



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"
Campus de Botucatu



CARLOS ALEXANDRE ALVES

**IMPACTO DE DIFERENTES TEMPERATURAS NAS CARACTERÍSTICAS
BIOLÓGICAS DE *Helicoverpa armigera* (Hübner, 1808) (LEPIDOPTERA:
NOCTUIDAE) DURANTE TRÊS GERAÇÕES**

BOTUCATU – SP

2017

CARLOS ALEXANDRE ALVES

**IMPACTO DE DIFERENTES TEMPERATURAS NAS CARACTERÍSTICAS
BIOLÓGICAS DE *Helicoverpa armigera* (Hübner, 1808) (LEPIDOPTERA:
NOCTUIDAE) DURANTE TRÊS GERAÇÕES**

Dissertação apresentada à Faculdade de
Ciências Agronômicas da UNESP – Campus
de Botucatu, para obtenção do título de
Mestre em Agronomia (Proteção de Plantas)

Orientadora: Profa. Dra. Regiane Cristina Oliveira de Freitas Bueno

BOTUCATU – SP

2017

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO TÉCNICA DE AQUISIÇÃO E TRATAMENTO DA INFORMAÇÃO - DIRETORIA TÉCNICA DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - UNESP - FCA - LAGEADO - BOTUCATU (SP)

A474i Alves, Carlos Alexandre, 1979-
Impacto de diferentes temperaturas nas características biológicas de *Helicoverpa armigera* (Hübner, 1808) (Lepidoptera: Noctuidae) durante três gerações / Carlos Alexandre Alves. - Botucatu : [s.n.], 2017
51 p. : tabs.

Dissertação (Mestrado) - Universidade Estadual Paulista, Faculdade de Ciências Agrônômicas, Botucatu, 2017
Orientador: Regiane Cristina Oliveira de Freitas Bueno
Inclui bibliografia

1. Lepidoptera. 2. Mudanças climáticas. 3. Ciclo de vida. 4. Temperatura. I. Bueno, Regiane Cristina Oliveira de Freitas. II. Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho" (Câmpus de Botucatu). Faculdade de Ciências Agrônômicas. III. Título.

"Permitida a cópia total ou parcial deste documento, desde que citada a fonte."

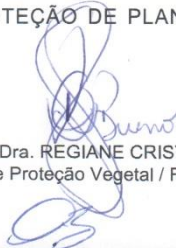
CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA DISSERTAÇÃO: IMPACTO DE DIFERENTES TEMPERATURAS NAS
CARACTERÍSTICAS BIOLÓGICAS DE *Helicoverpa armigera* (Hübner,
1808) (LEPIDOPTERA: NOCTUIDAE) DURANTE TRÊS GERAÇÕES

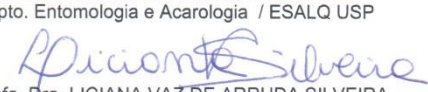
AUTOR: CARLOS ALEXANDRE ALVES

ORIENTADORA: REGIANE CRISTINA OLIVEIRA DE FREITAS BUENO

Aprovado como parte das exigências para obtenção do Título de Mestre em AGRONOMIA
(PROTEÇÃO DE PLANTAS), pela Comissão Examinadora:


Profa. Dra. REGIANE CRISTINA OLIVEIRA DE FREITAS BUENO
Dep de Proteção Vegetal / Faculdade de Ciências Agronômicas de Botucatu

Profa. Dra. CAROLINA REIGADA MONTOYA
Depto. Entomologia e Acarologia / ESALQ USP


Profa. Dra. LICIANA VAZ DE ARRUDA SILVEIRA
Depto. de Bioestatística / IB/Botucatu - Unesp

Botucatu, 30 de janeiro de 2017

DEDICO

Aos meus pais Antonio (*in memorian*) e Maria

Aos meus irmãos Adriano e Eduardo

A minha cunhada Vanessa

E ao meu sobrinho Davi

Por tudo

AGRADECIMENTOS

Primeiramente a Deus por ter me ajudado até aqui;

A minha família, pelo incentivo, amor e educação;

A Profa. Dra. Regiane, pela orientação, oportunidade, ensinamentos e amizade ao longo desses anos;

Ao Prof. Dr. Wilcken, por disponibilizar os equipamentos e o laboratório do LCBPF para que este trabalho pudesse ser executado;

Ao professor Dr. José Raimundo pela ajuda na análise estatística, dedicação e paciência.

À Faculdade de Ciências Agrônômicas, em especial ao Programa de Pós-Graduação em Agronomia – Proteção de Plantas, por ter me aceitado nestes últimos anos;

A CAPES pela concessão da bolsa de estudos;

Aos colegas de pós-graduação e amigos do AGRIMIP, Ana Laura, Bruna, Joanina, João, Joaz, Lais, Lucas, Marina e Nádia, por toda ajuda e conselhos que recebi, e principalmente pela amizade;

A todos os estagiários que contribuíram para a execução desse trabalho;

Aos meus grandes amigos Ana e Dona Aninha, Camila, Eliane, Gabriel, Karen, Leonardo, Janete, Nelci e Sandra, por todo companheirismo, paciência e pela amizade incondicional, muito obrigado.

