



Universidade de Brasília

**Escolha por sítios específicos para oviposição
como fator de estruturação da comunidade
de joaninhas (Coleoptera: Coccinellidae)
em agroecossistemas no Distrito Federal**



Paula Ramos Sicsú

Brasília – DF

2013

Paula Ramos Sicsú

**Escolha por sítios específicos para oviposição como fator de
estruturação da comunidade de joaninhas (Coleoptera: Coccinellidae)
em agroecossistemas no Distrito Federal**

Orientadora: Profa. Dra. Regina Helena Ferraz Macedo

Coorientador: Prof. Dr. Edison Sujii

Brasília - DF

2013



UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

Dissertação de Mestrado

PAULA RAMOS SICSÚ

Título:

“Escolhas por sítios específicos para oviposição como fator de estruturação da comunidade de joaninhas (Coleoptera: Coccinellidae) em agroecossistemas no Distrito Federal”.

Banca Examinadora:

Profa. Dra. Regina Helena Ferraz Macedo
Presidente/Orientadora
ZOO/UnB

Profa. Dra. Ivone Rezende Diniz
Membro Titular
ZOO/UnB

Prof. Dr. Glauco Machado
Membro Titular
USP

Prof. Dr. Raul Alberto Laumann
Membro Suplente
Embrapa

Brasília, 05 de abril de 2013.

Dedicatória

Aos meus pais,
Graça Ramos e Benjamin Sicsú,
por serem minha fonte de inspiração
e terem me incentivado e apoiado sempre.

Agradecimentos

À minha família, eterno alicerce. Sou especialmente grata aos meus pais, pelo amor incondicional que me devotam. Agradeço aos meus avós maravilhosos, Nina, Graça e Nicodemos, por me alimentarem, mimarem e por me aceitarem, mesmo não entendendo muito bem o que eu faço. Ao meu irmão, Bernardo Sicsú, primas, primos, tias, tios. A família (sanguínea e estendida) é grande e essa união me dá força para continuar seguindo em frente.

Ao meu amado Lucas, por acreditar, me acompanhar e amparar em todos os momentos. Agradeço por ter me ajudado tanto nesse projeto, mesmo antes de ser meu benzinho. Você garantiu minha alegria, sanidade mental e relativa tranquilidade para conseguir chegar até o fim. Agradeço também à minha “família mineirinha Machado-Souza”, por entender minha ausência e torcer por mim.

Aos meus orientadores, Regina e Edison, por terem acreditado em mim. Obrigada por serem uma enorme fonte de admiração e de inspiração. Agradeço também por terem me acompanhado por todo o processo, mantendo minha calma e meu foco durante inúmeras exasperações. Regina, obrigada por me contagiar com seu interesse sobre a ecologia comportamental e o ensino de qualidade. Sua orientação desde sempre extrapolou o âmbito acadêmico e foi fundamental para meu crescimento profissional e pessoal. Edison, obrigada por me “adotar” em cima da hora e por ter sempre apoiado minhas ideias esquisitas, desenvolvendo-as com sábios conselhos.

Ao ecólogo comportamental Glauco Machado, por ter me ajudado em todos os quesitos acadêmicos e me ensinado bastante sobre o método científico. Obrigada, ainda, por ter aceitado participar da banca.

Aos pesquisadores Ivone Rezende Diniz e Raul Laumann, que gentilmente aceitaram participar como membros da banca de defesa.

Ao atencioso professor emérito Cláudio Lúcio Costa, pela ajuda imprescindível na identificação dos pulgões e por ter me recebido carinhosamente todas as vezes.

A todos meus anjiários, que me ajudaram diariamente a desenvolver esse projeto. Agradeço principalmente ao então estagiário, e agora amigo, Bruno Rocha, por me acompanhar desde o começo e ajudar muito mais do que precisava. Não posso deixar de agradecer a ajuda

também fundamental de Yuri Prestes, Amanda Vieira, Caroline Almeida, Lucas Sousa e Pedro Ribeiro. Não somente as atividades desenvolvidas por vocês, como também sua companhia ao longo desses dois anos, fizeram com que esse projeto fosse desenvolvido de forma muito mais alegre e satisfatória.

A toda equipe da Embrapa, principalmente ao pessoal do laboratório de Ecologia e Biossegurança, que me acolheu e abrigou durante o mestrado. Agradeço especialmente à equipe de criação das joaninhas.

Aos colegas das pós-graduação da UnB, em especial aos da turma de mestrado, por terem me acompanhado ao longo dessa jornada. Agradeço especialmente aos meus amigos Danilo Fortunato e Anderson Paz por terem pacientemente me ensinado e terem sempre acreditado em mim. Agradeço também aos professores das disciplinas que cursei na UnB, USP e UFG. Obrigada por me mostrarem como trilhar o caminho dos estudos e por me fazerem amar ainda mais a ecologia.

Aos momentos de alegria compartilhados e às valiosas contribuições feitas por todos os “amigos gurus” que conheci graças ao Laboratório de Comportamento Animal. Agradeço especialmente a: Raphael Igor, João Victor Caetano, Alan Fecchio, Pedro Diniz, Daniel Decanini, Felipe Gawryszewski e Rafael Maia. Agradeço principalmente ao amigo Marcos Robalinho (Roca) pelos fundamentais ensinamentos estatísticos.

A todos os funcionários e seguranças da UnB, da Embrapa Cenargen, e da Fazenda Água Limpa, cujo auxílio facilitou muito o desenvolvimento desse projeto. Sou grata também aos proprietários das fazendas de orgânicos, que gentilmente permitiram a constante presença da nossa equipe, removendo semanalmente joaninhas, pulgões e plantas de suas terras. Agradeço especialmente ao senhor Valdir (Sítio Vida Verde), Divino (Chácara Guarujá) e proprietários do sítio Geranium, por me acolherem tão bem durante as incessantes vezes que apareci em suas propriedades.

A Sylvain Levy, pela imensa ajuda no meu árduo processo de conhecimento e crescimento pessoal.

A todos meus amigos, por entenderem minha ausência, incentivarem minhas decisões, me alegrarem sempre e por não deixarem que eu me esquecesse de curtir a vida. Agradeço principalmente a: Marina de Araújo Lopes, Renato Tenório, Carolina “Ximirica” Dantas, Nábyla Paixão e “família Tsuneda-Bellinati”.

À Universidade de Brasília e ao Programa de Pós-graduação em Ecologia pela oportunidade de realizar o mestrado.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico pela concessão da bolsa de estudos.

O projeto englobou muitas atividades e tive ajuda de muita gente durante todo o processo. Como disse Fernando Pessoa, “Citar é ser injusto. Enumerar é esquecer”, com certeza, esqueci-me de algumas pessoas e peço minhas sinceras desculpas. Por isso, deixo meu MUITO OBRIGADA a todos que direta ou indiretamente me ajudaram a chegar aqui. A participação de vocês foi essencial durante todo meu caminho. Valeu!

Epígrafe



Reproducido de: Quino em "Ediciones de la flor" Gorriti 3695, c1172ACE, Sietes días ilustrados, Buenos Aires, Argentina.

Sicsú, P. R. **Escolha por sítios específicos para oviposição como fator de estruturação da comunidade de joaninhas (Coleoptera: Coccinellidae) em agroecossistemas no Distrito Federal.** 2013. Dissertação (Mestrado) – Programa de Pós Graduação em Ecologia - Instituto de Ciências Biológicas – Universidade de Brasília, Brasília.

Resumo

De acordo com a teoria da exclusão competitiva, espécies aparentadas que exploram recursos semelhantes e coexistem no ambiente devem apresentar diferenças específicas entre seus nichos realizados. Como a distribuição das espécies no ambiente afeta a estruturação das comunidades, será que a estruturação da comunidade de joaninhas afidófagas (Coleoptera: Coccinellidae) é ditada pelo padrão de distribuição dos indivíduos das espécies em relação a plantas e pulgões (Hemiptera: Aphidoidea) específicos? Será o padrão de distribuição dos sítios de oviposição relacionado com uma preferência adaptativa das fêmeas por certos locais? Os objetivos deste estudo foram: 1) determinar o padrão de distribuição de adultos, larvas e posturas de joaninhas em relação a plantas e pulgões em agroecossistemas do Distrito Federal, Brasília, Brasil; 2) avaliar se fêmeas preferem plantas específicas para oviposição; 3) investigar se os pulgões naturalmente associados às posturas das espécies de joaninhas encontradas são mais adequados à sobrevivência e ao desenvolvimento da prole destas. Foram realizadas buscas ativas por joaninhas e pulgões em plantas situadas em diferentes agroecossistemas. Em casa-de-vegetação, fêmeas de *Cycloneda sanguinea* foram individualizadas com plantas de *Sonchus oleraceus*, *Bidens pilosa* e *Tithonia diversifolia* infestadas com pulgões do gênero *Uroleucon*. Em laboratório, larvas de três espécies (*C. sanguinea*, *Harmonia axyridis* e *Hippodamia convergens*) foram criadas separadamente com pulgões do gênero *Uroleucon* e *Brevicoryne* e avaliou-se a sobrevivência e desenvolvimento dos imaturos, peso e coloração dos adultos. As joaninhas encontradas nos agroecossistemas (*C. sanguinea*, *H. axyridis*, *H. convergens* e *Eriopis connexa*) diferiram na utilização das plantas e pulgões na avaliação conjunta e também separadamente, com relação aos indivíduos de cada espécie nos diferentes estágios de desenvolvimento. As posturas foram mais associadas com plantas/pulgões específicos do que larvas e adultos, respectivamente. Em casa-de-vegetação, fêmeas de *C. sanguinea* preferiram ovipor em *B. pilosa* e *T. diversifolia*. Em laboratório, larvas de *H. axyridis* sobreviveram mais com a dieta a base de *Brevicoryne* do que de *Uroleucon*, não chegando a completar o desenvolvimento com este. Larvas de *C. sanguinea* se desenvolveram mais rápido e se tornaram adultos maiores e de coloração mais intensa quando alimentados com *Uroleucon* do que com *Brevicoryne*. No caso de *H. convergens*, não houve diferença na

sobrevivência e nem nas características dos adultos entre ambas as dietas. Conclui-se que joaninhas ocuparam nichos distintos no ambiente, indicando que as espécies utilizam o habitat de forma diferenciada e que indivíduos imaturos estão vinculados a requisitos ambientais mais específicos do que adultos. Além disso, joaninhas preferiram sítios específicos para ovipor e os locais escolhidos forneceram condições adequadas ao desenvolvimento da prole. Portanto, a escolha das fêmeas por sítios de oviposição influenciou a distribuição das populações e a estruturação da comunidade de joaninhas e deve ser um comportamento adaptativo.

Palavras-chave: Seleção de habitat, afidófagos, comportamento maternal, comunidade, nicho.

Sicsú, P. R. **Choice of specific oviposition sites as a structuring factor of a ladybug (Coleoptera: Coccinellidae) community in agroecosystems in the Federal District, Brazil.** 2013. Dissertação (Mestrado) – Programa de Pós Graduação em Ecologia - Instituto de Ciências Biológicas – Universidade de Brasília, Brasília.

Abstract

According to the competitive exclusion theory, related species that use similar resources and coexist in the field should have specific differences among their realized niches. Since species distribution influences community structure, is the community structure of aphidophagous ladybugs (Coleoptera: Coccinellidae) dictated by the distribution pattern of individuals of the different species regarding specific plants and aphids (Hemiptera: Aphidoidea)? Is the distribution pattern of oviposition sites related to female adaptive preference for specific sites? The aim of this study was to 1) determine the distribution patterns of ladybugs (adults, larvae and clutches) relative to plants and aphids in agroecosystems in the Federal District, Brasília, Brazil; 2) evaluate if ladybug females prefer specific plants to lay their eggs; 3) investigate if aphids that are associated in nature with the clutches of certain ladybug species are more adequate for their offspring survival and development. I conducted active searches for ladybugs and aphids in plants of different agroecosystems. In a greenhouse, *Cycloneda sanguinea* females were associated with plants of three species, *Sonchus oleraceus*, *Bidens pilosa* and *Tithonia diversifolia*, all of which were infested with *Uroleucon* aphids. In the laboratory, larvae of three ladybug species (*C. sanguinea*, *Harmonia axyridis*, *Hippodamia convergens*) were separately reared with *Uroleucon* and *Brevicorye* aphids and their survival, adult development time, weight and elytra coloration were measured. The ladybugs studied in the field (*C. sanguinea*, *H. axyridis*, *H. convergens* and *Eriopis connexa*) differed in their use of the plants and aphids, either for the total individuals and also when individuals of each species were evaluated separately considering the different developmental stages. Regarding ladybugs different developmental stages, the association of clutches with specific plants/aphid was stronger than of larvae and adults, respectively. In the greenhouse, *C. sanguinea* females preferred to lay eggs on *B. pilosa* and *T. diversifolia*. In the laboratory, *H. axyridis* larvae survived better on the *Brevicoryne* diet compared with the *Uroleucon* diet, and did not complete their development with the latter. *Cycloneda sanguinea* larvae developed faster and became bigger adults and with a more intense elytra coloration when fed with *Uroleucon* rather than with *Brevicoryne*. In the case of *H. convergens*, there was neither a difference in the survival nor in the adult traits between diets. In conclusion, ladybugs occupied

different niches in the environment, indicating that species use the habitat in different ways and that immature individuals are associated with more specific environmental requirements than are the adults. Moreover, ladybugs preferred specific sites to lay eggs and the chosen places provided adequate conditions for offspring development. Thus, female choice for oviposition sites influenced populational distribution and the ladybug community structure and may be an adaptive behavior.

Key-words: Habitat selection, aphidophagous, maternal behavior, community, niche.

SUMÁRIO

Introdução geral	14
Capítulo 1 - Estruturação da comunidade de joaninhas e distribuição dos indivíduos em diferentes estágios de desenvolvimento em agroecossistemas no Distrito Federal	15
1. Introdução	16
2. Metodologia	20
2.1. Amostragens em campo	20
2.1.1. Áreas de estudo	20
2.1.2. Método de amostragem no campo	20
2.1.3. Método de manutenção e identificação no laboratório	22
2.2. Análises estatísticas	22
3. Resultados	25
3.1. Resultados gerais	25
3.2. Padrão de estruturação das joaninhas em agroecossistemas do DF	29
3.3. Padrão de distribuição das joaninhas em diferentes estágios de desenvolvimento	31
4. Discussão	36
5. Conclusão	40
Referências Bibliográficas	41
Apêndices	45
Capítulo 2 - Escolhas maternas em joaninhas: preferência por sítios de oviposição e sobrevivência da prole alimentadas com diferentes pulgões	46
1. Introdução	47
2. Metodologia	52
2.1. Experimento de preferência de fêmeas por sítios de oviposição	52
2.1.1. Coleta e manutenção	53
2.1.2. Condições experimentais	53
2.1.3. Análises estatísticas	55

2.2. Experimento de desenvolvimento de joaninhas alimentadas com diferentes pulgões	56
2.2.1. Disposições gerais	56
2.2.2. Condições para realização do experimento	57
2.2.3. Desenho experimental: Duas dietas distintas a base de pulgão	58
2.2.4. Período de cada ínstar, tempo de vida e desenvolvimento	59
2.2.5. Características de adultos: Sexo, peso e coloração	59
2.2.6. Análises estatísticas	60
3. Resultados	62
3.1. Preferência de fêmeas por sítios para oviposição	62
3.2. Experimento de desenvolvimento de joaninhas alimentadas com diferentes pulgões	62
4. Discussão	69
4.1. Preferência de fêmeas por sítios para oviposição	69
4.2. Experimento de desenvolvimento de joaninhas alimentadas com diferentes pulgões	71
5. Conclusão	78
Referências bibliográficas	79
Considerações finais	85
Referências bibliográficas	86

Introdução geral

A distribuição de espécies no ambiente depende do seu nicho ecológico, que pode ser entendido como o espaço multidimensional de recursos e condições necessárias à persistência de seus indivíduos em determinados locais (Hutchinson 1957). A competição, a predação e o parasitismo são as principais interações entre espécies que fazem com que elas ocupem nichos mais restritos do que seus nichos fundamentais (Ricklefs 2003). Como interações interespecíficas são preponderantes na estruturação das comunidades, essas interações atuam como pressões seletivas e permitem que comportamentos adaptativos sejam naturalmente selecionados e evoluam nas populações (Tilman 1982; Morris 2003). Assim, o estudo de comportamentos que podem afetar diretamente a aptidão dos indivíduos ajuda na compreensão de como as comunidades ecológicas se estruturam.

O padrão de distribuição das populações de insetos está intimamente relacionado com os locais em que as fêmeas colocam seus ovos (Ellis 2008). A escolha maternal por sítios de oviposição, ao afetar a distribuição dos indivíduos de insetos, influencia, conseqüentemente, a estruturação da comunidade que estes indivíduos fazem parte (Resetarits 1996, Seagraves 2009). Entender como as fêmeas dos insetos selecionam habitats particulares para crescimento da prole pode ser uma forma de utilizar a ecologia comportamental para entender os processos de distribuição dos indivíduos e a estruturação das comunidades de insetos no ambiente. Ademais, compreender como os predadores respondem aos sinais tróficos e como fatores ambientais afetam a aptidão dos indivíduos é fundamental para estabelecer estratégias que favoreçam o estabelecimento das populações de espécies predadoras e o controle biológico conservativo em agroecossistemas.

As joaninhas (Coleoptera: Coccinellidae) são insetos predadores que controlam naturalmente a população dos pulgões (Hemiptera: Aphididae), além de outros insetos considerados pragas (Obrycki & Kring 1998). Entender a distribuição no ambiente das joaninhas nos diferentes estágios de desenvolvimento serve como estratégia para melhorar a utilização desses predadores como agentes de controle biológico (Ferran & Dixon 1993; Kindlmann & Dixon 1993; Evans 2003). O objetivo deste trabalho foi avaliar se interações tritróficas (planta-herbívoros-predador) influenciam a estruturação da comunidade de joaninhas, e se o padrão de distribuição dos indivíduos das espécies de joaninhas varia de acordo com seus estágios de desenvolvimento. Ademais, pretendeu-se investigar se a escolha de sítios para oviposição indica um comportamento adaptativo das joaninhas.

Capítulo 1

Estruturação da comunidade de joaninhas e distribuição dos indivíduos em diferentes estágios de desenvolvimento em agroecossistemas no Distrito Federal

1. Introdução

A estruturação das comunidades no ambiente é afetada diretamente pela diversidade de espécies que as compõem e pelo padrão de organização das populações dessas espécies (Verhoef & Morin 2009). Esse padrão é diretamente influenciado pelo nicho realizado ocupado pelas espécies que constituem as comunidades (Townsend *et al.* 2006). O nicho realizado pode ser entendido como o conjunto de condições e recursos que permitem a existência de uma espécie no ambiente (nicho fundamental) quando em interação prejudicial com outra espécie (Hutchinson 1958; 1959). Assim, o nicho realizado é amplamente influenciado pelas interações antagônicas interespecíficas de competição, predação e parasitismo.

A competição é uma das principais interações que diminuem o nicho fundamental de espécies que coexistem (Hutchinson 1959; Townsend *et al.* 2006). Os efeitos da competição na distribuição das populações de diferentes espécies tendem a ser maiores quando as espécies são aparentadas e exploram recursos similares (Darwin 1859). Partindo do princípio da teoria da exclusão competitiva, espécies semelhantes que coexistem devem apresentar algum grau de diferenciação de seus nichos realizados, caso contrário, uma espécie excluirá a outra do ambiente (Hardin 1960).

Além de interações interespecíficas, o padrão de estruturação de comunidades ecológicas é influenciado por características de história de vida de cada uma das espécies que delas fazem parte (Schoener 1974; Ricklefs 2003; Verhoef & Morin 2009). Por sua vez, as características de história de vida determinam os comportamentos que os organismos desempenham, sendo que a evolução de comportamentos adaptativos pode influenciar as dinâmicas populacionais e a estruturação das comunidades no meio ambiente (Ricklefs 2003). Como o comportamento animal tem efeito em diferentes escalas ecológicas, estudos comportamentais e de utilização do habitat podem ajudar a compreender melhor a dinâmica de estruturação de comunidades de espécies que desempenham importantes serviços ecológicos, como o controle natural de pragas.

As joaninhas são insetos coleópteros pertencentes à família Coccinellidae e possuem desenvolvimento holometábolo caracterizado por quatro ínstares larvais (Hodek *et al.* 2012). Embora joaninhas adultas se alimentem de recursos alternativos como pólen, néctar e secreções açucaradas produzidas por outros insetos, muitas joaninhas da subfamília Coccinellinae utilizam

como recurso essencial, tanto na fase adulta como na fase larval, insetos hemípteros da superfamília Aphidoidea, vulgarmente denominados de afídeos ou pulgões (Pemberton & Vandenberg 1993; Evans *et al.* 1999; van Emden & Harrington 2007; Giorgi *et al.* 2009).

Os pulgões são insetos fitófagos que causam danos econômicos à agricultura por serem vetores de vírus que infectam diversas plantações utilizadas na alimentação animal e humana (van Emden & Harrington 2007). Pulgões se reproduzem tanto sexualmente, como por partenogênese, e se distribuem no ambiente de forma agregada e com picos populacionais em pequenas janelas de tempo (Powell *et al.* 2006; van Emden & Harrington 2007). Diversas espécies de insetos exploram colônias de pulgões, de forma que indivíduos de diferentes espécies e estágios de desenvolvimento exploram simultaneamente um recurso de disponibilidade altamente imprevisível (Lucas 2005). O alto adensamento de populações de espécies que se alimentam de afídeos (afidófagas) em áreas onde os pulgões encontram-se disponíveis torna essas populações mais suscetíveis a ataques de inimigos naturais, como fungos, aves predadoras, ácaros e parasitoides (Riddick *et al.* 2009, Hodek *et al.* 2012).

A susceptibilidade de afidófagos a ataques de inimigos naturais é agravada não somente pela característica de distribuição agregada das colônias de pulgões, como também pela natureza efêmera dessas colônias, que tornam indivíduos afidófagos extremamente suscetíveis a participarem de interações assimétricas de predação intraguilda (PIG) e canibalismo (Fox 1975; Polis *et al.* 1989; Lucas 2005). A PIG ocorre quando existem dois consumidores de um recurso comum, sendo que um desses consumidores, o predador intraguilda, também é capaz de predação o outro consumidor, a presa intraguilda (Polis *et al.* 1989). Por causa da exploração de um recurso comum, a PIG também pode ser considerada como competição por interferência e oferece uma variedade de padrões de exclusão e coexistência das espécies que a desempenham (Polis *et al.* 1989).

A PIG e o canibalismo são os fatores predominantes de mortalidade de predadores afidófagos, principalmente nos estágios menos móveis da fase imatura (Hagen 1962; Fox 1975; Polis *et al.* 1989; Lucas 2005; Seagraves 2009). Devido à alta mortalidade dos ovos e de larvas recém-eclodidas, as quais não conseguem se deslocar muito, fêmeas precisam colocar os ovos mais próximos aos recursos (pulgões) adequados ao desenvolvimento da prole (Evans 2003; Seagraves 2009; Hodek *et al.* 2012). Não obstante, indivíduos na fase larval que estão prestes a empupar tendem a se dispersar para sítios mais distantes das colônias de pulgões e esse

comportamento possivelmente diminui a vulnerabilidade à PIG e demais fatores de mortalidade associados à agregação dos indivíduos (Lucas *et al.* 2000; Hodek *et al.* 2012).

Interações entre espécies afidófagas envolvem ao menos três níveis tróficos (planta - herbívoro - predador) e o estudo dessas interações complexas pode ajudar a entender as interações que determinam a estrutura, a composição e a dinâmica do sistema. Apesar da vasta literatura sobre a distribuição de adultos de coccinelídeos afidófagos em agroecossistemas, são escassos os estudos a respeito da distribuição no ambiente natural de coccinelídeos em todos os estágios de desenvolvimento (Seagraves 2009; Hodek *et al.* 2012). Assim, joaninhas são insetos ideais para compreender como o padrão de distribuição dos organismos nos diferentes estágios de desenvolvimento no ambiente influencia a estruturação das comunidades.

Além disso, como o ambiente para o desenvolvimento da prole é de extrema importância na aptidão dos indivíduos, a identificação de sítios de oviposição esclarece como as escolhas maternas podem influenciar a dinâmica populacional e a estruturação da comunidade. Portanto, é extremamente importante desenvolver estudos que permitam a melhor compreensão dos padrões reprodutivos desses predadores de espécies-praga, de maneira a possibilitar a otimização de seu uso como agentes de controle biológico em agroecossistemas.

