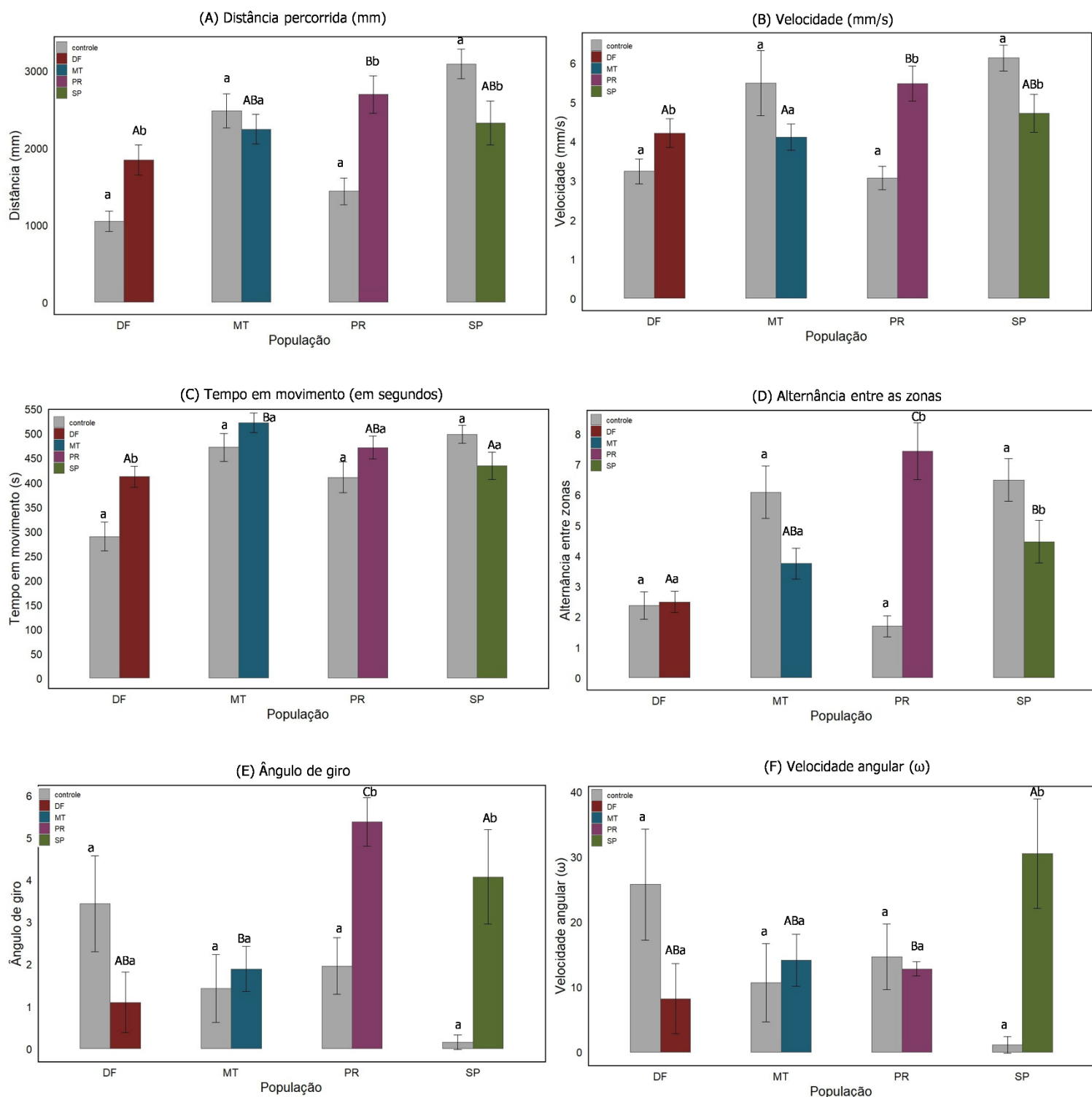


Figura 6. Médias $\pm$ erro padrão (EP) das variáveis medidas em bioensaios de olfatomетria com fêmeas de *Telenomus podisi* de quatro populações de diferentes origens geográficas. As barras coloridas indicam a resposta dos insetos nos bioensaios com o composto (*E,E*)- α -farneseno, as barras cinzas indicam a resposta dos insetos em bioensaios controle (ausência de estímulo). Distrito Federal (DF), Mato Grosso (MT), Paraná (PR) e São Paulo (SP). Letras maiúsculas acima das caixas indicam comparações entre populações. Letras minúsculas indicam comparações entre o (*E,E*)- α -farneseno e controle dentro da mesma população. Letras diferentes indicam diferenças significativas entre as populações para cada variável de acordo GLM e teste de Kruskal-Wallis ($P < 0,05$).

O tempo total em movimento também variou entre as populações. As fêmeas de população do DF permaneceram em atividade por menos tempo, diferindo significativamente das populações de SP ($\chi^2 = 118,068$, $df = 3$, $P = 0,02$) e PR ($\chi^2 = 118,068$, $df = 3$, $P = 0,007$), que apresentaram os maiores tempos de atividade. Quando comparados aos seus controles, apenas a população de DF ($\chi^2 = 23,039$, $df = 1$, $P = 0,007$) mostrou diferenças significativa em relação a situação controle, mostrando um tempo em movimento maior em presença do estímulo (Figura 7C).

A alternância entre zonas foi mais frequente nas populações do SP e PR, que não diferiram significativamente entre si, mas contrastaram com população do DF ($\chi^2 = 423,04$, $df = 3$, $P = 0,03$), a qual exibiu menor alternância entre as zonas. Em comparação aos respectivos controles, foram observadas diferenças significativas nas populações de PR ($\chi^2 = 215,85$, $df = 1$, $P < 0,001$), SP ($\chi^2 = 216,47$, $df = 1$, $P = 0,001$) e MT ($\chi^2 = 267,23$, $df = 1$, $P = 0,006$) com menor alternância na presença do estímulo em MT e SP e situação oposta em PR (Figura 7D).

Em relação ao ângulo de giro, as fêmeas das populações do MT e SP exibiram os maiores valores, diferindo significativamente das populações do DF e PR ($\chi^2 = 11,17$, $df = 3$, $P = 0,01$). Quando comparados aos respectivos controles, todas as populações, DF ($\chi^2 = 3,871$, $df = 1$, $P = 0,049$), PR ($\chi^2 = 4,082$, $df = 1$, $P = 0,04$), de SP ($\chi^2 = 8,796$, $df = 1$, $P = 0,003$) e do MT ($\chi^2 = 4,545$, $df = 1$, $P = 0,03$) apresentaram diferenças significativas mas com sentidos opostos as fêmeas de DF e PR em presença do estímulo mostraram menores valores do ângulos de giro do que as fêmeas das respectivas populações em situação controle. O oposto foi observado para as fêmeas das populações de MT e SP (Figura 7E). Quanto à velocidade angular, não houve diferenças significativas entre as quatro populações ($\chi^2 = 263,02$, $df = 3$, $P = 0,08$). Em contraste, quando comparados aos respectivos controles, as fêmeas de todas as populações, DF ($\chi^2 = 3,917$, $df = 1$, $P = 0,047$), PR ($\chi^2 = 4,034$, $df = 1$, $P = 0,04$), SP ($\chi^2 = 8,692$, $df = 1$, $P = 0,003$) e MT ($\chi^2 = 4,52$, $df = 1$, $P = 0,03$) diferiram significativamente em situação controle, mostrando o mesmo padrão em relação aos controles (Figura 7F).

