

ECOLOGY, BEHAVIOR AND BIONOMICS

Influência da Temperatura na Frequência de Cópula de *Anticarsia gemmatalis* Hübner e *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae)PATRÍCIA MILANO¹, EVONEO BERTI FILHO¹, JOSÉ R.P. PARRA² E FERNANDO L. CÔNSOLI³

¹Lab. Entomologia Florestal, ²Lab. Biologia de Insetos, ³Lab. Ecologia Nutricional e Molecular de Interações entre Artrópodes e Microrganismos. Depto. Entomologia, Fitopatologia e Zoologia Agrícola. ESALQ/USP, Avenida Pádua Dias 11, C. postal 9, Piracicaba, 13418-900, SP
patmilano@gmail.com; eberti@esalq.usp.br; jrpparra@esalq.usp.br; fconsoli@esalq.usp.br

Neotropical Entomology 37(5):528-535 (2008)

Temperature Effects on the Mating Frequency of *Anticarsia gemmatalis* Hübner and *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae)

ABSTRACT - This paper deals with the influence of temperature on the mating frequency of two lepidopterans, *Anticarsia gemmatalis* Hübner and *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith), which use different strategies of allocation, and with the utilization of nutrients for their reproductive activities. The insects were reared on artificial diets at 25°C, and the adults were exposed to five temperatures (15, 20, 25, 30, and 35°C) to observe the influence of each temperature on their mating frequency, fecundity, fertility and longevity. The temperature affected the mating frequency of both species, being more evident at 15°C and 35°C, mainly for *A. gemmatalis*, which presented a drastic reduction on mating activities. The highest number of matings were observed from 20°C to 30°C, with *S. frugiperda* presenting mating activity (0-8) much higher than that of *A. gemmatalis* (0-2), but no correlation was observed among the number of matings and all other biological parameters evaluated (fecundity, fertility and longevity). However, *S. frugiperda* showed a positive correlation between fecundity and mating activity of females ($r = 0.589$; $P = 0.003$) at 25°C. The highest fecundities were observed at temperatures from 20°C to 30°C for *S. frugiperda* and at 25°C for *A. gemmatalis*. For both species, the longevity of males and females decreased as temperature increased.

KEY WORDS: Reproduction, defoliator caterpillar, spermatophore, fecundity

RESUMO - Este trabalho estudou a influência da temperatura na frequência de cópula de *Anticarsia gemmatalis* Hübner e *Spodoptera frugiperda* J. E. Smith, que empregam diferentes estratégias de alocação, e a utilização de nutrientes para suas atividades reprodutivas. Os insetos foram criados em dieta artificial a 25°C, sendo a influência da temperatura na frequência de cópula, fecundidade, fertilidade e longevidade de adultos avaliada em cinco temperaturas (15, 20, 25, 30 e 35°C). A temperatura afetou a frequência de cópula de ambas as espécies, sendo o seu efeito mais evidente nas temperaturas extremas estudadas (15°C e 35°C), principalmente, para *A. gemmatalis*, que apresentou redução drástica em sua atividade de cópula. Temperaturas intermediárias (20°C a 30°C) permitiram o maior número de cópulas, com *S. frugiperda* apresentando (até oito cópulas) atividade de cópula muito superior à de *A. gemmatalis* (até duas cópulas). Mesmo com a variação encontrada na atividade de cópula nas diferentes temperaturas, não foi verificada correlação entre o número de cópulas e os demais parâmetros biológicos observados (fecundidade, fertilidade e longevidade), com exceção da fecundidade de *S. frugiperda* a 25°C, que apresentou correlação positiva com a atividade de cópula nessa temperatura ($r = 0,589$; $P = 0,003$), indicando que as alterações na atividade reprodutiva desse inseto foram decorrentes, basicamente, de sua resposta à temperatura. Fêmeas de *S. frugiperda* foram mais fecundas nas temperaturas entre 20°C e 30°C e as de *A. gemmatalis* a 25°C. A longevidade de ambos os sexos decresceu com o aumento da temperatura para as duas espécies estudadas.

PALAVRAS-CHAVE: Reprodução, lagarta desfolhadora, espermatóforo, fecundidade

A temperatura é um dos fatores abióticos mais importantes que afeta a biologia de insetos, provocando alterações no metabolismo, desenvolvimento e reprodução, principalmente, quando expostos a extremos térmicos (Chapman 1998). Tais alterações são causadas diretamente pela temperatura por serem os insetos organismos pecilotérmicos, em que a atividade metabólica está diretamente relacionada à temperatura, resultando em taxas de crescimento mais elevadas em temperaturas mais altas (Moscardi *et al.* 1981, Bavaresco *et al.* 2002, Pessoa *et al.* 2004).

A reprodução de insetos, além de ser afetada direta ou indiretamente pela temperatura, é dependente ainda de fatores como o comportamento de corte, disputas territoriais por parceiros e frequência de cópulas, entre outros aspectos reprodutivos (Thornhill & Alcock 1983, Wickman 1985, Larsson & Kustvall 1990, Ritchie *et al.* 2001, Hedrick *et al.* 2002).

