

## CONTROLE BIOLÓGICO

### Custos Ecofisiológicos do Cuidado Maternal em *Antiteuchus sepulcralis* (Fabricius) (Hemiptera: Pentatomidae)

ADÃO V. SANTOS E GILBERTO S. ALBUQUERQUE

Laboratório de Proteção de Plantas, CCTA, Universidade Estadual do Norte Fluminense, Av. Alberto Lamego, 2000, 28015-620, Campos dos Goytacazes, RJ. E-mail: adao@uenf.br, gsa@uenf.br

---

*Neotropical Entomology* 30(1): 105-111 (2001)

#### Ecophysiological costs of maternal care in *Antiteuchus sepulcralis* (Fabricius) (Hemiptera: Pentatomidae)

**ABSTRACT** - The study of the life-history traits related to maternal care in *Antiteuchus sepulcralis* (Fabricius) was carried out with 28 females and their egg masses on the host plant *Hibiscus pernambucensis* Arruda (Malvaceae). Each egg mass and its respective mother were placed in separate sleeve cages and checked daily for development and mortality from September/97 to May/98 (average temperature = 27.7°C). In a second experiment, the mother's strategy for defending its egg mass against the egg parasitoid *Phanuropsis semiflaviventris* Girault (Hymenoptera: Scelionidae) was observed in an acrylic box. The duration of the egg stage was 6.2 days, whereas the five nymphal instars lasted 6.8, 19.0, 19.5, 22.5, and 22.7 days, respectively. Thus, the average period from egg to adult was 96.7 days. On average, the maternal-care period lasted 21.6 days, from oviposition until the first days of the second instar. The fecundity of *A. sepulcralis* corresponded to 28.0 eggs for females reared in the greenhouse and 27.6 eggs for females collected in the field; only one egg mass is oviposited in their life. Females used their body, antenna, and legs to keep parasitoids away from the eggs; there was no evidence of chemical defense. The efficiency of the protective behavior was inversely related to the number of parasitoids present. The relatively long developmental time and reduced fecundity, allied with the fact that females do not feed during the long protection period and are probably more exposed to natural enemies, represent significant ecophysiological costs associated with the evolution of maternal care in *A. sepulcralis*.

**KEY WORDS:** Insecta, development, fecundity, natural enemies, subsocial behavior.

**RESUMO** - Para estudar as características biológicas relacionadas com o cuidado maternal em *Antiteuchus sepulcralis* (Fabricius), foram feitas observações em 28 fêmeas, com suas respectivas posturas, criadas na planta hospedeira *Hibiscus pernambucensis* Arruda (Malvaceae). As posturas foram individualizadas em gaiolas de filó e verificadas diariamente no período de setembro/97 a maio/98, à temperatura média de 27,7°C. Para observar as estratégias de defesa exibidas pela fêmea, colocaram-se um ou mais indivíduos do parasitóide *Phanuropsis semiflaviventris* Girault (Hymenoptera: Scelionidae) em uma caixa de acrílico com a mãe e sua postura. *A. sepulcralis* apresentou cinco instares ninfais com a duração média de 6,8, 19,0, 19,5, 22,5 e 22,7 dias, respectivamente. O estágio de ovo durou em média 6,2 dias, totalizando um período médio de ovo a adulto de 96,7 dias. O período de proteção materna durou em média 21,6 dias, da oviposição até os primeiros dias do segundo instar. A fecundidade de *A. sepulcralis* foi de 28,0 ovos para as fêmeas mantidas na casa-de-vegetação e de 27,6 para as fêmeas coletadas no campo; somente uma postura é produzida durante sua vida. A fêmea de *A. sepulcralis* defende a sua postura utilizando o corpo como escudo e as antenas e pernas para afastar os parasitóides; não houve evidência do uso de alomônio das glândulas metatorácicas nesta proteção. O sucesso do comportamento de defesa foi menor quando na presença de dois ou mais parasitóides na caixa de acrílico. O desenvolvimento prolongado, a baixa fecundidade e o longo período de proteção, juntamente com o fato da fêmea não se alimentar nesta fase e de ficar provavelmente mais exposta a inimigos naturais, representam custos ecofisiológicos significativos associados à evolução do cuidado maternal em *A. sepulcralis*.