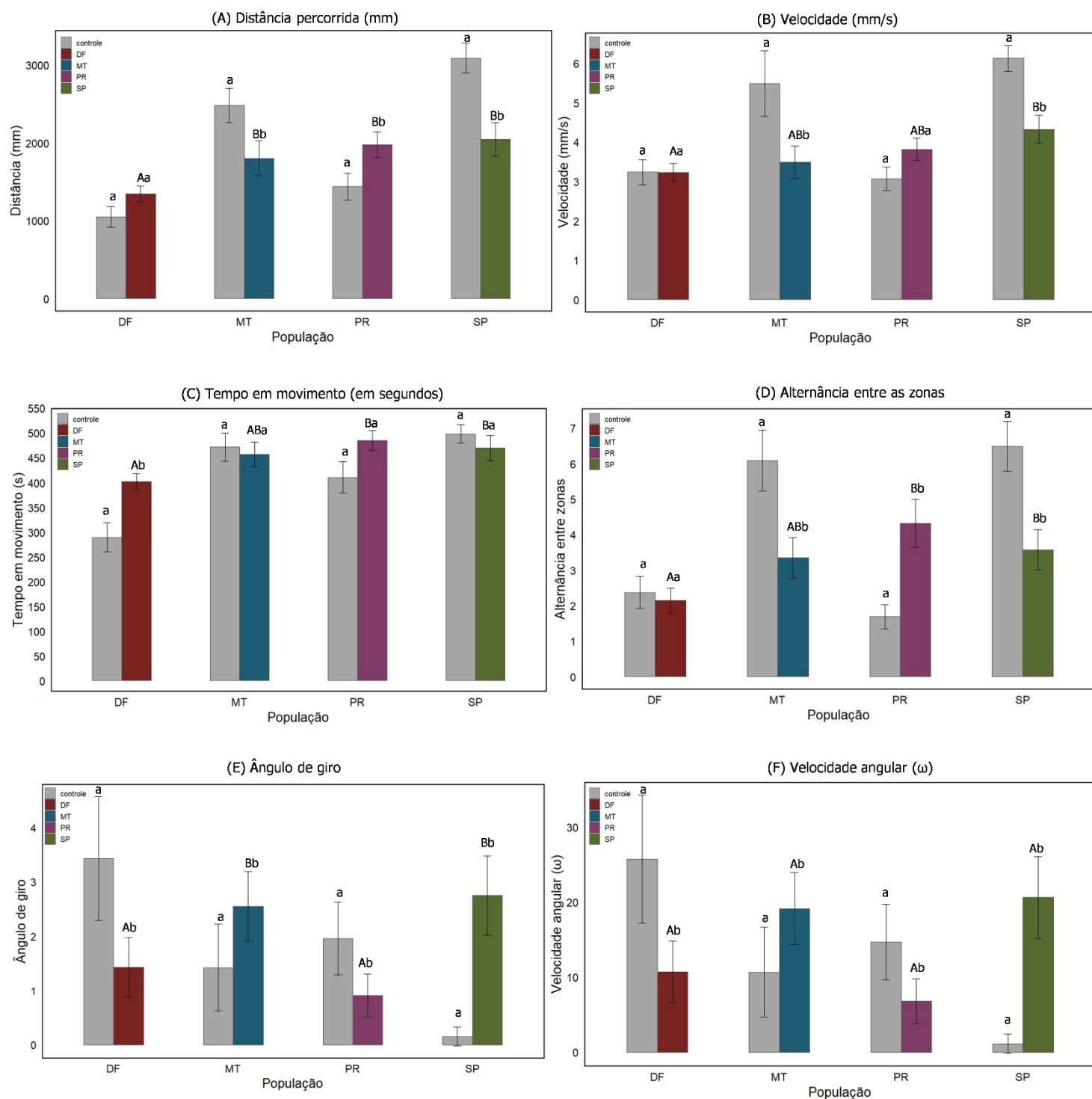


Figura 7. Médias $\pm$ erro padrão (EP) das variáveis medidas em bioensaios de olfatométrica com fêmeas de *Telenomus podisi* de quatro populações de diferentes origens geográficas. As barras coloridas indicam a resposta dos insetos nos bioensaios com o composto 2,6,10 trimetil-tridecanoato de metila, as barras cinzas indicam a resposta dos insetos em bioensaios controle (ausência de estímulo). Distrito Federal (DF), Mato Grosso (MT), Paraná (PR) e São Paulo (SP). Letras maiúsculas acima das caixas indicam comparações entre populações. Letras minúsculas indicam comparações entre o 2,6,10 trimetil-tridecanoato de metila e controle dentro da mesma população. Letras diferentes indicam diferenças significativas entre as populações para cada variável de acordo GLM e teste de Kruskal-Wallis ($P < 0,05$).

Comportamento de oviposição

Os comportamentos de oviposição das fêmeas das diferentes populações apresentaram-se estereotipados sendo observadas as mesmas sequências de comportamentos. Em relação aos tempos investidos em cada comportamento não houve diferenças significativas em relação ao encontro ($\chi^2 = 4,64$, $df = 3$, $P = 0,20$), apresentando médias de tempo similares para encontrar as posturas de *E. heros*. Entretanto, o tempo investido por indivíduos de cada população em cada categoria comportamental foi diferente para o tamborilamento ($\chi^2 = 26,36$ $df = 3$, $P < 0,0001$), as fêmeas das populações do PR mostraram tempo de tamborilamento menor nos ovos, em relação às fêmeas do MT e SP. As fêmeas da população do DF apresentaram tempos de tamborilamento intermediários. O comportamento de prova apresentou diferenças significativas ($\chi^2 = 14,02$, $df = 3$, $P = 0,003$) com a população do DF mostrando o menor tempo em relação às outras populações (Tabela 2).

A duração do comportamento de oviposição apresentou diferenças entre as populações ($\chi^2 = 9,78$, $df = 3$, $P = 0,02$) as fêmeas da população de SP demoraram significativamente mais tempo para ovipositar do que as fêmeas da população de PR. O tempo de oviposição das populações do DF e de MT resultou semelhante. As fêmeas da população do DF consumiram menor tempo para marcação dos ovos após a oviposição do que as fêmeas das outras três populações estudadas (Tabela 2).

A análise dos etogramas revelou que o comportamento de oviposição das fêmeas das quatro populações de *T. podisi* é composto por etapas claramente bem definidas, com transições comportamentais, ou seja, a passagem de um comportamento para o outro, estatisticamente significativas (Figura 12). A frequência de cada categoria comportamental das populações, indicou que todas as fêmeas de *T. podisi* foram igualmente eficazes em localizar os ovos oferecidos, entretanto, a cada categoria comportamental há uma redução na proporção de fêmeas que realiza o comportamento seguinte.

Tabela 2. Tempo (média $\pm$ desvio padrão) em segundos das categorias comportamentais desenvolvidas pelas fêmeas das diferentes populações de *Telenomus podisi*⁽¹⁾

	Encontro	Tamborilamento	Prova	Oviposição	Marcação
Distrito Federal	74,88 $\pm$ 104,70 a n = 48	11,46 $\pm$ 19,64 ab n = 134	3,77 $\pm$ 2,61a n = 65	111,1 $\pm$ 44,73 ab n = 45	19,27 $\pm$ 6,87 b n = 15
Mato Grosso	96,77 $\pm$ 122,83 a n = 70	15,63 $\pm$ 25,69 a n = 183	6,58 $\pm$ 12,30 b n = 85	108,22 $\pm$ 45,38 ab n = 80	27,5 $\pm$ 10,82 a n = 46
Paraná	117,28 $\pm$ 129,78 a n = 51	7,02 $\pm$ 4,63 b n = 146	4,89 $\pm$ 2,65 b n = 61	95,8 $\pm$ 41,96 b n = 59	26,46 $\pm$ 7,52 a n = 26
São Paulo	103,87 $\pm$ 115,72 a n = 46	12,42 $\pm$ 20,40 a n = 139	4,63 $\pm$ 3,97 ab n = 65	121,93 $\pm$ 52,30 a n = 64	32,11 $\pm$ 12,32 a n = 36
	$\chi^2 = 4,64$, df = 3, P = 0,20	$\chi^2 = 26,36$ df = 3, P < 0,0001	$\chi^2 = 14,02$, df = 3, P = 0,003	$\chi^2 = 9,78$, df = 3, P = 0,02	$\chi^2 = 17,97$, df = 3, P < 0,0001

⁽¹⁾ Médias $\pm$ desvio padrão seguidos pelas mesmas letras não diferem significativamente de acordo com teste Kruskal-Wallis e teste de Mann-Whitney com correções de Bonferroni (P < 0,05).

As fêmeas apresentaram um padrão comportamental sequencial bem definido durante a exploração dos ovos, com uma frequência alta do comportamento de tamborilamento. Posteriormente, duas trajetórias foram seguidas. A maioria das fêmeas testaram o hospedeiro por meio da prova: 68% (DF), 73% (MT), 63% (PR) e 68% (SP). Em contrapartida, parte das fêmeas: 27% (DF), 21% (MT), 27% (PR) e 23% (SP) prosseguiu para o abandono, ou seja, as fêmeas abandonaram os ovos sem ovipositar. Uma menor fração de fêmeas retornou ao tamborilamento após os comportamentos intermediários como a prova, o que pode indicar possivelmente reavaliação da qualidade do hospedeiro; ou a oviposição, apresentando menores frequências para os dois comportamentos. No entanto, mais de 60% das fêmeas retornaram ao tamborilamento após realizarem a marcação, esse retorno foi evidente na população do MT, sendo a única a apresentar diferença significativa nessa transição (Figura 8).