O objetivo do presente estudo foi determinar a estruturação da comunidade de joaninhas afidófagas em plantas em agroecossistemas do Distrito Federal a partir da distribuição dos indivíduos nos diferentes estágios de desenvolvimento de cada espécie encontrada. Para isso, as hipóteses e suas respectivas predições foram formuladas:

Hipótese 1: Espécies de joaninhas afidófagas que coexistem diferem quanto aos seus nichos realizados.

Predição: Cada espécie de joaninha estará mais associada a um grupo característico de pulgões/plantas, sem sobreposição completa dos recursos que utilizam no ambiente.

Hipótese 2: Joaninhas afidófagas se distribuem de forma diferenciada no ambiente ao longo de seu ciclo de vida, pois indivíduos diferem quanto aos requisitos alimentares e quanto à susceptibilidade à PIG e canibalismo nos diferentes estágios de desenvolvimento.

Predição: Adultos devem ser menos fortemente associados a grupos específicos de pulgões e plantas do que larvas e ovos, respectivamente.

2. Metodologia

2.1. Amostragens em campo

2.1.1. Áreas de estudo

O estudo foi realizado de junho a outubro de 2012 em seis propriedades rurais com agroecossistemas orgânicos, duas unidades de pesquisa da Embrapa e uma unidade de pesquisa da Universidade de Brasília, localizadas em sete regiões administrativas do Distrito Federal (Tabela 1.1).

Tabela 1.1. Localização das fazendas em que foram realizadas as amostragens em campo no Distrito Federal.

Região Administrativa	Fazenda	Longitude (°)	Latitude(°)
Ceilândia	Sítio Vida Verde	-48,2525	-15,8247
Taguatinga	Chácara Frutos da Terra	-48,0709	-15,8302
Taguatinga	Sítio Geranium	-48,0740	-15,8452
Brazlândia	Chácara Guarujá	-48,1503	-15,6716
Planaltina	Chácara Santa Cecília	-47,6467	-15,7536
Gama	Embrapa Hortaliças	-48,1411	-15,9407
Brasília	Embrapa Cenargen	-47,9000	-15,7293
Park Way	Fazenda Água Limpa	-47,9336	-15,9494

2.1.2. Método de amostragem no campo

Para descrever a distribuição de coccinelídeos em agroecossistemas no Distrito Federal, foram realizadas buscas ativas por joaninhas e pulgões em plantas nas propriedades supracitadas. Em uma investigação prévia, foram feitas buscas por indivíduos de joaninhas em qualquer estágio de desenvolvimento em plantas cultivadas e não cultivadas. A partir dessa investigação, foram listadas as plantas em que foram encontradas joaninhas e, dessas, foram selecionadas para serem vistoriadas as nove espécies mais abundantes nos agroecossistemas visitados (Tabela 1.2). Poucas

joaninhas foram encontradas na fase de pupa nas plantas selecionadas durante a investigação prévia e, portanto, neste estudo a presença de pupas de joaninhas foi desconsiderada. As buscas foram realizadas sempre entre o período de 08h até 13h e duravam, em média, 2,5 horas.

Tabela 1.2. Classificação taxonômica das espécies de plantas selecionadas para serem avaliadas nas coletas de campo, bem como a designação se a planta é cultivada (C) ou não cultivada (NC).

Ordem	Família	Tribo	Espécie	Cultivo
Apiales	Apiaceae	Coriandreae	<i>Coriandrum sativum</i>	C
Asterales	Asteraceae	Cichorieae	<i>Lactuca sativa</i>	C
Asterales	Asteraceae	Cichorieae	<i>Sonchus oleraceus</i>	NC
Asterales	Asteraceae	Coreopsideae	<i>Bidens pilosa</i>	NC
Asterales	Asteraceae	Eupatorieae	<i>Ageratum conyzoides</i>	NC
Asterales	Asteraceae	Heliantheae	<i>Tithonia diversifolia</i>	NC
Brassicales	Brassicaceae	Brassicaceae	<i>Brassica oleracea</i>	C
Poales	Poaceae	Andropogoneae	<i>Zea mays</i>	C
Sapindales	Rutaceae	Citreae	<i>Citrus</i> spp.	C

As características de distribuição das populações de joaninhas e o padrão de estruturação da comunidade de coccinelídeos nas plantas selecionadas foram analisados a partir de dados de buscas ativas por plantas das espécies citadas e, para cada planta investigada, as seguintes informações do sistema tritrófico foram registradas:

- Planta: Espécie da planta em questão;
- Pulgões: Presença, identificação ao nível de gênero e número de indivíduos.
- Joaninhas: Presença, identificação ao nível de espécie e número de indivíduos adultos, larvas e de posturas.

Foi considerada apenas a incidência de posturas encontradas, pois a quantidade de ovos que as joaninhas botam em cada postura depende de diversos fatores, como a condição física das fêmeas e as características do ambiente escolhido para oviposição (Minkenberg *et al.* 1982; Seagraves 2009).

2.1.3. Método de manutenção e identificação no laboratório

Foram coletados no campo indivíduos de pulgões e de joaninhas para serem identificados ao nível de gênero e espécie, respectivamente. A identificação dos pulgões foi realizada com auxílio de um especialista, Prof. Dr. Claudio Lúcio Costa (professor emérito na Universidade de Brasília), e chaves de identificação (Denmark 1990; Liu & Sparks 2001). Como não é possível identificar a espécie de joaninha a partir dos ovos, foram coletadas partes das plantas contendo as posturas encontradas em campo e levadas ao laboratório. As posturas foram acondicionadas e, após a eclosão, as larvas foram criadas até a identificação. Todas as joaninhas coletadas em campo foram acondicionadas em uma sala de criação de insetos no Laboratório de Ecologia e Biossegurança da Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia, Brasília, Distrito Federal. A sala era climatizada com temperatura média de 24 ± 1 °C, umidade relativa média de $70 \pm 7\%$ e fotoperíodo de 12 h.

As larvas foram criadas em recipientes plásticos de 50 ml e alimentadas com pulgões de diferentes espécies, ovos de *Anagasta kuhniella* (Zeller) (Lepidoptera: Pyralidae), solução aquosa de mel a 30% e flor de picão (*Bidens pilosa*) com pólen. Os recipientes para criação e a alimentação foram substituídos a cada dois dias, aproximadamente. A identificação das larvas foi realizada com auxílio de um microscópio estereoscópico (Zeiss Stemi 2000 C) e chaves de identificação (Rees *et al.* 1994; Rhoades 1996).

2.2. Análises estatísticas

A influência da presença de pulgões na abundância de joaninhas nas plantas foi avaliada pelo teste de qui-quadrado comparando a abundância de joaninhas encontradas em plantas infestadas por pulgões em relação às não infestadas. O padrão de estruturação da comunidade de joaninhas estudada foi explorado e representado por uma análise multidimensional de escalonamento não métrico (NMDS) com uma matriz de dissimilaridade de Bray Curtis da abundância de joaninhas nos diferentes estágios de desenvolvimento associada aos diferentes gêneros de plantas e de pulgões. A análise foi conduzida utilizando a função “metaMDS” do pacote “vegan” (Oksanen *et al.* 2012) no programa R (R Development Core Team 2012), que realiza diferentes análises de NMDS com vários inícios aleatórios e tenta encontrar uma solução estável entre as repetidas análises. Essa análise foi escolhida por ser a técnica mais adequada para representar a ordenação dos dados de comunidade em apenas duas dimensões, de forma que foi especificado na análise a

realização do metaMDS com apenas duas dimensões (Quinn & Keough 2002; Oksanen *et al.* 2012).

Para avaliar, em relação às plantas e pulgões amostrados, tanto a estruturação da comunidade de joaninhas, como a distribuição dos indivíduos de joaninhas dependendo do estágio de desenvolvimento, foram realizadas análises de correspondência canônica, CCA. A partir dessas análises, foi avaliada a associação entre a comunidade, i.e. abundância das joaninhas, e as variáveis ambientais, i.e. plantas e pulgões. Dessa forma, foram gerados modelos mínimos finais com as variáveis ambientais mais significativas para explicar a variação na abundância das variáveis dependentes.

Nas CCAs realizadas, cada planta amostrada foi considerada como sítio em que os dados foram coletados, sendo que foram consideradas como variáveis explicativas a abundância de pulgões de diferentes gêneros e a espécie da planta em que joaninhas foram encontradas. As variáveis dependentes foram, no caso da estruturação da comunidade, a abundância das espécies de joaninhas e, no caso da distribuição diferencial por estágio de desenvolvimento, a abundância de indivíduos de joaninhas de cada espécie nos estágios de ovo, larva e adulto. Assim, foi gerado um modelo mínimo final para avaliar a influência das variáveis ambientais sobre a estrutura da comunidade de joaninhas, considerando todos os indivíduos de todas as espécies nos diferentes estágios de desenvolvimento. Já para avaliar a distribuição dos indivíduos de joaninhas dependendo do estágio de desenvolvimento em função das variáveis ambientais, foi gerado um modelo mínimo final para cada espécie de joaninha encontrada, considerando na análise a presença de adultos, larvas e posturas da espécie em questão.

Os modelos mínimos finais mais adequados para explicar a estruturação da comunidade de joaninhas e distribuição dos indivíduos foram gerados a partir da função “cca” do pacote “vegan” (Oksanen *et al.* 2012) no programa R (R Development Core Team 2012). Para tanto, utilizou-se o procedimento de acréscimo gradual de variáveis ao modelo mais simples (que incluía apenas a interseção, ou seja, a comunidade de joaninhas sem estar em função das variáveis ambientais) em comparação com o modelo mais completo. Plantas e pulgões de todos os gêneros encontrados associados às joaninhas foram utilizados para gerar o modelo mais completo para explicar os dados e com o qual os modelos mais simples foram comparados para realizar acréscimo de variáveis. Portanto, todas as variáveis ambientais puderam ser acrescentadas, de forma sequencial, ao modelo mais simples.

Foi utilizado como critério de inclusão sequencial de variáveis que apresentaram a menor probabilidade (p) (a partir de um teste F gerado com 10000 permutações de Monte Carlo) de não alterar o padrão do modelo geral quando removida do modelo mais completo. No caso de empate no valor de p , foi utilizado o critério de informação de Akaike (AIC), selecionando a variável de menor valor. Após o acréscimo de uma variável ao modelo mais simples, foi realizada uma comparação entre o novo modelo mais simples e o modelo anterior, até então mais simples. Somente foram mantidas ao modelo novo mais simples todas as variáveis cuja retirada afetasse significativamente a explicação do modelo. Esse procedimento foi realizado para todas as variáveis que foram acrescentadas ao modelo, exceto para o acréscimo da primeira variável ao modelo mais simples. O modelo mínimo final mais adequado foi obtido quando nenhuma variável pudesse ser acrescentada ou retirada do modelo sem perda nem ganho significativo de informações ao modelo.

Além dos modelos mínimos finais, foram realizadas análises de correlação monotônica com coeficiente de *Spearman* para descrever a covariância entre as espécies de plantas e a abundância de pulgões de diferentes gêneros com os quais joaninhas foram encontradas associadas (Legendre & Legendre 1998). As correlações foram geradas a partir do comando “`rcorr`”, “`type = spearman`”, do pacote *Hmisc* (Harrell & Dupont 2012) programa R (R Development Core Team 2012). Como cada modelo mínimo final foi realizado a partir de um conjunto distinto de dados, foi realizada uma análise de correlação entre plantas e pulgões para os conjuntos de dados de cada CCA realizada. Devido à elevada quantidade de variáveis utilizadas no teste de correlação, serão reportadas apenas as correlações significativas ($p \leq 0,05$) de *Spearman* cujo $r \geq |0,5|$ entre variáveis selecionadas no modelo final e as variáveis não selecionadas.

3. Resultados

3.1. Resultados gerais

Foram amostradas 8.389 plantas distribuídas em nove gêneros. A quantidade de indivíduos avaliados e suas abundâncias relativas por gênero foram: *Bidens* = 30% (n = 2.548); *Brassica* = 19% (n = 1.580); *Sonchus* = 14% (n = 1.211); *Tithonia* = 12% (n = 1.004); *Zea* = 11% (n = 960); *Ageratum* = 6% (n = 519); *Coriandrum* = 3% (n = 244); *Lactuca* = 3% (n = 235) e *Citrus* = 1% (n = 88). A maioria das plantas avaliadas não continha nem pulgões e nem joaninhas e, em geral, foi encontrado mais de um indivíduo de joaninha por planta ($3,2 \pm 10,3$). Assim, as análises realizadas para avaliar as dinâmicas populacionais e de comunidade se restringiram às 530 plantas em que foram registradas joaninhas, com ou sem a presença concomitante de pulgões (Figura 1.1).

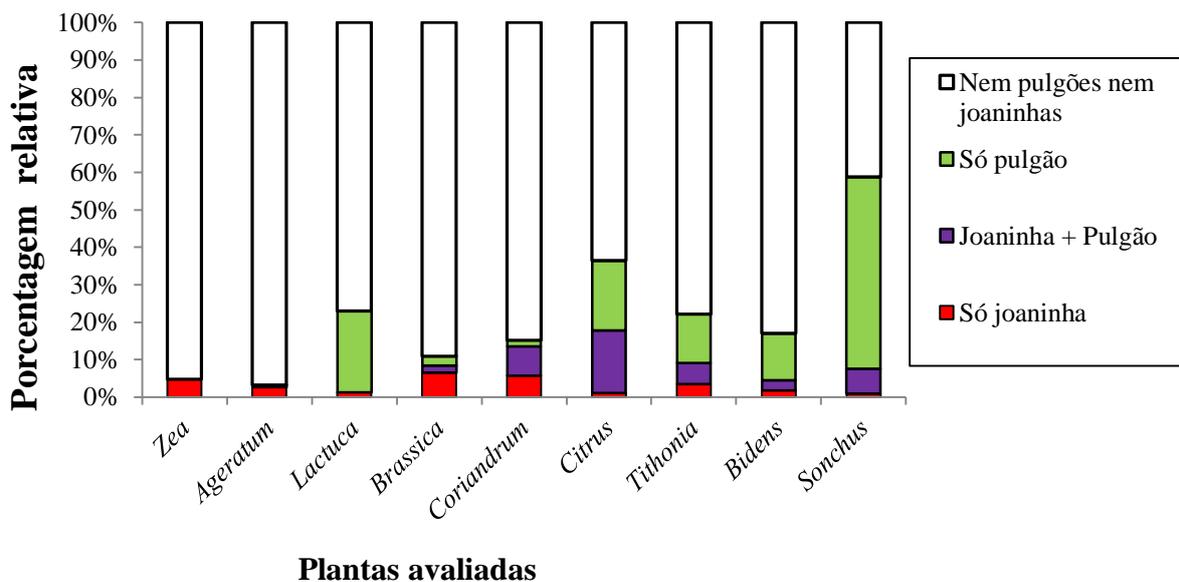


Figura 1.1. Distribuição relativa de joaninhas e pulgões em plantas de cada gênero avaliadas em propriedades rurais na região do Distrito Federal.

Foram encontrados pulgões em todos os gêneros de plantas, com exceção do gênero *Zea*. Os pulgões que foram encontrados pertenciam a nove gêneros de afídeos: *Aphis*, *Brevicoryne*, *Hyadaphis*, *Hyperomyzus*, *Lipaphis*, *Myzus*, *Macrosiphini* gen. sp., *Toxoptera* e *Uroleucon*. Com exceção de *Uroleucon* e *Aphis*, os demais gêneros de afídeos foram encontrados em somente um gênero de planta (Tabela 1.3).

Tabela 1.3. Gêneros dos pulgões encontrados nas plantas vistoriadas (organizadas por família e gênero).

Família	Gênero de planta	Gênero dos pulgões
Apiaceae	<i>Coriandrum</i>	<i>Hyadaphis</i>
Asteraceae	<i>Ageratum</i>	<i>Uroleucon</i>
Asteraceae	<i>Bidens</i>	<i>Uroleucon, Aphis</i>
Asteraceae	<i>Lactuca</i>	<i>Uroleucon</i>
Asteraceae	<i>Sonchus</i>	<i>Uroleucon, Hyperomyzus</i>
Asteraceae	<i>Tithonia</i>	<i>Uroleucon, Macrosiphini gen. sp.</i>
Brassicaceae	<i>Brassica</i>	<i>Brevicoryne, Myzus, Lipaphis,</i>
Poaceae	<i>Zea</i>	-
Rutaceae	<i>Citrus</i>	<i>Toxoptera, Aphis</i>

Das joaninhas amostradas, a maior parte (69%) foi encontrada em plantas em que foi observada também a presença de pulgões, de forma que apenas 31% dos indivíduos de joaninhas estavam em plantas livres de pulgões ($\chi^2_1 = 126$; $p = 0,001$). O resultado também foi significativo quando a presença de pulgões nas plantas foi avaliada separadamente para as posturas ($\chi^2_1=47$; $p=0,001$), larvas ($\chi^2_1=156$; $p=0,001$) e adultos ($\chi^2_1=5$; $p=0,025$) de joaninhas (Figura 1.2).

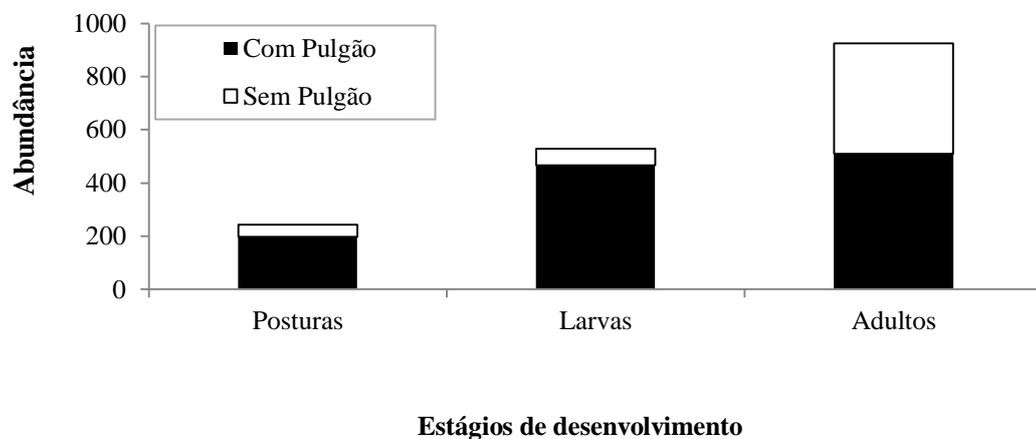


Figura 1.2. Influência da presença de pulgões na abundância de posturas, larvas e adultos de joaninhas amostradas em plantas em agroecossistemas do Distrito Federal.

As joaninhas encontradas nas plantas pertenciam às espécies *Cycloneda sanguinea*, *Hippodamia convergens*, *Harmonia axyridis* e *Eriopis connexa* (Figura 1.3) e foram encontradas distribuídas nas plantas com abundâncias distintas dependendo do estágio de desenvolvimento (Figura 1.4). A abundância dessas espécies em cada fase de desenvolvimento em relação ao gênero de plantas e pulgões aos quais estavam associadas pode ser observada no Apêndice 3. Considerando as plantas avaliadas, foram registrados tanto adultos como indivíduos imaturos de todas as espécies de joaninhas apenas em margaridão (*T. diversifolia*) e picão (*B. pilosa*). Ademais, nas plantas dos gêneros *Zea*, *Ageratum* e *Lactuca* foram encontrados apenas indivíduos adultos.

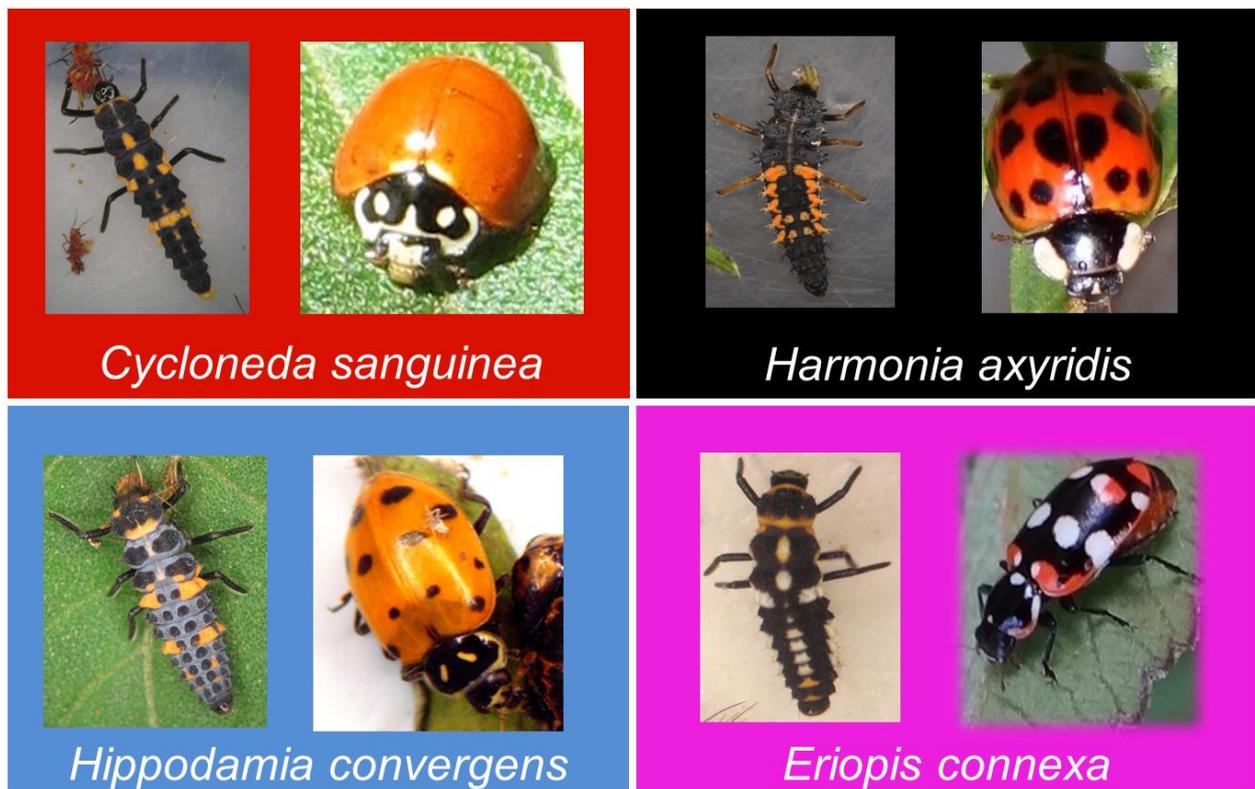
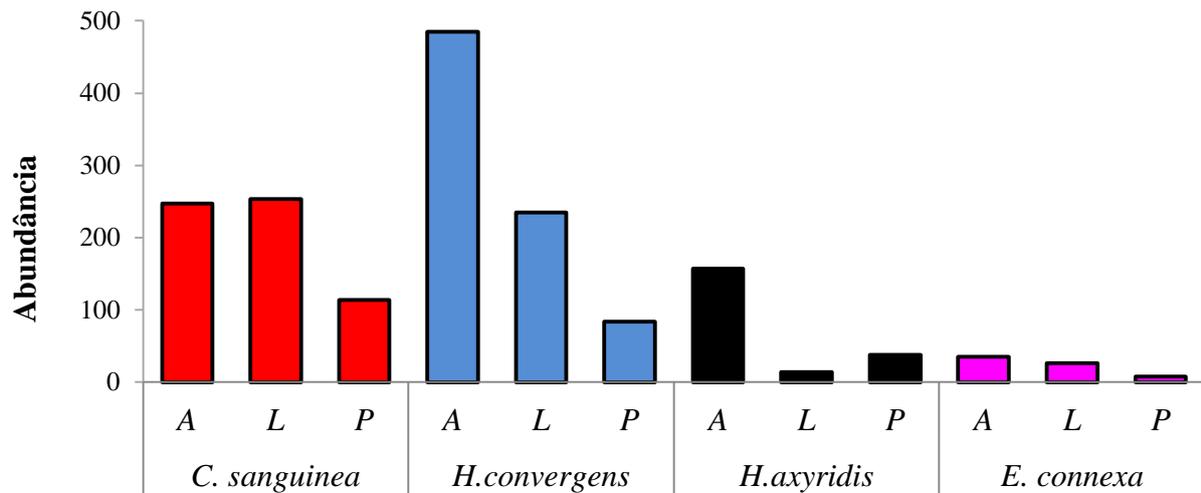


Figura 1.3. Fotos das larvas (esquerda) e adultos (direita) das quatro espécies de coccinélídeos afidófagos encontradas em agroecossistemas no Distrito Federal.