**PALAVRAS-CHAVE:** Insecta, comportamento subsocial, desenvolvimento, fecundidade, inimigos naturais.

O comportamento subsocial em insetos caracteriza-se pelo cuidado que os adultos (fêmeas e/ou machos) exercem sobre sua prole. A proteção dos ovos e das larvas ou ninfas contra inimigos naturais (predadores e parasitóides) ou dessecação auxilia na sua sobrevivência, crescimento e desenvolvimento (Eickwort 1981, Tallamy 1984). Esse comportamento foi descrito para espécies pertencentes a 11 ordens; em Hemiptera, por exemplo, ele pode ser encontrado em 43 gêneros, pertencentes a 14 famílias (Bequaert 1935, Wilson 1971, Eickwort 1981, Tallamy & Wood 1986, Schuh & Slater 1995).

A evolução do cuidado maternal tem sido atribuída à resposta a um ou mais fatores adversos do ambiente. Dentre estes fatores, os mais comuns são a carência de recursos alimentares, condições físicas rigorosas e uma intensa ação de inimigos naturais (Tallamy & Schaefer 1997), sendo o último indicado como o fator preponderante para a maioria dos insetos subsociais (Tallamy & Denno 1982, Kudo *et al.* 1992, Mappes & Kaitala 1994, Kudo 1996, Kudo & Ishibashi 1996). Os investimentos da mãe que exibe o cuidado são elevados: a) redução na fecundidade ocasionada pela perda de nutrientes, uma vez que não se alimenta nesta fase, b) redução na taxa de crescimento intrínseca (custos fisiológicos) e c) maior exposição a inimigos naturais (custo ecológico) (Tallamy & Denno 1982, Tallamy 1984, Tallamy & Schaefer 1997). Isto talvez explique por que o cuidado maternal evoluiu em relativamente poucos insetos; a maioria não o apresenta, utilizando-se de outras estratégias menos custosas e mais eficientes de proteção aos ovos, como por exemplo diminuição do número de ovos na postura, distribuição dos ovos no tempo e no espaço, envolvimento dos ovos com uma camada protetora e oviposição no interior de tecidos vegetais (Tallamy 1984, Tallamy & Schaefer 1997).

O gênero *Antiteuchus* Dallas, pertencente à família Pentatomidae, subfamília Discocephalinae, é composto por 41 espécies descritas, das quais 25 ocorrem no Brasil, principalmente na região Norte (Ruckes 1964, Engleman 1976, Engleman & Rolston 1983, Rolston 1993). Este gênero é apropriado para estudos de comportamento subsocial, pois esta característica é aparentemente sinapomórfica no grupo; várias espécies com este comportamento já foram descritas, e não se conhecem espécies sem o mesmo (Callan 1944, Barrera 1973, Eberhard 1975). Por esta razão, utilizou-se *Antiteuchus sepulcralis* (Fabricius) neste estudo, uma espécie comum na região Norte Fluminense, porém praticamente desconhecida em termos de sua biologia e comportamento.

Com o objetivo de determinar os custos ecofisiológicos envolvidos no cuidado maternal de *A. sepulcralis*, estudaram-se algumas características biológicas relevantes associadas a este comportamento, visando compará-las com as de outras espécies de Pentatomidae subsociais e não subsociais registradas na literatura. As características selecionadas foram: a) duração do período ovo-adulto, b) fecundidade e

longevidade dos adultos e c) período e comportamento de proteção da prole contra inimigos naturais.

## Material e Métodos

**1. Biologia e Comportamento de *A. sepulcralis*.** Adultos, posturas (com suas respectivas mães) e ninfas de *A. sepulcralis* usados nos experimentos foram coletados nas plantas hospedeiras *Bauhinia* sp. (Leguminosae) e principalmente *Hibiscus pernambucensis* Arruda (Malvaceae), em áreas urbanas (referidas como “campo” daqui em diante) das cidades de Campos dos Goytacazes e São Fidélis, norte do Estado do Rio de Janeiro. Espécimes “voucher” estão depositados no Departamento de Entomologia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

**a) duração do período ovo-adulto.** Foram coletadas posturas no campo, juntamente com as respectivas mães, logo após o término da oviposição; quando isto não foi possível, coletaram-se apenas aquelas que não demonstraram desenvolvimento embrionário, o que é facilmente observável através do cório transparente.

Logo após a coleta, as posturas foram transferidas para duas plantas de *H. pernambucensis* mantidas em gaiolas teladas, no interior de uma casa-de-vegetação. Após a transferência, cada postura foi envolvida por uma gaiola de filó para evitar a dispersão das ninfas. No total, foram observadas 28 posturas, sendo 18 coletadas no campo e 10 provenientes de fêmeas emergidas nas gaiolas, entre os meses de setembro de 1997 e maio de 1998. Para verificar o efeito da temperatura no desenvolvimento dos estágios imaturos, em diferentes períodos do ano, as posturas foram divididas em quatro grupos distintos (Fig. 1). As observações foram diárias, anotando-se as datas de eclosão e ecdises das ninfas e emergência dos adultos. A temperatura foi monitorada diariamente através de um termômetro de máxima e mínima.