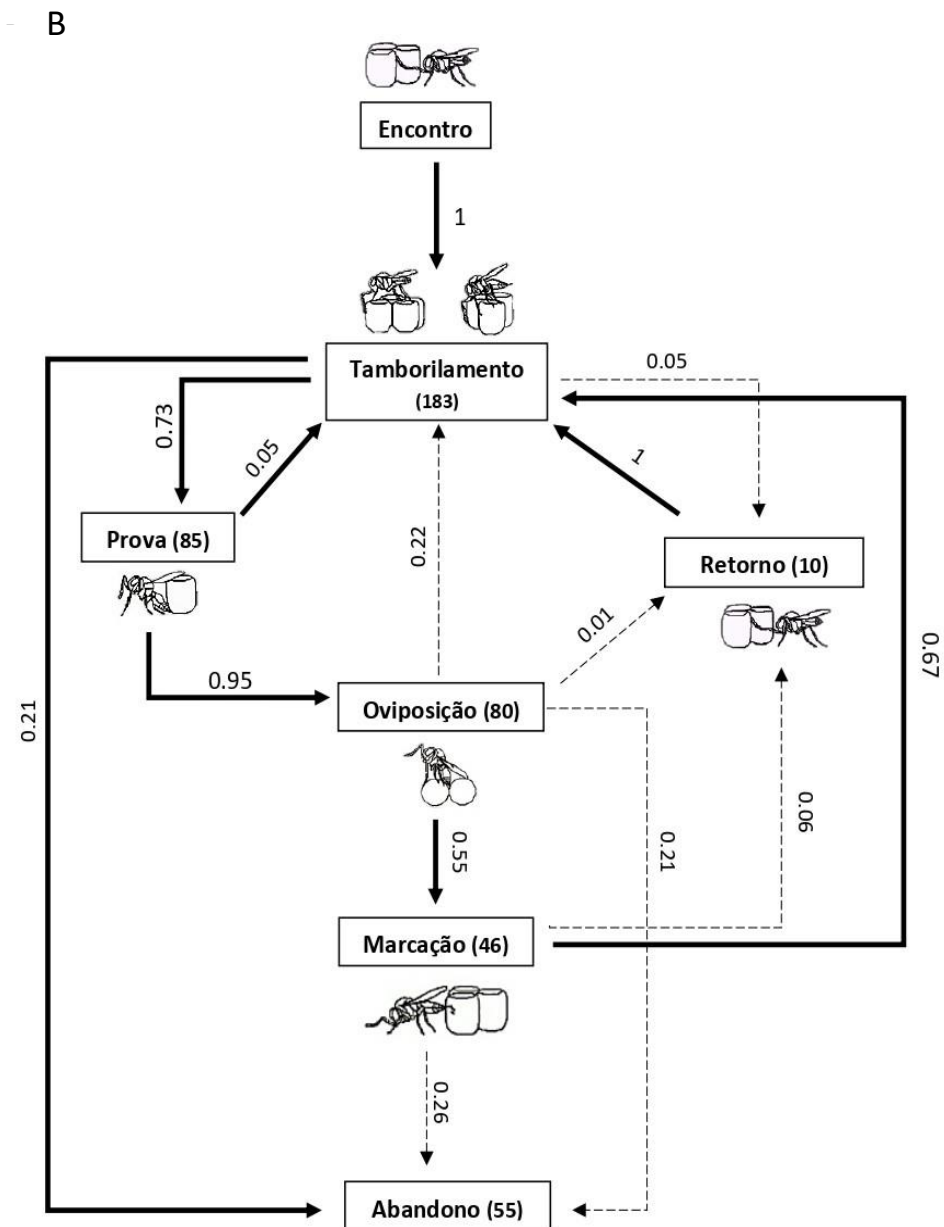
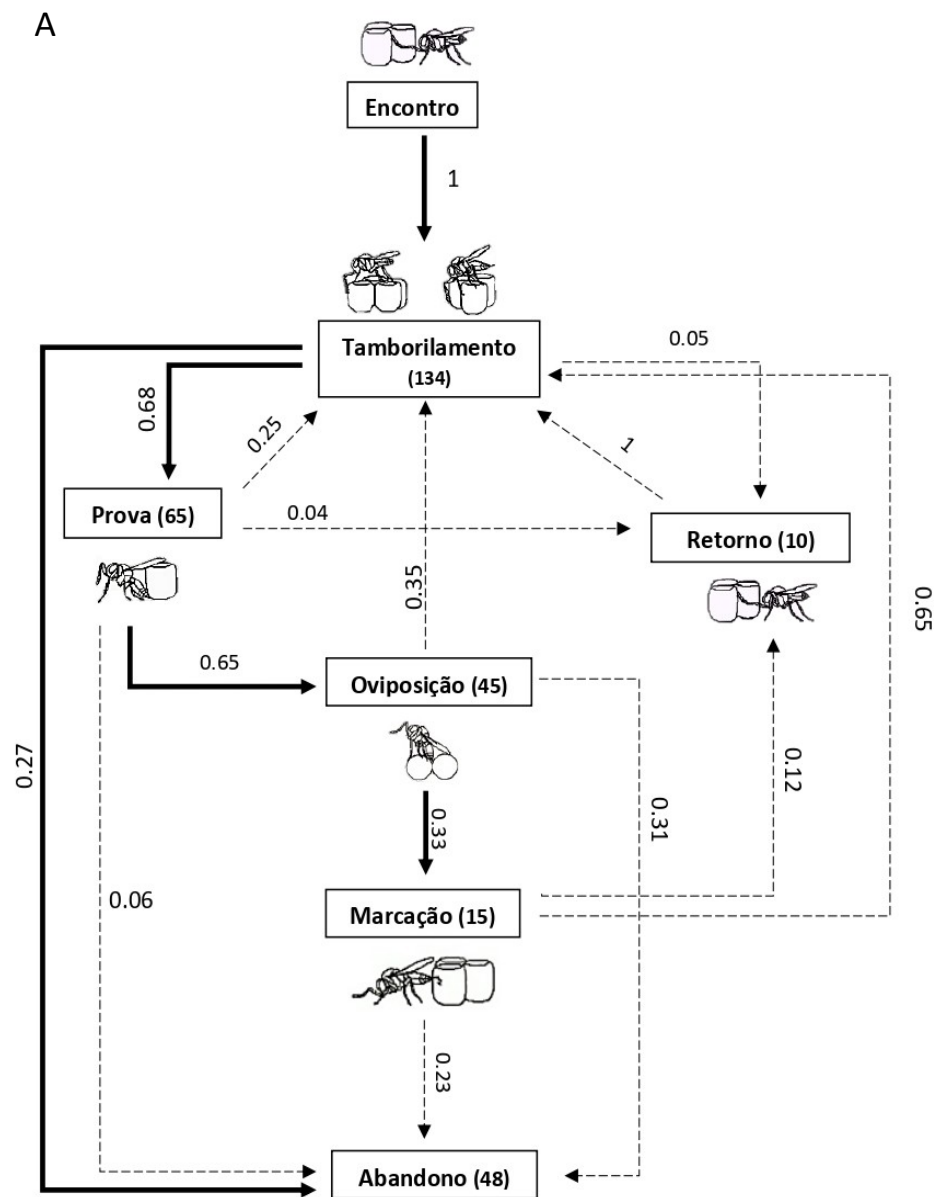
A população do DF, em particular, demonstra diferenças comportamentais sutis em relação ao comportamento de oviposição e de marcação (Figura 8A), mostrando menor frequência comparadas as outras populações. Diferentemente das outras três populações (MT, PR e SP) que apresentaram maiores frequências de oviposição, mostrando uma porcentagem acima de 80% de fêmeas que seguiram da prova para a oviposição. Nas quatro populações, as fêmeas executaram marcação significativa, mesmo apresentando esse comportamento com menor frequência, mostrando padrões semelhantes. A outra porcentagem das fêmeas, após ovipositarem prosseguiu para o abandono da postura, entretanto não se mostrou significativo. Foi possível observar que a prova e oviposição, foram realizadas preferencialmente na metade inferior dos ovos.

O comportamento de retorno resultou mais aleatório, entretanto e, em geral, apresentou transições significativas em três populações. O comportamento de transição do encontro para o abandono também se mostrou aleatório, e foi observado apenas nas populações de SP e PR (Figura 8C e D), ou seja, após o encontro com postura oferecida, uma porcentagem das fêmeas não realizou nenhum dos comportamentos, seguindo diretamente para o abandono da postura, entretanto esse comportamento não se mostrou significativo.

Quanto à proporção de ovos parasitados, não foram observadas diferenças significativas entre as populações ($\chi^2 = 90,451$, $df = 3$, $P = 0,17$) (Figura 9). As quatro populações apresentaram proporções médias semelhantes, não ultrapassando a média de 30% de ovos parasitados. Esses resultados indicam que, independentemente da origem populacional, as fêmeas parasitaram uma quantidade semelhante de ovos, o número de ovos parasitados por fêmea variou entre 1 a 5, do total de 8 ovos oferecidos.

A respeito da sequência de oviposição, ao encontrar as posturas, as fêmeas das diferentes populações de *T. podisi* preferiram parasitar os ovos posicionados na borda das posturas. A análise de regressão logística mostrou que as fêmeas das populações do MT (teste χ^2 de Wald = 1,58, $P < 0,001$) e de SP (teste χ^2 de Wald = 1,05, $P = 0,02$) (Figura 10) apresentaram uma probabilidade significativamente maior que 0,5 de escolher ovos vizinhos após uma oviposição, ou seja, após parasitar um ovo, as fêmeas escolheram na sequência, ovos que tinham contato físico com o previamente parasitado (ovo vizinho).

Por outro lado, esse padrão não foi observado em fêmeas das populações do DF (teste χ^2 de Wald = 0,34, $P = 0,57$) e do PR (teste χ^2 de Wald = 0,49, $P = 0,28$), que não diferiram significativamente de uma escolha do ovo vizinho e de um ovo não vizinho selecionados para ovipositar (Figura 10), mostrando que as fêmeas não demonstraram uma preferência significativa por ovos vizinhos.



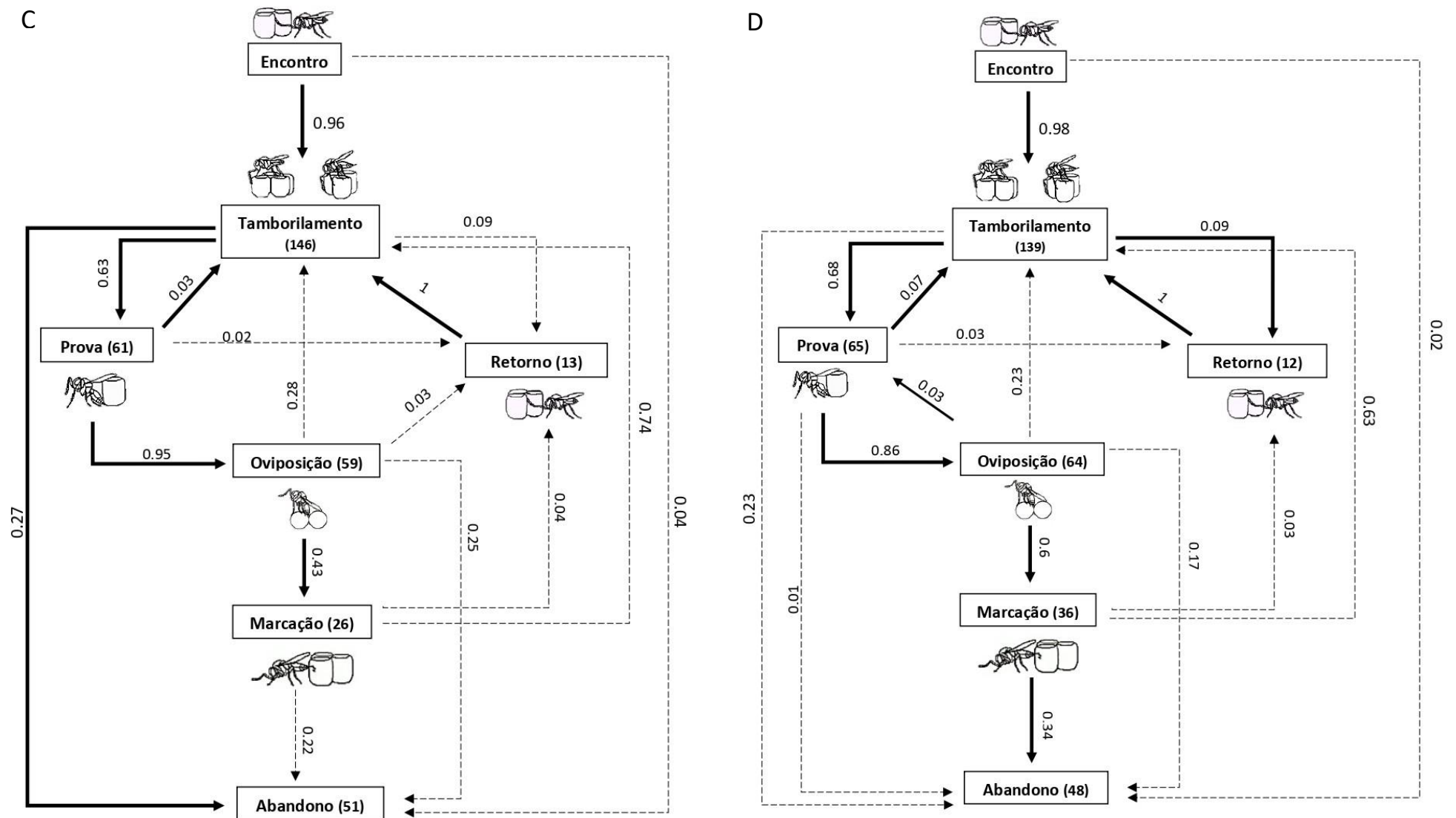


Figura 8. Etoграмas do comportamento de reconhecimento e oviposição de fêmeas de *Telenomus podisi* das quatro populações. (A) - Distrito Federal – DF, (B) - Mato Grosso – MT, (C) - Paraná – PR, (D) - São Paulo - SP. Os números nas linhas indicam a probabilidade de transição entre comportamentos. Os números entre parênteses dentro dos retângulos indicam a frequência observada de cada comportamento. As linhas tracejadas indicam probabilidades não diferentes do acaso ($P > 0,05$). As linhas completas indicam as transições de um comportamento para outro que resultaram significativas ($P < 0,05$).