RESUMO

Diversas espécies de insetos causam danos ao homem, incluindo, os relacionados a agricultura. Insetos-praga causam 1/3 da perda da produção, assim, é fundamental o controle destes insetos. Para que o controle seja eficaz é necessário conhecer as características biológicas do inseto, principalmente, as relacionadas aos fatores abióticos. A temperatura é o principal fator que atua na dinâmica populacional dos insetos, interferindo na sobrevivência, desenvolvimento, reprodução e comportamento. Entre as pragas mais severas, a *Helicoverpa armigera* possui ampla distribuição geográfica com registros de ocorrência na Europa, Ásia, África, Oceania e América. Além da ocorrência em quase todos continentes, essa espécie possui hábito migratório. Quando das condições de temperaturas são adversas e há escassez de alimento, *H. armigera* pode migrar até centenas de quilômetros para locais propícios para a sobrevivência. Diante disso, o objetivo deste trabalho foi avaliar a influência da temperatura no desenvolvimento e adaptação em três progênies de *H. armigera*. Concluiu-se que *H. armigera* pode adaptar-se próxima de temperaturas ótimas, cerca de 25°C e em temperaturas baixas, quando estas oscilam como ocorre no campo. Além disso, *H. armigera* pode, provavelmente, se desenvolver no período entressafra por manter-se em diapausa por um longo período.

Palavras-chave: Mudanças Climáticas; Fator abiótico; Ciclo de vida; Heliothinae

ABSTRACT

Several species of insect cause damage to humans, including those related to agriculture. Pest insects cause 1/3 of the loss of production, thus, the control of these insects are fundamental. For pest control to be efficient, it is essential to know the biological characteristics of the insect, especially in relation to the abiotic factors. Temperature is the main factor that acts on the dynamics of insects' population, interfering in the survival, development, reproduction and behavior. Among the most severe pests, *Helicoverpa armigera* has a wide geographical distribution with records of occurrence in Europe, Asia, Africa, Oceania and America. Besides the occurrence in almost all the continents, this species has a migratory habit. When conditions are not favorable to their survival, *H. armigera* can migrate for hundreds of miles in search of a place conducive to their survival. Therefore, the purpose of the present study was to evaluate the influence of temperature on the development and adaptation in three progenies of *H. armigera*. It was concluded that *H. armigera* can adapt near to the optimal temperatures, around 25 ° C and at low temperatures as well, when they oscillate as it does in the field. In addition, *H. armigera* may probably develop in the off-season by staying diapause for a long period.

Key words: Climate changes; abiotic factors; Life cycle; Heliothinae.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO GERAL.....	15
2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA	16
2.1 Insetos-praga de importância econômica.....	16
2.2 Influência dos fatores abióticos em insetos	18
2.2.1 Umidade.....	18
2.2.2 Luminosidade	18
2.2.3 Ventos	19
2.2.4 Temperatura.....	19
2.3 Influência da temperatura em insetos.....	19
2.4 <i>Helicoverpa armigera</i> (Hübner, 1808) (Lepidoptera: Noctuidae)	24
3. MATERIAL E MÉTODOS	25
3.1 Influência da temperatura sobre os aspectos biológicos de <i>H. armigera</i>	26
3.2 Análise Estatística	27
4 RESULTADOS E DISCUSSÃO	28
5 CONCLUSÕES.....	33
REFERÊNCIAS	45

1. INTRODUÇÃO GERAL

No cenário atual, plantas e insetos compõem a maior parte da biodiversidade de espécies da Terra (STORK, 1988). Diante dessa diversidade, alguns insetos são de extrema importância, principalmente, os insetos-praga por causarem danos as culturas, proporcionando queda na produtividade e em casos extremos a perda total de uma safra. Logo, a importância de um manejo eficaz está relacionada, principalmente, no conhecimento da biologia do inseto. Nesse sentido, muitos processos envolvidos no desenvolvimento do inseto são dependentes de fatores abióticos, especialmente, temperatura. Portanto, é necessário conhecer como as mudanças climáticas podem influenciar nas taxas de extinção, adaptação e dispersão dos insetos (BURROWS, 2011). Diante disso, modelos estatísticos e matemáticos foram desenvolvidos para analisar como as espécies podem responder frente às mudanças no clima (MILLSPAUGH, 2008).

Entre todos os fatores envolvidos nas mudanças climáticas, a principal é a temperatura. O IPCC (do inglês, Intergovernmental Panel on Climate Change), que quer dizer Painel Intergovernamental para a Mudança de Clima, tem como objetivo divulgar o conhecimento sobre as mudanças climáticas, apontando as causas, efeitos e riscos para a humanidade e o ambiente, sugerindo soluções para combater os problemas. De acordo com o IPCC, se nada for realizado para mudar o cenário atual, a temperatura da superfície terrestre aumentará em 2°C até meados do século XXI (IPCC, 2007). Dessa forma, os insetos por serem ectotérmicos, ou seja, por manterem a temperatura corporal próxima a do ambiente são consequentemente dependentes da temperatura e podem sofrer mudanças comportamentais e biológicas.

Um aspecto crucial das mudanças climáticas é a alteração na dinâmica populacional dos insetos. Embora, com o aumento da temperatura muitos insetos possam se beneficiar com o crescimento populacional, outras espécies podem ser impactadas negativamente. Além disso, regiões em que anteriormente não eram registradas a ocorrência de determinada praga podem se tornar adequadas para o surgimento e surtos.