Joaninhas em diferentes estgios de desenvolvimento

Figura 1.4. Abundncia dos indivduos em cada um dos estgios de desenvolvimento (A= adultos, L= larvas e P= posturas) das quatro espcies de joaninhas amostradas em oito agroecossistemas do Distrito Federal (junho a outubro de 2012).

Considerando os stios de oviposio das joaninhas avaliadas, foram encontradas posturas de *C. sanguinea* principalmente em plantas asterceas e ctricas e de *H. axyridis* em brssicas, ctricas e plantas de apenas uma espcie de Asteraceae (*S. oleraceus*). J *H. convergens* ovipositou em vrias plantas, incluindo brssicas, asterceas e em plantas de *Coriandrum*, enquanto que a maior parte das posturas de *E. connexa* estava em brssicas (Figura 1.5).

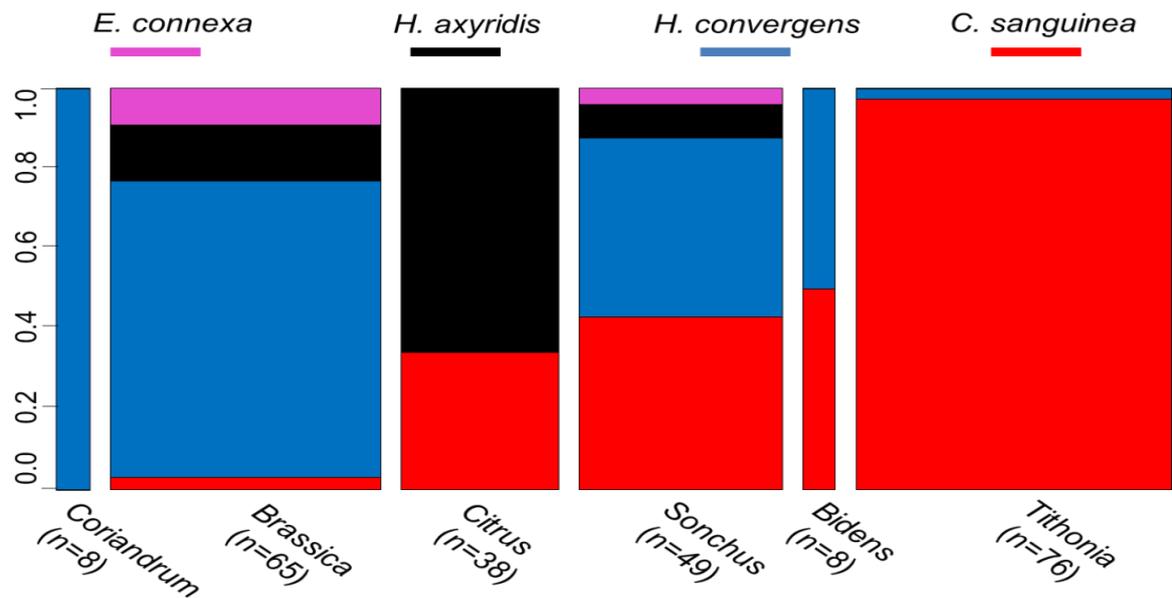


Figura 1.5. Proporção da quantidade de posturas encontradas de cada espécie de joaninha (indicadas pelas cores) organizadas pelo gênero de planta onde foram encontradas. A largura de cada coluna é proporcional à quantidade total de posturas (indicadas entre parênteses) encontradas em plantas do gênero em questão.

3.2. Padrão de estruturação das joaninhas em agroecossistemas do DF

O gráfico gerado pela análise de NMDS da comunidade de joaninhas ordenada pela associação com as plantas e pulgões em agroecossistemas no DF está esquematizado na Figura 1.6. Estão discriminados no gráfico tanto os estágios de desenvolvimento de cada espécie como a similaridade dessa comunidade com plantas selecionadas e pulgões encontrados nessas plantas. Considerando a associação das joaninhas imaturas com as plantas em que foram encontradas, *C. sanguinea* teve maior associação com plantas da família Asteraceae, *H. axyridis* com *Citrus*, *E. connexa* com *Brassica* e *H. convergens* com brássicas e asteráceas. Os adultos dessas espécies tiveram padrão de associação às plantas diferente do padrão dos estágios imaturos, sendo que adultos estavam associados a mais plantas de diferentes gêneros do que as larvas e posturas de suas espécies.

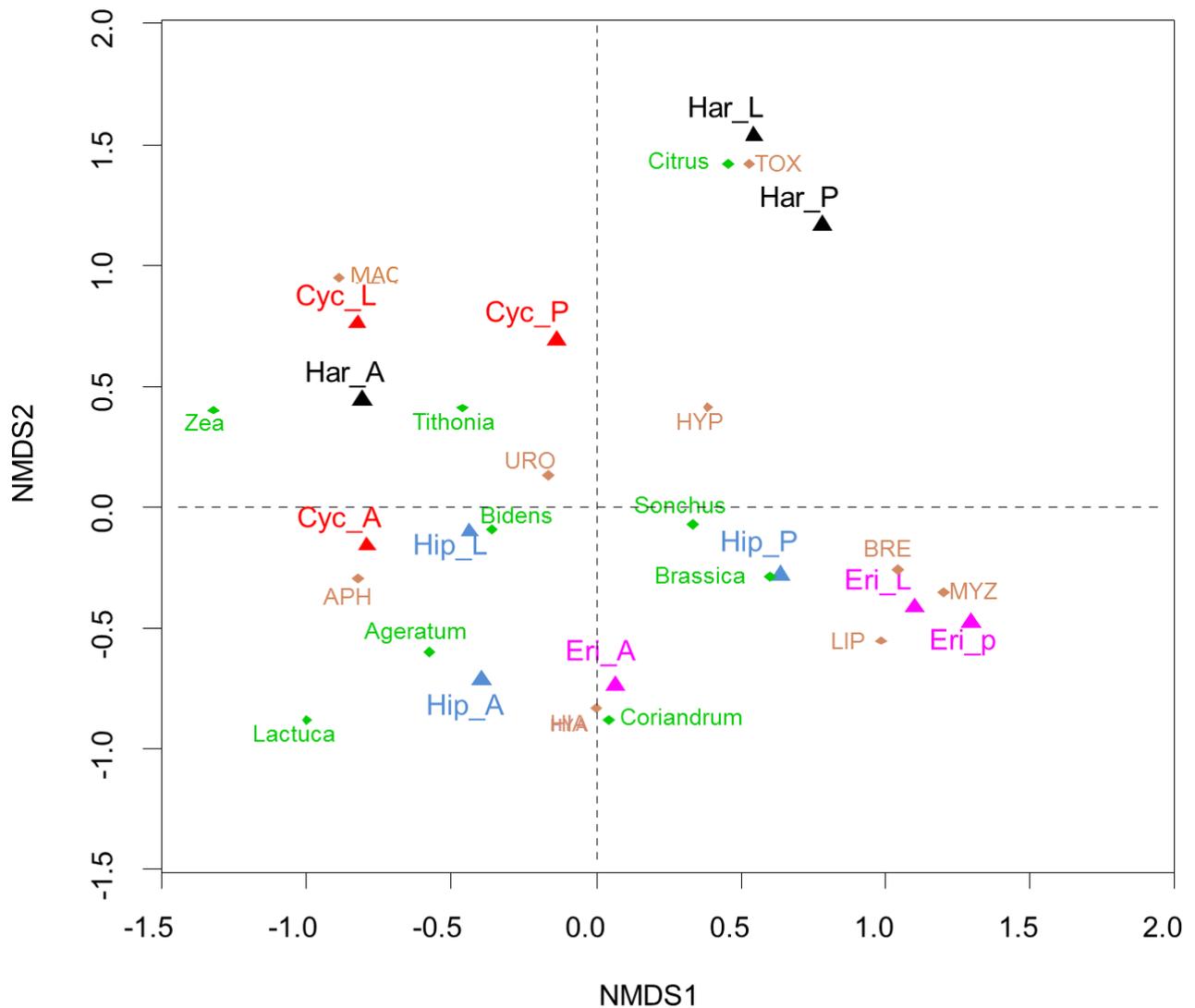


Figura 1.6. Comunidade de joaninhas associadas a plantas e pulgões representados através de NMDS. Os triângulos representam espécies de joaninhas (diferentes cores). Em verde estão destacadas as plantas e em marrom os pulgões. Os gêneros abreviados dos pulgões são: BRE = *Brevicoryne*; MYZ = *Myzus*; LIP = *Lipaphis*; URO = *Uroleucon*; TOX = *Toxoptera*; HYA = *Hyadaphis*; APH = *Aphis*; HYP = *Hyperomyzus* e MAC = *Macrosiphini* gen. sp. As espécies de joaninhas estão representadas pela abreviação do gênero, sendo: Cyc = *C. sanguinea*; Eri = *E. connexa*; Hip = *H. convergens* e Har = *H. axyridis*. Os estágios de desenvolvimento adulto, larva e postura estão representados respectivamente por: _A, _L e _P.

3.3. Padrão de distribuição das joaninhas em diferentes estágios de desenvolvimento

A variação na abundância das espécies de joaninhas (em todos os estágios de desenvolvimento) foi determinada (modelo mínimo final, $F_{5,524} = 17,97$; $p < 0,001$) pelas variáveis representando dois gêneros de pulgões, *Toxoptera* e *Myzus*, e três gêneros de plantas, *Tithonia*, *Brassica* e *Citrus*. Na estruturação da comunidade de joaninhas em função dessas variáveis (pulgões e plantas), indivíduos imaturos de todas as espécies estiveram mais associados a variáveis específicas do que os adultos (Figura 1.7), padrão semelhante ao que pode ser observado na Figura 1.6. Os cinco primeiros eixos foram importantes para explicar o modelo e suas proporções explicativas foram: CCA1 = 0,40; CCA2 = 0,34; CCA3 = 0,13; CCA4 = 0,10 e CCA5 = 0,03. As variáveis ambientais que foram correlacionadas com as selecionadas no modelo foram: plantas de *Citrus* com pulgões do gênero *Toxoptera* ($r = 0,94$; $p < 0,001$) e pulgões do gênero *Myzus* com os do gênero *Brevicoryne* ($r = 0,72$; $p < 0,001$).

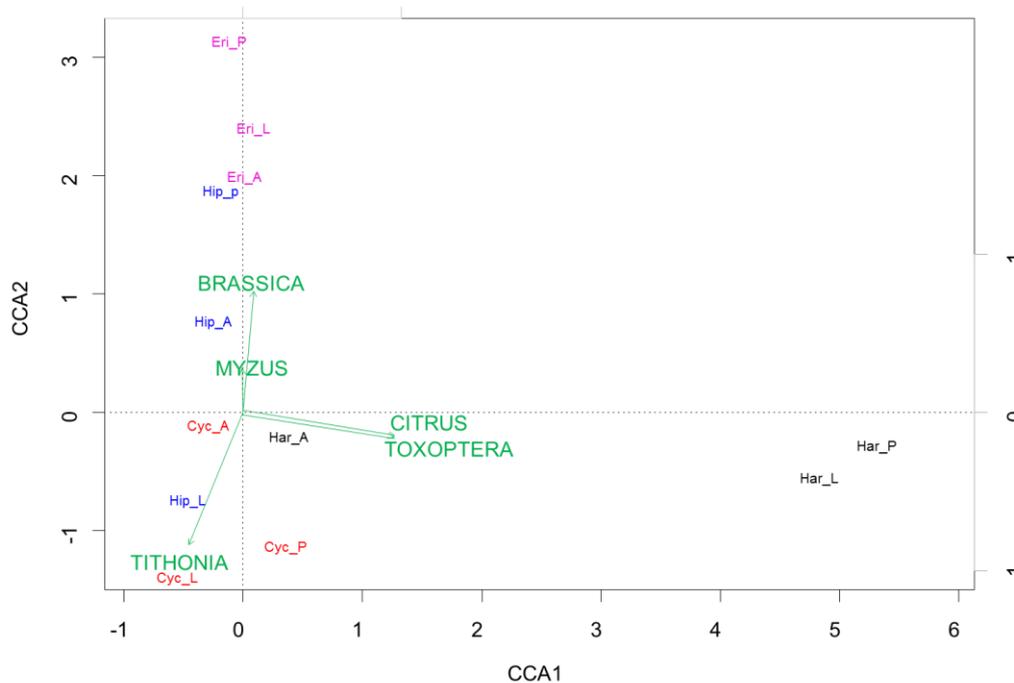


Figura 1.7. Gráfico dos dois primeiros eixos (CCA1 e CCA2) da análise de correspondência canônica para explicar a comunidade de joaninhas avaliadas em agroecossistemas no Distrito Federal associada às plantas e aos pulgões selecionados no modelo mínimo final. As variáveis ambientais selecionadas estão representadas por vetores na cor verde. As espécies de joaninhas estão representadas pela abreviação do gênero, sendo: Cyc = *C. sanguinea*; Eri = *E. connexa*; Hip = *H. convergens* e Har = *H. axyridis*. Os estágios de desenvolvimento adulto, larva e postura estão representados respectivamente por: _A, _L e _P.

Já para o modelo mínimo final mais adequado considerando somente a indivíduos da espécie *C. sanguinea*, apenas dois eixos foram necessários para acomodar a proporção explicada de 100%, sendo que cada um explicou, respectivamente: CCA1 = 0,64; CCA2 = 0,36. As plantas *Sonchus* e *Tithonia* e o pulgão *Toxoptera* foram as variáveis significativas para explicar a abundância dos indivíduos nos diferentes estágios de desenvolvimento ($F_{3,224} = 26,95$; $p < 0,001$), sendo que posturas e larvas tiveram associação mais específica com essas variáveis, ao contrário dos adultos (Figura 1.8). Considerando das variáveis ambientais associadas aos indivíduos de *C. sanguinea* apenas as que foram selecionadas no modelo final, as seguintes plantas e pulgões foram significativamente correlacionados: *Citrus* e *Toxoptera* ($r = 0,99$; $p < 0,001$); *Sonchus* e *Hyperomyzus* ($r = 0,57$; $p < 0,001$).

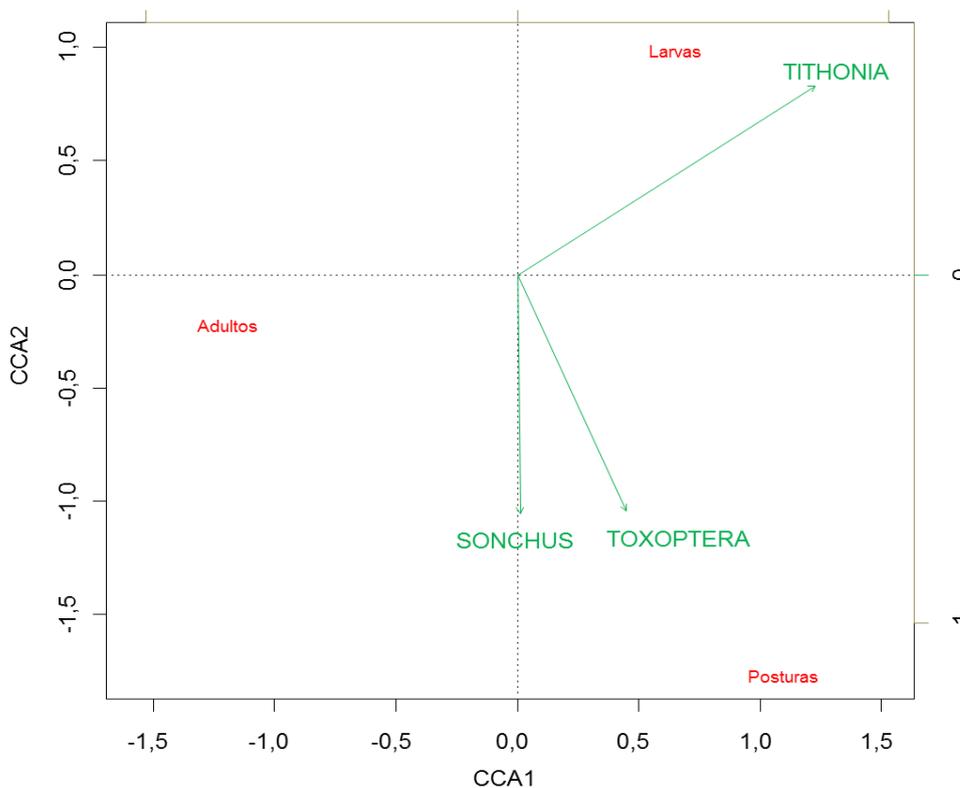


Figura 1.8. Gráfico dos dois primeiros eixos (CCA1 e CCA2) da análise de correspondência canônica do modelo mínimo final mais adequado realizado para selecionar as plantas e os pulgões associados à distribuição dos indivíduos de *C. sanguinea* em agroecossistemas no Distrito Federal. Os estágios de desenvolvimento dos indivíduos avaliados estão representados na cor vermelha e as variáveis ambientais selecionadas em vetores na cor verde.

Apenas duas variáveis ambientais foram necessárias para gerar o modelo mínimo final para a distribuição dos indivíduos de *H. axyridis* na fase adulta, larval e de ovos ($F_{2,104} = 27,29$; $p < 0,001$). As variáveis selecionadas foram os pulgões dos gêneros *Toxoptera* e *Myzus* e a associação dos indivíduos de *H. axyridis* com essas variáveis foi mais forte para posturas, larvas e adultos, respectivamente (Figura 1.9). Apenas o primeiro eixo, CCA1 = 0,98, foi significativo para explicar a variação encontrada. Das variáveis ambientais selecionadas no modelo final, o gênero *Toxoptera* foi correlacionado com plantas de *Citrus* ($r = 0,93$; $p < 0,001$) e os pulgões do gênero *Myzus* foram correlacionados com pulgões do gênero *Brevicoryne* ($r = 0,75$; $p < 0,001$).

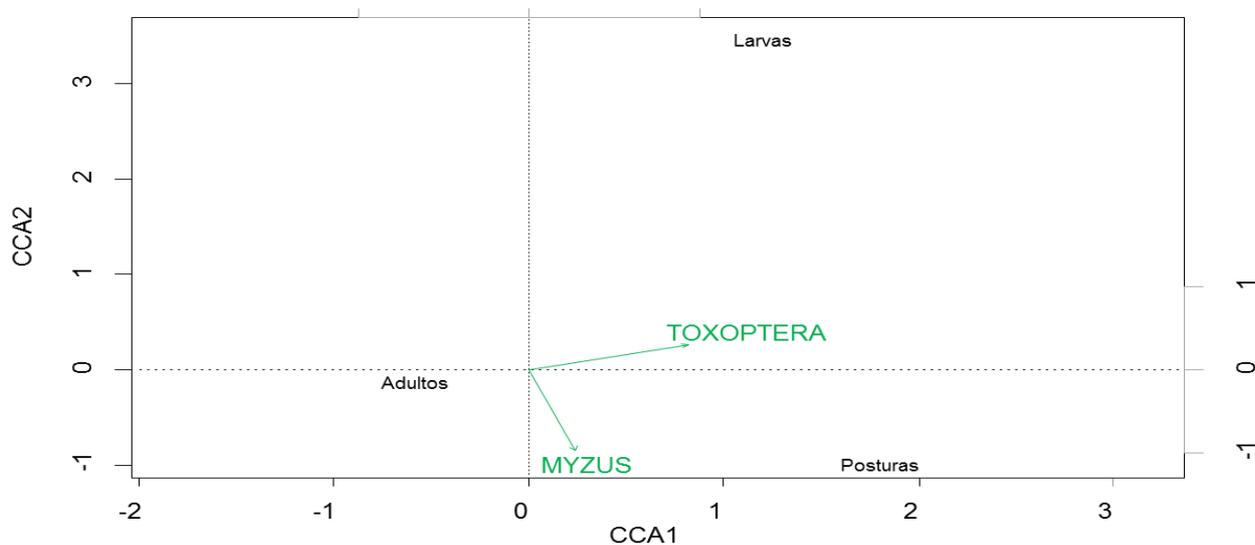


Figura 1.9. Gráfico dos dois primeiros eixos (CCA1 e CCA2) da análise de correspondência canônica do modelo mínimo final mais adequado para selecionar as plantas e pulgões associados à distribuição dos indivíduos de *H. axyridis* em agroecossistemas no Distrito Federal. Somente a variação no CCA1 foi significativa. Os estágios de desenvolvimento estão representados na cor preta e as variáveis ambientais selecionadas em vetores na cor verde.

As variáveis ambientais mais importantes para explicar distribuição dos indivíduos de *H. convergens* nos diferentes estágios de desenvolvimento foram plantas dos gêneros *Tithonia*, *Coriandrum*, *Bidens* e pulgões do gênero *Brevicoryne* ($F_{4,234} = 24,67$; $p < 0,001$). A proporção explicativa do primeiro eixo foi CCA1= 0,78 e do segundo CCA2= 0,22. Posturas de *H. convergens* tiveram forte associação com *Brevicoryne* e *Coriandrum* e larvas com *Tithonia*, enquanto que adultos foram associados mais fracamente com *Coriandrum* e *Bidens* (Figura 1.10).

Plantas de *Coriandrum* foram correlacionadas com pulgões do gênero *Hyadaphis* ($r = 0,74$; $p < 0,001$) e pulgões do gênero *Brevicoryne* foram associados com pulgões dos gêneros *Myzus* ($r = 0,76$; $p < 0,001$) e *Lipaphis* ($r = 0,59$; $p < 0,001$).

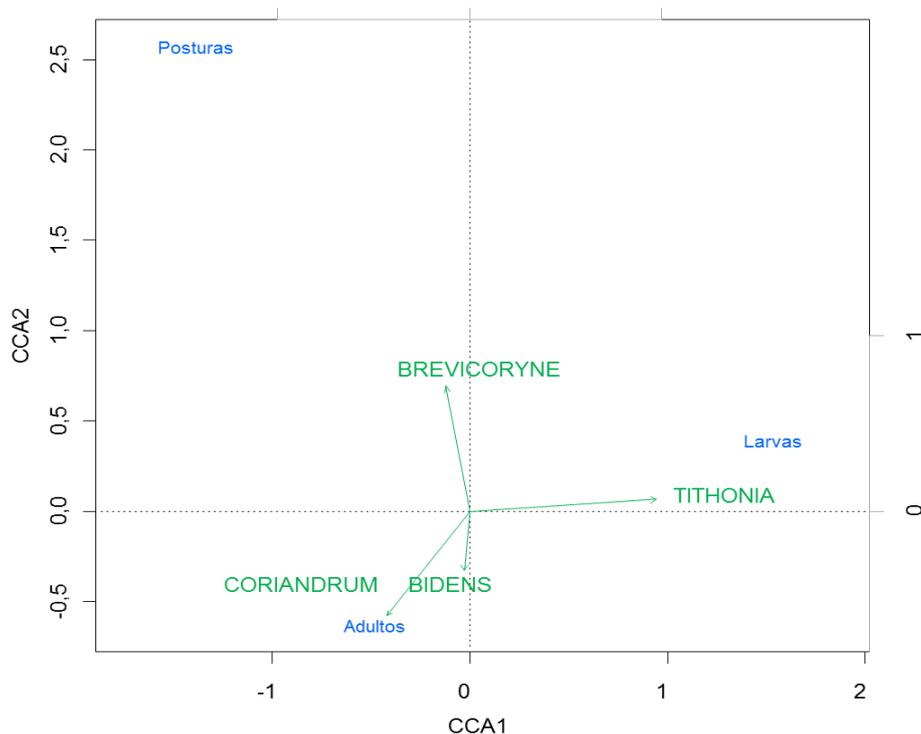


Figura 1.10. Gráfico dos dois primeiros eixos de variação (CCA1 e CCA2) da análise de correspondência canônica do modelo mínimo final mais adequado realizado para selecionar as plantas e os pulgões associados à distribuição da joaninha *H. convergens* em distintos estágios de desenvolvimento em agroecossistemas no Distrito Federal. Os estágios de desenvolvimento estão representados na cor azul e as variáveis ambientais selecionadas em vetores na cor verde.