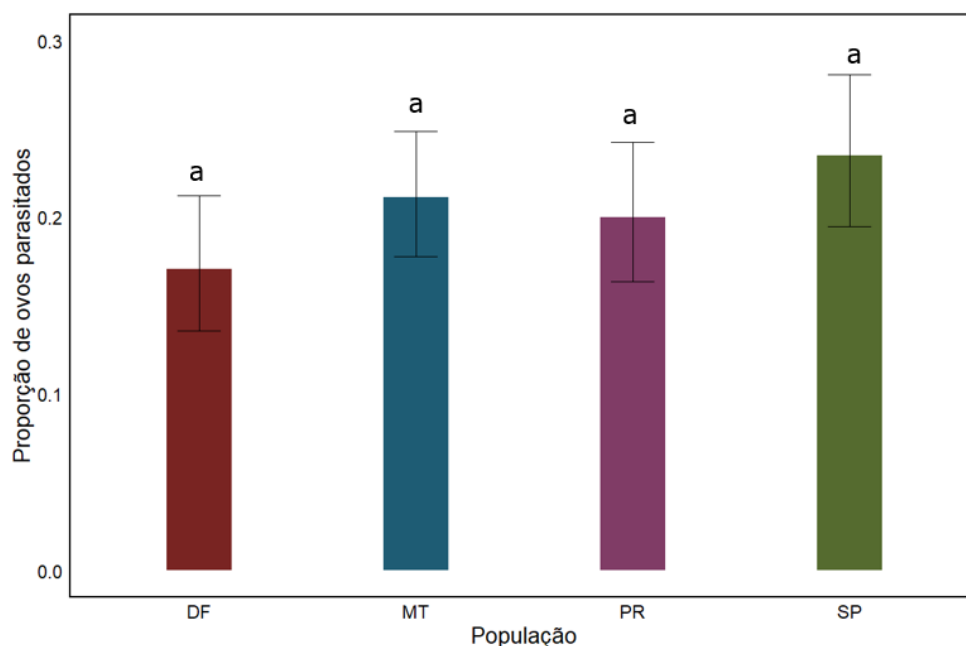


Figura 9. Proporção de ovos parasitados (número de ovos parasitados por número de ovos oferecidos) entre indivíduos de diferentes populações geográficas: Distrito Federal (DF), Mato Grosso (MT), Paraná (PR) e São Paulo (SP). Médias seguidas de mesmas letras minúsculas na coluna não apresentam diferenças significativas por GLM ($P > 0,05$).

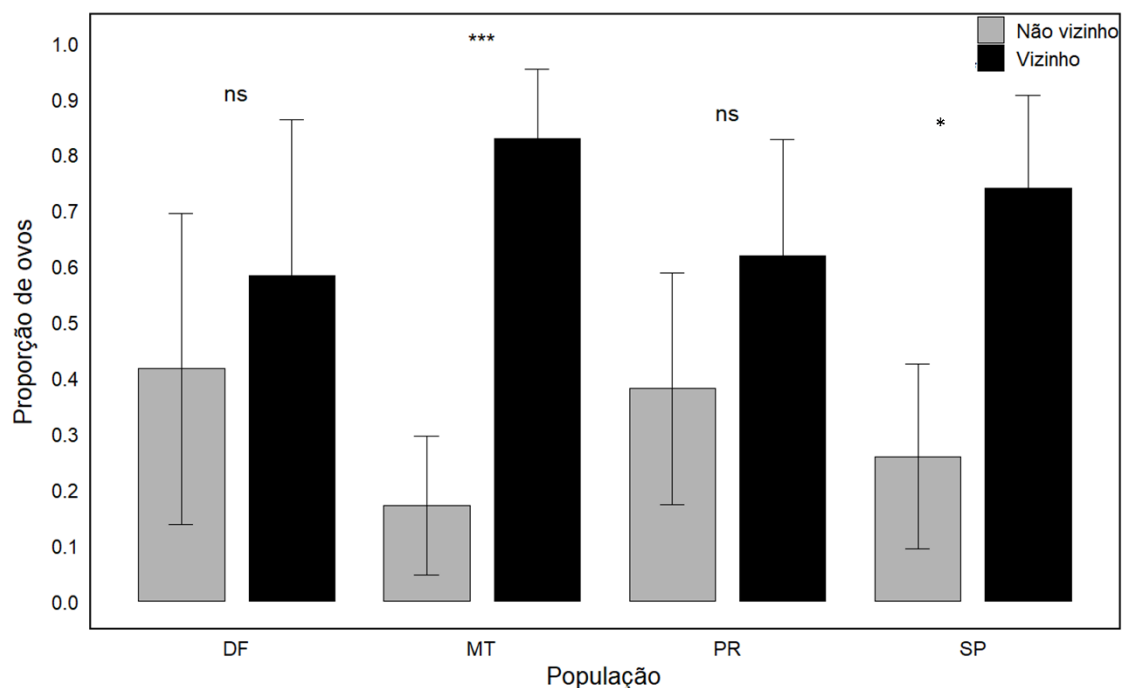


Figura 10. Proporção de ovos (média $\pm$ IC95%) das diferentes populações de *Telenomus podisi* selecionados para oviposição em relação à sequência de escolha (vizinho ou não vizinho). Distrito Federal (DF), Mato Grosso (MT), Paraná (PR) e São Paulo (SP). Os valores médios e os IC95% foram calculados mediante regressão logística. Teste χ^2 de Wald. *** = $P < 0,001$ e * = $P < 0,05$ indica diferenças significativas na proporção de ovos parasitados vizinhos ou não vizinhos nas posturas de diferentes populações, ns = diferenças não significativas entre a proporção de ovos parasitados vizinhos ou não vizinhos nas posturas.

Discussão

Os padrões de locomoção tendem a variar entre os indivíduos dentro da mesma espécie (Drost *et al.*, 2000). Os resultados obtidos a partir da exposição das diferentes populações de *Telenomus podisi* aos compostos (*E,E*)- α -farneseno e 2,6,10-trimetil tridecanoato de metila indicam que esses semioquímicos são capazes de modular os padrões comportamentais das fêmeas.

Embora somente as fêmeas das populações do DF e do PR mostraram resposta quimiotáticas positivas (atração), indicadas pela escolha inicial dos braços do olfatômetro que receberam os semioquímicos avaliados (no caso da população do PR a resposta ao componente do feromônio foi marginal, $P = 0,063$), quando comparadas as variáveis que identificam componentes cinéticos, em todas as populações as respostas dos insetos permitem inferir que os insetos foram estimulados pelos semioquímicos avaliados.

A resposta quimiotática das fêmeas de *T. podisi* do DF aos semioquímicos avaliados coincide com trabalhos prévios com insetos desta mesma população (Borges *et al.*, 1998; Michereff *et al.*, 2013; Lagôa, 2021).

Embora as fêmeas das populações do DF e do PR, quando expostas ao (*E,E*)- α -farneseno mostraram quimiotaxismo positivo ao analisar os componentes cinéticos dos seus movimentos foi constatado que as variáveis que identificam mudanças nos padrões de movimentação (ortocinese) foram diferentes com as fêmeas da população do PR percorrendo maiores distâncias a velocidades maiores, embora o nível de atividade (tempo em movimento) tenha resultado similar. Entretanto em ambas as populações e, em comparação com as fêmeas de cada população em ausência de estímulos (*n*-hexano), o (*E,E*)- α -farneseno modificou o padrão de movimentação dos insetos com aumento das variáveis ortocinéticas que indicam uma maior exploração das áreas tratadas pelas fêmeas. Isto claramente representa uma vantagem adaptativa, pois o aumento de procura em áreas onde a probabilidade de encontrar o hospedeiro é maior pode incrementar os índices de oviposição e a descendência do parasitoide (Laumann *et al.*, 2011). Da mesma forma em presença do (*E,E*)- α -farneseno, as variáveis clinocinéticas indicam um deslocamento com maior grau de curvatura, nas trilhas das fêmeas de ambas as populações. Um resultado similar com fêmeas da população do DF expresso pelo tempo de residência em áreas tratadas, o

que indica maior retenção do inseto nas mesmas, foi previamente relatado por Michereff *et al.* (2013). Um padrão similar de respostas se observou quando os insetos foram expostos ao componente do feromônio sexual do percevejo marrom, *E. heros*, 2,6,10-trimetil tridecanoato de metila.

As fêmeas das populações de MT e SP não mostraram respostas quimiotáticas e somente as variáveis que descrevem comportamentos relacionados à clinocinese (velocidade angular e ângulo de rotação) foram significativamente diferentes em relação às das fêmeas não expostas aos semioquímicos (*n*-hexano). Entretanto ao comparar a resposta em relação às fêmeas de outras populações algumas das variáveis cinéticas foram superiores nas fêmeas destas populações em relação às fêmeas do DF, principalmente, indicando que nestas populações os insetos podem apresentar comportamento de forrageamento mais ativos que na população do DF.