Nesse sentido, visando entender o impacto das mudanças climáticas, em especial a temperatura, nas características biológicas dos insetos, neste estudo foi utilizado a espécie *Helicoverpa armigera* (Hübner, 1808) (Lepidoptera: Noctuidae). Esta espécie

é praga de ampla distribuição geográfica e que era, até então, quarentenária nas Américas, com registros de ocorrência na Europa, Ásia, África e Oceania, sendo considerada a mais importante e impactante praga nos locais onde ocorre (ZALUCKI, 1986; GUO, 1997). Recentemente a espécie foi identificada no Brasil, na Safra de 2012/2013, causando extensos prejuízos às lavouras, alimentando-se de diversas culturas, como soja, algodão e citros (CZEPACK, 2013; BUENO, 2014).

Portanto, pela sua ampla distribuição e devido à alta polifagia pode ser considerada uma das pragas economicamente mais prejudiciais a agricultura. É de fundamental importância compreender a dinâmica populacional e adaptação dessa espécie diante das mudanças climáticas, para que seja possível prever épocas e regiões de possíveis surtos.

Na literatura são muitos os trabalhos que envolvem o estudo desse inseto em intervalos de temperaturas para avaliar o desenvolvimento e a adaptação dessa espécie. No entanto, muitos trabalhos focam os estudos em uma única geração, sendo difícil avaliar a adaptação das gerações sucessivas ao presenciar uma nova temperatura. Assim, seria possível avaliar não somente o tempo de desenvolvimento de um inseto frente a uma determinada temperatura, mas também a adaptação dos descendentes.

Diante disso, o objetivo desse trabalho foi avaliar o efeito da temperatura no ciclo total de *H. armigera* durante três gerações consecutivas. Assim como avaliar a influência da temperatura na capacidade de oviposição e no número de ovos viáveis.

2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1 Insetos-praga de importância econômica

Os insetos são o maior grupo em diversidade e número dentre os demais animais (BRUSCA, 2003). Em meio a essa diversidade, alguns insetos possuem importância para o homem, principalmente, na área agrícola. Denominados insetos-praga, podem causar danos e prejuízos ao produtor, levando a queda da produtividade e também perda total de uma cultura se medidas de controle não forem tomadas.

Para que o controle seja eficaz é necessário conhecer a praga-alvo, características, comportamento e hábitos do inseto. Assim, será possível tomar as decisões que sejam economicamente viáveis e ao mesmo tempo controlar a praga no tempo correto impedindo prejuízos maiores ao produtor.

Algumas pragas podem causar enormes prejuízos por possuírem o hábito polífago, ou seja, alimentando-se de uma variedade de culturas, podendo migrar de uma cultura a outra dificultando assim o seu controle. Uma praga que pode causar tanto danos diretos como indiretos é a mosca branca, *Bemisia tabaci* (Gennadius, 1889) (Hemiptera: Aleyrodidae). É considerada uma praga polífaga, sendo capaz de se alimentar de mais de 500 espécies de vegetais de valor agrícola e também plantas ornamentais (HAJI et al., 2004). Os prejuízos de *B. tabaci*, em geral, decorrem da sucção da seiva, da excreção de honeydew que serve para o desenvolvimento da fumagina que impede a realização da fotossíntese e pela transmissão de viroses (LOPEZ et al., 2008).

Adicionalmente, outro representante da Ordem Hemiptera que ocasiona danos por formar grandes colônias em suas plantas hospedeiras é o *Maconellicoccus hirsutus* (Green) (Hemiptera, Homoptera: Pseudococcidae), conhecido como cochonilha rosada. *M. hirsutus* alimenta-se de mais de 200 espécies de plantas de interesse agrícola e ornamental. A gravidade dos danos à cultura varia de acordo com a intensidade do ataque e o tamanho populacional. A cochonilha rosada suga a seiva do hospedeiro e injeta-lhe uma saliva tóxica enquanto está se alimentando, levando à malformação das folhas e frutos e encarquilhamento apical. Além disso, as flores infestadas secam e caem. Frutos apresentam formato anormal ou de tamanho reduzido (NARDO et al., 1999).

Uma praga que foi recentemente relatada no continente americano, considerada polífaga por se alimentar de mais de 180 espécies vegetais, é a *Helicoverpa armigera*. A *H. armigera* se alimenta de folhas e caules, contudo, têm preferência por brotos, inflorescências, frutos e vagens (Reed 1965, Wang & Li 1984), causando danos tanto na fase vegetativa quanto reprodutiva (Lammers & MacLeod, 2007). É uma lagarta extremamente agressiva causando prejuízos ao produtor, além de se multiplicar muito rapidamente.

2.2 Influência dos fatores abióticos em insetos

Muitos processos no desenvolvimento biológico dos insetos, como crescimento, alimentação, oviposição, número de gerações anuais e comportamento, são dependentes de fatores abióticos que podem ser físicos, químicos ou geológicos (SPEIGHT et al., 1999).

O desenvolvimento e reprodução dos insetos são fortemente influenciados por uma variedade de fatores abióticos. Estes fatores podem mostrar os efeitos diretamente ou indiretamente sobre os insetos, a curto, médio ou em longo prazo.