A frequência de cópula em insetos é um dos aspectos reprodutivos que pode influenciar o sucesso reprodutivo, visto que além da transferência de esperma, há também a transferência de substâncias adicionais presentes no ejaculado dos machos no momento da cópula, cuja função pode ser nutritiva e/ou moduladora, influenciando a fecundidade e fertilidade das fêmeas (Boggs & Gilbert 1979, Thornhill & Alcock 1983, Arnqvist & Nilsson 2000). Porém, tais parâmetros podem ser afetados não somente pela frequência de cópulas (Opp & Prokopy 1986), mas também pela idade (Delisle & Bouchard 1995, Roggers & Marti 1996, Seth *et al.* 2002) e o tamanho dos adultos (Bergstrom *et al.* 2002), além do processo de maturação do ovário que, por sua vez, pode ser afetado pela temperatura (Taufers *et al.* 2000, Crema & Castelo Branco 2004) e/ou por fatores nutricionais (Jervis *et al.* 2001, Jervis *et al.* 2005).

Assim, sabendo que a temperatura afeta o metabolismo de insetos e, por conseqüência, influencia a reprodução dos mesmos, a presente pesquisa buscou avaliar a influência da temperatura na frequência de cópulas de *Anticarsia gemmatalis* Hübner e *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith), espécies que apresentam estratégia reprodutiva diferenciada pois a primeira necessita de alimentação na fase adulta e a segunda, não necessita (Milano *et al.* submetido), e verificar as alterações causadas na fecundidade, fertilidade e longevidade dos adultos em ambas as espécies em condições de laboratório.

Material e Métodos

A. gemmatalis e *S. frugiperda* obtidas a partir da quinta geração de populações mantidas em laboratório, renovadas anualmente pela introdução de insetos de campo, foram criadas em dieta artificial à base de feijão, germe de trigo, proteína de soja, caseína e levedura (Mihsfeldt & Parra 1999) e mantidas em condições controladas até a pupação ($25 \pm 2^\circ\text{C}$, UR $60 \pm 10\%$ e fotofase 14h). As pupas foram sexadas e pesadas 48h antes da emergência dos adultos, baseando-se na duração da fase pupal de *A. gemmatalis* (10 dias) (Silva 1981) e *S. frugiperda* (11 dias) (Nalim 1991).

Para minimizar a variação causada pelo efeito do peso na reprodução, os experimentos foram realizados utilizando pupas

fêmeas com 240 mg a 255 mg, e machos de *A. gemmatalis* com 260 mg a 285 mg e pupas fêmeas e machos de *S. frugiperda* com 270 mg a 295 mg. Após pesadas, as pupas de *A. gemmatalis* e *S. frugiperda* foram colocadas em placas de Petri (9 cm de diâmetro e 2 cm de altura) forradas com papel filtro umedecido e transferidas para gaiolas de emergência formadas por tubo de PVC (20 cm de altura e 10 cm de diâmetro), forradas em seu interior com papel do tipo sulfite.

Após a emergência, 25 casais de *A. gemmatalis*, escolhidos ao acaso, foram transferidos para cada uma das temperaturas estudadas, 15, 20, 25, 30 e 35°C . Os casais foram colocados em gaiola cilíndrica (40 cm de altura e 30 cm de diâmetro) revestida por tecido tipo tule (Fig. 1A), e transferidos para câmaras climatizadas, tipo BOD, ajustadas as temperaturas testadas (60 ± 10 UR; 14h de fotofase). No início da escotofase, das quatro lâmpadas presentes em cada BOD, três foram retiradas, sendo, apenas uma mantida acesa e envolta por uma proteção de papel cartão de cor preta (Fig. 1B). Esse procedimento foi realizado com a finalidade de manter luminosidade mínima necessária para garantir o acasalamento nessa espécie (Magrini 1993).

Os casais foram mantidos em gaiolas de acasalamento revestidas por tule durante 48h, sendo posteriormente individualizados em gaiolas de PVC (20 cm de altura e 10 cm de diâmetro), forradas em seu interior com papel do tipo sulfite, contendo solução aquosa de mel a 10% como alimento (Fig. 1C). Os casais individualizados foram mantidos nas mesmas temperaturas em que permaneceram durante o período de acasalamento. As gaiolas de acasalamento e manutenção dos adultos foram umedecidas a cada 24h durante a condução dos bioensaios.

Para *S. frugiperda*, adultos recém-emergidos foram escolhidos ao acaso e 25 casais, por temperatura, foram individualizados em gaiolas de PVC (Fig. 1C) forradas em seu interior por papel jornal (Parra, 1996), contendo apenas água para os adultos e, umedecidas a cada 24h durante a condução dos bioensaios.

O número de cópulas realizado pelas espécies em estudo, em cada temperatura avaliada, foi determinado pela verificação do número de espermatóforos presentes na bolsa copuladora das fêmeas após sua morte. Nenhum processo químico foi empregado para a observação dos espermatóforos, pois estes foram facilmente reconhecidos após dissecação das fêmeas utilizando-se microscópio estereoscópico. Foram observadas, ainda, a fecundidade e a fertilidade, esta determinada pela viabilidade da segunda postura, a longevidade dos adultos, a porcentagem de acasalamento e o número médio de posturas.

Os dados foram submetidos a análise de variância e as médias foram comparadas pelo teste de Tukey ($P < 0,05$). Somente os dados de longevidade das fêmeas de *S. frugiperda* foram transformados por $\log(y)$ pelo Método Potência Ótima de Box-Cox (Box & Cox 1964).