Variáveis cinéticas têm sido medidas previamente em espécies de Scelionidae, incluindo *T. podisi* quando respondem a rastros químicos (não voláteis) (Borges *et al.*, 2003; Conti *et al.*, 2004; Colazza *et al.*, 2007, 2014; Lagôa *et al.*, 2020) e componentes de feromônios de alarme (Laumann *et al.*, 2009). Em geral, estes trabalhos mostram resultados similares em relação ao aumento dos parâmetros ortocinéticos e redução dos parâmetros clinocinéticos indicando retenção e estímulo de procura dos parasitoides. Os resultados apresentados neste trabalho coincidem com esse padrão geral.

Os comportamentos de reconhecimento e aceitação de hospedeiros observados durante a oviposição de fêmeas das quatro populações de *T. podisi* foram consistentes com relatos anteriores para parasitoides dos gêneros *Telenomus* e *Trissolcus* (Strand & Vinson, 1983; Bin *et al.*, 1993; Aquino, 2011).

A análise dos tempos envolvidos em cada etapa comportamental não apresentou diferenças significativas no tempo de encontro do hospedeiro entre as populações. Em contraste, o tempo investido no comportamento de tamborilamento variou entre as populações. O comportamento de tamborilamento é característico em parasitoides relacionado com o reconhecimento e aceitação do hospedeiro utilizando as sensilas presentes nas antenas (Strand & Vinson, 1983). As fêmeas do PR investiram, em média, metade do tempo de tamborilamento nos ovos, o que sugere

que as fêmeas desta população do PR tendem a reconhecer e aceitar rapidamente seu hospedeiro ou são menos seletivas.

A população do Distrito Federal investiu menos tempo no comportamento de prova ($3,77 \pm 2,61s$), contrastando com o maior tempo observado para a população do MT ($6,58 \pm 12,30s$). Como esse comportamento envolve a introdução do ovipositor no ovo do hospedeiro (Bin *et al.*, 1993) para avaliar suas condições internas, de forma a evitar a oviposição em hospedeiros que não ofereçam condições ideais para o desenvolvimento de sua progênie (Laumann & Sampaio, 2020), o que pode indicar que as fêmeas do DF realizam essa avaliação de forma mais rápida e possivelmente mais direta.

O tempo destinado a oviposição por fêmeas da população do PR foi menor em comparação com as fêmeas das outras populações. Isto pode indicar diferenças fisiológicas ou ainda pode refletir diferentes estratégias de exploração de massas de ovos. O comportamento seguinte à oviposição, a marcação, que foi menos frequente na população do DF, também resultou menor quando comparados os tempos investidos pelas outras três populações. De acordo com observações de Weber *et al.* (1996) os scelionídeos somente marcam os ovos onde tem realizado oviposição satisfatória. Dessa forma, as observações da baixa frequência da população do DF na marcação na massa de ovos estariam diretamente associadas com os baixos índices de parasitismo observado nesta população. A marcação é um mecanismo de discriminação de hospedeiros, mediado pela deposição de substâncias químicas pelas fêmeas posterior à oviposição, como um sinal indicativo de que o hospedeiro já foi parasitado (Rosi *et al.* 2001; Nufio & Papaj 2001; Stelinski *et al.*, 2009). Esse comportamento reduz a ocorrência de superparasitismo (múltiplos ovos no mesmo hospedeiro) ou o hiperparasitismo (parasitismo por mais de uma espécie de parasitoide) (Rosi *et al.*, 2001).

Os padrões comportamentais descritos nos etogramas das quatro populações reforçam o observado ao analisar os tempos dos comportamentos de reconhecimento e aceitação de hospedeiros. A sequência de comportamentos desde o encontro até a marcação é estereotipada e sem variações expressivas entre as fêmeas das diferentes populações. A cada categoria comportamental há uma redução na proporção de fêmeas que realiza o comportamento seguinte, seguindo probabilidades distintas, indicando tomada de decisão seletiva em cada etapa do processo de

parasitismo. Este padrão observado nas quatro populações de *T. podisi* estudadas coincide com o previamente relatado para *T. podisi* parasitando diferentes espécies de hospedeiros (Aquino, 2011). Este padrão parece ser altamente conservado, estereotipado, de natureza inata e independentes das características das populações.

Apesar das variações comportamentais observadas entre as populações no reconhecimento e aceitação do hospedeiro, a proporção de ovos parasitados não diferiu significativamente entre as populações avaliadas, conforme demonstrado na Figura 12 ($P > 0,05$). Esse resultado sugere que, embora aspectos do comportamento de cada população possam variar, o desempenho de parasitismo, sob as condições controladas, se manteve relativamente estável entre as populações.

As fêmeas das populações do MT e SP seguem um padrão na escolha de ovos para parasitar, pois apresentaram uma probabilidade significativamente maior para selecionar, imediatamente após uma oviposição, ovos que estavam em contato físico direto com o ovo previamente parasitado (ovo vizinho). Tal comportamento pode sugerir uma estratégia de otimização e redução de custos energéticos e exploração do recurso disponível. Em contraste, com as fêmeas das populações do DF e PR, no qual não seguiram um padrão na escolha de ovos para parasitar, não tendo preferência entre ovo vizinho e não vizinho, resultado semelhante relatado por Aquino (2011) em fêmeas de *T. podisi* da população do DF parasitando ovos de diferentes espécies de percevejos. O padrão de exploração das posturas, realizado sem uma sequência estereotipada para o parasitismo, como já observado em diferentes hospedeiros, pode ser uma das explicações da evolução de um feromônio de marcação nos scelionídeos. Esse mecanismo permitiria a exploração eficiente de posturas com elevado número de ovos, como as de pentatomídeos, ao minimizar os riscos e, otimizando assim, o sucesso reprodutivo (Aquino, 2011; Abram *et al.*, 2023).

As populações de *Telenomus podisi* apresentaram variações comportamentais frente aos semioquímicos e na sequência de oviposição, indicando diferenças na sensibilidade a estímulos e estratégias de forrageamento. Apesar dessas diferenças, a sequência comportamental foi conservada entre as populações. Esses resultados reforçam a influência da origem populacional sobre o comportamento de busca e parasitismo, com implicações para o uso de linhagens adequadas para programas de controle biológico.

Referências

- Abram, P. K., *et al.* (2023). Protective geometry and reproductive anatomy as candidate determinants of clutch size variation in pentatomid bugs. *The American Naturalist*, 202(4): E104-E120.
- Aquino, M. F. S. (2011). Estudo do comportamento de busca e seleção de hospedeiros dos parasitoides de ovos *Trissolcus basalis* e *Telenomus podisi* (Hymenoptera: Scelionidae). xix, 100 f., il. Dissertação (Mestrado em Biologia Animal) - Universidade de Brasília, Brasília.
- Bin, F., Vinson, S. B., Strand, M. R., Colazza, S. & Jones, W. A. (1993). Source of an egg kairomone for *Trissolcus basalis*, a parasitoid of *Nezara viridula*. *Physiological Entomology*, 18:7–15. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.1993.tb00443.x>
- Blassioli-Moraes, M.C., Borges, M., Michereff, M. F. F., Magalhães, D. M., & Laumann, R. A. (2016). Semiochemicals from plants and insects on the foraging behavior of Platygastriidae egg parasitoids. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 51:454-464. <https://doi.org/10.1590/S0100-204X2016000500005>
- Blassioli-Moraes, M.C., *et al.* (2022). Companion and smart plants: scientific background to promote conservation biological control. *Neotropical Entomology*, 51(2):171-187. <https://doi.org/10.1007/s13744-021-00939-2>
- Blassioli-Moraes, M.C., Pareja, M., Laumann, R. A., Hoffmann-Campo, C. B., & Borges, M. (2008). Response of the parasitoid *Telenomus podisi* to induced volatiles from soybean damaged by stink bug herbivory and oviposition. *Journal of Plant Interactions*, 3(2):111-118. <https://doi.org/10.1080/17429140701810724>
- Blassioli-Moraes, M.C., Laumann, R.A., Sujii, E. R., Pires, C., & Borges, M. (2005). Induced volatiles in soybean and pigeon pea plants artificially infested with the neotropical brown stink bug, *Euschistus heros*, and their effect on the egg parasitoid, *Telenomus podisi*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 115(1):227-237 <https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2005.00290.x>
- Borges, M., Colazza, S., Ramirez-Lucas, P., Chauhan, K. R., Blassioli-Moraes, M. C., & Richard Aldrich, J. (2003). Kairomonal effect of walking traces from *Euschistus heros* (Heteroptera: Pentatomidae) on two strains of *Telenomus podisi* (Hymenoptera:

Scelionidae). *Physiological Entomology*, 28(4):349-355. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3032.2003.00350.x>

Borges, M., Costa, M. L. M., Sujii, E. R., Cavalcanti, M. D. G., Redígolo, G. F., Resck, I. S., & Vilela, E. F. (1999). Semiochemical and physical stimuli involved in host recognition by *Telenomus podisi* (Hymenoptera: Scelionidae) toward *Euschistus heros* (Heteroptera: Pentatomidae). *Physiological Entomology*, 24(3):227-233. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3032.1999.00136.x>

Borges, M., et al. (1998). Behavioural evidence of methyl-2,6,10-trimethyltridecanoate as a sex pheromone of *Euschistus heros* (Het., Pentatomidae). *Journal of Applied Entomology*, 122(1-5): 335-338. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1998.tb01508.x>

Colazza, S., McElfresh, J. S., & Millar, J. G. (2004). Identification of volatile synomones, induced by *Nezara viridula* feeding and oviposition on bean spp., that attract the egg parasitoid *Trissolcus basalis*. *Journal of Chemical Ecology*, 30:945-964. <https://doi.org/10.1023/B:JOEC.0000028460.70584.d1>

Colazza, S., et al. (2007). The egg parasitoid *Trissolcus basalis* uses *n*-nonadecane, a cuticular hydrocarbon from its stink bug host *Nezara viridula*, to discriminate between female and male hosts. *Journal of Chemical Ecology*, 33:1405–1420. <https://doi.org/10.1007/s10886-007-9300-7>

Colazza, S., Cusumano, A., Lo Giudice, D. & Peri, E. (2014). Chemo-orientation responses in hymenopteran parasitoids induced by substrate-borne semiochemicals. *Biological Control*, 59:1–17. <https://doi.org/10.1007/s10526-013-9546-7>

Conti, E., Salerno, G., Bin, F. & Vinson, S.B. (2004). The role of host semiochemicals in parasitoid specificity: a case study with *Trissolcus brochymenae* and *Trissolcus Simoni* on pentatomid bugs. *Biological Control*, 29:435–444. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2003.08.009>

D'Alessandro, M., et al. (2009). Strong Attraction of the Parasitoid *Cotesia marginiventris* Towards Minor Volatile Compounds of Maize. *Journal of Chemical Ecology*, 35:999–1008. <https://doi.org/10.1007/s10886-009-9692-7>

Dicke, M. (1999). Are herbivore-induced plant volatiles reliable indicators of herbivore identity to foraging carnivorous arthropods? Em: Proceedings of the 10th international

symposium on insect-plant relationships. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 91:131-142.