2.2.1 Umidade

A água é um componente essencial de organismos vivos sendo um fator determinante na distribuição e abundância. Padrões de precipitação podem influenciar, a longo prazo, a abundância de populações de insetos, com algumas espécies sendo mais encontradas na estação seca, enquanto outros proliferam somente durante as chuvas.

O aumento ou diminuição da precipitação média pode impactar o comportamento de alguns insetos. Para evitar a dessecação em períodos de chuva reduzida, os insetos migram para o solo, escondendo-se e em alguns casos construindo abrigos para evitar exposição ao ar seco (WILLMER, 1982; ZALUCKI et al., 2002; BERRIDGE, 2012). Contudo, com a ocorrência de chuvas em excesso, os insetos podem também ser afetados negativamente, como por exemplo, perturbações no voo, redução na eficiência de forrageamento e um aumento no tempo de migração (PENG et al., 1992; DRAKE, 1994; KASPER et al., 2008).

2.2.2 Luminosidade

Outro fator abiótico que interfere no desenvolvimento e reprodução dos insetos é o fotoperíodo, podendo atuar positivamente como negativamente na abundância populacional (BECK, 1980). Sabe-se que o fotoperíodo é mais importante nas regiões temperadas, onde exerce uma grande influência na diapausa, devido a invernos rigorosos e dias mais curtos (PARRA et al., 1983). Diapausa é um mecanismo de controle do sistema endócrino, onde o inseto irá evitar temporariamente os efeitos

hostis em certas fases da vida (DENLINGER, 2002). A diapausa envolve mudanças comportamentais, morfológicas e fisiológicas que são regulados por um conjunto específico de genes. Essas mudanças que ocorrem em indivíduos diapáusicos são fisiologicamente distintos dos indivíduos não-diapáusicos. Eles podem, por exemplo, possuir uma maior reserva de gordura, serem mais tolerantes ao frio, uma proteção maior contra doenças e uma resistência maior à perda de água (DENLINGER, 2008).

2.2.3 Ventos

Os ventos e correntes de ar atuam principalmente na dispersão e, por consequência, limita a abundância de muitas espécies de insetos. As correntes de ar podem influenciar a atividade de voo, que está diretamente relacionada à força e direção do vento. Essa influência das correntes de ar associada a alterações no ambiente onde esses insetos se encontram favorecem a migração facultativa de muitos insetos (REYNOLDS, 2010).

2.2.4 Temperatura

A temperatura é um dos fatores ambientais que interferem diretamente no desenvolvimento da população de insetos, pois é um fator que regula a temperatura dos insetos, pois estes não possuem um sistema de termo regulação (BALE J. et al., 2002).

O conhecimento acerca da temperatura-dependente dos insetos é essencial para prever potenciais mudanças na dinâmica da população e dessa maneira implementar estratégias que possam controlar com maior eficiência insetos que causem danos econômicos ao homem (KROSCHEL et al., 2013).

2.3 Influência da temperatura em insetos

Os insetos por serem animais ectotérmicos são regulados por fatores abióticos, principalmente, temperatura. Tal influência pode inibir ou favorecer o desenvolvimento de uma determinada espécie. Assim, determinantes fatores podem contribuir ou desfavorecer a dinâmica populacional de uma ou várias espécies (RODRIGUES, 2004).

A temperatura ótima para o desenvolvimento é aquela que corresponde ao desenvolvimento mais rápido e que favorece o maior número de descendentes, geralmente, a temperatura ideal é aquela em torno de 25°C. As temperaturas de 38°C e 15°C são consideradas os limiares máximo e mínimo, respectivamente. Dessa forma, a faixa entre 15 e 38°C é considerada a faixa ótima de desenvolvimento da maioria das espécies de insetos (RODRIGUES, 2004).

Em temperaturas desfavoráveis para o desenvolvimento, alguns insetos apresentam diapausa e/ou quinetopausa: interrupção do desenvolvimento e interrupção da atividade, respectivamente. Essas estratégias permitem que os insetos evitem a perda das reservas através da cessação de seu desenvolvimento e/ou atividade. Em mudanças súbitas de temperaturas, não antecipadas e acíclicas, geralmente de curta duração, os insetos apresentam quiescência. Normalmente resulta em atraso no desenvolvimento ou reprodução do inseto. Quando temperaturas atingem entre 38 e 48 °C, os insetos entram em estivação temporária e estivação permanente quando atingem temperaturas acima de 48°C. Na estivação temporária podem readquirir atividade normal quando a temperatura diminuir. No entanto, na estivação permanente, atingem um quadro irreversível. (RODRIGUES, 2004).

Como por exemplo, em temperaturas abaixo de 20°C associada com fotoperíodos curtos, *H. armigera* entra em diapausa pupal facultativa. Os indivíduos que são influenciados por diapausa tendem a ganhar peso nas fases de pupa e adulto quando comparados com indivíduos que tem desenvolvimento direto e, também, possuem maior longevidade na fase adulta. Logo, o encerramento da diapausa em *H. armigera* está associada, principalmente, ao tempo que os limites de temperaturas se tornam ótimos para o desenvolvimento, ou seja, assim que a temperatura é reestabelecida na faixa em torno de 25°C *H. armigera* retoma o desenvolvimento (CHAO CHEN et al., 2014).