Resultados e Discussão

O número de cópulas de *A. gemmatalis* e *S. frugiperda* foi afetado pela temperatura, sendo reduzido nos extremos térmicos de 15°C e 35°C (Tabela 1). No entanto, o número

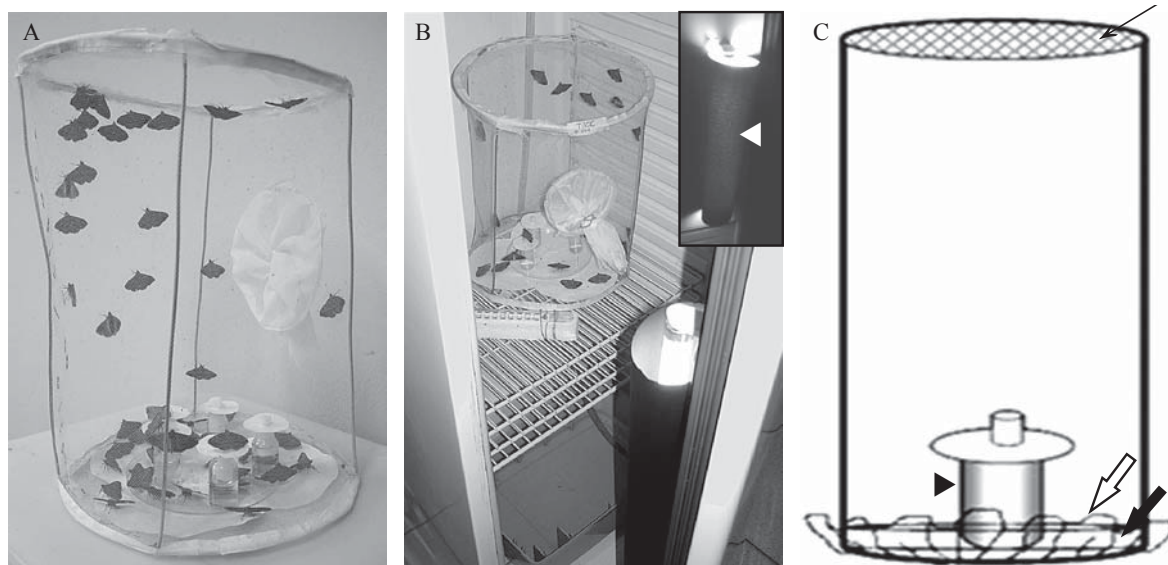


Fig.1. A - Gaiola revestida por tule, utilizada para acasalamento de *A. gemmatalis*; B - Gaiola no interior de uma câmara climatizada (BOD), contendo uma lâmpada envolvida por papel cartão preto, utilizada durante o período de escotofase; C - Gaiola de PVC utilizada para a manutenção dos adultos de ambas as espécies na BOD. ► frasco contendo alimento (mel a 10%) ou água; ▷ detalhe da lâmpada envolvida por papel cartão; ⇨ placa de Petri (10 cm de diâmetro) no interior da gaiola utilizada como suporte para o frasco de alimento/água; ➔ plástico preso por elástico fechando a parte inferior da gaiola; → tule fechando a parte superior da gaiola.

de cópulas realizado por ambas as espécies estudadas não apresentou nenhuma correlação com as demais variáveis observadas (fecundidade, fertilidade e longevidade), com exceção da fecundidade de *S. frugiperda* a 25°C, a qual demonstrou estar diretamente correlacionada com a atividade de cópula dessa espécie (Pearson Product Moment Correlation, $r = 0,589$, $P = 0,003$).

Tabela 1. Número de cópulas de *A. gemmatalis* e *S. frugiperda* em cinco temperaturas constantes ($60 \pm 10\%$ UR; 14h fotofase).

Temperatura (°C)	<i>A. gemmatalis</i> (IV)	<i>S. frugiperda</i> (IV)
15	$0,1 \pm 0,07$ b (0 - 1)	$2,0 \pm 0,27$ bc (0 - 5)
20	$1,1 \pm 0,09$ a (0 - 2)	$3,5 \pm 0,34$ a (0 - 8)
25	$1,3 \pm 0,11$ a (0 - 2)	$3,2 \pm 0,29$ ab (0 - 6)
30	$1,5 \pm 0,13$ a (0 - 2)	$2,5 \pm 0,37$ abc (0 - 7)
35	$0,1 \pm 0,09$ b (0 - 1)	$1,3 \pm 0,19$ c (0 - 4)

Médias \pm erro padrão seguidas de mesma letra na coluna não diferem entre si pelo teste de Tukey ($P < 0,05$). (IV) Intervalo de variação.

Os resultados obtidos nessa pesquisa concordaram com aqueles observados na literatura em relação à influência da temperatura no número de cópulas de insetos, o qual pode aumentar (Cook 1994, Kindle *et al.* 2006) ou diminuir (Fay & Meats 1983) com a elevação térmica. Assim, apesar de não ter havido correlação entre o número de cópulas e os parâmetros biológicos observados, para *S. frugiperda*, mantida a 25°C, o maior número de cópulas implicou em aumento da fecundidade, concordando com dados presentes na literatura (revisado por Arnqvist & Nilsson 2000). Apesar de a temperatura provocar variações, como mencionado anteriormente, a frequência de cópulas pode influenciar, de forma diferenciada, a fecundidade e longevidade das fêmeas de ambas as espécies estudadas (Milano 2008).