Drost, Y. C., Qiu, Y. T., Posthuma-Doodeman, C. J. A. M., & Van Lenteren, J. C. (2000). Comparison of searching strategies of five parasitoid species of *Bemisia argentifolii* Bellows and Perring (Hom., Aleyrodidae). *Journal of Applied Entomology*, 124(2):105-112. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0418.2000.00443.x>

Garamszegi, L. Z., & Herczeg, G. (2012). Behavioural syndromes, syndrome deviation and the within-and between-individual components of phenotypic correlations: when reality does not meet statistics. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 66:1651-1658. <https://doi.org/10.1007/s00265-012-1439-8>

Godfray, H. C. J. (1994). Host Location. Em: *Parasitoids: behavioral and evolutionary ecology* (Vol. 12). Princeton University Press, Princeton, New Jersey, pp 26 – 82.

Gomes, E., Desouhant, E., & Amat, I. (2019). Evidence for risk-taking behavioural types and potential effects on resource acquisition in a parasitoid wasp. *Animal Behaviour*, 154:17-28. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2019.06.002>

Gyuris, E., Fero, O., Tartally, A., & Barta, Z. (2011). Individual behaviour in firebugs (*Pyrhocoris apterus*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278(1705): 628-633. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.1326>

Heil, M. (2008). Indirect defence via tritrophic interactions. *New Phytologist*, 178(1):41-61. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.02330.x>

Hilker, M. & Meiners, T. (2006). Early Herbivore Alert: Insect Eggs Induce Plant Defense. *Journal of Chemical Ecology*, 32:1379–1397. <https://doi.org/10.1007/s10886-006-9057-4>

Lagôa, A. C. G. (2021). Ecologia comportamental de *Telenomus podisi* Ashmead (Hymenoptera: Scelionidae) e sua aplicação no controle biológico. Dissertação (Doutorado em Zoologia) - Universidade de Brasília, Brasília.

Lagôa, A. C. G., Togni, P. H., Aquino, M. F. S., Blassioli-Moraes, M. C., Borges, M., & Laumann, R. A. (2024). Chemical and visual stimuli for conservation biological control of stink bugs in soybean: potential use and flaws on egg parasitoid recruitment. *BioControl*, 69(5):551-562. <https://doi.org/10.1007/s10526-024-10241-w>

Lagôa, A.C.G, Blassioli-Moraes, M.C., Borges, M. and Laumann, R.A. (2020), Selective responses of *Trissolcus basalis* and *Telenomus podisi* to chemical footprints of preferred hosts. *Physiological Entomology*, 45(1): 60-71. <https://doi.org/10.1111/phen.12316>

Laumann, R.A., Sampaio M.V. (2020). Controle de artrópodes-praga com parasitoides. Em: Fontes, E.M.G. & Valadares-Inglis, M.C. *Controle biológico de pragas na agricultura*. 1 Ed. Brasília: Embrapa, Volume 1, pp 65-112.

Laumann, R. A., Aquino, M. F., Blassioli-Moraes, M. C., Pareja, M., & Borges, M. (2009). Response of the egg parasitoids *Trissolcus basalis* and *Telenomus podisi* to compounds from defensive secretions of stink bugs. *Journal of Chemical Ecology*, 35:8-19. <https://doi.org/10.1007/s10886-008-9578-0>

Laumann, R. A., Čokl, A., Lopes, A. P., Ferreira, J. B., Blassioli-Moraes, M. C., & Borges, M. (2011). Silent singers are not safe: selective response of a parasitoid to substrate-borne vibratory signals of stink bugs. *Animal Behaviour*, 82(5):1175-1183. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2011.08.017>

Michereff, M. F. F., Laumann, R. A., Borges, M., Michereff-Filho, M., Diniz, I. R., Farias Neto, A. L., & Blassioli-Moraes, M. C. (2011). Volatiles mediating a plant-herbivore-natural enemy interaction in resistant and susceptible soybean cultivars. *Journal of Chemical Ecology*, 37:273-285. <https://doi.org/10.1007/s10886-011-9917-4>

Michereff, M. F. F., *et al.* (2024). Attracting Scelionidae egg parasitoids to enhance stink bug egg parasitisation in soybean crops using methyl salicylate and (*E,E*)- α -farnesene. *Pest Management Science*, 80(10), 5452-5464. <https://doi.org/10.1002/ps.8274>

Michereff, M. F. F., Michereff Filho, M., Blassioli-Moraes, M. C., Laumann, R. A., Diniz, I. R., & Borges, M. (2015). Effect of resistant and susceptible soybean cultivars on the attraction of egg parasitoids under field conditions. *Journal of Applied Entomology*, 139(3):207-216. <https://doi.org/10.1111/jen.12148>

Michereff, M. F. F., Borges, M., Laumann, R.A., Diniz I.R., Blassioli-Moraes, M. C. (2013) Influence of volatile compounds from herbivore-damaged soybean plants on searching behavior of the egg parasitoid *Telenomus podisi*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 147: 9–17. <https://doi.org/10.1111/eea.12043>

Mills, N.J. & Wajnberg, E. (2008). Optimal foraging behaviour and efficient biological control methods. Em: Wajnberg, E.; Bernestein, C.; Van Alphen, J.J.M. (Ed.). *Behavioral ecology of insects parasitoids: from theoretical approaches to field applications*. Oxford: Blackwell Publishing, pp 1-30.

Nufio, C. R., & Papaj, D. R. (2001). Host marking behavior in phytophagous insects and parasitoids. *Entomologia experimentalis et applicata*, 99(3), 273-293. <https://doi.org/10.1046/j.1570-7458.2001.00827.x>

Pinter-Wollman, N. (2012). Personality in social insects: how does worker personality determine colony personality?. *Current Zoology*, 58(4):580-588. <https://doi.org/10.1093/czoolo/58.4.580>

R Core Team (2024). R: A language and environment for statistical computing. *R Foundation for Statistical Computing*, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org>

Rosi, M. C., Isidoro, N., Colazza, S., & Bin, F. (2001). Source of the host marking pheromone in the egg parasitoid *Trissolcus basalis* (Hymenoptera: Scelionidae). *Journal of Insect Physiology*, 47(9):989-995. [https://doi.org/10.1016/S0022-1910\(01\)00073-7](https://doi.org/10.1016/S0022-1910(01)00073-7)

Schuett, W., Dall, S. R., Baeumer, J., Kloesener, M. H., Nakagawa, S., Beinlich, F., & Eggers, T. (2011). Personality variation in a clonal insect: the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*. *Developmental psychobiology*, 53(6):631-640. <https://doi.org/10.1002/dev.20538>

Sih, A., Cote, J., Evans, M., Fogarty, S., & Pruitt, J. (2012). Ecological implications of behavioural syndromes. *Ecology letters*, 15(3):278-289. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01731.x>

Stelinski, L. L., Rodriguez-Saona, C., & Meyer, W. L. (2009). Recognition of foreign oviposition-marking pheromone in a multi-trophic context. *Naturwissenschaften*, 96:585-592. <https://doi.org/10.1007/s00114-009-0507-z>

Strand, M. R., & Vinson, S. B. (1983). Host acceptance behavior of *Telenomus heliothidis* (Hymenoptera: Scelionidae) toward *Heliothis virescens* (Lepidoptera: Noctuidae). *Annals of the Entomological Society of America*, 76(4):781-785. <https://doi.org/10.1093/aesa/76.4.781>

- Tremmel, M., & Müller, C. (2013). Insect personality depends on environmental conditions. *Behavioral Ecology*, 24(2):386-392. <https://doi.org/10.1093/beheco/ars175>
- Vinson, S. B. (1998). The general host selection behavior of parasitoid Hymenoptera and a comparison of initial strategies utilized by larvaphagous and oophagous species. *Biological control*, 11 (2):79-96. <https://doi.org/10.1006/bcon.1997.0601>
- Vinson, S. B. 1984. Parasitoid-host relationships. Em: Bell, W. J. & Cardé, R. T. (Ed.). *Chemical Ecology of Insects*. London: Chapman and Hall, pp 205–233
- Vinson, S. B., & Iwantsch, G. F. (1980). Host suitability for insect parasitoids. *Annual Review of Entomology*, 25:397 – 419. [10.1146/annurev.en.25.010180.002145](https://doi.org/10.1146/annurev.en.25.010180.002145)
- Wäschke N, Meiners T, Rostás M (2013) Foraging strategies of parasitoids in complex chemical environments. Em: Wajnberg E, Colazza S (eds.) *Chemical Ecology of Insect Parasitoids*. John Wiley & Sons. pp 37-63.
- Weber, C. A., Smilanick, J. M., Ehler, L. E., & Zalom, F. G. (1996). Ovipositional behavior and host discrimination in three scelionid egg parasitoids of stink bugs. *Biological Control*, 6(2):245-252. <https://doi.org/10.1006/bcon.1996.0031>
- Wolf, M. & Weissing, F. J. (2012). Animal personalities: consequences for ecology and evolution, *Trends in Ecology & Evolution*, 27:452-461. DOI: [10.1016/j.tree.2012.05.001](https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.05.001)
- Wright, C. M., Holbrook, C. T., & Pruitt, J. N. (2014). Animal personality aligns task specialization and task proficiency in a spider society. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(26): 9533-9537. <https://doi.org/10.1073/pnas.1400850111>

Considerações finais

Os parasitoides das quatro populações, apesar das variações nos parâmetros reprodutivos, apresentaram desempenho satisfatório, com o esperado, para um eficiente agente de controle biológico. Nesse contexto, os resultados deste trabalho destacam a importância de considerar variações intraespecíficas e a origem populacional na seleção de agentes de controle biológico, uma vez que diferenças biológicas e comportamentais podem impactar diretamente a eficácia do parasitoide em campo. A identificação de variações nos parâmetros demográficos entre as populações de *Telenomus podisi* de diferentes origens geográficas, evidencia a influência de mecanismos locais de adaptação sobre o desempenho biológico da espécie.