A variação na distribuição dos indivíduos de *E. connexa* em diferentes estágios de desenvolvimento foi determinada no modelo final ($F_{3,37} = 7,88$; $p < 0,001$) por plantas do gênero *Sonchus* e os pulgões dos gêneros *Brevicoryne* e *Myzus*. Sendo que a correlação dessas variáveis selecionadas com demais variáveis avaliadas foi: *Sonchus* e pulgões do gênero *Uroleucon* ($r = 0,62$); pulgões de *Brevicoryne* com pulgões dos gêneros *Myzus* ($r = 0,85$; $p < 0,001$) e *Lipaphis* ($r = 0,57$; $p < 0,001$). Os dois principais componentes principais explicaram 0,78 e 0,22 da variação

na distribuição, respectivamente. Posturas de *E. connexa* foram fortemente associadas com as variáveis selecionadas, ao contrário dos adultos e larvas (Figura 1.11).

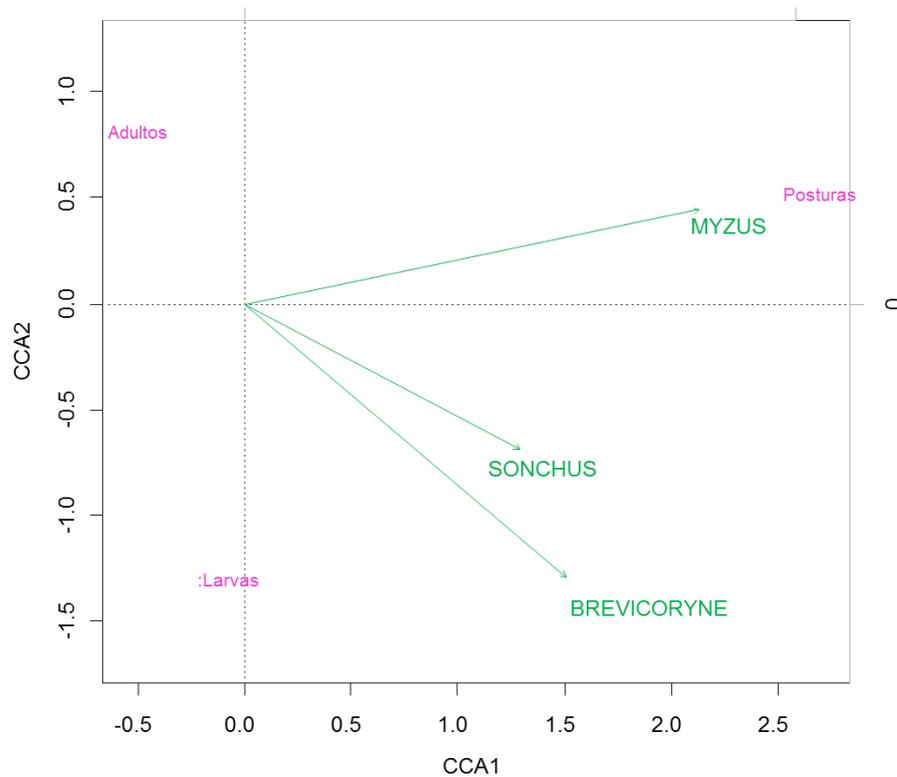


Figura 1.11. Gráfico dos dois primeiros eixos de variação (CCA1 e CCA2) da análise de correspondência canônica do modelo mínimo final mais adequado realizado para selecionar as plantas e os pulgões associados à distribuição da joaninha *E. connexa* em distintos estágios de desenvolvimento em agroecossistemas no Distrito Federal. Os estágios de desenvolvimento estão representados na cor rosa e as variáveis ambientais selecionadas em vetores na cor verde.

4. Discussão

Nas plantas avaliadas em campo, foram encontradas quatro espécies de joaninhas: *C. sanguinea*, *H. axyridis*, *H. convergens* e *E. connexa*, todas pertencentes à subfamília Coccinellinae, que é uma linhagem especializada na predação de pulgões (Giorgi *et al.* 2009). As joaninhas distribuíram-se de forma agregada, pois não foram encontradas joaninhas na maior parte das plantas e, quando encontradas, geralmente havia mais de um indivíduo presente. A forte associação entre a presença concomitante de pulgões nas plantas onde foram encontradas joaninhas mostra que o recurso alimentar é de extrema importância na distribuição das populações dessas espécies, reforçando o padrão encontrado na literatura (revisado em Hodek *et al.* 2012).

De acordo com o esperado, a estrutura da comunidade de joaninhas da subfamília Coccinellinae apresentou um padrão de ordenação claro com a separação das espécies no autoespaço avaliado, corroborando a hipótese de que as joaninhas que coexistem ocupam nichos distintos no ambiente. Cada espécie de joaninha estava vinculada a grupos específicos de pulgões e plantas, de forma que interações tritróficas específicas foram importantes na estruturação da comunidade estudada. Portanto, ainda que coexistam nos agroecossistemas, cada espécie de joaninha parece ocupar um nicho realizado distinto das demais espécies encontradas nos mesmos ambientes.

Quando espécies semelhantes coexistem e seus nichos realizados são distintos, é razoável concluir que a diferenciação de nicho ocorre pelo princípio da exclusão competitiva, que tende a ser mais intensa quando há semelhança filogenética e na exploração dos recursos alimentares entre as espécies, como é o caso das joaninhas estudadas (Darwin 1859, Hardin 1960; Harvey & Pagel 1991; Wiens & Graham 2005; Townsend *et al.* 2006; Donoghue 2008). Os resultados encontrados estão de acordo com outros trabalhos que demonstraram diferenças espaciais no uso do habitat por joaninhas que coexistem no ambiente (revisado por Snyder 2009).

Visto que *H. axyridis* é uma joaninha invasora nativa da Ásia (Harterreiten-Souza *et al.* 2012), a estruturação da comunidade de joaninhas observada pode resultar de diferentes impactos gerados a partir da chegada e do estabelecimento da espécie invasora na comunidade de joaninhas nativas (Brown *et al.* 2011; Sloggett 2012). É possível que a distribuição atual das demais espécies encontradas nos agroecossistemas estudados tenha se modificado em decorrência da presença de *H. axyridis*, que estava presente em plantas de todas as espécies em que as outras joaninhas

também foram encontradas. Entretanto, somente com informações a respeito da estruturação da comunidade de joaninhas antes da chegada da espécie invasora, nas plantas estudadas, é possível entender melhor o efeito de *H. axyridis* na distribuição das populações das espécies de joaninhas nativas.

No que se refere às associações entre espécies de joaninha e as plantas e pulgões, os resultados demonstraram padrão semelhante ao encontrado em estudos anteriores (Resende 2008; Martins *et al.* 2009; Lixa *et al.* 2010; Amaral *et al.* 2013; Harterreiten-Souza *et al.* 2012). Entretanto, não foram encontrados trabalhos que tivessem analisado a comunidade de joaninhas em plantas de margaridão (*T. diversifolia*), sendo que este, juntamente com outra espécie de ásteracea, o picão (*B. pilosa*), foram as únicas plantas em que foram registrados tanto adultos como imaturos de todas as espécies de joaninhas encontradas. Assim, essas duas espécies de plantas não exploradas comercialmente foram importantes na manutenção local das populações das joaninhas avaliadas em agroecossistemas. A manutenção dessas plantas no entorno das plantações pode ser uma estratégia de manejo que aumente a eficácia do controle biológico feito por joaninhas predadoras de pulgões que infestam as plantas cultivadas (Altieri 2012).

O outro objetivo do presente trabalho foi de avaliar a distribuição dos indivíduos das espécies de joaninha de acordo com o estágio de desenvolvimento. Nesse sentido, a hipótese que foi testada é de que indivíduos imaturos (larvas e ovos) estariam vinculados a requisitos ambientais mais específicos do que adultos, ou seja, joaninhas adultas estariam mais fracamente associadas a recursos ambientais (plantas e pulgões) específicos do que larvas e ovos, respectivamente. Os resultados obtidos a partir dos modelos gerados confirmam essa expectativa.

O padrão de distribuição dos adultos, de acordo com os modelos gerados para cada espécie, foi de uma associação mais fraca e menos específica com as variáveis ambientais selecionadas do que a distribuição de larvas e posturas. Além disso, plantas dos gêneros *Zea*, *Agerantum* e *Lactuca* foram exploradas somente pelas joaninhas adultas, de forma que joaninhas adultas foram encontradas em plantas de todos os gêneros amostrados, enquanto que as posturas e as larvas foram encontradas em apenas um subgrupo dessas plantas.

Fatores como dieta, características morfológicas dos indivíduos maduros e interações interespecíficas podem ajudar a esclarecer a baixa associação entre adultos e plantas e pulgões específicos (Giorgi *et al.* 2009; Riddick *et al.* 2009; Hodek *et al.* 2012). Ainda que larvas e adultos

de joaninhas afidófagas se alimentem essencialmente de pulgões, joaninhas adultas utilizam néctar e pólen como recursos alternativos, de forma que plantas sem pulgões podem manter joaninhas adultas vivas (Evans 2009; Giorgi *et al.* 2009; Seago *et al.* 2011). Além disso, indivíduos nos estágios adultos são os únicos com capacidade de voo, podendo se deslocar para sítios mais distantes e em menos tempo do que larvas. Portanto, o forrageamento dos adultos pode ser mais dinâmico e amplo, incluindo diferentes manchas do ambiente ocupado (Ferran & Dixon 1993; Evans 2003; Hodek *et al.* 2012).

Joaninhas afidófagas de várias espécies e em diferentes estágios de desenvolvimento se agrupam em plantas infestadas com pulgões devido às características de distribuição agregada e efêmera da presa (Hagen 1962; Lucas 2005; Hodek *et al.* 2012). Como predadores, parasitas e parasitoides costumam ser atraídos a ambientes com alto grau de adensamento de presas/hospedeiros, a permanência do indivíduo no local do recurso alimentar pode aumentar o risco de predação e parasitismo (Hassel & Southwood 1978; Begon & Mortimer 1986). Diversos inimigos naturais exploram pistas que indicam alta concentração de joaninhas para encontrar seus hospedeiros (Riddick *et al.* 2009; Hodek *et al.* 2012). Portanto, é possível que adultos deixem as plantas infestadas após terem adquirido recursos e realizado cópulas, como comportamento de escape para diminuir o risco de serem predadas ou parasitadas (Ricklefs 2003).

Também como esperado, larvas e posturas tenderam a ser mais associadas com variáveis específicas e larvas tenderam a se distribuir de forma intermediária em relação aos adultos e às posturas. Segundo Hodek *et al.* (2012), esse fato pode ser explicado pela alta associação das larvas recém-eclodidas com os sítios de oviposição, de forma que os locais onde as fêmeas colocam os ovos são geralmente os mesmos onde as larvas são encontradas, principalmente nos primeiros instares. Ao mesmo tempo, muitas larvas que estão quase empupando se dispersam do sítio de forrageamento onde eclodiram, tornando a associação específica mais fraca, principalmente com pulgões (Evans & Dixon 1986; Lucas *et al.* 2000; Hodek *et al.* 2012).

O padrão de distribuição das posturas de joaninhas foi o mais fortemente associado com variáveis ambientais específicas. Logo, existe uma forte associação entre os sítios de oviposição e as plantas e os pulgões no ambiente, sendo tal associação fundamental para entender a distribuição dos ovos de joaninhas. Diversos estudos já demonstraram a influencia de variáveis ambientais na escolha das fêmeas de invertebrados por sítios para oviposição (Craig *et al.* 1989; Machado & Oliveira 2002; Wong *et al.* 2012). No caso de joaninhas, a presença de pulgões nas plantas é

importante para estimular a oviposição das fêmeas reprodutivas (Evans e Dixon 1986; Seagraves 2009).

Por fim, a escolha de oviposição em plantas infestadas com pulgões está associada com a alta vulnerabilidade de joaninhas à predação intraguilda (Lucas 2005). As chances de mortalidade são menores quando larvas recém-eclodidas alimentam-se de recursos mais apropriados, levando a um rápido desenvolvimento e, conseqüentemente, a uma menor exposição a inimigos naturais nas fases mais susceptíveis (Slansky & Rodriguez 1986; Lucas 2005, Hodek *et al.* 2012). Assim, geralmente, joaninhas ovipõem nos locais com os pulgões mais adequados e em quantidade suficiente para permitir desenvolvimento de suas proles (Seagraves 2009; Hodek *et al.* 2012). Portanto, infere-se que as plantas e os pulgões associados com as posturas de cada espécie devem ser, respectivamente, substratos e dietas adequados para o desenvolvimento da prole das espécies de joaninha em questão.

5. Conclusão

O uso do ambiente por joaninhas que coocorrem em agroecossistemas no Distrito Federal resulta da exploração distinta de plantas e pulgões feita pelas espécies encontradas, que pode ser inferido como separação de nicho realizado dessas joaninhas. As espécies encontradas ocupam nichos diferentes mesmo quando a distribuição dos indivíduos é realizada considerando conjuntamente posturas, larvas e adultos. Assim, pode-se inferir que a utilização do habitat pela comunidade de joaninhas é ditada tanto por diferenças interespecíficas, como também por características de indivíduos em cada fase de desenvolvimento.

A presença dos adultos em plantas em que não ocorreram indivíduos imaturos ressalta a importância de realizar estudos avaliando a distribuição de todos os estágios de desenvolvimento. Ademais, cada espécie de joaninha deve apresentar requisitos alimentares específicos para seu desenvolvimento, de forma que a distribuição mais específica dos estágios imaturos deve resultar de um comportamento adaptativo de oviposição em sítios mais adequados para desenvolvimento dos indivíduos. A distribuição dos sítios de oviposição das espécies de joaninhas estudadas afetou a distribuição populacional dessas espécies e a estruturação da comunidade. Assim, as decisões das joaninhas de onde realizar suas posturas são escolhas maternas com efeitos em diferentes escalas biológicas.

Referências Bibliográficas

- Amaral, D. S. S. L., Venzon, M., Duarte, M. V. A., Sousa F. F., Pallini, A. & Harwood, J. D. 2013. Non-crop vegetation associated with chili pepper agroecosystems promote the abundance and survival of aphid predators. *Biological Control*, 64, 338–346.
- Altieri, M. 2012. Agroecologia: bases científicas para uma agricultura sustentável. *Expressão Popular/AS-PTA*, Rio de Janeiro, Brasil.
- Begon, M. & Mortimer, M. 1986. Population ecology: A unified study of animals and plants. *Blackwell Scientific Publishing*, Boston, EUA.
- Brown, M. J., Thomas, C. E., Lombaert, E. & Jeffries, D. L. 2011. The global spread of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae): distribution, dispersal and routes of invasion. *BioControl*, 56, 23-641.
- Craig T. P., Itami, J. K. & Price, P. W. 1989. A strong relationship between oviposition preference and larval performance in a shoot-galling sawfly. *Ecology*, 70, 1691–1699.
- Darwin, C. 1859. On the origin of species by means of natural selection, or The preservation of favoured races in the struggle for life. *John Murray*, London.
- Denmark, H. A. 1990. A field key to the Citrus aphids in Florida (Homoptera: Aphididae). *Florida Department of Agriculture & Consumer Service – Division of plant industry, Entomology Circular*, 335, 1-2.
- Donoghue, M. J. 2008. A phylogenetic perspective on the distribution of plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105, 11549-11555.
- Evans, E. W. 2003. Searching and reproductive behaviour of female aphidophagous ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae): a review. *European Journal of Entomology*, 100, 1-10.
- Evans, E. W. 2009. Lady beetles as predators of insects other than Hemiptera. *Biological Control*, 51, 255-267.
- Evans, E. W. & Dixon, A. F. G. 1986. Cues for oviposition by ladybird beetles (Coccinellidae): response to aphids. *The Journal of Animal Ecology*, 55, 1027-1034.
- Evans, E. W., Stevenson, A. T. & Richards, D. R. 1999. Essential versus alternative foods of insect predators: benefits of a mixed diet. *Oecologia*, 121, 107-112.

- Ferran, A. & Dixon, A. F. G. 1993. Foraging behavior of ladybird larvae (Coleoptera: Coccinellidae). *European Journal of Entomology*, 90, 383-402.
- Fox, L. R. 1975. Cannibalism in natural populations. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 6, 87-106.
- Giorgi, A. J., Forrester, J. A., Vandenberg, N. J., Whiting, M. F., Mchugh, J. V., Miller, K. B. & Shapiro, L. R. 2009. The evolution of food preferences in Coccinellidae. *Biological Control*, 51, 215–231.
- Hagen, K.S. 1962. Biology and ecology of predaceous Coccinellidae. *Annual Review of Entomology*, 7, 289-326.
- Harvey, H. & Pagel, M. D. 1991. The comparative method in evolutionary biology. *Oxford University Press*, Oxford, EUA.
- Hardin, G. 1960. The competitive exclusion principle. *Science*, 131, 1292-1297.
- Harrell, F. E. & Dupont, C. 2012. Hmisc: Harrell Miscellaneous. R package version 3.10-1.
- Harterreiten-Souza, E. S, Togni, H. B., Milane, V. G. N., Cavalcante, K. R., Medeiros, M. A., Pires, C. S. S. & Sujii, E. R. 2012 Seasonal fluctuation in the population of *Harmonia axyridis* (Pallas, 1773) (Coleoptera: Coccinellidae) and co-occurrence with other coccinellids in the Federal District of Brazil. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 52, 134-140.
- Hassell, M. & Southwood, T. R. E. 1978. Foraging strategies of insects. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 9, 75-98.
- Hodek I., van Emden, H. F. & Honěk, A. 2012. Ecology and behaviour of the ladybird beetles (Coccinellidae). *Blackwell Publishing Ltd.*, Chichester, UK.
- Hutchinson, G. E. 1959. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist* 93, 145–159.
- Legendre, P. & Legendre, L. 1998. Numerical Ecology. *Elsevier Science B.V.*, Amsterdam.
- Lixa, A. T., Campos, J. M., Resende, A. L. S., Silva, J. C., Almeida, M. M. T. B. & Aguiar-Menezes, E. 2010. Diversidade de Coccinellidae (Coleoptera) em plantas aromáticas (Apiaceae) como sítios de sobrevivência e reprodução em sistema agroecológico. *Neotropical Entomology*, 39, 354-359.
- Liu, T. & Sparks A. N. J. 2001. Aphids on cruciferous crops: identification and management. Texas Agricultural Extension Service, B-6109,1-11

- Lucas, E. 2005. Intraguild predation among aphidophagous predators. *European Journal of Entomology*, 102, 351-364.
- Lucas, E., Coderre, D. & Brodeur, J. 2000. Selection of molting and pupation sites by *Coleomegilla maculata* (Coleoptera: Coccinellidae): avoidance of intraguild predation. *Environmental Entomology*, 29, 454-459.
- Machado, G. & Oliveira, S. 2002. Maternal care in the neotropical harvestman *Bourguyia albiornata* (Arachnida: Opiliones): oviposition site selection and egg protection. *Behaviour*, 139, 1509-1524.
- Martins, C. B. C., Almeida, L. M., Zonta-de-carvalho, R. C., Castro, C. F., & Pereira, R. A. 2009. *Harmonia axyridis* : a threat to Brazilian Coccinellidae ? *Revista Brasileira de Entomologia*, 53, 663-671.
- Minkenber, O. J. M., Tatar, M. & Rosenheim, J. A. 1992. Egg load as a major source of variability in insect foraging and oviposition behavior. *Oikos*, 65, 134 -142.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Simpson, G. L, Solymos, P., Stevens, M. H. H. & Wagner, H. 2012. vegan: Community Ecology Package. R package version 2.0-5.
- Pemberton, R. W. & Vandenberg, N. J. 1993. Extrafloral nectar feeding by ladybird beetles (Coleoptera: Coccinellidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 95, 139-151.
- Polis, G. A., Myers, C. A. & Holt, R. D. 1989: The ecology and evolution of intraguild predation: Potential competitors that eat each other. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20,297-330.
- Powell, G., Tosh, C. R., & Hardie, J. 2006. Host plant selection by aphids: behavioral, evolutionary, and applied perspectives. *Annual Review of Entomology*, 51, 309-330.
- Quinn, G. & Keough, M. 2002. Experimental design and data analysis for biologists. *Cambridge University Press*, EUA.
- R Core Team. 2012. R: A language and environment for statistical computing. *R Foundation for Statistical Computing*, Vienna, Austria.
- Rees, B. E., Anderson, D. M., Bouk, D. & Gordon, R.D. 1994. Larval key to genera and selected species of North American Coccinellidae (Coleoptera). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 96, 387-412.
- Resende, A. L. 2008. Comunidade de joaninhas (Coleoptera: Coccinellidae) e aspectos fitotécnicos da couve (*Brassica oleraceae* var. *acephala*) em consórcio com coentro

- (*Coriandrum sativum*), sob manejo orgânico. Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Instituto de Agronomia, Curso de Pós-Graduação em Fitotecnia.
- Ricklefs, R. E. 2003. A economia da natureza. *Guanabara Koogan*, Rio de Janeiro, Brasil.
- Riddick, E. W., Cottrell, T. E. & Kidd, K. A. 2009. Natural enemies of the Coccinellidae: parasites, pathogens, and parasitoids. *Biological Control*, 51, 306–312.
- Rhoades, M. H. 1996. Key to first and second instars of six species of Coccinellidae (Coleoptera) from alfalfa in southwest Virginia. *Journal of the New York Entomological Society*, 104, 83–88.
- Schoener, T. W. 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185, 27–39.
- Seago, A. E., Giorgi, J. A., Li, J. & Slipiński, A. 2011. Phylogeny, classification and evolution of ladybird beetles (Coleoptera: Coccinellidae) based on simultaneous analysis of molecular and morphological data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 60, 137–51.
- Seagraves, M. 2009. Lady beetle oviposition behavior in response to the trophic environment. *Biological Control*, 51, 313–322.
- Slansky, F. & Rodriguez, G. 1986. Nutritional ecology of insects, mites, spiders and related invertebrates. *Wiley-Interscience Publication*, New York, EUA.
- Sloggett, J. J. 2012. *Harmonia axyridis* invasions: Deducing evolutionary causes and consequences. *Entomological Science*, 15, 261–273.
- Snyder, W. E. 2009. Coccinellids in diverse communities: Which niche fits. *Biological Control*, 51, 323–335.
- Townsend, C. R., Begon, M. & Harper, J. L. 2006. Fundamentos em Ecologia. *Artmed*, Porto Alegre, Brasil.
- van Emden, H. F. & Harrington, R. 2007. Aphids as crop pests. *CAB International*, Massachusetts, EUA.
- Verhoef, H. A. & Morin, J. 2009. Community ecology: processes, models, and applications. *Oxford University Press*, Oxford, EUA.
- Wiens, J. J. & Graham, C. H. 2005. Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36, 519–539.
- Wong, J., Morrison, A. C., Stoddard, S. T., Astete, H., Chu, Y. Y., Baseer, I., & Scott, T. W. 2012. Linking oviposition site choice to offspring fitness in *Aedes aegypti*: consequences for targeted larval control of dengue vectors. *PLoS Neglected Tropical Diseases*, 6, 1–12.

Apêndices

Apêndice 1

Tabela da abundância de posturas, larvas e adultos de joaninhas das espécies *C. sanguinea*, *H. convergens*, *H. axyridis* e *E. connexa* organizadas pelos gêneros das plantas e pulgões com os quais foram encontradas associadas.