**b) fecundidade e longevidade dos adultos.** Após o término do cuidado maternal, as fêmeas (25 na casa-de-vegetação e 20 no campo) foram marcadas no escutelo com caneta de tinta colorida de secagem rápida (marca Sanford-Sharpie), a fim de se observar o número de posturas ovipositadas e a longevidade das mesmas.

**c) duração do cuidado maternal.** Todas as posturas coletadas foram acompanhadas para determinar o período em que a fêmea protege sua prole. Estas observações foram feitas simultaneamente com as dos itens (a) e (b).

**d) observação e descrição do comportamento de proteção efetuado pela fêmea.** As fêmeas de *A. sepulcralis* foram observadas em uma caixa de acrílico (11,5 x 11,5 x 2 cm). Cada fêmea, juntamente com sua postura, foi colocada no centro da caixa. Após dez minutos, foram adicionadas uma, duas, três, quatro ou cinco fêmeas fertilizadas do parasitóide de ovo *Phanuropsis semiflaviventris* Girault (Hymenoptera: Scelionidae), correspondendo a cinco

tratamentos. Cada tratamento foi repetido cinco vezes, totalizando 25 fêmeas de *A. sepulcralis* observadas.

## 2. Observações de *P. semiflaviventris* em Laboratório.

**a) criação.** Posturas parasitadas de *A. sepulcralis* foram coletadas no campo e transferidas para placas de Petri e mantidas em câmara tipo BOD a  $25 \pm 1^\circ\text{C}$  e 14h de fotofase. Após a emergência e acasalamento dos adultos de *P. semiflaviventris*, fêmeas foram transferidas para outras placas de Petri e induzidas a ovipositar em novas posturas, a fim de se manter um número adequado de parasitóides para os testes. Em cada placa foi mantida uma mecha de algodão embebida em solução de mel a 10%, que, além de alimentar os parasitóides, contribuiu para manter a umidade relativamente alta no interior da placa.

**b) comportamento de oviposição.** Com o auxílio de um microscópio estereoscópico, dez fêmeas de *P. semiflaviventris* foram observadas em posturas sem a proteção de *A. sepulcralis*, para caracterizar o momento de oviposição do parasitóide. Após as fêmeas do parasitóide terem sido colocadas na caixa de acrílico, foram observadas até que realizassem a sua primeira oviposição ou então até que suas investidas mostrassem um certo padrão de repetição.

**c) tempo de desenvolvimento.** Os parasitóides foram induzidos a ovipositar em posturas provenientes de fêmeas de *A. sepulcralis* criadas em casa-de-vegetação. Uma ou duas fêmeas de *P. semiflaviventris* foram colocadas em placas de Petri contendo uma postura de *A. sepulcralis* sem a proteção materna. Após as fêmeas parasitarem um número suficiente de ovos, elas foram retiradas e as posturas ( $N = 11$ ) foram colocadas sobre papel filtro em placas de Petri e mantidas em câmara do tipo BOD a  $25 \pm 1^\circ\text{C}$  e 14h de fotofase. O papel filtro foi umedecido com água destilada a fim de propiciar umidade relativa adequada no interior da placa. Essas observações foram feitas à medida que havia disponibilidade de novas posturas na casa-de-vegetação e também de parasitóides no laboratório. Portanto, as 11 posturas não foram observadas simultaneamente.

## Resultados e Discussão

**Duração do Período Ovo-Adulto.** O estágio de ovo de *A. sepulcralis* teve duração média de 6,2 dias, enquanto os cinco

instares ninfais duraram em média 90,5 dias (Tabela 1). O período médio de ovo a adulto, 96,7 dias, foi similar àquele encontrado para outras espécies do gênero *Antiteuchus*, como *A. tripterus* (Fabricius), com desenvolvimento entre 84 e 99 dias ( $T = 24^\circ\text{C}$ ) (Lozano 1955, Umaña & Carballo 1995) e *A. variolosus* (Westwood), entre 79 e 83 dias ( $T = 22^\circ\text{C}$ ) (Barrera 1973). Por outro lado, esse tempo é longo quando comparado com a maioria dos pentatomídeos não sociais. Por exemplo, esse período é de cerca de 35 dias em *Euschistus heros* (Fabricius), 37 dias em *Nezara viridula* (Linnaeus) e 20 dias em *Oebalus poecilus* (Dallas) para temperaturas constantes situadas entre 24 e  $28^\circ\text{C}$ , em condições controladas (Harris & Todd 1980, Villas-Boas & Panizzi 1980, vide também revisão em Albuquerque 1989). Estes dados indicam que as espécies do gênero *Antiteuchus* tendem a apresentar um período mais prolongado de desenvolvimento que os demais representantes não sociais da família.