Para poder estimar a relação entre o desenvolvimento do inseto e a temperatura pode ser usada inúmeras expressões matemáticas, a mais utilizada é o cálculo de graus-dia (GD). Graus-dia acumulados representam o número de graus, acima de uma determinada temperatura, que o organismo necessita para o desenvolvimento (IOWA, 2006). O cálculo dos graus-dia considera que cada organismo apresenta crescimento dentro de um determinado intervalo de temperaturas (CIVIDANES, 2000).

Para o cálculo de graus-dias, além de determinar o desenvolvimento de uma espécie dentro de um intervalo de temperatura, há possibilidade de estimar o número de gerações por ano. Para o desenvolvimento de *Spodoptera cosmioides* (Walker, 1858) (Lepidoptera: Noctuidae) em temperaturas variando de 14 – 32°C, verificou-se que a faixa de temperatura mais adequada para o desenvolvimento é de 25 a 28°C. A constante térmica encontrada para o desenvolvimento total de ovo a adulto foi de 525,11 GD de *S. cosmioides*. Com esses resultados foi possível determinar que a quantidade de gerações anuais deste inseto em condições de laboratório foi de 9,6 a 11,7 gerações (BAVARESCO et al., 2002).

Pupas de duas populações de *H. armigera*, com indivíduos diapáusicos e não diapáusicos, foram analisadas em condições de campo para avaliar se houve diferença no desenvolvimento das duas populações. Os resultados observados foram as diferenças na perda de peso em pupas não diapáusicas, em que o gasto energético foi elevado para que ocorresse a transição para a fase adulta, enquanto que em pupas diapáusicas, toda a atividade metabólica foi mantida em nível mínimo. Para que as pupas apresentem diapausa, estas passam por um processo de aclimação ao frio para que haja o aumento de crioprotetores, que protege o tecido biológico de danos ao congelamento que possam ocorrer. Em relação aos graus-dia foi observado uma variação no desenvolvimento da fase larval nas duas populações, provavelmente porque os indivíduos diapáusicos e não diapáusicos apresentam diferentes características de exigências térmicas ou valores limiares podem ter mudado à medida que a diapausa progrediu (MIRONIDIS et al., 2010).

Diferente da aclimação ao frio em que insetos utilizam de crioprotetores, alguns insetos são capazes de produzir proteínas sintetizadas visando adequar-se ao ambiente em temperaturas mais elevadas. A produção de proteínas de resistência ao calor normalmente passa a ser produzida em temperaturas acima de 35°C, que é quando, em muitos insetos, ocorre o aumento da taxa metabólica e em contrapartida ocorre à redução do teor de umidade e a mobilidade do inseto (GILLOTTI, 2005).

HSPs são enzimas encontradas em todos os organismos eucarióticos, desempenham um papel essencial no metabolismo das proteínas. Em alguns organismos as enzimas se expressam tornando as células tolerante ao calor. Quando larvas de *Agrotis c-nigrum* são expostas a temperaturas altas, principalmente a 36°C, há um aumento significativo dessa proteína (WANG et al., 2015).

Quando os insetos não são capazes de proporcionar o calor necessário à sobrevivência, estratégias são adotadas como: regulação de calor por meio dos raios solares, migração para micro-habitats adequados, alterações de atividades padrões ou coloração. No entanto, insetos endodérmicos utilizam os metabólitos para adequar o corpo a exigência térmica (MAY, 1979).

Como por exemplo, uma das pragas que mais causam danos e pela a influência antrópica e invernos suaves fez que *Bemisia tabaci* se distribuísse e adaptasse ao redor do mundo, onde indivíduos foram selecionados prevalecendo os mais resistentes a inseticidas e novos biótipos surgissem. O ciclo de vida da mosca-branca pode variar muito, dependendo da temperatura, umidade relativa e planta hospedeira. A temperatura é o principal fator limitante para as populações de mosca-branca que afetam a reprodução, mortalidade e sua capacidade de explorar determinadas plantas hospedeiras (GERLING, 1984; LYNCH; SIMMONS, 1993; SIMMONS; ELSEY, 1995; NARANJO et al., 2010).

Há também interação entre o aumento de CO₂ e temperatura que podem influenciar as populações de pulgões, alterando a dinâmica populacional, dispersão e migração, bem como as interações entre vetor, vírus, plantas hospedeiras e ambiente. Algumas espécies de pulgões têm aumento na densidade populacional quando submetidos tanto em temperaturas elevadas quanto no aumento das concentrações de CO₂. Dados dos parâmetros da tabela de vida pode informar detalhes sobre a mudança de densidade populacional, assim como o período crítico da história de vida do inseto, o que permite prever os surtos de pragas para que se possa iniciar uma medida de prevenção e controle (MAIA et al., 2000).

Adicionalmente, com o aquecimento global cada vez mais evidente devido as mudanças climáticas, é importante conhecer como as características biológicas dos insetos podem ser influenciadas pela temperatura. É sabido que há um impacto na dinâmica populacional dos insetos afetando a distribuição e reprodução (HEINRICH, 1974).

A temperatura e o fotoperíodo são fatores decisivos na migração de algumas espécies de insetos. A migração é o fenômeno de transferência de uma população de uma região para outra na qual os insetos podem percorrer longas distâncias. A migração pode ser obrigatória, ocorre frequentemente em regiões de clima temperado e está associado a baixas temperaturas. A escassez de alimentos, temperatura,

ventos, entre outros fatores que alteram o ambiente podem induzir a migração, este tipo de migração é considerado facultativa. A migração é uma forma adaptativa dos insetos que buscam refúgios para a sobrevivência e reprodução.