Plantas e Pulgões	<i>C. sanguinea</i>			<i>H. convergens</i>			<i>H. axyridis</i>			<i>E. connexa</i>		
	A	L	P	A	L	P	A	L	P	A	L	P
<i>Zea</i>	22	0	0	3	0	0	25	0	0	0	0	0
<i>Ageratum</i>	7	0	0	7	0	0	1	0	0	2	0	0
<i>Lactuca</i>	1	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Brassica</i>	10	0	2	136	37	48	27	2	9	25	22	6
<i>Coriandrum</i>	2	0	0	103	1	8	6	0	0	4	0	0
<i>Citrus</i>	6	1	13	0	0	0	19	9	25	0	0	0
<i>Tithonia</i>	90	206	74	109	167	2	66	1	0	3	1	0
<i>Bidens</i>	84	43	4	64	20	4	7	1	0	1	1	0
<i>Sonchus</i>	25	3	21	61	10	22	6	1	4	0	2	2
<i>Brevicoryne</i>	6	0	2	11	8	13	3	0	5	4	6	4
<i>Myzus</i>	3	0	1	11	2	11	1	0	4	3	4	4
<i>Lipaphis</i>	2	0	1	9	9	7	3	0	0	1	3	3
<i>Uroleucon</i>	152	249	98	191	178	27	22	2	4	2	4	2
Macrosiphinigen. sp.	1	5	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Aphis</i>	1	0	0	8	5	0	1	0	0	0	0	0
<i>Hyperomyzus</i>	8	0	11	15	0	14	1	0	3	0	0	0
<i>Hyadaphis</i>	2	0	0	78	1	6	2	0	0	2	0	0
<i>Toxoptera</i>	6	1	13	0	0	0	17	9	25	0	0	0

Capítulo 2

**Escolhas maternas em joaninhas:
preferência por sítios de oviposição e
sobrevivência da prole alimentada com diferentes pulgões**

1. Introdução

Efeitos maternos são comportamentos das mães que alteram o fenótipo de sua prole (Bernardo 1996). As decisões maternas incluem desde a escolha de parceiros, comportamentos de oviposição, até o cuidado maternal, tendo, portanto, um efeito considerável na sobrevivência e reprodução de seus descendentes (Mousseau & Dingle 1991; Mousseau & Fox 1998). Como a seleção natural atua sobre a habilidade das fêmeas de desempenhar esses comportamentos de forma adequada, os efeitos maternos podem se disseminar nas populações e alterar as dinâmicas populacionais e de comunidades (Bernardo 1996; Mousseau & Fox 1998).

Fêmeas podem alocar energia para produzir muitos descendentes, porém de pior qualidade, ou produzir poucos descendentes de maior qualidade, pois existe uma limitação na quantidade de recursos disponível (Pianka 1970, 1976). Devido ao “*trade-off*” (relação de perda e ganho) no investimento materno, fêmeas geralmente alocam sua energia em quantidade ou em qualidade da prole, dependendo de suas histórias de vida (Ricklefs 2003; Gilbert & Manica 2010). Para muitas espécies, a alta fecundidade evoluiu em situações em que mortalidade infantil é alta (Pianka 1976; Slansky & Rodriguez 1987; Gilbert & Manica 2010).

Para muitas espécies de invertebrados, o investimento maternal ocorre no sentido de aumentar a fecundidade, pois existe uma alta mortalidade de indivíduos nos estágios imaturos (Slansky & Rodriguez 1986). O investimento na fecundidade é uma característica de diversas fêmeas de insetos holometábolos, ou seja, insetos que se desenvolvem por metamorfose completa, apresentando drásticas mudanças no tamanho e mobilidade dos indivíduos ao longo do desenvolvimento (Grimaldi & Engel 2005; Lucas 2005). Como esses insetos são ovíparos e os adultos são geralmente alados, os indivíduos em estágios imaturos apresentam mobilidade reduzida em relação aos adultos (Grimaldi & Engel 2005). Essas características fazem com que as interações entre indivíduos de insetos holometábolos ocorram, geralmente, de forma assimétrica, com indivíduos menores e com capacidade reduzida de se defender perdendo dos maiores e mais móveis em interações antagonísticas (Lucas 2005). Assim, a alta mortalidade na fase imatura dos indivíduos de espécies holometábolos torna o investimento em fecundidade uma característica maternal adaptativa para muitas dessas espécies.

Além do investimento maternal na quantidade ou qualidade da prole, para as espécies em que os pais não cuidam ativamente de seus filhos durante seu desenvolvimento, o ajuste comportamental da escolha dos sítios para oviposição tem um importante efeito na aptidão dos indivíduos, sendo fundamental na evolução da história de vida dos insetos (Craig *et al.* 1989; Resitarits 1996). Tanto a presença quanto a quantidade de inimigos naturais e de alimento afetam diretamente a sobrevivência da prole e são, portanto, importantes fatores que determinam a qualidade do sítio de oviposição e, conseqüentemente, o comportamento de oviposição de muitos insetos (Mangel 1987; Craig *et al.* 1989; Resetarits 1996).

A qualidade dos sítios de oviposição influencia não somente a sobrevivência da prole na fase imatura, como também suas características na fase adulta (Slansky & Rodriguez 1997). Situações estressantes ao longo do desenvolvimento podem acarretar em um crescimento inadequado, de modo que os indivíduos se transformam em adultos com características anormais (Clancy & Price 1987; Slansky & Rodriguez 1987; Jiménez-Cortés 2011). Assim, para aumentar a chance de seus descendentes se tornarem adultos reprodutivos competitivos, fêmeas devem escolher sítios para oviposição mais adequados à sobrevivência e ao desenvolvimento de sua prole.

As joaninhas (Coleoptera: Coccinellidae) são insetos holometábolos com ciclo de vida com quatro ínstares larvais e os adultos não exibem cuidado parental ativo após oviposição (Grimaldi & Engel 2005). Muitas espécies de joaninhas da subfamília Coccinellinae são predadoras polífagas que se alimentam preferencialmente de pulgões, insetos hemípteros fitófagos da superfamília Aphidoidea, também chamados popularmente de afídeos (Völkl *et al.* 2007; Giorgi *et al.* 2009; Seago *et al.* 2011). Tanto adultos como larvas de joaninhas se alimentam de pulgões e, como a mobilidade das joaninhas em estágio larval é limitada, fêmeas costumam ovipor em sítios próximos às colônias de pulgões (Obrycki & Kring 1998; Seagraves 2009; Hodek *et al.* 2012).

Como as colônias de pulgões ocorrem de forma agregada e efêmera no ambiente, elas são exploradas simultaneamente por diversas espécies de joaninhas e outros insetos afidófagos (Hagen 1962; Polis *et al.* 1989; Lucas 2005). A exploração simultânea desse recurso efêmero faz com que a predação intraguildd e o canibalismo (denominados genericamente de PIG) sejam os principais fatores de mortalidade para as joaninhas, sendo que existe uma vulnerabilidade diferencial à PIG entre joaninhas em diferentes estágios de desenvolvimento (Lucas 2005). Essa vulnerabilidade decresce entre os seguintes estágios: ovos, larvas realizando muda, larvas nos primeiros ínstares,

pupas, larvas nos últimos ínstaes e adultos, respectivamente (Lucas 2005). Dessa forma, nas populações de joaninhas, a PIG tem impacto preponderante e diferencial ao longo do desenvolvimento.

Por ser uma das principais causas de mortalidade de coccinélídeos, a PIG é uma importante pressão seletiva que influencia a história de vida de muitas espécies de joaninhas afidófagas (Lucas 2005; Hodek *et al.* 2012). Por exemplo, joaninhas afidófagas são tóxicas durante todas as fases de desenvolvimento; se desenvolvem no menor tempo possível; fêmeas investem na fecundidade, realizando posturas repetidas com quantidade considerável de ovos; e fêmeas realizam comportamento de escolha de sítios apropriados para oviposição (Daloze *et al.* 1995; Hodek *et al.* 2012). Essas características tentem a ser adaptativas, pois diminuem a probabilidade das joaninhas sofrerem PIG (Hodek *et al.* 2012; Lucas 2005; Daloze *et al.* 1995).

Outra fonte de mortalidade de joaninhas, além da PIG, é a predação por animais vertebrados, como répteis, anfíbios, mamíferos e, principalmente, aves (Hodek *et al.* 2012). Uma forma de defesa dos adultos de joaninhas contra esses predadores é a coloração aposemática dos élitros, que já foi demonstrado ser uma defesa eficiente contra algumas aves predadoras (Blount *et al.* 2012; Dolenská *et al.* 2009). A coloração aposemática é derivada de carotenoides, que são produzidos pelos pulgões e se tornam disponíveis para as joaninhas via alimentação destes (Daloze *et al.* 1995; Moran 2010). Assim, a alimentação com pulgões, mesmo na fase imatura, pode afetar as características de defesa dos adultos, como o aposematismo dos élitros (Blount *et al.* 2012).

Não somente os predadores, mas também condições ambientais e qualidade do recurso são essenciais para sobrevivência, afetando, conseqüentemente, o sucesso reprodutivo das fêmeas (Hodek *et al.* 2012). Características exclusivas das plantas, como microclima que mantem as posturas viáveis até eclosão das larvas e substrato adequado para fixação dos ovos podem ser também importantes para sobrevivência da prole na fase de ovo (Griffin & Yeagan 2002). No caso das joaninhas na fase larval, características dos pulgões que determinam sua qualidade nutritiva também são fundamentais para sobrevivência das larvas, já que recursos mais adequados permitem desenvolvimento mais rápido nos estágios de alta probabilidade de morte por predação (Lundgren 2009; Hodek *et al.* 2012).

Além da sobrevivência na fase imatura, o desenvolvimento da prole também afeta a aptidão das joaninhas. Dietas adequadas no período de desenvolvimento podem permitir que adultos de joaninhas adquiram características vantajosas para sobrevivência e reprodução, como coloração mais aposemática e peso maior, respectivamente. (Lundgren 2009; Blount *et al.* 2012, Hodek *et al.* 2012). Assim, características do substrato e presença de recurso alimentar adequado devem ser fatores fundamentais na escolha de joaninhas por sítios para oviposição, pois devem afetar diretamente o sucesso reprodutivo das fêmeas.

Estudos que avaliam o efeito da seleção de sítios para oviposição na sobrevivência e na qualidade da prole colaboram para compreensão de como o comportamento de oviposição afeta o sucesso reprodutivo das fêmeas, sendo, portanto, importante para poder inferir o valor adaptativo desses padrões comportamentais. Ademais, estudos sobre os locais que as fêmeas selecionam para colocar seus ovos melhoram o conhecimento a respeito da distribuição das populações no ambiente e, conseqüentemente, podem ajudar a entender o efeito de comportamentos maternos na estruturação das comunidades. Por fim, o estudo sobre o comportamento de oviposição de joaninhas, mediado pelas influências do substrato e presença de recursos alimentares, permite a formulação de novas estratégias de manejo de agroecossistemas, que favoreçam o controle biológico natural desses predadores sobre insetos considerados pragas.

O objetivo desse estudo foi determinar se, em interações tritróficas envolvendo diferentes espécies de plantas e pulgões, as fêmeas de joaninhas apresentam um padrão de preferência por sítios específicos para oviposição. Também foi objetivo do presente estudo avaliar se a relação observada em campo (capítulo 1) das espécies de joaninhas com os pulgões associados aos sítios de oviposição pode ser considerada um comportamento maternal adaptativo dessas espécies. Em vista disso, foram formuladas as seguintes premissas, hipóteses e predições:

Premissas: Características exclusivas das plantas, tais como microclima e recursos alternativos são importantes para manutenção e sobrevivência de joaninhas imaturas (Hodek *et al.* 2012). Ademais, características dos pulgões advindas das plantas, tais como alcaloides, afetam a composição química dos pulgões (Kazana *et al.* 2012).

Hipótese: Fêmeas reprodutivas de joaninhas apresentam um padrão de preferência por complexos planta-herbívoro específicos que influenciam a escolha dos sítios para oviposição.

Predição: As fêmeas de joaninhas escolherão plantas específicas para ovipositar quando expostas a diferentes plantas infestadas com pulgões do mesmo gênero.

Premissa: As observações de joaninhas em estado natural (ver capítulo 1) mostraram que diferentes espécies ovipõem em determinadas plantas infestadas com pulgões específicos.

Hipótese: A relação observada em campo (cap. 1) das espécies de joaninhas com os pulgões associados aos sítios de oviposição é um comportamento maternal adaptativo, pois o recurso alimentar comumente associado às posturas das espécies de joaninhas em campo (pulgões específicos) é uma dieta adequada para desenvolvimento das mesmas.

Predição 1: Joaninhas imaturas alimentadas com pulgões que são comumente encontrados associados a estas na natureza terão maiores taxas de sobrevivência do que as criadas com pulgões com os quais os imaturos são raramente encontrados associados.

Predição 2: Joaninhas criadas com pulgões que são comumente encontrados associados as suas posturas na natureza se tornarão adultos mais rapidamente do que as joaninhas criadas com os pulgões com os quais as posturas são raramente encontradas associadas.

Predição 3: Joaninhas imaturas alimentadas com pulgões que são comumente encontrados associados as suas posturas na natureza se tornarão adultos mais pesados e com coloração mais intensa do que as joaninhas criadas com os pulgões com os quais os ovos são raramente encontrados associados.

2. Metodologia

2.1. Experimento de preferência de fêmeas por sítios de oviposição

Para avaliar a preferência de oviposição de joaninhas, foram selecionadas fêmeas da espécie *Cycloneda sanguinea* para serem submetidas, em uma arena sem escolha, a um experimento de oviposição em plantas de três espécies infestadas com pulgões de um único gênero. A seleção a espécie de joaninha deveu-se à ocorrência comum de posturas de *C. sanguinea* em plantas de diferentes espécies pertencentes à família Asteraceae e que são infestadas por pulgões do gênero *Uroleucon* (capítulo 1, Moran 1986). Com o intuito de evitar que os pulgões pudessem migrar entre as plantas, pela limitação no tamanho das gaiolas disponíveis e devido à dificuldade metodológica de manter ao mesmo tempo tantas plantas infestadas com quantidades semelhantes de pulgões, o experimento foi realizado sem fornecer as três plantas simultaneamente para as fêmeas escolherem. Portanto, cada planta infestada foi exposta individualmente para cada fêmea avaliada.

2.1.1. Coleta e manutenção

Foram coletadas 25 fêmeas e 63 machos de *C. sanguinea* oriundos de diferentes populações em agroecossistemas orgânicos de seis propriedades pertencentes a cinco regiões administrativas do Distrito Federal entre dezembro de 2011 e fevereiro de 2012 (Tabela 2.1). A quantidade de fêmeas coletadas em cada propriedade foi, respectivamente: Sítio Vida Verde, n=6; Chácara Frutos da Terra, n=6; Sítio Geranium, n=5; Embrapa Hortaliças, n=3; Sítio Santa Cecília, n=3 e Fazenda Malunga, n=2. As fêmeas foram coletadas em diferentes propriedades e plantas para diluir um possível efeito de condicionamento pré-imaginal no experimento.

As fêmeas foram identificadas com um código, registrando-se o local e data de coleta, e foram acondicionadas em uma sala climatizada no Laboratório de Ecologia e Biosegurança da Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia, com temperatura média de 24 ± 1 °C, umidade relativa média de $60 \pm 7\%$ e fotoperíodo de 12 h. Cada fêmea foi mantida com um macho de *C. sanguinea* coletado em campo, em um recipiente de 250 ml contendo flor de picão (*B. pilosa*), algodão hidratado em solução de mel 70% e folhas de algodão (*Gossypium hirsutum* L.) infestadas com *Aphis gossypii*.

Tabela 2.1. Regiões administrativas do Distrito Federal onde foram coletas as fêmeas utilizadas no experimento.

Região Administrativa	Fazenda	Longitude	Latitude
Ceilândia	Sítio Vida Verde	-48,2525	-15,8247
Taguatinga	Chácara Frutos da Terra	-48,0709	-15,8302
Taguatinga	Sítio Geranium	-48,0740	-15,8452
Panaltina	Chácara Santa Cecília	-47,6467	-15,7536
Gama	Embrapa Hortaliças	-48,1411	-15,9407
Paranoá	Fazenda Malunga	-47,4905	-15,9804

Os recipientes foram trocados pelo menos três vezes por semana e, sempre que possível, acrescentavam-se pulgões do gênero *Uroleucon* coletados em plantas de Asteraceae e pulgões do gênero *Rhopalosiphum* coletados no milho (*Zea mays*), que também servem como alimento para *C. sanguinea* (obs. pess.; Arnt & Fagundes 1982; Morales & Burandt 1985). Os machos foram substituídos no mínimo uma vez na semana. Esses procedimentos foram realizados para garantir que durante os experimentos as posturas das fêmeas não fossem influenciadas pela restrição de acesso à cópula ou ao recurso alimentar comprovadamente adequado à reprodução (Işikber & Copland 2002). Todas as fêmeas utilizadas realizaram posturas frequentemente nos dias que antecederam o experimento.

2.1.2. Condições experimentais

O experimento foi realizado no período de 5 a 19 de março de 2012 e constituiu na disponibilização de três espécies de plantas como substratos para postura de *C. sanguinea*: *Tithonia diversifolia* (n=25), *Bidens pilosa* (n=25) e *Sonchus oleraceus* (n=25) (Asteraceae). As plantas foram transplantadas para recipientes de 500 ml e infestadas manualmente com pulgões do gênero *Uroleucon* (previamente coletados em plantas da família Asteraceae). Pulgões de outros gêneros e cochonilhas presentes nas plantas foram cuidadosamente removidos antes do experimento, para garantir que a planta estivesse infestada majoritariamente por *Uroleucon*.

O experimento foi conduzido em casa de vegetação à temperatura e umidade relativa de 31 ± 9 °C e $61 \pm 22\%$, respectivamente. As plantas infestadas foram alocadas individualmente em gaiolas de madeira (50 X 30 X 30 cm) envoltas com tecido voile (Figura 2.1). Todas as plantas continham pelo menos 180 pulgões do gênero *Uroleucon*, quantidade suficiente para induzir fêmeas à postura nas plantas (obs. pess.). Algumas das plantas de *S. oleraceus* e *B. pilosa* estavam florindo no período do experimento e, embora esse seja um fator aleatório de possível efeito no comportamento das fêmeas, não foi realizado nenhum controle da presença de flores nas análises do comportamento de oviposição das joaninhas avaliadas.

O experimento consistiu de três ciclos e cada planta foi utilizada somente ao longo de um ciclo, sendo exposta para apenas uma fêmea. Após cada ciclo, as plantas utilizadas foram descartadas e as gaiolas foram limpas e reutilizadas com novas plantas infestadas. Cada fêmea foi exposta a uma espécie de planta por ciclo, de forma que no final do experimento todas as fêmeas foram expostas às plantas das três espécies. A ordem que as fêmeas foram expostas às plantas de cada espécie foi determinada aleatoriamente. Durante cada ciclo do experimento, cada fêmea era alocada individualmente por três dias consecutivos na mesma gaiola contendo a mesma planta infestada com pulgões. As fêmeas foram inseridas nas gaiolas entre 07h – 08h30min e foram retiradas entre 19h - 20h30min, sendo, então, devolvidas para as condições de manutenção.



Figura 2.1. Casa de vegetação onde foi conduzido o experimento de preferência de oviposição. As plantas infestadas e as fêmeas de *C. sanguinea* foram individualizadas em cada gaiola.

Entre os ciclos do experimento, as fêmeas passavam três dias inteiros nas condições de manutenção, para tentar evitar que a condição após o ciclo anterior interferisse na oviposição das fêmeas no ciclo seguinte. Durante os ciclos, registrou-se diariamente o número de ovos que as fêmeas botaram. Após isso, as posturas realizadas na planta ou na estrutura da gaiola (tecido, madeira, recipiente) foram removidas, evitando qualquer influência na decisão de oviposição das fêmeas no dia seguinte. Apenas três fêmeas morreram durante o último ciclo do experimento e foram excluídas das análises.

2.1.3. Análises estatísticas

A quantidade de ovos que cada fêmea colocou ao longo dos ciclos nas plantas às quais foram expostas foi estipulada como variável operacional para avaliar o efeito da espécie da planta na preferência de oviposição. Foi considerada a quantidade de ovos que cada fêmea colocou em função da espécie de planta onde os ovos foram postos e também a identidade da fêmea que botou os ovos. Para tanto, utilizou-se o modelo Bayesiano de efeitos mistos pelo método Bayesiano Markov-Chain-Monte-Carlo (MCMC), disponível no pacote MCMCglmm (Hadfield 2010) do programa R (R Development Core Team 2012). Foram utilizados modelos mistos generalizados com distribuição de Poisson, pois os dados da variável operacional são oriundos de contagens. Para tratar o efeito da repetição de fêmeas ao longo dos tratamentos (não independência dos dados) usou-se um modelo de efeitos mistos, incluindo como efeito aleatório em todas as análises a identidade das fêmeas (Hadfield 2010; Santos *et al.* 2012, 2013).

Devido à distribuição das variâncias do efeito aleatório (mães) muito próximas a zero, foi usado um modelo com parâmetros expandidos (Hadfield 2010, Kekkonen *et al.* 2012). O modelo utilizado foi gerado com os parâmetros do *prior* para as variáveis aleatórias modificadas para: *Random* ($\nu=1$, $V=1$, α . $\mu=0$ e α . $V=1000$) (Kekkonen *et al.* 2012). Para as variáveis fixas foram utilizados os parâmetros padrões do pacote: $V=u$ e $\nu=0,001$. Como o ajuste nas variâncias não modificou o resultado das estimativas *a posteriori*, o modelo com os parâmetros expandidos foi eleito para as análises.

O modelo misto final produzido pela análise Bayesiana gerou uma distribuição *a posteriori* da quantidade de ovos postos pelas fêmeas e por isso o resultado final das análises foi fornecido como a média realizada *a posteriori* (*posterior means*) com intervalo de confiança de 95% para

estimativa dos pontos dos efeitos fixos. Foram consideradas como estatisticamente significativos os tratamentos cujos valores não se sobrepuseram ao valor de zero dentro do intervalo de confiança de 95%.

2.2. Experimento de desenvolvimento de joaninhas alimentadas com diferentes pulgões

2.2.1. Disposições gerais

Para testar se o padrão de oviposição da comunidade de joaninhas estudada em campo pode ser considerado um comportamento adaptativo das fêmeas reprodutivas, larvas das três espécies mais abundantes no campo (*C. sanguinea*, *Harmonia axyridis*, *Hippodamia convergens*) foram criadas exclusivamente com *Uroleucon* e também exclusivamente com *Brevicoryne*, para avaliar o efeito do recurso alimentar no desenvolvimento e característica dos indivíduos adultos. Os dois gêneros de pulgão utilizados no experimento são tipicamente encontrados associados às joaninhas utilizadas neste experimento (ver Apêndice 3 do Capítulo 1) sendo essa associação descrita a seguir.

Posturas da joaninha *C. sanguinea*, no campo, foram frequentemente encontradas associadas a plantas da família Asteraceae quando infestadas com o pulgão do gênero *Uroleucon*, sendo que apenas duas das 114 posturas estiveram em brássicas infestadas com *Brevicoryne*. Já as posturas da joaninha *H. axyridis*, estiveram associadas comumente a plantas cítricas e brássicas quando infestadas com os pulgões *Toxoptera* e *Brevicoryne*, respectivamente. Apenas uma postura de *H. axyridis* foi localizada em uma planta asterácea infestada exclusivamente com o pulgão *Uroleucon*, embora outras três posturas tenham sido encontradas em plantas infestadas com *Uroleucon*, mas continham também pulgões do gênero *Hyperomyzus*. Finalmente, os dados de campo revelaram que as posturas da joaninha *H. convergens* foram comumente encontradas em plantas da família Asteraceae infestadas com pulgões do gênero *Uroleucon* e também em plantas do gênero *Brassica* infestadas com pulgões do gênero *Brevicoryne*. A alta associação (+) ou baixa associação (-) das posturas das joaninhas, considerando apenas a relação entre os pulgões do gênero *Uroleucon* e do gênero *Brevicoryne*, pode ser observada na tabela 2.2.

Tabela 2.2. Alta associação (+) ou baixa associação (-) das posturas das joaninhas em relação aos pulgões utilizados no experimento.

Joaninhas	Pulgões	
	<i>Uroleucon</i>	<i>Brevicoryne</i>
<i>C. sanguinea</i>	+	-
<i>H. axyridis</i>	-	+
<i>H. convergens</i>	+	+

2.2.2. Condições para realização do experimento

O experimento foi conduzido entre 22 de agosto e 25 de novembro de 2012 em uma sala de criação do Laboratório de Ecologia e Biossegurança da Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia, Brasília, Distrito Federal. No período do experimento, as condições de temperatura, umidade relativa e fotoperíodo da sala foram de 24 ± 1 °C, $61 \pm 7\%$ e 12 h de fotofase, respectivamente.

Primeiramente, para obter posturas de cada uma das três espécies de joaninhas, foram coletados adultos em agroecossistemas no DF (capítulo 1) e mantidos conforme explicado no experimento anterior. Os indivíduos de cada espécie foram mantidos como casais individualizados, separados em recipientes plásticos (250 ml) e alimentados com pulgões diversos e um chumaço de algodão embebido em solução aquosa de mel (30%). Uma postura das fêmeas de cada casal foi isolada e, destas, quatro larvas recém-eclodidas foram individualizadas em recipientes devidamente identificados. Os casais foram liberados após a utilização da postura.