A sobrevivência de cada um dos estágios imaturos foi superior a 86% e no estágio de ovo chegou a 98,2%, sendo que 57,4% dos ovos iniciais resultaram em adultos (Tabela 1). As ninfas do primeiro instar permaneceram em volta da postura sob os cuidados da mãe, movimentaram-se pouco e não se alimentaram. Este comportamento é comum entre as espécies sociais do gênero *Antiteuchus* (Barrera 1973, Eberhard 1975, Umaña & Carballo 1995) e também em outras espécies de Hemiptera (Southwood & Hine 1950, Javahery 1986, Kudo *et al.* 1989). As ninfas do segundo instar permaneceram próximas à postura e à mãe somente nos seus primeiros dias; a seguir, moveram-se pela folha, pecíolo e ramos da planta, onde ficaram agrupadas em pequenos grupos. As ninfas do terceiro, quarto e quinto instares, bem como as do segundo, movimentaram-se prontamente quando perturbadas. No estudo de Eberhard (1975), as ninfas de segundo instar de *A. tripterus* não apresentaram agregação. Este comportamento foi diferente do aqui encontrado para as ninfas de segundo instar, que se comportaram conforme a descrição de Callan (1944). Segundo este autor, as ninfas de pentatomídeos apresentam hábitos similares de forte gregarismo nos primeiros instares, porém este hábito é muito menos pronunciado nos últimos instares e os adultos não apresentam hábito de agregação. Por outro lado, o comportamento dos adultos de *A. sepulcralis*, observado em casa-de-vegetação, difere da descrição de Callan (1944), pois

Tabela 1. Duração do ciclo de vida e sobrevivência de *A. sepulcralis* em casa-de-vegetação, baseadas em 28 posturas observadas no período de setembro/97 a maio/98 ( $T=27,7 \pm 2,0^\circ\text{C}$ ).

Estágio	N*	Duração (dias, média $\pm$ DP)	Intervalo de variação (dias)	Sobrevivência (%)
Ovo	766	6,2 $\pm$ 0,60	5 - 7	98,2
1º instar	710	6,8 $\pm$ 0,85	5 - 9	92,7
2º instar	615	19,0 $\pm$ 2,38	13 - 23	86,6
3º instar	540	19,5 $\pm$ 2,04	15 - 24	87,8
4º instar	504	22,5 $\pm$ 1,75	18 - 26	93,3
5º instar	448	22,7 $\pm$ 2,07	16 - 27	88,9
Ovo-Adulto	448	96,7 $\pm$ 5,06	82 - 110	57,4

\*N<sub>inicial</sub> = 780 ovos

estes formaram agregações de até sete indivíduos juntamente com ninfas de quarto e quinto instar, o que também foi observado para *A. tripterus* por Liceras & Castro (1987).

A temperatura é o fator abiótico que mais influencia no desenvolvimento da maioria dos insetos, e, à medida que esta aumenta, o desenvolvimento também tende a ser mais rápido, até atingir seu ótimo (Wigglesworth 1972). Em *A. sepulcralis*, como as observações foram feitas em condições onde não foi possível controlar a temperatura, estas relações não puderam ser determinadas claramente. Mesmo assim, na Fig. 1, observa-se que o período de ovo a adulto teve duração mais curta nos períodos de temperatura média mais elevada.

este que contrasta com o observado para a maioria das espécies subsociais do gênero *Antiteuchus*, que se enquadram no primeiro caso acima.