Quando ocorre mudanças sazonais, muitos insetos migram longas distâncias para habitats adequados para a reprodução, onde há recursos disponíveis para a prole (CHAPMAN, 2012; DINGLE, 2014). *Mamestra brassicae* (Linnaeus, 1758) (Lepidoptera: Noctuidae) é uma praga polífaga que ataca principalmente a família Brassicaceae. Na China, *M. brassicae* migra de 40 a 60 km em busca de um local para a reprodução durante o verão. Fêmeas capturadas durante a migração apresentavam vários níveis de desenvolvimento do ovário, reforçando a hipótese que essas fêmeas buscavam um local para a perpetuação da espécie (WU, 2015).

As adaptações comportamentais, fisiológicas e morfológicas são necessárias para a sobrevivência da espécie. A resposta a essas adaptações está na maioria das vezes restritas nos trabalhos a uma única população, e que podem ser modeladas para as gerações subsequentes. *Cerconota anonella* (Sepp., 1830) (Lepidoptera.: Oecophoridae) é a principal praga das Annonaceae. Quando submetida a um intervalo de temperatura, o cálculo do limiar térmico inferior de desenvolvimento e a constante térmica encontrados para o ciclo de vida foi de 11,05°C e 478,14GD, respectivamente. Com base nas normais climáticas, o número de gerações anuais de *C. anonella* variou de 9 a 10 e de 7 a 8 quando é considerado apenas a época de frutificação. Diante disso, é possível estimar o número de gerações pela exigência térmica do inseto e extrapolar para a aplicação em campo (PEREIRA, 2009).

Na literatura são poucos os trabalhos que envolvem o estudo de insetos em intervalos de temperatura em suas gerações sucessivas. Três gerações sucessivas de *Anticarsia gemmatalis* (Hübner, 1818) (Lepidoptera: Noctuidae), praga da soja, foram avaliadas em diferentes temperaturas. Se a temperatura continuar subindo devido ao aquecimento global, uma redução na ocorrência de *A. gemmatalis* é esperada. No entanto, regiões que hoje possuem baixas temperaturas e causam mortalidade a esta espécie, no futuro poderia causar um surto populacional em área que antes não ocorria (SILVA et al., 2012).

2.4 *Helicoverpa armigera* (Hübner, 1808) (Lepidoptera: Noctuidae)

Helicoverpa armigera é considerada uma espécie altamente polífaga. Há registros de causar danos em mais de 180 espécies de plantas, seja na fase vegetativa quanto na reprodutiva (REED, 1965; WANG; LI, 1984). No Brasil, *H. armigera* foi registrada se alimentando de várias culturas de importância econômica, tais como algodão, soja, milho, tomate, feijão, sorgo, citrus e trigo (CZEPAK et al., 2013; FITT, 1989; BUENO et al., 2014).

Os ovos de *H. armigera* são de coloração branco-amarelada, tornando-se marrom-escuro próximo ao momento de eclosão, com um período de incubação médio de 3,3 dias a uma temperatura de 25°C. As fêmeas realizam a postura de forma isolada ou em pequenos agrupamentos (ALI; CHOUDHURY, 2009; FITT, 1989; MENSAH, 1996).

A fase larval pode variar de 5 a 7 ínstaes. O desenvolvimento larval tem um tempo de duração de 15 ± 3 dias. A coloração das lagartas varia de branco-amarelada a marrom-avermelhada nos primeiros ínstaes (ALI; CHOUDHURY, 2009; ÁVILA et al., 2013). Uma das características marcantes de *H. armigera* é a presença de tubérculos abdominais na região dorsal do primeiro segmento, aparentando um formato de sela, que ocorre a partir do quarto ínstar (MATTEWS, 1999). Além disso, as lagartas apresentam um tegumento coriáceo, o que difere das outras lagartas da família Heliothinae. Quando as lagartas são perturbadas apresentam um comportamento de encurvar a cabeça em direção a região ventral do primeiro par de falsas pernas como comportamento de defesa (CZEPAK et al., 2013; ÁVILA et al., 2013).

As pupas de *H. armigera* apresentam coloração marrom. O período pupal ocorre no solo e dura entre 10 a 14 dias em condições ideais de temperatura ($\pm 25^\circ\text{C}$) e umidade (60-80%) (ALI; CHOUDHURY, 2009). Em condições adversas de temperatura, ou seja, temperaturas baixas (15 a 20°C), *H. armigera* pode entrar em diapausa ou quiescência como mecanismos de sobrevivência (KARIM, 2000).

A distinção entre machos e fêmeas das mariposas é nítido. As fêmeas apresentam as asas dianteiras amareladas, enquanto as dos machos são cinza-esverdeadas com uma banda ligeiramente mais escura no terço distal e uma pequena mancha escurecida no centro da asa. As asas posteriores são mais claras, apresentando uma borda marrom na sua extremidade apical. Os adultos têm atividade predominantemente crepuscular. Cada fêmea pode ovipositar entre 2.200 até 3.000 ovos, o que justifica o alto potencial reprodutivo (NASERI et al., 2011; REED, 1965).