As maiores porcentagens de acasalamento para ambas as espécies foram verificadas entre 20°C e 30°C (Tabela 1) (Fig. 2A e 2B). Nessa faixa térmica, os resultados obtidos para *A. gemmatalis* (Fig. 2A) aproximaram-se dos resultados observados por Leppla *et al.* (1977). Já as menores porcentagens de acasalamento observadas a 15°C e 35°C ocorreram, provavelmente, devido à influência da temperatura no metabolismo de insetos. Adultos de *A. gemmatalis* permaneceram imóveis a maior parte do tempo, tanto nas gaiolas de acasalamento como nas de manutenção de adultos, na temperatura mínima estudada. Já na temperatura extrema (35°C), os insetos movimentaram-se pouco e procuraram constantemente pelo alimento, mesmo durante o período da escotofase. Provavelmente, esse comportamento se deva à baixa atividade metabólica nas temperaturas inferiores e à desidratação em temperaturas elevadas, uma vez que a

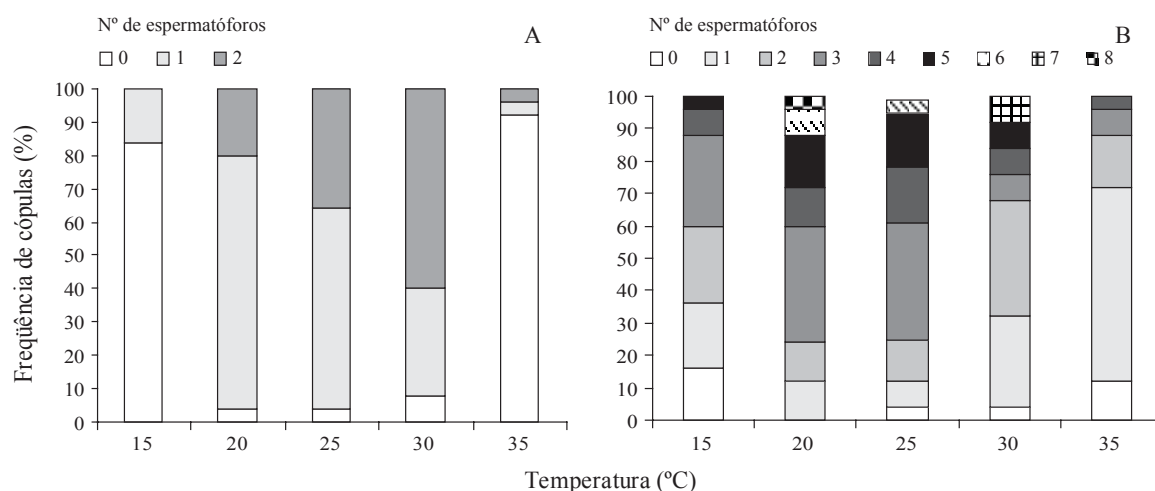


Fig. 2. Frequência de cópulas de fêmeas de *A. gemmatalis* (A) e *S. frugiperda* (B) em cinco temperaturas ($60 \pm 10\%$ UR; 14h fotofase) baseando-se no número de espermatóforos presentes na bolsa copuladora.

reação dos insetos frente a extremos térmicos pode variar entre as espécies, provocando alterações no metabolismo dos mesmos e, por consequência, no comportamento e reprodução (Chapman 1998).

O número de cópulas de *S. frugiperda* entre 20°C e 30°C foi semelhante ao observado por Simmons & Marti (1992) e, na temperatura de 25°C, foi superior aos valores obtidos por Burton & Perkins (1972) e Nalim (1991), que foram 2,6 e 2,2, respectivamente.

A atividade de cópula sofreu redução em ambas as espécies nas temperaturas extremas de 15°C e 35°C (Tabela 1). Assim, sabendo-se que o número de cópulas pode afetar os parâmetros biológicos (fecundidade, fertilidade e longevidade) de insetos (Arnqvist & Nilsson, 2000), os dados obtidos nestas temperaturas extremas foram suprimidos das análises estatísticas de *A. gemmatalis* devido ao número limitado de casais que copularam.

A fecundidade de *A. gemmatalis* não foi afetada pelo número de cópulas nas temperaturas de 20°C ($r = 0,239$, $P = 0,261$); 25°C ($r = 0,094$, $P = 0,660$) e 30°C ($r = 0,191$, $P = 0,382$). O número médio de ovos colocados foi maior a 25°C (Tabela 2), concordando com os dados obtidos em observações

anteriores disponíveis para essa espécie (Moscardi *et al.* 1981; Silva 1981; Magrini 1993, 1996). *S. frugiperda* também não teve sua fecundidade afetada pelo número de cópulas, com exceção das observações realizadas a 25°C, temperatura na qual a fecundidade foi diretamente relacionada ao número de acasalamentos (Fig. 3), concordando com resultados presentes na literatura, que demonstram que a fecundidade de insetos pode ser dependente do número de cópulas, sendo, na maioria das vezes, esse número positivamente relacionado à fecundidade (Svärd & McNeil 1994, Costa *et al.* 1998, Hsu & Wu 2000).