A incompatibilidade reprodutiva encontrada entre a população do DF com as demais populações estudadas (MT, PR e SP) destaca a importância da caracterização genética complementar e um estudo taxonômico integrativo para estabelecer uma classificação atualizada e precisa de *T. podisi*. Isto é de grande importância para assegurar a eficácia e estabilidade do uso de *T. podisi* em programas de manejo integrado de pragas.

Do ponto de vista aplicado, as diferenças nas síndromes comportamentais entre as populações podem refletir adaptações locais relacionadas às características dos ambientes de origem, além de possivelmente estarem associadas a variações genéticas que influenciam o comportamento de busca e decisão durante a oviposição. As diferenças observadas na dinâmica comportamental no forrageamento das populações do parasitoide devem ser consideradas ao escolher populações para programas de controle biológico, uma vez que populações com maior sensibilidade e responsividade comportamental frente a semioquímicos podem maximizar a eficiência de localização e parasitismo em campo, resultando em estratégias de liberação mais eficazes. Assim, a caracterização do perfil comportamental das diferentes populações deve ser considerada como etapa fundamental na seleção de linhagens para uso comercial.

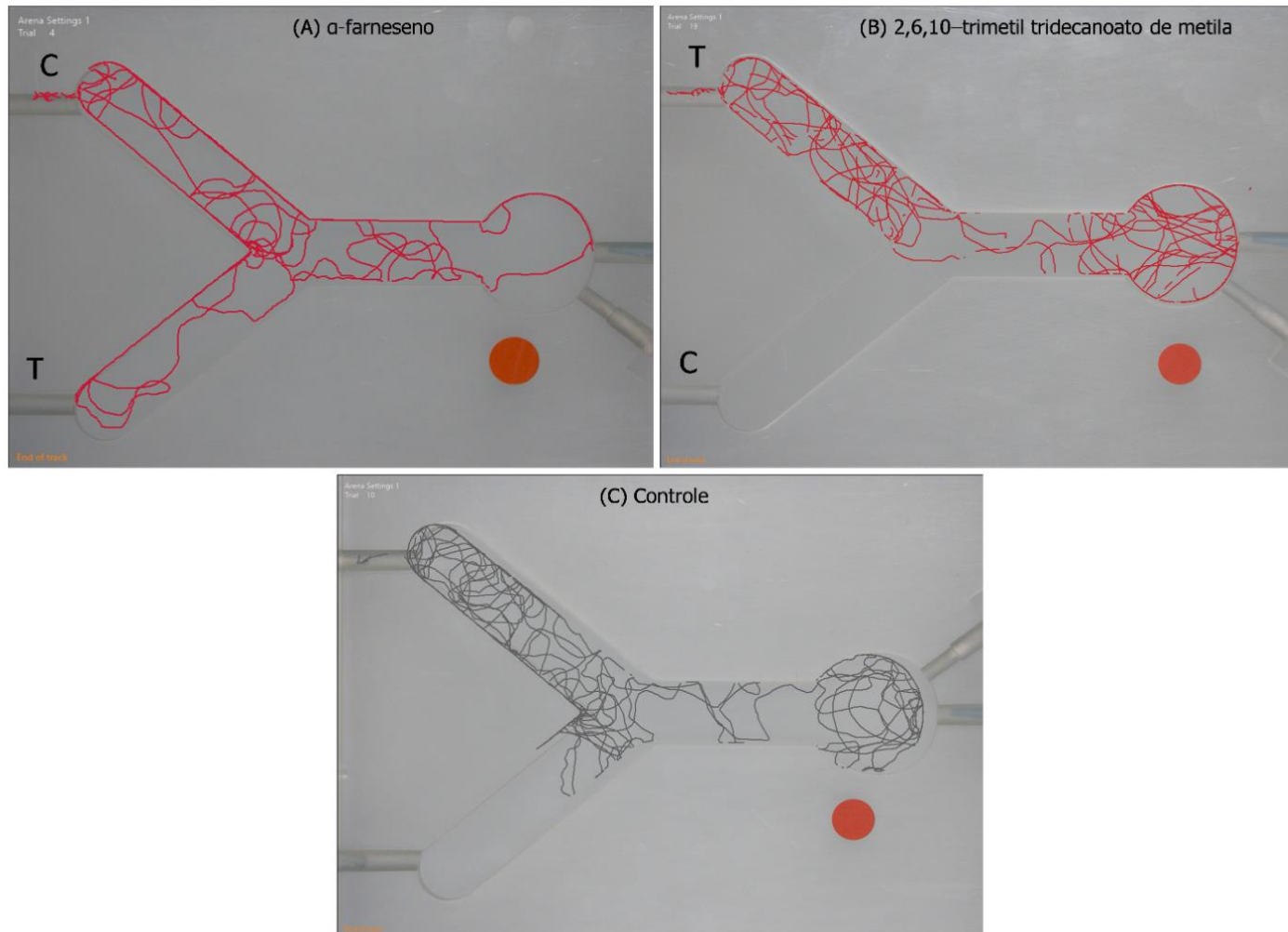
Este trabalho enriquece o conhecimento acerca da biologia reprodutiva e do comportamento de forrageamento e oviposição de *T. podisi*, contribuindo com informações relevantes para a seleção de linhagens mais eficazes. Assim, trabalhos futuros devem objetivar aprofundar estes estudos sobre os parâmetros biológicos,

incluindo a utilização de hospedeiros de diferentes origens geográficas, além da realização de análises genéticas e morfológicas complementares das populações do parasitoide. Além disso, é importante conduzir novos bioensaios sob diferentes condições experimentais e com diferentes dosagens dos semioquímicos avaliados, bem como a junção dos semioquímicos avaliados e outros semioquímicos, pode ser essencial para elucidar variações nas respostas quimiotáticas entre as populações e aprimorar o uso de semioquímicos na aplicação em programas de controle biológico, de forma a aumentar o recrutamento de inimigos naturais, e consequentemente, aumentar as taxas de parasitismo em campo.

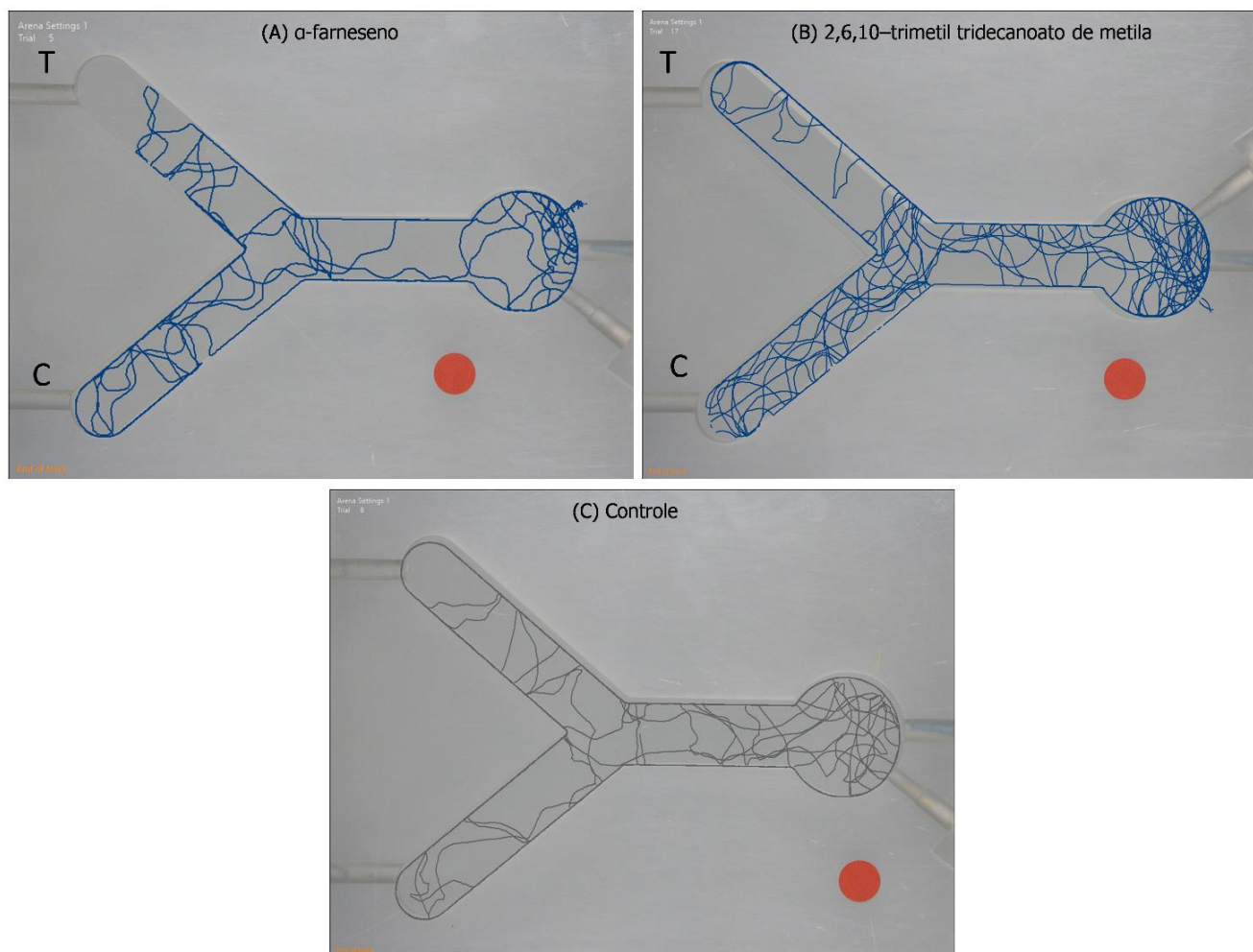
Apêndice 1

Material suplementar referente ao Capítulo 2.