O experimento foi realizado com larvas oriundas de 22 fêmeas de *C. sanguinea*, 21 fêmeas de *H. axyridis* e 23 fêmeas de *H. convergens*. Entretanto, devido às mortes que ocorreram por causas independentes do experimento, foram descartadas das análises cinco larvas de *C. sanguinea*, quatro de *H. axyridis* e seis de *H. convergens*, todas de mães distintas. Assim, foram utilizadas nos experimentos 83 larvas de *C. sanguinea*, 80 larvas de *H. axyridis* e 86 larvas de *H. convergens*.

2.2.3. Desenho experimental: Duas dietas distintas a base de pulgões

A partir das quatro larvas isoladas de cada postura, foram escolhidas, aleatoriamente, duas para serem criadas com a dieta a base de pulgões do gênero *Uroleucon* e duas com a dieta a base de pulgões do gênero *Brevicoryne* (Figura 2.2). Os pulgões do gênero *Brevicoryne* foram coletados em plantas de *Brassica oleracea* (couve, repolho, etc.) e pulgões do gênero *Uroleucon* foram coleados em plantas da família Asteraceae (*Sonchus oleraceus*, *Bidens pilosa* e *Tithonia diversifolia*).

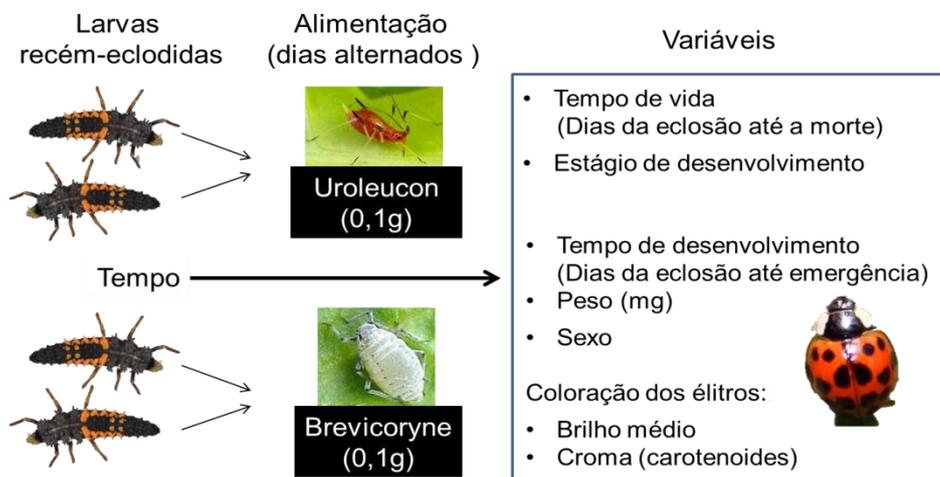


Figura 2.2. Esquema do experimento de sobrevivência, tempo de desenvolvimento e características dos adultos de joaninhas alimentadas exclusivamente com pulgões dos gêneros *Uroleucon* ou *Brevicoryne* na fase larval.

As larvas foram criadas individualmente em recipientes de 50 ml fechados com tampas acrílicas, contendo um chumaço de algodão umedecido com água, uma tira de papel toalha e 0,1g do pulgão designado (Fig. 2.3). A quantidade de pulgão oferecida foi estabelecida a partir de observações prévias de modo a garantir alimento *ad libitum*. Da mesma forma, tiras de papel toalha foram utilizadas, pois em tentativas prévias esse procedimento aumentou a sobrevivência dos pulgões nos recipientes, melhorando a sobrevivência das larvas nos primeiros ínstares. Provavelmente, as tiras de papel serviram como substrato para os pulgões se fixarem e absorverem água por algum tempo e também serviram como substrato para as larvas se locomoverem. Os recipientes foram trocados a cada dois dias e a observação de cada indivíduo foi realizada

diariamente com o registro do tempo de vida, ínstar larval e sobrevivência. Em cada observação, foram descartadas as exúvias e as joaninhas mortas. As pupas foram mantidas nos recipientes contendo apenas algodão umedecido com água.



Figura 2.3. Material utilizado para realizar o experimento de sobrevivência de joaninhas com diferentes dietas a base de pulgões. Da esquerda para direita e de cima para baixo, foram utilizados: tampa acrílica com código identificador, recipiente de plástico contendo pulgões da dieta designada, chumaço de algodão umedecido e uma tira de papel toalha.

2.2.4. Período de cada ínstar, tempo de vida e desenvolvimento

O período despendido em cada ínstar foi medido em número de dias. Para avaliar a sobrevivência, o tempo de vida foi estipulado como o período entre o dia de eclosão e o dia da morte de cada indivíduo. No caso dos indivíduos que sobreviveram até virarem adultos, o tempo de vida foi equivalente ao tempo de desenvolvimento, sendo este considerado como o intervalo de dias entre a eclosão e a emergência do adulto.

2.2.5. Características de adultos: sexo, peso e coloração

Após a emergência dos adultos (± 12 h), estes foram sexados com o auxílio do microscópio estereoscópico (Zeiss Stemi 2000 C.) e seus pesos frescos foram mensurados com uma microbalança eletrônica (BIOPRECISA® JA3003N - precisão de 0,001 g). Os adultos foram

mantidos nos recipientes contendo apenas algodão umedecido por 72 ± 12 h, tempo necessário para que os élitros desenvolvessem a coloração típica dos adultos (Blount *et al.* 2012, Figura 2.4). Os adultos foram então sacrificados, sendo submetidos à temperatura de -20 °C durante aproximadamente 20 minutos. Em seguida, os élitros foram removidos cuidadosamente com auxílio de pinças entomológicas.



Figura 2.4. Indivíduos adultos de *H. axyridis* em diferentes períodos após emergência. A) Adulto de *H. axyridis* recém emergido; B) Casal de adultos com a coloração estabelecida.

A reflectância dos élitros em relação a um branco padrão WS-1-SS foi mensurada utilizando um espectrofotômetro USB 4000 acoplado a uma fonte luminosa de xenônio pulsante PX-2 (Ocean Optics, Dunedin, Florida), com o auxílio de uma fibra óptica orientada a 45° da superfície plana onde os élitros foram posicionados. Os élitros foram expostos individualmente sobre papel camurça de cor preta com uma distância padronizada entre a fibra e a superfície de medição. Foram realizadas três medidas de cada élitro (i.e. seis medidas espectrais por adulto). Em cada medição, foram realizadas 30 leituras individuais geradas com um tempo de integração de 100.000 milissegundos. As medidas foram realizadas com o programa Spectra Suite (Ocean Optics, Dunedin, Florida).

2.2.6. Análises estatísticas

Todas as análises estatísticas foram realizadas no programa R (R Development Core Team 2012). O efeito da dieta na taxa de sobrevivência diária das larvas de cada espécie foi avaliado através da curva de sobrevivência gerada a partir do pacote “survival” (Therneau 2012) com a função “coxph” controlando para o efeito da identidade das mães das larvas. A análise determina a

probabilidade de morte levando em consideração o efeito da dieta sobre a longevidade (dias) dos indivíduos, controlando para o efeito de identidade maternal das larvas (colocada como covariável na análise). Um teste de *log-rank* foi usado para comparar as taxas de sobrevivência entre as dietas. Realizou-se um diagnóstico do modelo como sugerido por Fox (2002) e o resultado encontrado foi sempre com $p \geq 0,05$, de forma que nenhuma premissa do modelo utilizado foi violada.

Os dados espectrais dos élitros (320-700nm) foram analisados com o pacote pavo (Maia *et al.* 2013). A partir das seis medidas tomadas para cada indivíduo, foram geradas médias de brilho e de coloração cromática derivada de carotenoides, ou seja, croma (carotenoides). O brilho médio foi obtido a partir da reflectância média ao longo de toda amplitude espectral, e croma (carotenoides) foi mensurado como $R_{\lambda 450} - R_{\lambda 700} / R_{\lambda 700}$, em que R_{λ} é a porcentagem de reflectância no comprimento de onda em questão (Ornborg *et al.* 2002; Montgomerie 2006; Maia *et al.* 2013). O efeito da dieta nas variáveis dependentes: tempo de desenvolvimento, peso, brilho e croma (carotenoides) foi avaliado para cada espécie de forma conjunta. Primeiramente, foi realizada uma análise de componentes principais das variáveis dependentes transformadas para distribuição normal padronizada. Em seguida, para cada componente principal, foi realizado um teste *t* por aleatorização de Monte-Carlo (10.000 aleatorizações) entre os valores dos componentes dos indivíduos entre as duas dietas.

3. Resultados

3.1. Preferência de fêmeas por sítios para oviposição

Fêmeas de *C. sanguinea* colocaram menos ovos em *Sonchus oleraceus* do que em *Bidens pilosa* e *Tithonia diversifolia*, porém, não houve diferença significativa na quantidade de ovos postos em *B. pilosa* e *T. diversifolia* – (Tabela. 2.3).

Tabela 2.3. Quantidade de ovos postos pelas fêmeas de *C. sanguinea* em plantas asteráceas e o resultado da análise Bayesiana com a média *a posteriori* (*Post means*) dos ovos \pm desvio padrão (DP) e o intervalo de confiança (IC) de 95% para o valor da distribuição gerada para quantidade de ovos considerando *Sonchus oleraceus* como intercepto. Tratamentos que diferiram entre si foram demarcados com letras diferentes.

Espécie da planta	Ovos (média \pm DP)	Ovos (<i>Post means</i> \pm DP)	\pm 95% IC distribuição	Diferença entre tratamentos
<i>S. oleraceus</i>	15 \pm 29	0,14 \pm 0,67	-1,22 a 1,35	A
<i>B. pilosa</i>	39 \pm 32	2,91 \pm 0,83	1,26 a 4,45	B
<i>T. diversifolia</i>	29 \pm 26	2,02 \pm 0,82	0,58 a 3,76	B

3.2. Experimento de desenvolvimento de joaninhas alimentadas com diferentes pulgões

Efeito da dieta no desenvolvimento de indivíduos imaturos

A partir do total das larvas de *C. sanguinea* alimentadas com *Uroleucon* (n = 42), 29 (69%) alcançaram a fase adulta, enquanto que com a dieta a base de *Brevicoryne* (n = 41), apenas quatro (9,8%) adultos emergiram. Essa diferença de sobrevivência diária entre as dietas foi significativa (estatística *log rank* = 24,68, G.L. = 1, p < 0,05; Fig. 2.5 A). O padrão contrário foi observado para *H. axyridis*, sendo que 15 (37,5%) larvas dessa joaninha alimentadas com *Brevicoryne* (n = 40) se tornaram adultas, enquanto que nenhuma alimentada com *Uroleucon* (n = 40) empupou, e apenas uma larva chegou ao 4º instar. Assim, indivíduos da espécie *H. axyridis* alimentados com *Brevicoryne* tiveram taxa de sobrevivência diária maior do que indivíduos alimentados com *Uroleucon* (estatística *log rank* = 56,4, G.L.= 1, p < 0,05, Fig. 2.5 B).

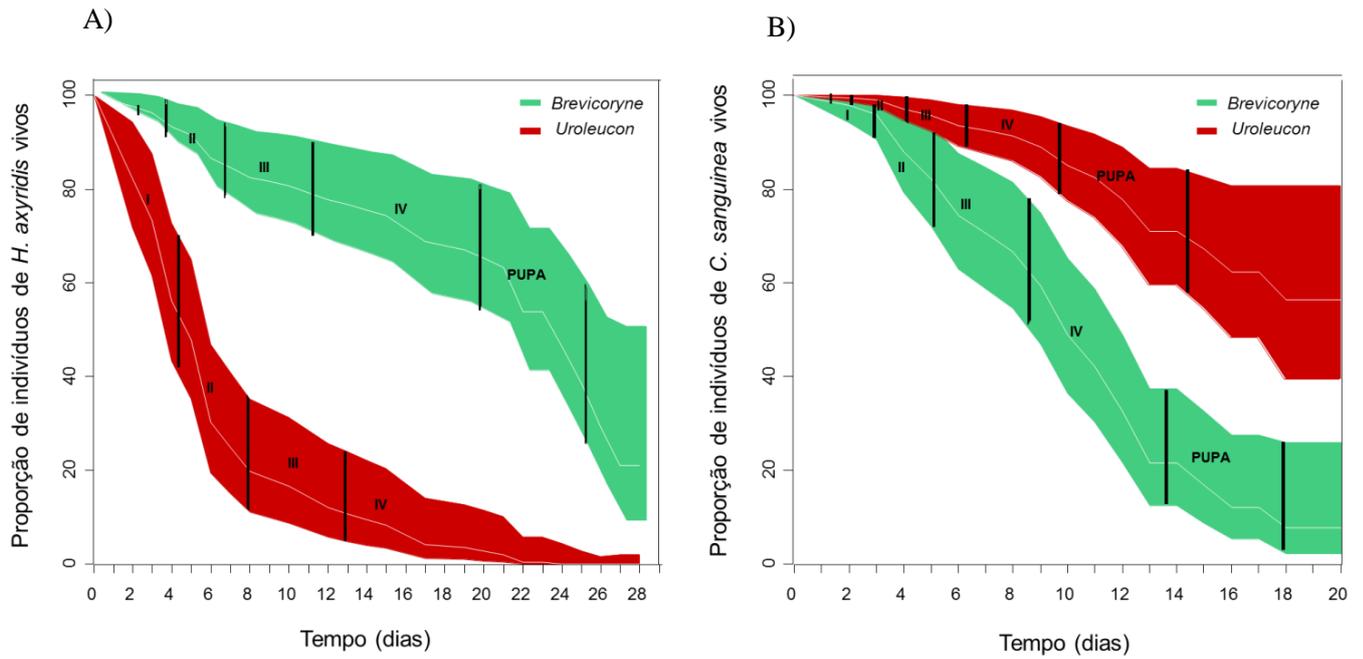


Figura 2.5. Curvas de sobrevivência em função do tempo para indivíduos de (A) *H. axyridis* e (B) *C. sanguinea* alimentados com pulgões dos gêneros *Brevicoryne* (verde) ou *Uroleucon* (vermelho). Os traços delimitam o período médio entre os ínstares (demarcados com algarismos romanos), pupas e adultos.

No caso da espécie *H. convergens*, o padrão de desenvolvimento entre as duas dietas não foi distinto, sendo que dez (24%) larvas alimentadas com *Uroleucon* ($n = 41$) atingiram o estágio adulto, assim como oito (17%) das larvas alimentadas com *Brevicoryne* ($n = 47$). Houve grande sobreposição entre as curvas de sobrevivência dos indivíduos com ambas as dietas e não houve diferença de sobrevivência de joaninhas de *H. convergens* alimentadas em uma dieta em relação à outra (estatística $\log rank = 0,03$, G.L. = 1, $p = 0,88$). As diferentes dietas também pareceram afetar o intervalo de dias gastos ao longo de cada fase de desenvolvimento (Tabela 2.4).

Tabela 2.4. Média (\pm desvio padrão) da duração (dias) de cada fase do desenvolvimento das larvas de *C. sanguinea*, *H. axyridis* e *H. convergens* quando alimentadas com pulgões do gênero *Uroleucon* (U) ou *Brevicoryne* (B). Os algarismos romanos representam os ínstaes larvais.

Joaninha	Dieta	I-II	II-III	III-IV	IV-Pupa	Pupa-Adulto
<i>C. sanguinea</i>	B	2,9 \pm 0,7	2,2 \pm 0,8	3,5 \pm 1,0	5,0 \pm 1,2	4,3 \pm 0,5
	U	2,1 \pm 0,4	2,0 \pm 0,4	2,2 \pm 0,8	3,4 \pm 1,4	4,7 \pm 0,6
<i>H. convergens</i>	B	2,8 \pm 0,8	2,2 \pm 0,6	2,8 \pm 0,6	4,9 \pm 1,0	5,0 \pm 0,0
	U	3,1 \pm 0,9	2,6 \pm 0,8	2,9 \pm 0,4	4,6 \pm 1,5	5,3 \pm 0,5
<i>H. axyridis</i>	B	3,7 \pm 1,4	3,1 \pm 1,5	4,5 \pm 1,2	8,5 \pm 2,6	5,5 \pm 0,5
	U	4,3 \pm 1,8	4,0 \pm 1,0	5,0	-	X

Efeito da dieta nas características dos adultos

Nenhum indivíduo de *H. axyridis* alcançou o estágio adulto com a dieta a base de *Uroleucon* e, portanto, não foi possível avaliar o efeito da dieta nas características dos adultos dessa espécie. Como o número de indivíduos de *C. sanguinea* e de *H. convergens* que emergiu em ambas as dietas foi pequeno, não foi realizado nenhum teste para avaliar o efeito do sexo nos atributos dos adultos para cada dieta. Para todas as espécies, machos tenderam a ser mais leves do que as fêmeas e indivíduos que demoraram mais tempo para se desenvolver tenderam a ser mais leves dos que os que se desenvolveram em período mais curto (Figura 2.6). Ademais, pode-se observar a tendência de indivíduos de *C. sanguinea* serem mais pesados e se desenvolverem mais rápido quando alimentados com *Uroleucon*. Entretanto, para *H. convergens*, parece não haver diferença entre o peso nem entre o tempo de desenvolvimento para adultos das duas dietas fornecidas.

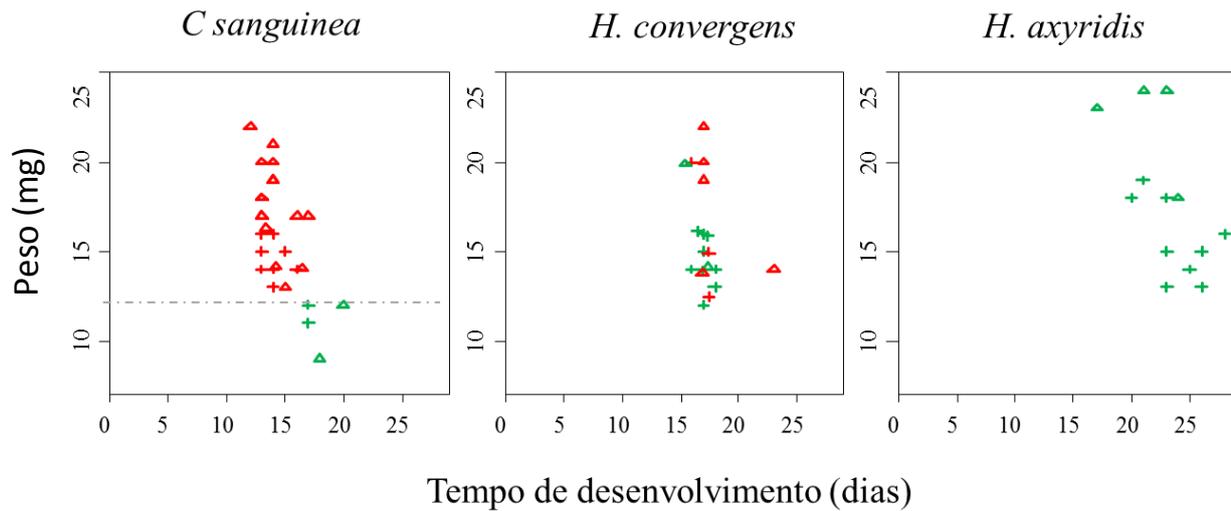


Figura 2.6. Pesos (mg) dos adultos de *C. sanguinea*, *H. convergens* e *H. axyridis* que emergiram na dieta com *Uroleucon* (vermelho) e com *Brevicoryne* (verde) em função do tempo de desenvolvimento (dias). Fêmeas estão demarcadas como triângulos e machos como cruzes. A linha tracejada destaca a diferença de peso dos indivíduos de *C. sanguinea* para cada dieta.

O espectro de reflectância dos adultos de ambas as espécies de joaninhas que emergiram quando alimentadas na fase larval com *Brevicoryne* ou *Uroleucon* pode ser observado na Figura 2.7. Considerando as variáveis de coloração mensuradas, o brilho e o croma (carotenoides) dos adultos de *C. sanguinea* provenientes da dieta de *Brevicoryne* tenderam a ser menores do que os dos adultos provenientes da dieta de *Uroleucon* (figura 2.8 A). Adultos de *H. convergens* pareceram não diferir para esses atributos entre as duas dietas fornecidas (Figura 2.8 B).

As variáveis peso, brilho, croma (carotenoides) e tempo de desenvolvimento tiveram suas dimensionalidades reduzidas e as variâncias decompostas em quatro componentes principais. A correlação dessas variáveis com os quatro componentes principais gerados, bem como a proporção da variância explicada por cada componente, podem ser observadas na Tabela 2.5 para os adultos de *C. sanguinea* e na Tabela 2.6 para os adultos de *H. convergens*. O gráfico gerado a partir da análise de componentes principais, com a posição de cada adulto que emergiu na dieta de *Brevicoryne* e de *Uroleucon* em função dos dois principais componentes de variação dos dados pode ser observado na Figura 2.9 A para os adultos de *C. sanguinea* e na Figura 2.9 B para adultos de *H. convergens*.

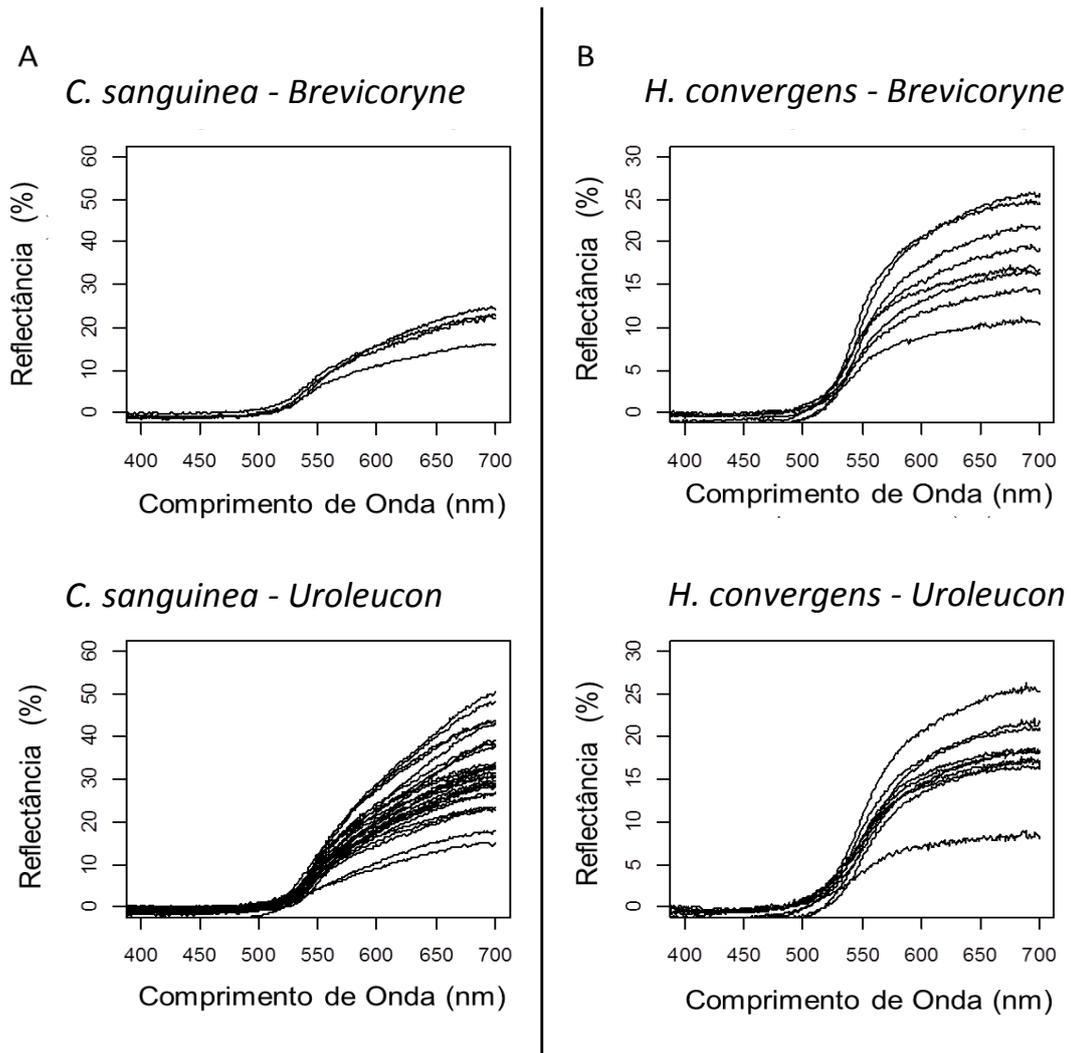


Figura 2.7. Espectro de reflectância dos élitros dos adultos de *C. sanguinea* ($n = 33$) e *H. convergens* ($n = 18$) que emergiram quando alimentados na fase imatura com pulgão do gênero *Uroleucon* ou *Brevicoryne*. Cada curva representa a média das seis medidas espectrais (três em cada élitro) realizadas para cada indivíduo.