No limite térmico inferior de 15°C, a fecundidade de *S. frugiperda* foi inferior à observada às temperaturas de 20°C a 30°C (Tabela 3), porém foi superior à registrada por Bowling (1967), Burton & Perkins (1972) e Ferraz (1982) em temperaturas mais elevadas. No extremo térmico de 35°C, *S. frugiperda* realizou a deposição de ovos, diferindo das observações prévias realizadas por Ferraz (1982), que indicavam a incapacidade dessa espécie em ovipositar nessa temperatura. Os resultados obtidos na presente pesquisa diferem dos encontrados na literatura nos limites térmicos de 15°C e 35°C, possivelmente devido ao método utilizado,

Tabela 2. Influência da temperatura no número de ovos, viabilidade da 2ª postura e longevidade dos adultos de *A. gemmatalis* em cinco temperaturas ($60 \pm 10\%$ UR; 14h fotofase).

Temperatura (°C)	Fecundidade (ovos/fêmea)	Viabilidade da 2ª postura (%)	Longevidade (dias)	
			Fêmeas	Machos
15	*	*	*	*
20	448,4 ± 38,24 b	90,0 ± 1,32 a	16,3 ± 0,67 a	16,3 ± 0,86 a
25	638,3 ± 51,44 a	89,2 ± 4,92 a	13,4 ± 0,64 b	11,9 ± 0,68 b
30	447,2 ± 57,18 b	68,4 ± 7,70 b	11,7 ± 0,62 b	11,6 ± 0,61 b
35	*	*	*	*

Médias ± erro padrão seguidas de mesma letra na coluna não diferem entre si pelo teste de Tukey ($P < 0,05$).

* Os dados obtidos nas temperaturas de 15°C e 35°C foram insuficientes para serem analisados.

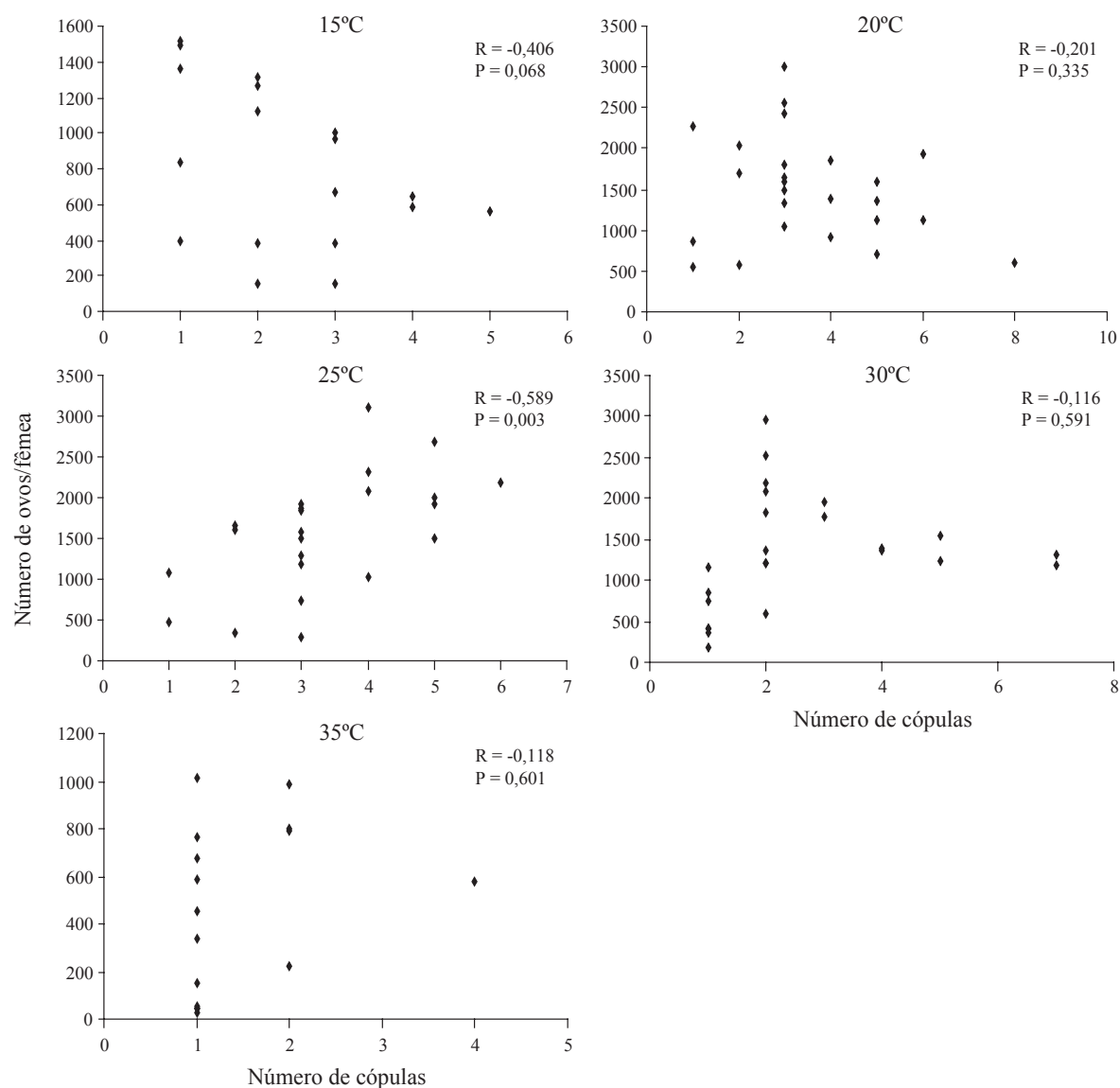


Fig. 3. Influência da frequência de cópula na fecundidade de *S. frugiperda* em cinco temperaturas constantes ($60 \pm 10\%$ UR; 14h fotofase).

especialmente em relação à manutenção de umidade nas gaiolas de acasalamento durante a condução dos bioensaios, o que poderia explicar o fato de *S. frugiperda* ovipositar a 35°C.