Para que haja sucesso na reprodução existe uma combinação dos fatores bióticos e abióticos. Na época reprodutiva de *H. armigera*, em alguns casos é essencial que ocorra a migração, principalmente, em regiões temperadas onde as temperaturas no inverno são extremamente baixas. Nem todas as populações de *H. armigera* são migratórias, no entanto, a migração só ocorrerá dependendo das condições locais e do conjunto de genes expressos envolvidos no voo a longas distâncias em populações migratórias (SCOTT et al., 2005). No norte da China, a migração de *H. armigera* estava associada aos fatores abióticos: temperatura e vento. A orientação da migração, observada através de um radar entomológico, foi associada a inversão da temperatura e a correntes de ar logo ao entardecer, em razão dos adultos possuírem hábito noturno (FENG, 2004). A migração é uma adaptação necessária para que *H. armigera* em condições adversas tenha sucesso reprodutivo e os descendentes tenham recursos necessários para sobreviver.

Logo, *H. armigera* pode ser encontrada em ambos hemisférios e distribuída na Europa, Ásia, África, Oceania e América, por ser tratar de uma praga cosmopolita. Como é distribuída em quase todos continentes possui fácil adaptação a diversas temperaturas. Isso pode ser explicado quando *H. armigera* é sujeita a um intervalo de temperatura, onde possibilita determinar a faixa ideal para a sobrevivência. Determinando o intervalo de temperatura em que *H. armigera* se adapta é possível determinar o número de gerações anuais, tempo de desenvolvimento, taxa de reprodução e distribuição geográfica de acordo com o clima de cada região.

3. MATERIAL E MÉTODOS

Para realização dos bioensaios, a primeira geração de *H. armigera* iniciou-se a partir de adultos criados em laboratório, os quais foram coletados em cultivos de citrus na cidade de Botucatu, SP. Os insetos foram mantidos na temperatura de 25°C, umidade relativa (UR) a 70% e fotofase 14 horas, em gaiolas confeccionadas em tubo de PVC, revestidas por papel, onde as mariposas utilizam como substrato para oviposição. Para a alimentação dos adultos foram oferecidas uma dieta a base de mel, diluída a 30%. Periodicamente foram retirados os ovos e transferidos para copos descartáveis (500 ml). Após a eclosão, as lagartas foram transferidas individualmente para cápsulas de propileno com 6 cm de diâmetro, e como alimento foi ofertado dieta

artificial desenvolvida por Greene; Leppla; Dickerson, (GREENE, 1976) e metodologia de preparação de Parra (PARRA, 2001).

Os tratamentos utilizados para avaliar o impacto da temperatura sobre as características biológicas de *H. armigera* foram sete temperaturas constantes (15; 20; 22,5; 25; 27,5; 30 e 35°C) e duas temperaturas variáveis (13,5 – 25°C e 18 – 32°C), alternando 12 horas claro e 12 horas escuro, durante o período de três gerações de *H. armigera*. As temperaturas variáveis foram escolhidas mediante a ocorrência de *H. armigera* em dois Estados brasileiros: Paraná, com registro de temperaturas mais baixas (13,5 – 25°C) e Mato Grosso, com registro de temperaturas mais altas (18 – 32°C). Na primeira geração dos insetos, foram utilizadas 100 repetições por temperatura e para a segunda e terceira gerações foram avaliados o número máximo possível de repetições, de acordo com o desenvolvimento do inseto nas respectivas temperaturas.

3.1 Influência da temperatura sobre os aspectos biológicos de *H. armigera*

A fase larval foi avaliada diariamente, até os insetos atingirem a fase de pré pupa. Para cada temperatura, foi avaliada a quantidade e a duração de cada ínstar por uma amostragem de 15 indivíduos. Além disso, foram avaliados diariamente a mortalidade larval e a duração do período larval de todos os insetos até que fosse atingida a fase de pré pupa.

Na fase de pré pupa foi avaliada diariamente a mortalidade e a duração do período de pré pupa de todos os insetos até que fosse atingida a fase pupa.

Na fase pupal foi avaliado a duração (dias) do período pupal, que foi determinado a partir da pré pupa até a emergência do adulto. Para o cálculo da viabilidade, quantificou-se o número de adultos que emergiram em relação ao número de pupas. Para a avaliação da massa (g) da pupa foi utilizada uma balança analítica de precisão (Ohaus – EX124), considerando-se três casas decimais após a vírgula e foi considerado um intervalo de 24 horas após a pupação, pois as pupas perdem água com o passar do tempo. Após a pesagem as pupas foram sexadas (machos/fêmeas) para determinar a razão sexual em cada temperatura.

Na fase adulta foi avaliada a duração (dias) do adulto, que foi determinado a partir da emergência até a morte e se houve deformidade no adulto. Assim, foi calculado da

fase do ovo até a morte do adulto, a quantidade de dias que durou cada geração de *H. armigera* em cada temperatura, iniciando assim uma nova geração até que assim atingisse a terceira geração.

Os adultos foram separados por sexo (macho e fêmea) e transferidos para gaiolas de PVC de 21 cm de altura por 16 cm de diâmetro. Na parte superior de cada gaiola foram colocados um tecido *voile*, que foi trocado diariamente. A dieta ofertada para a alimentação dos adultos foi uma solução de mel a 30% embebida em algodão que foi colocado no fundo da gaiola sobre uma cápsula de propileno de 6 cm de diâmetro. Para facilitar a coleta de ovos foi colocado um papel nas laterais de cada gaiola, onde ocorreu a oviposição. A coleta de ovos ocorreu diariamente. Os casais permaneceram nas gaiolas até a morte, a partir daí foram descartados.