**Duração do Cuidado Maternal.** A proteção materna durou em média  $21,6 \pm 4,50$  dias, abrangendo desde o momento da oviposição até os primeiros dias do segundo instar (Fig. 2). Nenhuma fêmea ausentou-se da postura, bem como nenhuma foi observada alimentando-se durante este período. O menor tempo de duração do cuidado maternal ocorreu nos períodos que apresentaram temperaturas médias relativamente maiores. Isto provavelmente seja devido ao desenvolvimento mais rápido dos estágios imaturos nestes períodos, o que liberaria

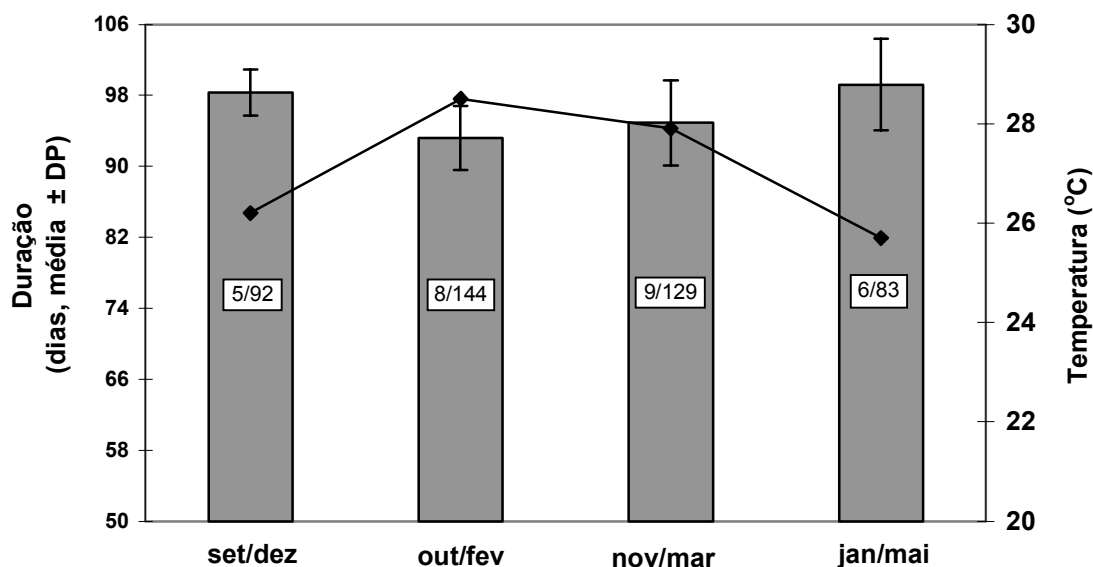


Figura 1. Duração média dos cinco instares de *A. sepulcralis* (barras) e temperatura média no período (linha), em casa-de-vegetação, entre os meses de setembro/97 e maio/98. Os valores nas barras referem-se ao tamanho amostral (número de posturas seguido do número de indivíduos observados).

**Fecundidade e Longevidade dos Adultos.** Nenhuma fêmea ovipositou mais de uma vez, sendo que a maioria das fêmeas marcadas abandonou a planta da casa-de-vegetação após o término do cuidado maternal. Outras ainda permaneceram na planta até dois meses após abandonarem a prole, porém sem ovipositar novamente. As fêmeas marcadas no campo não foram localizadas após o término do cuidado maternal. A fecundidade de *A. sepulcralis*, portanto, correspondeu ao número médio de ovos por postura, que foi de  $28,0 \pm 0,00$  para as fêmeas mantidas na casa-de-vegetação e de  $27,6 \pm 0,58$  (intervalo de variação de 26-28) para as fêmeas coletadas no campo.

Fêmeas de algumas espécies subsociais voltam a ovipositar após o término do cuidado maternal de sua primeira prole (Lozano 1955, Barrera 1973, Eberhard 1975, Tallamy & Horton 1990). Outras, porém, ovipositam apenas uma vez (Kudo *et al.* 1989, 1992, Mappes & Kaitala 1994, Tsukamoto *et al.* 1995). O último caso aplica-se a *A. sepulcralis*, resultado

a mãe da tarefa de proteção mais cedo.

**Estratégias de Defesa da Fêmea de *A. sepulcralis* e de Ataque do Parasitóide *P. semiflaviventris*.** Em geral, a fêmea de *A. sepulcralis* responde ao ataque do parasitóide com movimento das antenas, pernas e usando o corpo como escudo. Quando a fêmea de *P. semiflaviventris* aproxima-se pela parte anterior de *A. sepulcralis*, esta utiliza o movimento das antenas para defender sua postura. Quando o parasitóide aproxima-se da postura pela parte posterior ou pelas laterais, a mãe a defende com o auxílio de suas pernas medianas e posteriores e também com seu corpo. Muitas vezes o parasitóide é arremessado a alguns centímetros de distância pelo movimento brusco e violento das pernas que *A. sepulcralis* usa como defesa.