A viabilidade dos ovos de *A. gemmatalis* foi maior a 20°C e 25°C (Tabela 2) e superior à encontrada por Moscardi (1979) em temperaturas mais elevadas, diferenças essas decorrentes, possivelmente, da manutenção de umidade aos ovos, geração de insetos e dieta artificial utilizada.

A viabilidade dos ovos de *S. frugiperda* foi alta entre 15°C e 30°C (Tabela 3), diferindo da observada por Busato et al. (2005) quando estudaram dois biótipos de *S. frugiperda* entre 18°C e 32°C. Ferraz (1982) e Busato et al. (2005)

registraram a maior viabilidade dos ovos para *S. frugiperda* a 25°C, com valores superiores aos encontrados por Nalim (1991) e Souza et al. (2001). A temperatura de 35°C foi a mais prejudicial à reprodução dessa espécie, com viabilidade nula. As variações entre os dados obtidos na presente pesquisa e os disponíveis na literatura podem estar relacionadas à abordagem experimental empregada pelos diferentes autores, com variações em fatores como, método, umidade e fontes de alimento (dietas artificiais e dieta natural, no caso milho).

A longevidade dos adultos de ambas as espécies decresceu com o aumento da temperatura (Tabelas 2 e 3), sendo os resultados obtidos para *A. gemmatalis* semelhantes aos observados por Moscardi et al. (1981) e Magrini et al. (1996)

Tabela 3. Influência da temperatura no número de ovos, viabilidade da 2ª postura e longevidade dos adultos de *S. frugiperda* em cinco temperaturas ($60 \pm 10\%$ UR; 14h fotofase).

Temperatura (°C)	Fecundidade (ovos/fêmea)	Viabilidade da 2ª postura (%)	Longevidade (dias)	
			Fêmeas ¹	Machos
15	761,7 ± 104,42 b	100,0 ± 0,00 a	20,7 ± 3,81 a	19,0 ± 0,72 a
20	1500,1 ± 130,09 a	99,9 ± 0,08 a	13,1 ± 2,59 b	11,8 ± 0,47 b
25	1571,2 ± 148,93 a	99,9 ± 0,09 a	9,1 ± 2,22 c	10,2 ± 0,48 bc
30	1327,1 ± 143,82 a	99,9 ± 0,05 a	7,8 ± 1,10 c	8,7 ± 0,34 c
35	443,0 ± 86,68 b	0,0 ± 0,00 b	6,4 ± 1,18 d	6,3 ± 0,28 d

¹ Dados transformados log(y).

Médias ± erro padrão seguidas de mesma letra nas colunas não diferem entre si pelo teste de Tukey ($P < 0,05$).

e para *S. frugiperda*, aos observados por Ferraz (1982), Nalim (1991), Busato *et al.* (2005).

Durante a condução dessa pesquisa ocorreram “cópulas imperfeitas” para *S. frugiperda*, definidas pela transferência incompleta do espermatóforo para a fêmea. Esse fenômeno ocorreu porque apenas a parte do bulbo do espermatóforo foi introduzida na fêmea, mantendo a parte tubular presa no aparelho reprodutor do macho, fazendo com que o casal permanecesse em cópula e causando, por consequência, a morte prematura dos mesmos. Isso foi observado em todas as temperaturas testadas, sendo mais freqüente a 35°C (Fig. 4). Seth *et al.* (2002) observaram a transferência do espermatóforo e a transferência de espermatozóide durante a cópula de *S. litura* (F.) e verificaram que 30 min. após a cópula, a parte tubular do espermatóforo ainda estava parcialmente dentro do aparelho genital do macho. A transferência do espermatóforo foi finalizada aos 45 min., mas o bulbo do espermatóforo continha apenas metade das secreções, tornando-se completamente cheio, na bolsa copuladora da fêmea, após 60 min. Através deste estudo, pode-se hipotetizar que o processo de transferência de espermatóforos em *S. frugiperda* é semelhante ao de *S. litura*, e que a temperatura afetou a cópula de *S. frugiperda* no momento de transferência do espermatóforo, não

permitindo que o macho concluísse a transferência por motivos ainda desconhecidos.

Portanto, na presente pesquisa, fica evidente que a temperatura afetou a freqüência de cópulas de ambas as espécies estudadas, sendo *A. gemmatalis* aparentemente mais sensível aos extremos térmicos de 15°C e 35°C, condições em que não foram obtidas cópulas suficientes para a análise de dados. A correlação entre temperatura, atividade de cópula e fecundidade foi observada apenas para a espécie *S. frugiperda* na temperatura de 25°C, havendo correlação positiva entre atividade de cópula e fecundidade.

Agradecimento

À CAPES pela concessão da bolsa de doutorado o que permitiu a realização desta pesquisa.