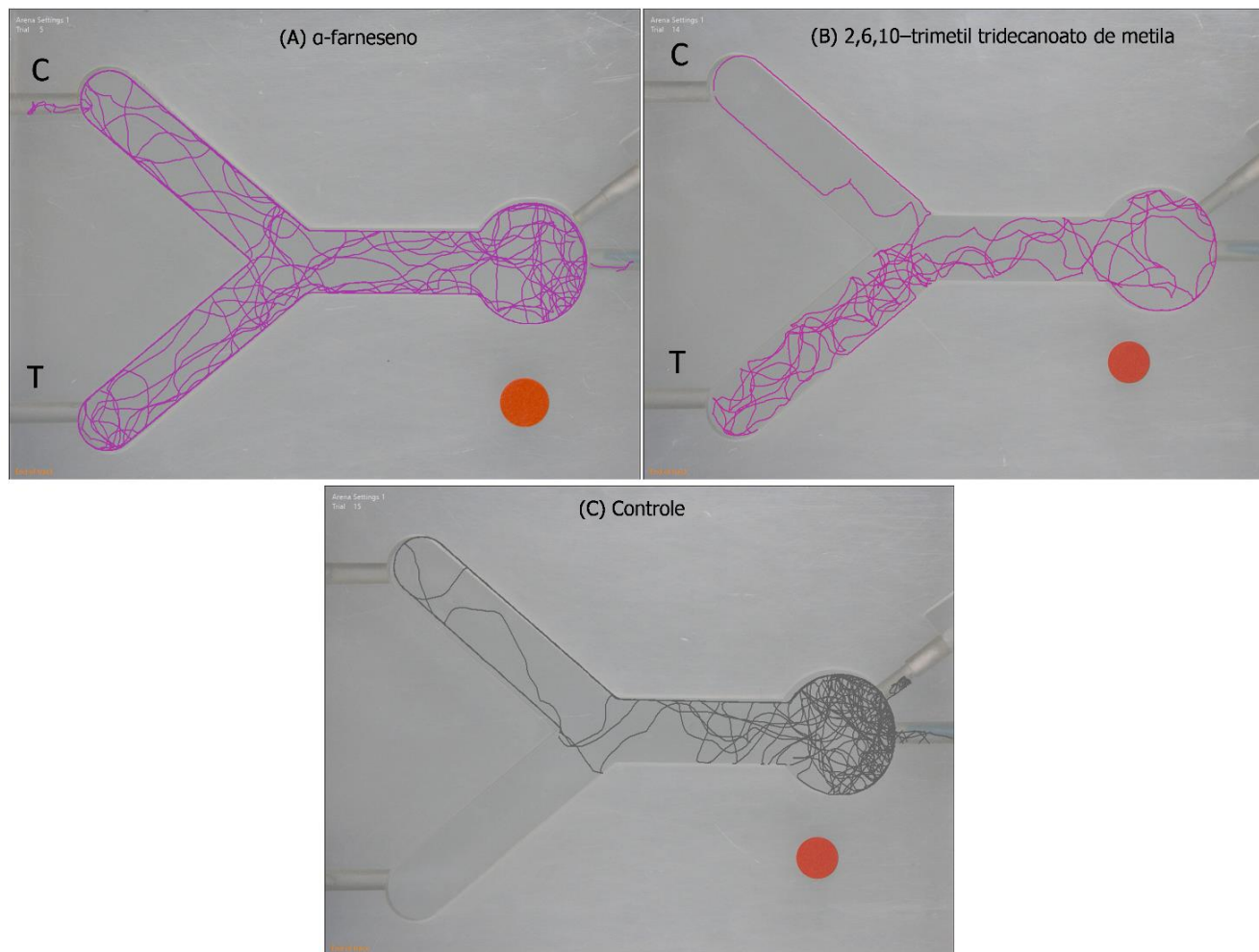
Trajetórias de fêmeas de *Telenomus podisi* em bioensaios de olfatometria quando expostas a diferentes tratamentos.



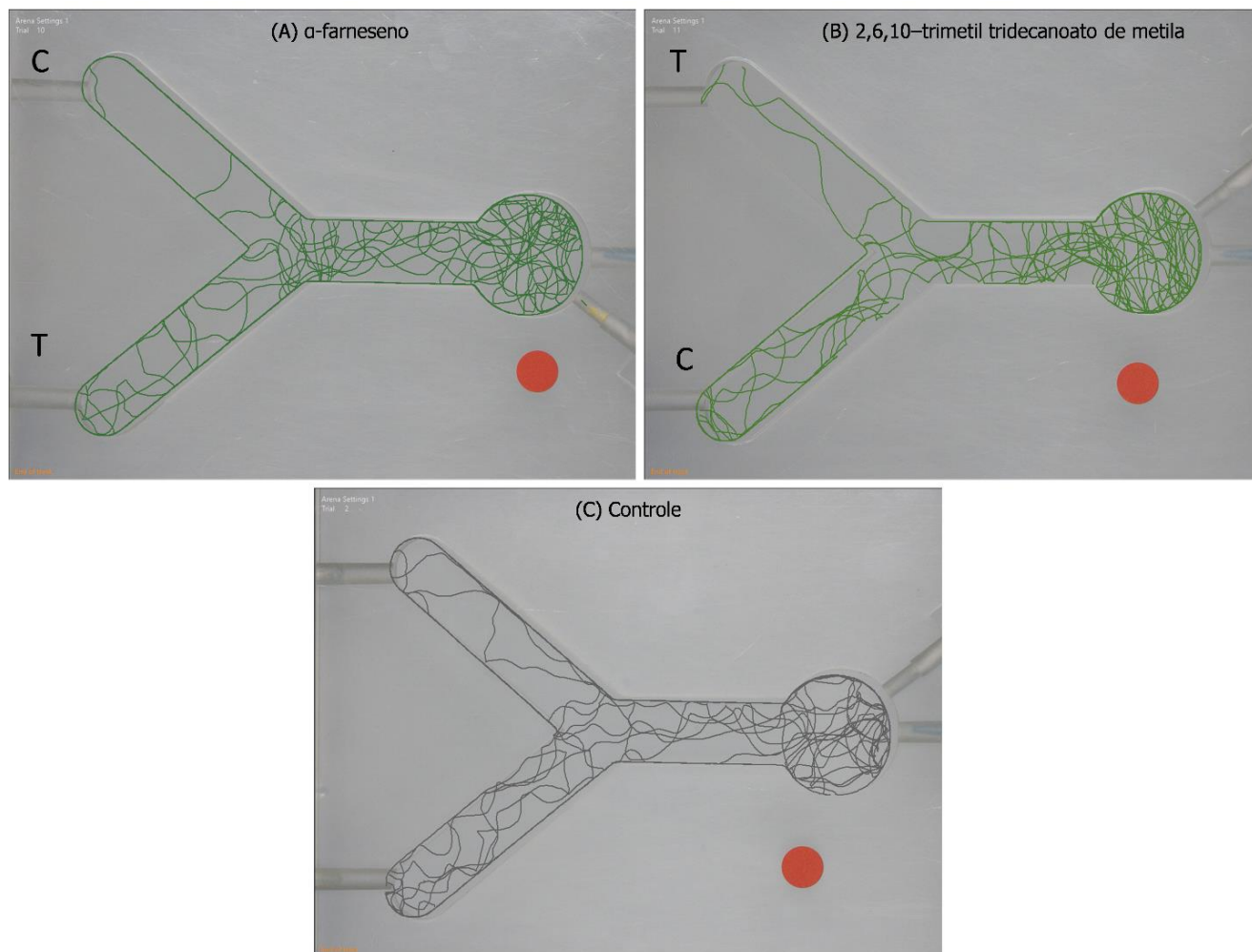
Trajetórias de fêmeas de *Telenomus podisi* da população do Distrito Federal em arena em “Y” sob diferentes estímulos químicos. (A) (*E,E*) α -farneseno, (B) 2,6,10-trimetil tridecanoato de metila e (C) controle (sem estímulo). T – tratamento; C – controle (*n*-hexano). As linhas representam os caminhos percorridos pelos indivíduos durante o ensaio comportamental.



Trajетórias de fêmeas de *Telenomus podisi* da população do Mato Grosso em arena em “Y” sob diferentes estímulos químicos. (A) (*E,E*) α -farneseno, (B) 2,6,10-trimetil tridecanoato de metila e (C) controle (sem estímulo). T – tratamento; C – controle (*n*-hexano). As linhas representam os caminhos percorridos pelos indivíduos durante o ensaio comportamental.



Trajelórias de fêmeas de *Telenomus podisi* da população do Paraná em arena em “Y” sob diferentes estímulos químicos. (A) (*E,E*) α -farneseno, (B) 2,6,10-trimetil tridecanoato de metila e (C) controle (sem estímulo). T – tratamento; C – controle (*n*-hexano). As linhas representam os caminhos percorridos pelos indivíduos durante o ensaio comportamental.



Trajетórias de fêmeas de *Telenomus podisi* da população de São Paulo em arena em “Y” sob diferentes estímulos químicos. (A) (*E,E*) α -farneseno, (B) 2,6,10-trimetil tridecanoato de metila e (C) controle (sem estímulo). T – tratamento; C – controle (*n*-hexano). As linhas representam os caminhos percorridos pelos indivíduos durante o ensaio comportamental.