Quando o ataque é bem sucedido, a fêmea de *P. semiflaviventris* aproxima-se da postura, gira  $180^\circ$  e direciona seu abdome para os ovos já com o ovipositor estendido,

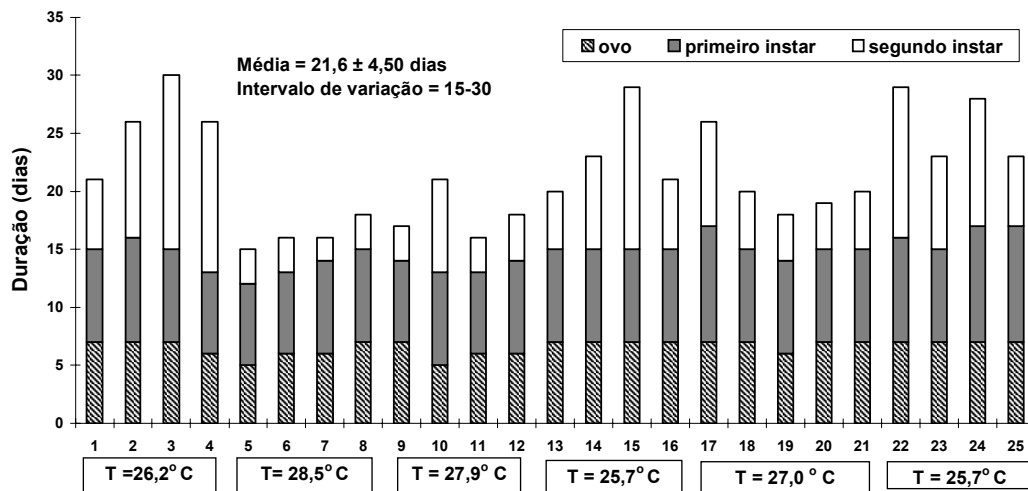


Figura 2. Duração do cuidado maternal em 25 fêmeas de *A. sepulcralis*, em casa-de-vegetação, observadas no período de setembro/97 a maio/98 (T = temperatura média no período).

mantendo seu corpo mais próximo à superfície da folha. A seguir, começa a mover-se em direção à postura e introduz o ovipositor na parte basal dos ovos de *A. sepulcralis*. Não foi observado nenhum movimento que caracterizasse uma marcação química dos ovos já parasitados.

Para realizar a sua primeira oviposição, parasitóides sozinhas precisaram de um tempo relativamente mais longo do que quando em grupos de dois ou mais. Enquanto um parasitóide tentou ovipositar pela parte anterior, os demais tentaram se aproximar pelas laterais ou pela parte posterior de *A. sepulcralis*. Algumas fêmeas que tentaram ovipositar sozinhas foram observadas ainda em tentativa de oviposição seis ou doze horas após terem sido colocadas na caixa de acrílico. Apesar de todos os esforços e dos fortes golpes com as pernas pela fêmea de *A. sepulcralis*, nenhum parasitóide observado desistiu das investidas de oviposição. No total, 82 ovos foram parasitados e deram origem a parasitóides, sendo que o tempo de desenvolvimento médio entre a oviposição e a emergência do adulto de *P. semiflaviventris* foi de  $11,0 \pm 0,96$  dias.

Eberhard (1975) usou a expressão "facilitação social" para a estratégia de ataque em conjunto de *P. semiflaviventris*, embora não a tenha detalhado. Conforme observado em *A. sepulcralis*, parece que esta colaboração entre os parasitóides também ocorre, pois a presença de mais de um parasitóide na caixa de acrílico parece ter dividido a atenção da fêmea de *A. sepulcralis*, diminuindo o seu sucesso de defesa. Entretanto, são necessários estudos mais detalhados para comprovar tal hipótese, como por exemplo se haveria alguma relação de parentesco entre os indivíduos que cooperam.

As fêmeas de *A. sepulcralis* não usaram o alomônio das glândulas metatorácicas para se defender dos parasitóides, o que seria claramente notado pelo odor característico na caixa

de acrílico. O uso do alomônio para defesa de *A. sepulcralis*, como na maioria dos Hemiptera, ocorreu somente em condições de maior ameaça, quando as fêmeas foram abordadas com objetos em movimento (como pinças, pincéis e bastões de madeira) ou nas tentativas de removê-las das posturas com a mão. Segundo Tachikawa & Schaefer (1985), Kudo *et al.* (1992) e Tsukamoto *et al.* (1995), os estímulos visuais são os desencadeadores deste tipo de resposta, que normalmente apresentam o mesmo padrão frente a objetos inanimados ou inimigos naturais. Portanto, as estratégias de defesa da fêmea consistiram em direcionar o corpo para a ameaça, formando um escudo protetor, usar as pernas para afastar o estímulo e, quando muito perturbadas, ejetar alomônio pelas glândulas metatorácicas, que foi seguido por uma contínua agitação das asas. De acordo com Tallamy & Denno (1981) e Tallamy & Schaefer (1997), o movimento das asas, que é uma resposta típica à investida de predadores, é uma forma de aumentar o volume do corpo na defesa. Em *A. sepulcralis*, este movimento sempre foi realizado após a eliminação do alomônio, o que nos leva a crer que esta também é uma forma de disseminar e direcionar a substância química para a ameaça, como descrito por Melksham (1984).