Referências

- Arnqvist, G. & T. Nilsson. 2000. The evolution of polyandry: Multiple mating and female fitness in insects. *Anim. Behav.* 60: 145-164.
- Bavaresco, A., M.S. Garcia, A.D. Grützmacher, J. Foresti & R. Ringenberg. 2002. Biologia e exigências térmicas de *Spodoptera cosmioides* (Walk.) (Lepidoptera: Noctuidae). *Neotrop. Entomol.* 31: 49-54.
- Bergstrom, J., C. Wiklund & A. Kaitala. 2002. Natural variation in female mating frequency in a polyandrous butterfly: Effects of size and age. *Anim. Behav.* 64: 49-54.
- Boggs, C.L. & L.E. Gilbert. 1979. L. E. Male contribution to egg production in butterflies: Evidence for transfer of nutrients at mating. *Sci.* 206: 83-84.
- Bowling, C.C. 1967. Rearing of two lepidopterous pests of rice on a common artificial diet. *J. Econ. Entomol.* 60: 1215-1216.
- Box, G.E.P. & D.R. Cox. 1964. An analysis of transformations. *J. R. Statist. Soc.* 26: 211-252.
- Burton, R.L. & W.D. Perkins. 1972. WSB, a new laboratory diet for the corn earworm and the fall armyworm. *J. Econ. Entomol.* 65: 385-386.

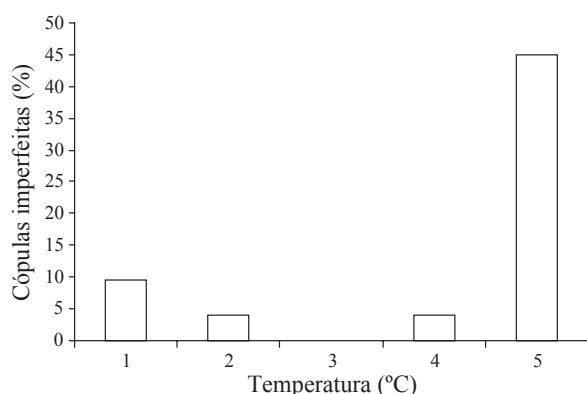


Fig. 4. Ocorrência de “cópulas imperfeitas” de *S. frugiperda* em cinco temperaturas constantes ($60 \pm 10\%$ UR; 14h fotofase).