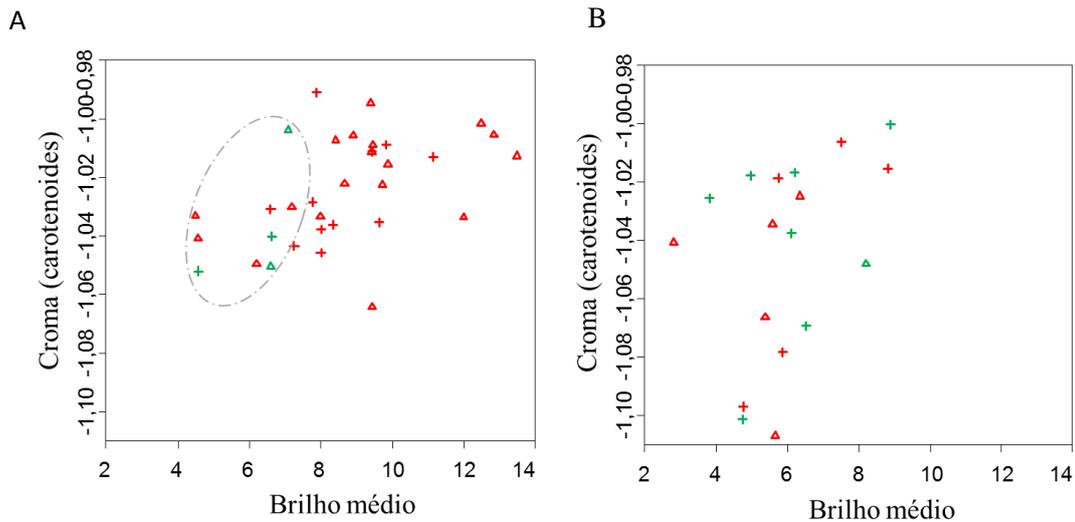


Figura 2.8. Croma (carotenoides) dos adultos de *C. sanguinea* e *H. convergens* que emergiram na dieta com *Uroleucon* (vermelho) e com *Brevicoryne* (verde) em função do brilho médio. Fêmeas estão demarcadas como triângulos e machos como cruces. A elipse tracejada destaca a diferença de brilho médio dos indivíduos de *C. sanguinea* para cada dieta.

Tabela 2.5. Correlação das variáveis mensuradas para os adultos de *C. sanguinea* com os quatro componentes principais gerados e a proporção da variância que cada componente explicou.

<i>C. sanguinea</i>	CP1	CP2	CP3	CP4
Peso	0,52	0,49	0,69	-
Brilho	0,49	-0,47	0,72	-0,13
Croma por carotenoides	0,44	-0,59	-0,65	0,18
Tempo de desenvolvimento	-0,54	-0,43	0,21	0,69
Proporção da variância	0,50	0,28	0,12	0,1

Tabela 2.6. Correlação das variáveis mensuradas para os adultos de *H. convergens* com os quatro componentes principais gerados, e a proporção da variância que cada componente explicou.

<i>H. convergens</i>	CP1	CP2	CP3	CP4
Peso	-0,37	-0,58	0,72	-
Brilho	-0,65	0,22	-0,12	0,72
Croma por carotenoides	-0,24	0,76	0,47	-0,38
Tempo de desenvolvimento	0,63	0,18	0,50	0,58
Proporção da variância	0,45	0,30	0,16	0,09

A diferença entre os adultos que foram alimentados com *Uroleucon* em relação aos que foram alimentados com *Brevicoryne* foi significativa apenas para o componente principal um (CP1) da espécie *C. sanguinea* ($p < 0,001$ com 10.000 aleatorizações), sendo que este componente explicou 50% da variação do brilho, croma (carotenoides) e tempo de desenvolvimento. Assim, indivíduos de *C. sanguinea* criados com *Uroleucon* foram, em média, mais pesados, mais brilhosos, com mais croma (carotenoides) e se desenvolveram em menos tempo do que os alimentados com *Brevicoryne* (Figura 2.9 A). Nenhuma das demais comparações entre indivíduos criados com as duas dietas em relação aos componentes principais foi significativa, nem para *C. sanguinea*, nem para *H. convergens* ($p > 0,05$ com 10.000 aleatorizações para todas as demais análises).

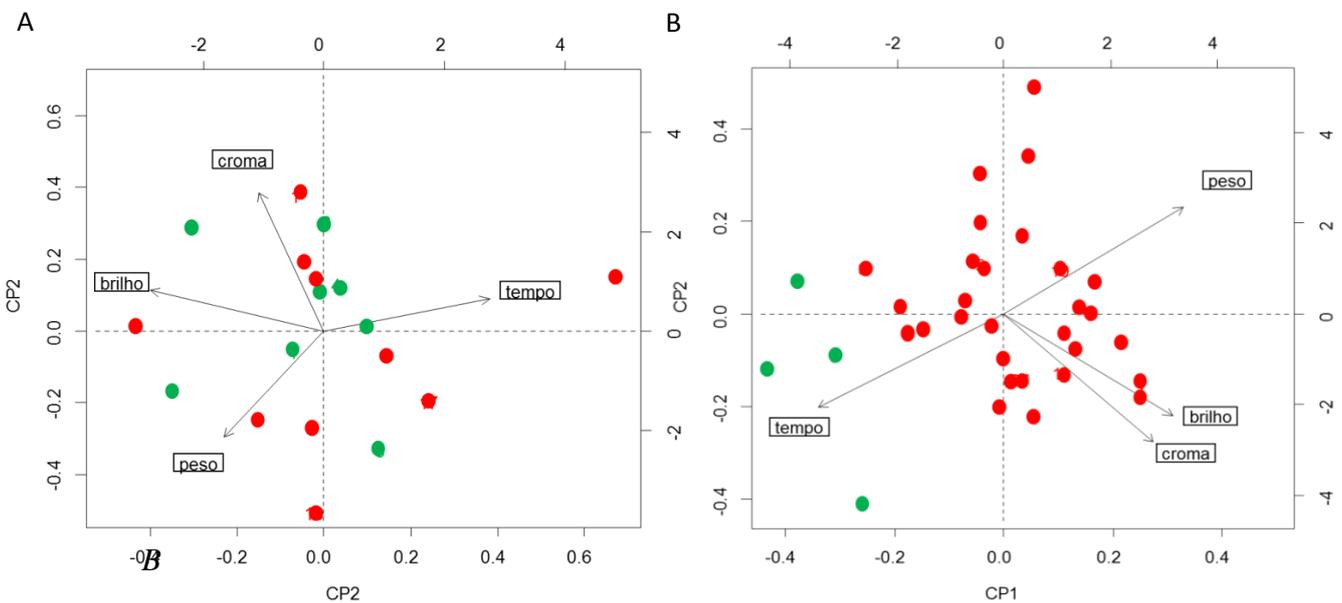


Figura 2.9. Gráfico da PCA realizada para as seguintes variáveis: tempo de desenvolvimento (tempo), brilho, peso e croma derivado de carotenoides (croma), com a posição dos adultos de *C. sanguinea* (A) e *H. convergens* (B) que emergiram na dieta de *Uroleucon* (vermelho) e *Brevicoryne* (verde), quando ordenados em função dos dois principais eixos de variação dos dados.

4. Discussão

4.1. Preferência de fêmeas por sítios para oviposição

Fêmeas de *C. sanguinea* preferiram ovipositar em *T. diversifolia* e *B. pilosa* do que em *S. oleraceus* quando as plantas estavam infestadas com pulgões do gênero *Uroleucon*. Assim, mesmo com um recurso alimentar equivalente nos substratos oferecidos, existe um efeito da planta hospedeira no comportamento de oviposição das fêmeas. O padrão está de acordo com o observado em campo (capítulo 1), onde posturas de *C. sanguinea* foram comumente encontradas em plantas não cultivadas da família Asteraceae quando infestadas com *Uroleucon*, principalmente em plantas de *T. diversifolia*. Quatro fatores podem ser apontados para explicar o padrão observado na preferência de oviposição das joaninhas: características exclusivas das plantas, características dos pulgões determinadas pelas plantas que infestam, características das joaninhas na detecção do complexo planta-herbívoro e condicionamento pré-imaginal das fêmeas.

A arquitetura da planta pode ser fundamental para permanência e sobrevivência dos ovos e larvas recém-eclodidas (Hodek *et al.* 2012). O formato e a durabilidade das folhas, estruturas como tricomas e ceras podem fornecer microclima e ambiente mais adequados para que as posturas se fixem e se mantenham viáveis até a eclosão. Por exemplo, sabe-se que fêmeas de coccinélídeos preferem ovipor em plantas com maior quantidade de tricomas (Hodek *et al.* 2012). Ao contrário das folhas de *Bidens* e *Tithonia*, que apresentam tricomas, as folhas de *Sonchus* não possuem tricomas e possuem a cutícula com alto teor de cera epicuticular (Ferreira *et al.* 2002; Duarte & Empinotti 2012). Essas características morfológicas de *S. oleraceus* podem tornar mais difícil a fixação e manutenção dos ovos na planta, principalmente por que a maioria das posturas encontradas em campo estava na parte abaxial das folhas (obs. pess; Hodek *et al.* 2012).

Além dos efeitos específicos da morfologia de cada planta, as características dos pulgões também podem se alterar dependendo da planta que infestam. Diversas plantas produzem, como mecanismo de defesa, compostos tóxicos derivados do metabolismo secundário, geralmente para diminuir o ataque por herbívoros (Croteau *et al.* 2000). Plantas do gênero *Sonchus* possuem alcaloides e taninos e esses compostos secundários podem ser transmitidos pela seiva aos pulgões, afetando negativamente sua qualidade nutritiva para joaninhas (Kazana *et al.* 2007; Hussain *et al.* 2010; Jimoh *et al.* 2011; Hodek *et al.* 2012). Logo, compostos secundários das plantas transmitidos via pulgões às larvas de joaninhas podem diminuir a viabilidade da prole (Hodek *et*

al. 2012), de forma que a preferência observada de fêmeas de *C. sanguinea* por plantas específicas para oviposição pode indicar um comportamento adaptativo.

A preferência de oviposição por certas combinações do complexo planta-herbívoro também pode ser afetada pela capacidade de cada espécie de joaninha de reconhecer as plantas e os pulgões mais adequados para sobrevivência e desenvolvimento da prole (Hodek *et al.* 2012). Joaninhas utilizam diversas pistas do ambiente para localizar sítios de forrageamento, incluindo voláteis emitidos pelas plantas naturalmente e quando infestadas com herbívoros, além de voláteis emitidos pelos pulgões (Pettersson *et al.* 2005, 2008; Obrycki *et al.* 2009; Hodek *et al.* 2012). O reconhecimento de semioquímicos que indiquem a espécie da planta e do pulgão que a infesta é importante para que joaninhas consigam desempenhar comportamentos de escolha por essas características específicas do ambiente (Pettersson *et al.* 2005, 2008).

Fêmeas de *C. sanguinea* demonstram preferência por diferentes plantas da mesma espécie quando infestadas por diferentes tipos de presas (Sarmiento *et al.* 2007). É possível que os voláteis emitidos por *Sonchus* sejam menos detectáveis pelas fêmeas de *C. sanguinea* quando comparados com os voláteis de *Bidens* e *Tithonia*. Dessa forma, fêmeas de *C. sanguinea* podem ter realizado menos posturas em *Sonchus* por terem sido menos estimuladas por semioquímicos produzidos por essas plantas. Portanto, além da importância do pulgão adequado, efeitos advindos do complexo planta-herbívoro são fatores adicionais que afetam o processo de escolha do substrato mais apropriado para fêmeas de joaninhas realizarem suas posturas.

O condicionamento pré-imaginal, ou seja, a preferência de insetos adultos por espécies de plantas que eles utilizaram previamente como recurso (Barron & Corbet 1999), também pode ter afetado o comportamento de oviposição das fêmeas avaliadas. Como as fêmeas foram mantidas em potes contendo flores de *B. pilosa* nos períodos em que não estavam expostas às plantas do experimento, elas podem ter desenvolvido condicionamento pré-imaginal em relação a essa espécie de asterácea, visto que elas preferiram ovipor em *B. pilosa* e *T. diversifolia*. Entretanto, como não houve diferença na preferência de oviposição entre essas duas plantas, o condicionamento pré-imaginal torna-se um fator pouco provável de ter ocorrido.

Outro fator que poderia ter afetado a preferência de oviposição das fêmeas seria a presença de flores nas plantas utilizadas no experimento, visto que flores podem ser utilizadas pelas joaninhas adultas como recurso alternativo (Lundgren 2009). Porém, é pouco provável que a

presença de flores tenha influenciado a oviposição das fêmeas, uma vez que elas realizaram mais posturas em plantas de *B. pilosa*, sendo que algumas dessas plantas continham flores, assim como algumas plantas de *S. oleraceus*, que foram menos preferidas. Não obstante, as fêmeas também preferiram ovipor em plantas de *T. diversifolia*, que nunca estavam florindo durante o experimento.

Ainda que não tenham sido determinadas as causas e os mecanismos da preferência de oviposição realizada pelas fêmeas de *C. sanguinea*, fica claro que existe um efeito do complexo herbívoro-planta no comportamento reprodutivo das fêmeas de joaninhas. Visto que *C. sanguinea* é uma joaninha polífaga importante no controle natural de pulgões, a preferência de oviposição demonstrada no presente estudo pode ser utilizada para embasar estratégias de manejo do ambiente, com o intuito de aumentar a manutenção desses predadores naturais em agroecossistemas (Işıkber & Copland 2002; Hodek *et al.* 2012; 002; Altieri 2012). Neste caso, a poda seletiva de plantas da espécie *S. oleraceus* e a manutenção das de *B. pilosa* e *T. diversifolia* envolta das plantações pode aumentar a quantidade de posturas e, conseqüentemente, de indivíduos de *C. sanguinea* perto de cultivos suscetíveis a ataques de afídeos.

4.2. Experimento de desenvolvimento de joaninhas alimentadas com diferentes pulgões

Efeito da dieta no desenvolvimento dos indivíduos imaturos

O pulgão é recurso essencial para desenvolvimento larval das joaninhas afidófagas e diferenças morfológicas e químicas entre as espécies de pulgões podem tornar esse recurso alimentar mais ou menos adequado para cada espécie de joaninha (Michaud 2005). Indivíduos de *C. sanguinea* sobreviveram mais quando alimentados com *Uroleucon* do que quando alimentados com *Brevicoryne*, e o efeito contrário foi observado para joaninhas *H. axyridis*. No caso de *H. convergens*, as larvas sobreviveram de forma equivalente quando alimentadas com ambas as dietas. Tais resultados corroboram com a hipótese de que a associação observada em campo (capítulo 1), onde posturas de *C. sanguinea* estiveram mais associadas a plantas infestadas com *Uroleucon*, posturas de *H. axyridis* mais associadas a plantas infestadas com *Brevicoryne* e posturas de *H. convergens* estavam associadas a plantas infestadas com ambos os pulgões, indica que ocorre uma escolha ativa de fêmeas de joaninhas por substratos e recursos alimentares específicos, e que tal escolha resulta em maior sobrevivência da prole.

Colônias de pulgões que são predados pelas larvas recém-eclodidas de joaninhas também são comumente utilizadas como recurso para outras larvas e adultos de joaninhas (Kindlmann & Dixon 1993; Lucas 2005). Como a vulnerabilidade à predação intraguilda entre joaninhas é muito maior para ovos e larvas recém-eclodidas do que para indivíduos nos outros estágios, o crescimento rápido é vantajoso para os indivíduos imaturos desse grupo, embora só seja possível com condições alimentares apropriadas (Polis *et al.* 1989, Omkar & James 2004; Lucas 2005). Portanto, a escolha do sítio de oviposição próximo ao recurso mais adequado para desenvolvimento das larvas é essencial à aptidão das fêmeas de joaninhas (Seagraves 2009). Assim, o comportamento de oviposição das espécies estudadas em campo (capítulo 1) parece ser adaptativo, pois fêmeas geralmente escolheram plantas infestadas com os pulgões que, como visto no presente estudo, foram comprovadamente os mais adequados ao desenvolvimento da prole.

As três espécies de joaninhas estudadas conseguiram se desenvolver quando alimentadas com o pulgão *Brevicoryne*, porém, no caso de *C. sanguinea*, o desenvolvimento dos indivíduos foi pior do que o dos alimentados com pulgão *Uroleucon*. Esse resultado sugere que *Brevicoryne* é um recurso menos adequado para *C. sanguinea*, principalmente quando comparado com *Uroleucon*. A alta mortalidade de larvas recém-eclodidas e incapacidade de desenvolvimento dos indivíduos de *H. axyridis* alimentados com *Uroleucon* sugerem que esse pulgão não é adequado nem mesmo para sobrevivência dos imaturos. Assim, corroborando os resultados encontrados por Snyder *et al.* (2000), sugere-se que *Uroleucon* não serve como dieta apropriada para *H. axyridis*.

Embora *Uroleucon* já tenha sido registrado como recurso (na forma de dieta congelada) adequado para desenvolvimento de *C. sanguinea* (Morales & Burandt 1985), não foram encontrados registros a respeito do desenvolvimento de *H. convergens* alimentada com *Uroleucon* ou *Brevicoryne* e nem de *C. sanguinea* com *Brevicoryne*. Dessa forma, o presente estudo é o primeiro a demonstrar que *Uroleucon*, pulgão comumente associado a plantas asteráceas não cultivadas (Moran 1986), e *Brevicoryne*, pulgão considerado praga de plantações de *Brassica* (van Emden & Harrington 2007), são adequados para o desenvolvimento de duas espécies de joaninhas nativas das Américas e importantes no controle biológico de pragas. Esses resultados de adequação dos pulgões como recurso alimentar para as joaninhas testadas podem ser úteis para elaboração de estratégias de manejo agroecológico, para criação dessas espécies de joaninhas em laboratório e para compreensão do efeito, após seu estabelecimento, das espécies invasoras na dinâmica populacional e de comunidades das joaninhas nativas.

H. axyridis é uma espécie nativa da Ásia e considerada invasora nas Américas, principalmente pelo seu alto potencial reprodutivo e pelos hábitos polívoros, conseguindo se desenvolver com dietas a base de diversas espécies de pulgões, cochonilhas e até sendo alimentada exclusivamente com outras joaninhas (PIG) (Raak-van den Berg *et al.* 2012; Sloggett 2012). Já *C. sanguinea* e *H. convergens* são espécies nativas das Américas, responsáveis pelo controle biológico natural de diversos pulgões e consideradas competitivamente inferiores à *H. axyridis* (Casey 1899; Michaud 2002; Araujo-Siqueira & Almeida 2006; Pell *et al.* 2008, Hodek *et al.* 2012). Portanto, é possível especular, assim como já foi demonstrado em outros locais (Sloggett 2012), se existe um impacto da joaninha invasora nas espécies nativas nos agroecossistemas do Distrito Federal.

Um dos efeitos da presença da espécie invasora é a redução populacional das espécies nativas mediada pela competição e predação (Kindlmann *et al.* 2011; Sloggett 2012), que podem estar ocorrendo nos locais de estudo (capítulo 1), visto que foram encontradas posturas de *H. axyridis* e *H. convergens* em brássicas infestadas com *Brevicoryne*, que foi comprovadamente uma dieta adequada para desenvolvimento de ambas as espécies. Ainda que se utilizem de outros recursos para o desenvolvimento, se ambas espécies utilizam o mesmo ambiente para oviposição, deve haver um efeito de competição e predação nestes locais, que afeta as dinâmicas populacionais dessas espécies. Neste caso, a presença de *H. axyridis* pode estar diminuindo a população de *H. convergens* em brássicas e fazendo com que ela explore demais recursos adequados para seu desenvolvimento e que são inadequados para *H. axyridis*. Foi constatado que tanto *H. convergens* como *C. sanguinea* realizaram diversas posturas em plantas asteráceas infestadas com *Uroleucon* (capítulo 1), que é uma dieta apropriada para desenvolvimento destas e inadequada para desenvolvimento de *H. axyridis*. Assim, ainda que as joaninhas estudadas ovipositarem nos sítios com recurso apropriado para desenvolvimento de suas proles, a presença da espécie invasora pode estar deslocando a frequência com que as nativas ovipositam em determinados locais (Mooney & Cleland 2001).

Efeito da dieta nas características dos adultos

As características dos adultos de *H. convergens* que foram alimentados no estágio larval com *Uroleucon* não diferiram das características dos adultos que emergiram com a dieta a base de *Brevicoryne*. Esse resultado está de acordo com o esperado, visto que posturas de *H. convergens* foram comumente encontradas associadas tanto ao pulgão *Uroleucon* como ao pulgão *Brevicoryne*

(capítulo 1). Assim, esperava-se que ambas as dietas fossem adequadas para o desenvolvimento dos imaturos de *H. convergens* e que gerassem adultos com atributos semelhantes. Também como o esperado, adultos de *C. sanguinea* provenientes da dieta a base de *Uroleucon* foram mais pesados, mais brilhosos e com maior coloração cromática derivada de carotenoides em relação aos indivíduos alimentados com *Brevicoryne*, nas análises do primeiro componente principal. Embora o efeito das características mensuradas deva ser compreendido considerando a covariância entre as quatro variáveis e a proporção explicada das mesmas pelo componente em questão, a importância de cada característica será discutida a seguir de forma separada.

O crescimento rápido de indivíduos imaturos pode ser adaptativo se o tempo de desenvolvimento for inversamente relacionado com a sobrevivência dos indivíduos e se a reprodução mais cedo for viável e conferir vantagens aos indivíduos (Slansky & Rodriguez 1986; Clancy & Price 1987; Polis *et al.* 1989). O desenvolvimento prolongado pode afetar a habilidade do indivíduo de obter comida adequada, acesso a parceiros e também a susceptibilidade a agentes bióticos e abióticos de efeito nocivo (Taylor 1981, Polis *et al.* 1989). Assim, quando existe disponibilidade de recursos alimentares apropriados, insetos cujos imaturos estão sujeitos a condições ambientais que rapidamente se deterioram, devido a fatores como competição e diminuição de recursos, geralmente se desenvolvem em um período mais curto (Slansky & Rodriguez 1986). Para joaninhas, dietas mais adequadas estão geralmente associadas com menor tempo de desenvolvimento (Michaud 2005).

Como esperado a partir do padrão de ocorrência das posturas das espécies de joaninhas em campo (capítulo 1), indivíduos de *C. sanguinea* criados com o pulgão *Brevicoryne* se desenvolveram em um tempo maior do que os alimentados com *Uroleucon* e o tempo de desenvolvimento *H. convergens* foi semelhante para indivíduos criados com ambas as dietas. Portanto, o padrão de oviposição encontrado em campo (capítulo 1) parece decorrer de uma escolha adaptativa das fêmeas das joaninhas estudadas. A escolha das fêmeas de joaninhas afidófagas por sítios com recurso mais adequado para o desenvolvimento da prole é surpreendente, visto que demais fatores que influenciam a decisão de oviposição das fêmeas, tais como a presença de outras joaninhas nas plantas infestadas, não foram contabilizados no presente estudo (Seagraves 2009). Ainda que a presença de potenciais predadores e competidores tenha importante efeito no comportamento das fêmeas, o recurso adequado também é de extrema importância na escolha de sítios para oviposição, principalmente quando se considera que somente

com alimento adequado os imaturos podem se desenvolver rapidamente para escapar, na fase de maior probabilidade de morte, dos inimigos naturais (Seagraves 2009; Hodek *et al.* 2012).

Não somente o tempo de desenvolvimento, mas também características fenotípicas dos adultos têm efeitos significativos sobre suas aptidões (Slansky & Rodriguez 1986). Em insetos holometábolos, as condições de desenvolvimento larval têm grande influência nos fenótipos dos adultos, sendo que indivíduos criados com recursos escassos ou inadequados geralmente se transformam em adultos de peso abaixo da média (Slansky & Rodriguez 1986). Os resultados mostraram que os indivíduos que demoraram mais para se desenvolver foram mais leves do que os indivíduos que se desenvolveram rapidamente. Segundo Michaud (2005) e Hodek *et al.* (2012), o peso de joaninhas costuma ser negativamente correlacionado com tempo de desenvolvimento e, portanto, joaninhas alimentadas em dietas menos adequadas demoram mais tempo para virar adultas e se tornam adultos menores do que as alimentadas com dietas de melhor qualidade.