Pelos resultados aqui obtidos, comparados com os de outras espécies de *Antiteuchus* subsociais e de Pentatomidae não subsociais obtidos da literatura, é possível inferir que o cuidado maternal em *A. sepulcralis* envolve ao menos dois grandes custos: aumento no período de desenvolvimento dos estágios imaturos, o que aumenta sua exposição a inimigos naturais, e redução drástica nas taxas de fecundidade. O longo período de proteção, no qual as fêmeas não se alimentam, ocasiona perdas energéticas que provavelmente sejam determinantes da oviposição de uma única postura pelas fêmeas, além de acarretar um possível

terceiro custo, não testado - maiores riscos de ataque por predadores e parasitóides.

### Agradecimentos

A Jacquelyn L. Blackmer, Ricardo F. Monteiro e Magali Hoffmann pela leitura crítica das primeiras versões deste manuscrito. A Nara G. Silva pela ajuda nos trabalhos de campo. A Jocélia Grazia e José A. M. Fernandes (UFRGS) pela identificação de *A. sepulcralis* e a Norman F. Johnson (Ohio State University) pela identificação de *P. semiflaviventris*. À Fundação Estadual Norte Fluminense pelo financiamento da pesquisa e pela bolsa de Mestrado concedida ao primeiro autor e ao CNPq pela bolsa de Produtividade em Pesquisa concedida ao segundo autor.

### Literatura Citada

- Albuquerque, G.S. 1989.** Ecologia de populações, biologia e estratégias da história de vida de *Oebalus poecilus* (Dallas, 1851) (Hemiptera: Pentatomidae). Tese de Mestrado, UFRGS, Porto Alegre, 309p.
- Barrera, M. 1973.** Fauna del noroeste argentino: observaciones biológicas sobre *Antiteuchus variolosus* Westwood (Hemiptera: Pentatomidae). Acta. Zool. Lilloana 30: 141-162.
- Bequaert, J. 1935.** Presocial behavior among the Hemiptera. Bull. Brooklyn Entomol. Soc. 30: 177-191.
- Callan, E. McC. 1944.** Cacao stink bugs (Hem., Pentatomidae) in Trinidad, B.W.I. Rev. Entomol. 15: 321-324.
- Eberhard, W.G. 1975.** The ecology and behavior of a subsocial pentatomid bug and two scelionid wasps: strategy and counterstrategy in a host and its parasites. Smithson. Contrib. Zool. 205, 39p.
- Eickwort, G.C. 1981.** Presocial insects, p. 199-280. In H.R. Hermann (ed.). Social insects, vol. 2. New York, Academic Press, 491p.
- Engleman, H.D. 1976.** *Antiteuchus rolstoni*, a new species of Discocephalinae from Colombia (Hemiptera: Pentatomidae) J. Kans. Entomol. Soc. 49: 533-536.
- Engleman, H.D. & L.H. Rolston. 1983.** Eight new species of *Antiteuchus* Dallas (Hemiptera: Pentatomidae). J. Kans. Entomol. Soc. 56: 175-189.
- Harris, V.E. & J.W. Todd. 1980.** Duration of immature stages of the southern green stink bug, *Nezara viridula* (L.), with a comparative review of previous studies. J. Georgia Entomol. Soc. 15: 114-124.
- Javahery, M. 1986.** Biology and ecology of *Picromerus bidens* (Hemiptera: Pentatomidae) in southeastern Canada. Entomol. News 97: 87-98.
- Kudo, S. 1996.** Ineffective maternal care of a subsocial bug against a nymphal parasitoid - a possible consequence of specialization to predators. Ethology 102: 227-235.
- Kudo, S. & E. Ishibashi. 1996.** Maternal defence of a leaf beetle is not effective against parasitoids but is against pedestrian predators. Ethology 102: 560-567.
- Kudo, S., K. Maeto & K. Osaki. 1992.** Maternal care in the red-headed spruce web-spinning sawfly, *Cephalcia isschikii* (Hymenoptera: Pamphiliidae). J. Insect Behav. 5: 783-795.
- Kudo, S., M. Sato & M. Ohara. 1989.** Prolonged maternal care in *Elasmucha dorsalis* (Heteroptera: Acanthosomatidae). J. Ethol. 7: 75-81.
- Liceras, L. & G. Castro. 1987.** *Antiteuchus tripterus* (Fabricius) (Hemiptera, Pentatomidae) plaga nueva del cacao. Rev. Peru. Entomol. 30: 105.
- Lozano, R.S. 1955.** Biología del *Mecistorhinus tripterus* F. (Hem. Pentatomidae) y su posible influencia en la transmisión de la moniliasis del cacao. Cacao en Colombia 4: 15-42.
- Mappes, J. & A. Kaitala. 1994.** Experiments with *Elasmucha grisea* L. (Heteroptera: Acanthosomatidae): does a female parent bug lay as many eggs as she can defend? Behav. Ecol. 5: 314-317.
- Melksham, J.A. 1984.** Colonial oviposition and maternal care in two strains of *Leptobyrsa decora* Drake (Hemiptera: Tingidae). J. Aust. Entomol. Soc. 23: 205-210.
- Rolston, L.H. 1993.** A key and diagnose for males of the *incurvia* species-group of *Antiteuchus* Dallas with descriptions of three new species (Hemiptera: Pentatomidae: Discocephalinae). J. New York Entomol. Soc. 101: 108-129.
- Ruckes, H. 1964.** The genus *Antiteuchus* Dallas, with descriptions of new species (Heteroptera, Pentatomidae, Discocephalinae). Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 127: 47-102.
- Schuh, R.T. & J.A. Slater. 1995.** True bugs of the world (Hemiptera: Heteroptera): classification and natural history. New York, Cornell University Press, 416p.
- Southwood, T.R.E. & D.J. Hine. 1950.** Further notes on the biology of *Sehirus bicolor* (L.) (Hem., Cydnidae). Entomol. Mon. Mag. 86: 299-301.
- Tachikawa, S. & C.W. Schaefer. 1985.** Biology of *Parastrachia japonensis* (Hemiptera: Pentatomidae)?