- Busato, G.R., A.D. Grützmacher, M.S. Garcia, F.P. Giolo, M.J. Zotti & J.M. Bandeira. 2005. Exigências térmicas e estimativa do número de gerações dos biótipos “milho” e “arroz” de *Spodoptera frugiperda*. *Pesqu. Agropec. Bras.* 40: 329-335.
- Chapman, R.F. 1998. *The insects: Structure and function*, Cambridge, Cambridge University Press, 770p.
- Cook, D.F. 1994. Influence of temperature on copula duration and mating propensity in *Lucilia cuprina* Wiedemann (Diptera: Calliphoridae). *J. Aust. Entomol. Soc.* 33: 5-8.
- Costa, M.L.M., M. Borges & E.F. Vilela. 1998. Biologia reprodutiva de *Euschistus heros* (F.) (Heteroptera: Pentatomidae). *An. Soc. Entomol. Bras.* 27: 559-568.
- Crema, A. & M. Castelo Branco. 2004. Impacto da temperatura e fotoperíodo no desenvolvimento ovariano e oviposição da traça-das-crucíferas. *Hortic. Bras.* 22: 305-308.
- Delisle, J. & A. Bouchard. 1995. Male larval nutrition in *Choristoneura rosaceana* (Lepidoptera: Tortricidae): an important factor in reproductive success. *Oecologia (Berlin)* 104: 508-517.
- Fay, H.A.C. & A. Meats. 1983. The influence of age, ambient temperature, thermal history and mating history on mating frequency in males of the Queensland fruit fly, *Dacus tryoni* (Diptera: Trypetidae). *Entomol. Exp. Appl.* 34: 273-276.
- Ferraz, M.C.V.D. 1982. Determinação das exigências térmicas de *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith, 1797) (Lepidoptera: Noctuidae) em cultura de milho. Dissertação de mestrado. Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, USP, Piracicaba, 75p.
- Hedrick, A., D. Perez, N. Lichti & J. Yew. 2002. Temperature preferences of male field crickets (*Gryllus integer*) after their mating calls. *J. Comp. Physiol. A: Neuroethol. Sens. Neural Behav. Physiol.* 188: 799-805.
- Hsu, M.H. & W.J. Wu. 2000. Effects of multiple mating on female reproductive output in the cat flea (Siphonaptera: Pulicidae). *J. Med. Entomol.* 37: 828-834.
- Jervis, M.A., C.L. Boggs & P.N. Ferns. 2005. Egg maturation strategy and its associated trade-offs: A synthesis focusing on Lepidoptera. *Ecol. Entomol.* 30: 359-375.
- Jervis, M.A., G.E. Heimpel, P.N. Ferns, J.A. Harvey & N.A.C. Kidd. 2001. Life-history strategies in parasitoid wasps: A comparative analysis of ‘ovigeny’. *J. Anim. Ecol.* 70: 442-458.
- Kindle, T.K., K.M. Johnson, T.M. Ivy, C.B. Weddle & S.K. Salaluk. 2006. Female mating frequency increases with temperature in two cricket species, *Gryllodes sigillatus* and *Acheta domesticus* (Orthoptera: Gryllidae). *Can. J. Zool.* 84: 1345-1350.
- Larsson, F.K. & V. Kustvall. 1990. Temperature reverses size-dependent male mating success of a cerambycid beetle. *Funct. Ecol.* 4: 85-90.
- Leppla, N.C., T.R. Ashley, R.H. Guy & G.D. Butler. 1977. Laboratory life history of the velvetbean caterpillar. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 70: 217-220.
- Magrini, E.A. 1993. Tabela de vida para *Anticarsia gemmatalis* Hübner 1818 (Lepidoptera: Noctuidae) em condições de laboratório. Dissertação de mestrado. Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, USP, Piracicaba, 77p.
- Magrini, E.A., S. Silveira Neto, J.R.P. Parra & P.S.M. Botelho. 1996. Efeito da temperatura sobre a capacidade de postura e longevidade de *Anticarsia gemmatalis* Hübner (Lepidoptera: Noctuidae) em laboratório. *Rev. Agric.* 71: 93-103.
- Mihsfeldt, L.H. & J.R.P. Parra. 1999. Biologia de *Tuta absoluta* (Meyrick 1917) em dieta artificial. *Sci. Agric.* 56: 769-776.
- Milano, P. 2008. Influência da nutrição e temperatura na reprodução de representantes de Noctuidae, Crambidae, Tortricidae e Elachistidae. Tese de doutorado. Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, USP, Piracicaba, 75p.
- Moscardi, F. 1979. Effect of soybean crop phenology on development, leaf consumption, and oviposition of *Anticarsia gemmatalis* Hübner. Ph.D. thesis. University Gainesville, 139p.
- Moscardi, F., C.S. Barfield & G.E. Allen. 1981. Effects of temperature on adult velvetbean caterpillar oviposition, egg hatch and longevity. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 74: 167-171.
- Nalim, D.M. 1991. Biologia, nutrição quantitativa e controle de qualidade de populações de *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith, 1797) (Lepidoptera: Noctuidae) em duas dietas artificiais. 1991. Tese de doutorado. Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, USP, Piracicaba, 150p.
- Opp, S.B. & R.J. Prokopy. 1986. Variation in laboratory oviposition by *Rhagoletis pomonella* (Diptera: Tephritidae) in relation to mating status. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 79: 705-710.
- Parra, J.R.P. 1996. Técnicas de criação de insetos para programas de controle biológico. Piracicaba, FEALQ, 137p.
- Pessoa, L.G.A., M.V. Leite, S. de Freitas & G.C. Garbin. 2004. Efeito da variação da temperatura sobre o desenvolvimento embrionário e pós-embrionário de *Ceraeochrysa paraguayana* (Navás) (Neuroptera: Chrysopidae). *Arq. Inst. Biol.* 71: 473-476.
- Ritchie, M.G., M. Saarikettu, S. Livingstone & A. Hoikkala. 2001. Characterization of female preference functions for *Drosophila montana* courtship song and a test of the temperature coupling hypothesis. *Evolution* 55: 721-727.
- Rogers, C.E. & O.G.J.R. Marti. 1996. Beet armyworm (Lepidoptera: Noctuidae): Effects of age at first mating on reproductive potential. *Fla. Entomol.* 70: 402-410.
- Seth, R.K., J.J. Kaur, D.K. Rao & S.E. Reynolds. 2002. Sperm transfer during mating, movement of sperm in the female reproductive tract, and sperm precedence in the common cutworm *Spodoptera litura*. *Physiol. Entomol.* 27: 1-14.
- Silva, R.F.P. 1981. Aspectos biológicos e nutrição de *Anticarsia gemmatalis* Hübner (Lepidoptera: Noctuidae) em meios natural e artificial e influência da temperatura e fotoperíodo no seu desenvolvimento. Dissertação de mestrado. Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”, USP, Piracicaba, 130p.

- Simmons, A.M. & O.G. Marti. 1992. Mating by the fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae): Frequency, duration, and effect of temperature. *Environ. Entomol.* 21: 371-375.
- Souza, A.M.L., C.J. Ávila & J.R.P. Parra. 2001. Consumo e utilização de alimento por *Diatraea saccharalis* (Fabr.) (Lepidoptera: Pyralidae), *Heliothis virescens* (Fabr.) e *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) em duas temperatura. *Neotrop. Entomol.* 30: 11-17.
- Svärd, L. & J.N. McNeil. 1994. Female benefit, male risk: Polyandry in the true armyworm *Pseudaletia unipuncta*. *J. Behav. Ecol. Sociobiol.* 35: 319-326.
- Tauffer, M., J.C. do Nascimento, I.B.M. da Cruz & A.K. de Oliveira. 2000. Efeito da temperatura na maturação ovariana e longevidade de *Anastrepha fraterculus* (Wied.) (Diptera: Tephritidae). *An. Soc. Entomol. Bras.* 29: 639-648.
- Thornhill, R. & A. Alcock. 1983. The evolution of insect mating systems. Harvard University Press, Cambridge, 546p.
- Wickman, P.C. 1985. The influence of temperature on the territorial and mate locating behaviour of the small heath butterfly, *Coenonympha pamphilus* (L.) (Lepidoptera: Satyridae). *J. Behav. Ecol. Sociobiol.* 16: 233-238.

Received 12/II/08. Accepted 12/IX/08.