Assim, o tamanho dos adultos que emergiram nas dietas usadas no presente estudo corrobora com a hipótese de que as fêmeas das espécies de *C. sanguinea* e *H. convergens* escolheram sítios mais apropriados para desenvolvimento da prole (capítulo 1), visto que adultos de *H. convergens* das dietas de *Brevicoryne* e *Uroleucon* tiveram pesos semelhantes e adultos de *C. sanguinea* alimentados no estágio imaturo com *Uroleucon* foram mais pesados que os indivíduos adultos que foram alimentados nos estágios imaturos com o pulgão *Brevicoryne*.

Insetos adultos com tamanho subnormal geralmente têm menor sucesso reprodutivo (Slansky & Rodriguez 1986), sendo que o peso dos insetos está diretamente relacionado à fecundidade, principalmente para fêmeas (Hodek *et al.* 2012; Jiménez-Cortés *et al.* 2012). Como o peso está diretamente relacionado com tamanho corpóreo em insetos, indivíduos maiores podem acumular mais nutrientes necessários à reprodução e costumam ser mais férteis, principalmente quando são fêmeas (Slansky & Rodriguez 1986). Fêmeas de insetos são geralmente maiores e mais pesadas do que machos, o que geralmente acarreta um maior tempo de desenvolvimento (Slansky & Scriber 1985). No presente estudo, fêmeas tenderam a ser mais pesadas do que machos e tenderam a demorar mais do que estes para se desenvolverem. Esse padrão pode ser explicado pelo fato de fêmeas necessitarem de maior estoque energético para reprodução que os machos (Slansky & Rodriguez 1986; Hodek *et al.* 2012). Não obstante, a dieta nos estágios imaturos influenciou o peso dos indivíduos adultos, corroborando com a hipótese de que a escolha

das joaninhas pelo sítio de oviposição é adaptativa, pois também afetou uma característica na prole adulta com potencial efeito no sucesso reprodutivo das fêmeas.

De acordo com o esperado a partir do padrão de distribuição encontrado em campo (capítulo 1), as características de coloração dos adultos de *H. convergens* que se desenvolveram na fase imatura alimentados com *Uroleucon* e *Brevicoryne* foram semelhantes, enquanto que adultos de *C. sanguinea* apresentaram tendência de ter élitros mais brilhosos e com mais croma (carotenoides) quando foram alimentados no estágio larval com dieta de *Uroleucon* em relação aos alimentados com *Brevicoryne*. Esse resultado indica que o alimento com que as posturas das joaninhas são comumente encontradas associadas na natureza é não somente mais apropriado para o desenvolvimento larval, mas também influencia características de valor adaptativo dos indivíduos adultos, pois pode afetar diretamente a conspicuidade destes.

A coloração avermelhada aposemática de joaninhas informa sobre sua toxicidade, principalmente para aves predadoras (Daloze *et al.* 1995; Blount *et al.* 2012). Para aves, a variação acromática de pequenos objetos é mais influente na conspicuidade; enquanto que a variação cromática indica a natureza do item (Osorio *et al.* 1999, Hill & McGraw 2006). Joaninhas adquirem a coloração avermelhada aposemática devido à alimentação a base de pulgões, animais que sintetizam carotenoides (Daloze *et al.* 1995; Moran 2010; Blount *et al.* 2012). Blount *et al.* (2012) encontraram diferença cromática e acromática nos élitros de joaninhas criadas com dietas de alta e baixa disponibilidade de pulgões. Segundo Slansky & Rodriguez (1986), há uma relação positiva entre coloração pálida dos adultos e a baixa fecundidade, o que pode indicar que certos carotenoides são requerimentos essenciais da dieta utilizados para várias funções.

Pode-se considerar que a coloração aposemática de joaninhas é custosa e de valor adaptativo, pois carotenoides são usados para diversas funções vitais, mas também são responsáveis pela coloração que promove defesa dos indivíduos contra predadores (Daloze *et al.* 1995; Hodek *et al.* 2012). É possível que a diferença no brilho e na variação cromática (carotenoides) dos indivíduos de *C. sanguinea* recém-emergidos criados com a dieta de *Uroleucon* aumente a conspicuidade destes para aves predadoras, corroborando com a hipótese de que essa dieta é mais adequada para desenvolvimento da prole desta espécie de joaninha. Portanto, sugere-se que o comportamento de oviposição das joaninhas estudadas é adaptativo, pois, comparado com recurso raramente associado às posturas em campo, o recurso alimentar com o qual as posturas foram comumente encontradas associadas permitiu melhor desenvolvimento da prole e

que os adultos tivessem características mais vantajosas para reprodução e sobrevivência.

5. Conclusão

O padrão de distribuição dos sítios de postura deve refletir a escolha ótima entre o potencial de predação da prole e a probabilidade de sobrevivência e o desenvolvimento adequado dos descendentes (Seagraves 2009). A partir de resultados do presente estudo, pode-se afirmar que padrões observados em campo de distribuição de posturas de joaninhas são influenciados por efeitos do complexo planta-herbívoro e refletem escolha das fêmeas por sítios específicos de oviposição. Apesar dos experimentos do presente estudo de terem sido realizados em condições de exclusão de demais fatores importantes na aptidão das fêmeas, como a presença de potenciais predadores e competidores, foi constatado que as preferências de oviposição desempenhadas por fêmeas de joaninhas conferem à prole melhor desenvolvimento e características vantajosas para sobrevivência e reprodução. Portanto, a escolha das joaninhas de ovipor próximo ao recurso mais adequado para desenvolvimento da prole provavelmente acarretará em maior sucesso reprodutivo futuro dessas fêmeas. Embora outros fatores importantes na aptidão das fêmeas não tenham sido contabilizados nesse estudo, sugere-se que, por conferir à prole condições de maior sucesso reprodutivo, o comportamento de escolha de oviposição em joaninhas deve ser adaptativo.

Referências Bibliográficas

- Altieri, M. 2012. Agroecologia: bases científicas para uma agricultura sustentável. *Expressão Popular/AS-PTA*, Rio de Janeiro, Brasil.
- Araujo-Siqueira, M. & Almeida, L. M. De. 2006. Estudo das espécies brasileiras de *Cycloneda Crotch* (Coleoptera, Coccinellidae). *Revista Brasileira de Zoologia*, 23, 550–568.
- Arnt, T. A. & Fagundes, A. C. 1982. Observações sobre a biologia e ação predadora da larva de *Cycloneda sanguinea* (L.) (Coleoptera: Coccinellidae) sobre pulgões. *Trigo e Soja*. 62, 33-35.
- Barron, A. B., & Corbet, S. A. 1999. Preimaginal conditioning in *Drosophila* revisited. *Animal behaviour*, 58, 621-628.
- Bernardo, J. 1996. Maternal effects in animal ecology. *American Zoologist*, 36, 83-105.
- Blount, J. D., Rowland, H. M., Drijfhout, F., Endler, J. A., Inger, R., Sloggett, J. J., Hurst, G. D. D., Hodgson, D. J. & Speed, M. 2012. How the ladybird got its spots: effects of resource limitation on the honesty of aposematic signals. *Functional Ecology*, 26, 334–342.
- Casey, T. 1899. A revision of American Coccinellidae. *Journal of The New York Entomological Society*, 7, 71-168.
- Clancy, K. M. & Price, W. 1987. Rapid herbivore growth enhances enemy attack: sublethal plant defenses remain a paradox. *Ecology*, 68, 733-737.
- Craig, T., Itami, J. K. & Price, W. 1989. A strong relationship between oviposition preference and larval performance in a shoot-galling sawfly. *Ecology*, 70, 1691–1699.
- Croteau, R., Kutchan, T. M. & Lewis, N. G. 2000. Natural products (secondary metabolites). In: *Biochemistry and molecular biology of plants*. Buchanan, B., Gruissem, W. & Jones, R. (Eds), American Society of Plant Physiologists, 1250-1318.
- Dolenská, M., Nedved, O., Veselý, P., Tesarová, M. & Fuchs, R. 2009. What constitutes optical warning signals of ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae) towards bird predators: colour, pattern or general look? *Biological Journal of the Linnean Society*, 98, 234-242.
- Daloze, D., Braekman, J. C. & Pasteels, J. M. 1995. Ladybird defence alkaloids: structural, chemotaxonomic and biosynthetic aspects (Col.: Coccinellidae). *Chemoecology*, 5, 173 –183.
- Duarte, M. R. & Empinotti, C. B. 2012. Leaf and stem microscopic identification of *Tithonia diversifolia* (Hemsl.) A. Gray (Asteraceae). *Brazilian Journal of Pharmaceutical Sciences*, 48, 109-116.

- Ferreira, E. A., Procópio, S. O., Silva, E. A. M., Silva, A. A. & Rufino, R. J. N. 2002. Estudos anatômicos de folhas de espécies de plantas daninhas: II - *Bidens pilosa*, *Emilia sonchifolia*, *Ageratum conyzoides* e *Sonchus asper*. *Planta Daninha*, 20, 327-335.
- Fox, J. 2002. Cox proportional-hazards regression for survival data. *An R and S-PLUS Companion to Applied Regression*, 1-18.
- Gilbert, J. D. & Manica, A. 2010. Parental care trade-offs and life-history relationships in insects. *The American Naturalist*, 176, 212-226.
- Giorgi, A. J., Forrester, J. A., Vandenberg, N. J., Whiting, M. F., Mchugh, J. V, Miller, K. B. & Shapiro, L. R. 2009. The evolution of food preferences in Coccinellidae. *Biological Control*, 51, 215–231.
- Griffin, M. L. & Yeargan, K. V. 2002. Factors potentially affecting oviposition site selection by the lady beetle *Coleomegilla maculata* (Coleoptera: Coccinellidae). *Environmental Entomology*, 31,112-119.
- Grimaldi, D. & Engel, M. S. 2005. Evolution of the insects. *Cambridge University Press*, EUA.
- Hadfield, J. 2010. MCMC Methods for multi-response generalized linear mixed models: the mcmcglmm R package. *Journal of Statistical Software*, 33, 1-22.
- Hagen, K. S. 1962. Biology and ecology of predaceous Coccinellidae. *Annual Review of Entomology*, 7, 289-326.
- Hill, G. E. & McGraw, K. J. 2006. Bird coloration: function and evolution (Vol. 2). *Harvard University Press*, EUA.
- Hodek, I., van Emden, H. F. & Honěk, A. 2012. Ecology and behaviour of the ladybird beetles (Coccinellidae), *Blackwell Publishing Ltd.*, Chichester, UK.
- Hussain, J., Muhammad, Z., Ullah, R., Khan, F. U., Khan, I. U., Khan, N., Ali, J & Jan, S. 2010. Evaluation of the chemical composition of *Sonchus eruca* and *Sonchus asper*. *Journal of American Science*, 6,231-235.
- Işıkber, A. A. & Copland, M. J. W. 2002. Effects of various aphid foods on *Cycloneda sanguinea*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 102, 93–97.
- Jiménez-Cortés, J. G., Serrano-Meneses, M. A. & Córdoba-Aguilar, A. 2012. The effects of food shortage during larval development on adult body size, body mass, physiology and developmental time in a tropical damselfly. *Journal of Insect Physiology*, 58, 318-26.

- Jimoh, F. O., Adedapo, A. A. & Afolayan, A. J. 2011. Comparison of the nutritive value, antioxidant and antibacterial activities of *Sonchus asper* and *Sonchus oleraceus*. *Records of Natural Products*, 5, 29-42.
- Kazana, E., Pope, T. W., Tibbles, L., Bridges, M., Pickett, J. A., Bones, A. M., Powell, G. & Rossiter, J. T. 2007. The cabbage aphid: a walking mustard oil bomb. *Proceedings of the Royal Society*, 274, 2271–2277.
- Kekkonen, J., Jensen, H., Brommer, J. E. 2012. Morphometric differentiation across house sparrow *Passer domesticus* populations in Finland in comparison with the neutral expectation for divergence. *Ibis*, 154, 846–857.
- Kindlmann, P. & Dixon, A. F. G. 1993. Optimal foraging in ladybird beetles (Coleoptera: Coccinellidae) and its consequences for their use in biological control. *European Journal of Entomology*, 90, 443-450.
- Kindlmann, P., Ameixa, O. M., & Dixon, A. F. 2011. Ecological effects of invasive alien species on native communities, with particular emphasis on the interactions between aphids and ladybirds. *BioControl*, 56, 469-476.
- Lucas, E. 2005. Intraguild predation among aphidophagous predators. *European Journal of Entomology*, 102, 351-364.
- Lundgren, J. G. 2009. Nutritional aspects of non-prey foods in the life histories of predaceous Coccinellidae. *Biological Control*, 51, 294–305.
- Maia, R., Eliason C. M., Bitton, P. P., Doucet S. M. & Shawkey, M. D. 2013. pavo: an R package for the perceptual analysis, visualization and organization of spectral color data. (Submitted).
- Mangel, M. 1987. Oviposition site selection and clutch size in insects. *Journal of Mathematical Biology*, 25, 1-22.
- Michaud, J. P. 2002 Invasion of the Florida citrus ecosystem by *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) and asymmetric competition with a native species, *Cycloneda sanguinea*. *Environmental Entomology*, 31,827–835
- Michaud, J. 2005. On the assessment of prey suitability in aphidophagous Coccinellidae. *European Journal of Entomology*, 102, 385–390.
- Montgomery, R. 2006. Analyzing colors. Em Hill, G. E, & McGraw, K. J., eds. Bird coloration. Volume 1- Mechanisms and measurements. *Harvard University Press*, Cambridge, EUA.
- Mooney, H. A., & Cleland, E. E. 2001. The evolutionary impact of invasive species. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98, 5446-5451.

- Morales, J. & Burandt, C. L. 1985. Interactions between *Cycloneda sanguinea* and the brown citrus aphid: Adult feeding and larval mortality. *Environmental entomology*, 14, 520-522.
- Moran, N. A. 1986. Morphological adaptation to host plants in *Uroleucon* (Homoptera: Aphididae). *Evolution*, 40, 1044-1050.
- Moran, N. A. & Jarvik, T. 2010. Lateral transfer of genes from fungi underlies carotenoid production in aphids. *Nature*, 328, 624–627.
- Mousseau, T. A. & Dingle, H. 1991. Maternal effects in insect life histories. *Annual Review of Entomology*, 36, 511–534.
- Mousseau, T. A. & Fox, C. W. 1998. Maternal effects as adaptations. *Oxford University Press*, EUA.
- Obrycki, J. J. & Kring, T. J. 1998. Predaceous Coccinellidae in biological control. *Annual Review of Entomology*, 43, 295-321.
- Obrycki, J. J., Harwood, J. D., Kring, T. J., & Neil, R. J. O. 2009. Aphidophagy by Coccinellidae : Application of biological control in agroecosystems. *Biological Control*, 51, 244–254.
- Omkar, R. B. & James, B. E. 2004. Influence of prey species on immature survival, development, predation and reproduction of *Coccinella transversalis* Fabricius (Col., Coccinellidae). *Journal of Applied Entomology*, 128, 150–157.
- Ornborg, J., Andersson, S., Griffith, S. C. & Sheldon, B. C. 2002. Seasonal changes in a ultraviolet structural colour signal in blue tits, *Parus caeruleus*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 76, 237-245.
- Osorio, D., Miklósi, A. & Gonda, Z. S. 1999. Visual ecology and perception of coloration patterns by domestic chicks. *Evolutionary Ecology*, 13, 673–689.
- Pell, J.K., Baverstock, J., Roy, H. E., Ware R. L. & Majerus, M. E. N. 2008. Intraguild predation involving *Harmonia axyridis*: a review of current knowledge and future perspectives. *Bio-Control*, 53, 147–168.
- Pettersson, J., Ninkovic, V., Glinwood, R., Birkett, M. A., & Pickett, J. A. 2005. Foraging in a complex environment- semiochemicals support searching behaviour of the seven spot ladybird. *European Journal of Entomology*, 102, 365-370.
- Pettersson, J., Ninkovic, V., Glinwood, R., Abassi, S. A., Birkett, M., Pickett, J., & Wadhams, L. 2008. Chemical stimuli supporting foraging behaviour of *Coccinella septempunctata* L.(Coleoptera: Coccinellidae): volatiles and allelobiosis. *Applied entomology and zoology*, 43, 315-32.

- Pianka, E. R. 1970. On r and k selection. *The American Naturalist*, 104, 592-597.
- Pianka, E. R. 1976. Natural selection of optimal reproductive tactics. *American Zoologist*, 16, 775-784.
- Polis, G. A., Myers, C. A. & Holt, R.D. 1989. The ecology and evolution of intraguild predation: Potential competitors that eat each other. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20, 297-330.
- R Development Core Team. 2012. R: A language and environment for statistical computing. *R Foundation for Statistical Computing*, Vienna, Austria.
- Raak-van den Berg, C. L., De Lange, H. J., & Van Lenteren, J. C. 2012. Intraguild predation behaviour of ladybirds in semi-field experiments explains invasion success of *Harmonia axyridis*. *PloS one*, 7, e40681, 1-11.
- Resitarits, W. J. 1996. Oviposition site choice and life history evolution. *American Zoologist*, 36, 205-215.
- Ricklefs, R. E. 2003. A economia da natureza. *Guanabara Koogan*, Rio de Janeiro, Brasil.
- Santos, E. S. A. & Nakagawa, S. 2012. The costs of parental care: a meta-analysis of the trade-off between parental effort and survival in birds. *Journal of Evolutionary Biology*, 25, 1911-1917.
- Santos, E. S. A., Jamieson, I. G., Santos, L. L. S. & Nakagawa, S. 2013. Low genetic and morphological differentiation between an introduced population of dunnocks in New Zealand and an ancestral population in England. *Biological Invasions*, 15, 185-197.
- Sarmiento, R. A., Venzon, M., Pallini, A., Oliveira, E. E., & Janssen, A. 2007. Use of odours by *Cycloneda sanguinea* to assess patch quality, *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 124, 313-318.
- Seago, A. E., Giorgi, J. A., Li, J. & Słipiński, A. 2011. Phylogeny, classification and evolution of ladybird beetles (Coleoptera: Coccinellidae) based on simultaneous analysis of molecular and morphological data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 60, 137-51.
- Seagraves, M. 2009. Lady beetle oviposition behavior in response to the trophic environment. *Biological Control*, 51, 313-322.
- Slansky, F. & Scriber, J. M. 1985. Food consumption and utilization. *Comprehensive Insect Physiology, Biochemistry and Pharmacology*, 4, 87-163.
- Slansky, F. & Rodriguez, G. 1986. Nutritional ecology of insects, mites, spiders and related invertebrates. *Wiley-Interscience Publication*, New York, EUA.

- Sloggett, J. J. 2012. *Harmonia axyridis* invasions: Deducing evolutionary causes and consequences. *Entomological Science*, 15, 261–273.
- Snyder, W. E., Joseph, S. B., Preziosi, R. F. & Moore, A. J. 2000. Nutritional benefits of cannibalism for the lady beetle *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) when prey quality is poor. *Environmental Entomology*, 29, 1173-1179.
- Taylor, F. 1981. Ecology and evolution of physiological time in insects. *The American Naturalist*, 117, 1-23.
- Therneau, T. 2012. A package for survival analysis in Survival R package, version 2.37-2.
- van Emden, H. F. & Harrington, R. 2007. Aphids as crop pests. *CAB International*, Massachusetts, EUA.
- Völkl, W., Mackauer, M., Pell, J. K. & Brodeur, J. 2007. Predators, parasitoids and pathogens. Em: Van Emden H. F. & Harrington R. H. 2007. Aphids as crop pests. *CAB International*, 187–233.

Considerações Finais

Foi demonstrado no presente estudo que as espécies de joaninha estudadas, embora sejam polípagas e coexistam no ambiente, ocupam nichos distintos. Assim, apesar de serem predadores generalistas que ocupam, em maior escala, o mesmo ambiente, as diferentes espécies de joaninhas usaram o habitat de maneira diferenciada umas das outras. A estruturação da comunidade estudada foi influenciada pela distribuição dos indivíduos de cada espécie nos diferentes estágios de desenvolvimento avaliados. As posturas das joaninhas foram as que tiveram maior associação com espécies de plantas e pulgões específicos. Foi demonstrado que fêmeas de joaninhas preferem sítios específicos para realizar oviposição. Essa preferência decorre de um efeito da planta na escolha maternal e também a adequação do recurso alimentar (pulgão) para desenvolvimento da prole imatura e características fenotípicas da prole adulta.

A partir dos resultados obtidos no presente estudo, pode-se acrescentar uma nova questão sobre interação intraespecífica de duas espécies amplamente estudadas: *C. sanguinea*, espécie nativa das Américas (Araujo-Siqueira & Almeida 2006), e *H. axyridis*, espécie invasora que exclui outras espécies nativas de joaninhas (Brown *et al.* 2011, Michaud 2002). Foi demonstrado que larvas de *H. axyridis* não conseguem se desenvolver quando alimentadas com *Uroleucon* e que *C. sanguinea* se desenvolve melhor quando alimentada com *Uroleucon* do que com *Brevicoryne*. É possível que *H. axyridis* exclua competitivamente algumas espécies nativas apenas em alguns sítios (plantas específicas), mas que essas espécies nativas ainda permaneçam no ambiente ocupando nichos que *H. axyridis* parece não conseguir invadir, como é o caso do pulgão *Uroleucon*. Assim, a partir de observações *in situ* e informações geradas a partir de experimentos, o conhecimento sobre o padrão de preferência por plantas específicas como sítio de oviposição e do efeito do ambiente na aptidão dos indivíduos pode ser utilizado em práticas de manejo dos agroecossistemas para potencializar o efeito do controle biológico natural das joaninhas sobre os pulgões.

Referências bibliográficas

- Araujo-Siqueira, M. & Almeida, L. M. De. 2006. Estudo das espécies brasileiras de *Cycloneda* Crotch (Coleoptera, Coccinellidae). *Revista Brasileira de Zoologia*, 23, 550–568.
- Brown, M. J., Thomas, C. E., Lombaert, E. & Jeffries, D. L. 2011. The global spread of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae): distribution, dispersal and routes of invasion. *BioControl*, 56, 23-641.
- Ellis, A. M. 2008. Linking movement and oviposition behaviour to spatial population distribution in the tree hole mosquito *Ochlerotatus triseriatus*. *The Journal of animal ecology*, 77, 156–66.
- Evans, E. W. 2003. Searching and reproductive behaviour of female aphidophagous ladybirds (Coleoptera: Coccinellidae): a review. *European Journal of Entomology*, 100, 1-10.
- Ferran, A. & Dixon, A. F. G. 1993. Foraging behavior of ladybird larvae (Coleoptera: Coccinellidae). *European Journal of Entomology*, 90, 383-402.
- Hutchinson, G.E. 1957. "Concluding remarks". *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22, 415–427.
- Kindlmann, P. & Dixon, A. F. G. 1993. Optimal foraging in ladybird beetles (Coleoptera: Coccinellidae) and its consequences for their use in biological control. *European Journal of Entomology*, 90, 443-450.
- Michaud, A. J. 2002. Invasion of the Florida citrus ecosystem by *Harmonia axyridis* (Coleoptera : Coccinellidae) and asymmetric competition with a native species, *Cycloneda sanguinea*. *Environmental Entomology*, 31, 827–835.
- Morris, D. W. 2003. Toward an ecological synthesis: a case for habitat selection. *Oecologia*, 136, 1–13.
- Obrycki, J. J. & Kring, T. J. 1998. Predaceous Coccinellidae in biological control. *Annual Review of Entomology*, 43, 295-321.
- Resitarits, W. J. 1996. Oviposition site choice and life history evolution. *American Zoologist*, 36, 205-215.
- Ricklefs, R. E. 2003. A economia da natureza. *Guanabara Koogan*, Rio de Janeiro, Brasil.
- Seagraves, M. 2009. Lady beetle oviposition behavior in response to the trophic environment. *Biological Control*, 51, 313-322.
- Tilman, D. 1982. Resource competition and community structure. *Princeton University Press*, Princeton, EUA.