- idae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 78: 387-397.
- Tallamy, D.W. 1984.** Insect parental care. *Bioscience* 34: 20-24
- Tallamy, D.W. & C. Schaefer. 1997.** Maternal care in the Hemiptera: ancestry, alternatives, and current adaptive value, p. 94-115. In J.C. Choe & B.J. Crespi (eds.). *The evolution of social behavior in insects and arachnids*. Cambridge, Cambridge University Press, 541p.
- Tallamy, D.W. & L.A. Horton. 1990.** Costs and benefits of the egg-dumping alternative in *Gargaphia* lace bugs (Hemiptera: Tingidae). *Anim. Behav.* 39: 352-359.
- Tallamy, D.W. & R.F. Denno. 1981.** Maternal care in *Gargaphia solani* (Hemiptera: Tingidae). *Anim. Behav.* 29: 771-778.
- Tallamy, D.W. & R.F. Denno. 1982.** Life history trade-offs in *Gargaphia solani* (Hemiptera: Tingidae): the cost of reproduction. *Ecology* 63: 616-620.
- Tallamy, D.W. & T.K. Wood. 1986.** Convergence patterns in subsocial insects. *Annu. Rev. Entomol.* 31: 369-390.
- Tsukamoto, L.F., S. Nomakuchi, K. Kuki & S. Tojo. 1995.** Adaptiveness of parental care in *Parastrachia japonensis* (Hemiptera: Cydnidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 88: 374-383.
- Umaña, E. & M. Carballo. 1995.** Biología de *Antiteuchus tripterus* L. (Hemiptera: Pentatomidae) y su parasitoide *Trissolcus radix* (Johnson) (Hymenoptera: Scelionidae) en macadamia. *Man. Integr. Plagas* 38: 16-19.
- Villas-Boas, G.L. & A.R. Panizzi. 1980.** Biología de *Euschistus heros* (Fabricius 1798) em soja (*Glycine max* (L.) Merrill). *An. Soc. Entomol. Brasil* 9: 105-113.
- Wigglesworth, V.B. 1972.** *The principles of insect physiology*. 7 ed., London, Chapman and Hall, 827p.
- Wilson, E. O. 1971.** *The insect societies*. Cambridge, Mass., Harvard Univ. Press, 548p.

Recebido em 22/03/2000. Aceito em 12/01/2001.

---