O número de ovos médio foi calculado considerando o número total de ovos durante o período de vida das mariposas dividido pelo número total de fêmeas. Para o cálculo do número de lagartas, quantifica-se o número de lagartas que eclodiram em relação ao número de ovos. Diante disso, foi determinado a duração em dias do período de oviposição até eclodirem para cada temperatura.

3.2 Análise Estatística

Inicialmente, foram ajustados modelos de regressão de Cox (LEE, 1992)[11], para a modelagem do tempo até completar cada uma das quatro fases separadamente, considerando como fatores as gerações e as temperaturas e interações. Do mesmo modo, foram ajustados modelos de regressão de Cox para a modelagem do tempo para completar cada um dos sete ínstaes separadamente dentro das primeiras fases, considerando como fatores as gerações e as temperaturas e interações. Para as duas variáveis acima descritas, foram utilizados os estimadores produtos-limite de Kaplan-Meier (LEE, 1992)[11] para estimar as curvas de sobrevivência e o teste Log-Rank ajustado por Sidak (WESTFALL, 1999)[12] para as comparações entre as curvas de sobrevivência. Para os ajustes dos modelos de regressão de Cox foram utilizados procedimentos *phreg* e para o ajuste dos estimadores produtos-limite de Kaplan-Meier o procedimento *lifetest*, ambos procedimentos do programa estatístico SAS – Statistical Analysis System (SAS, 2012), versão 9.2, licenciado para a Universidade Estadual Paulista, UNESP.

Foram ajustados modelos de regressão de Cox condicional PWP multivariado proposto por Prentice, Williams e Peterson (PRENTICE, 1981)[13], para a modelagem do tempo até completar as quatro fases consecutivas, considerando como covariáveis contínuas a temperatura e massa larval, segundo gerações. Nessa modelagem é possível obter as funções de risco de completar a geração. Para o ajuste destes modelos foram utilizados procedimentos *phreg* do programa estatístico SAS – Statistical Analysis System (SAS, 2012), versão 9.2, licenciado para a Universidade Estadual Paulista, UNESP.

Na análise da deformação dos adultos e razão sexual foi utilizado um modelo linear generalizado com a distribuição binomial e função de ligação logito (NELDER, 1972; DIGGLE, 2002)[14], [15], tendo como fatores geração e temperatura e interações. Para a análise das variáveis número de ovos por fêmea, número de lagartas por fêmea e massa pupal, foram utilizados modelos lineares generalizados com a distribuição gama e função de ligação logarítmica (NELDER, 1972; DIGGLE, 2002) [14], [15], tendo como fatores geração e temperatura e interações. Para os modelos lineares generalizados a qualidade dos ajustes foi realizada através da análise resíduos a análise de desvios (deviance). Para comparações entre tratamentos foi utilizado foi o teste de Tukey-Kramer (WESTFALL, 1999) [12] do procedimento Genmod do programa estatístico SAS – Statistical Analysis System (SAS, 2012), versão 9.2, licenciado para a Universidade Estadual Paulista, UNESP.

4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

Helicoverpa armigera é uma praga de ampla distribuição geográfica, sendo considerada a mais importante e impactante nos locais onde ocorre (ZALUCKI, 1986; GUO, 1997) [5], [6]. Assim, o estudo da capacidade adaptativa ganha novas dimensões quando levamos em consideração amplitude de temperatura que países de extrema importância agrícola, com os Estados Unidos e Brasil, possuem e que podem ser ambientes favoráveis ao desenvolvimento desta praga.

A adaptação pode ser verificada a partir da primeira geração, em que a *H. armigera*, alcançou desenvolvimento completo, de larva a emergência do adulto, em praticamente todos os regimes de temperaturas, exceto nas temperaturas extremas de 15°C e 35°C (Tabela 1 a 4). Na temperatura constante de 15°C as pupas provavelmente entraram em estado de quiescência e permaneceram neste estado até

o fim deste estudo, totalizando em média ± 225 dias (Tabela 3). Por outro lado, os indivíduos que foram mantidos em temperatura de 35°C, somente 3 das 58 pupas emergiram, e mesmo assim não chegaram a sair do pupário, o que acarretou na morte também destes indivíduos (Tabela 4 e 9).

Assim, temperaturas abaixo de 15° e acima de 30° C reduz a sobrevivência de *H. armigera* para a próxima geração (Tabelas 1 a 4). No entanto, estudo com temperaturas constantes não condizem com a realidade encontrada em ambiente natural (plantio), onde a temperatura oscila aumentando e diminuindo ao longo do dia. Em ambientes naturais raramente são encontrados organismos ectotérmicos, que vivem em condições térmicas constantes. Provavelmente a variação de temperatura ao longo do dia permita que espécies ectotérmicas tolerem temperaturas mais extremas, pois no ambiente as temperaturas mais altas ou mais baixas se mantêm apenas por períodos de algumas horas. Indivíduos aclimatados ou expostos a temperaturas flutuantes tenham maior taxa de sobrevivência e tolerância térmica em temperaturas elevadas do que aqueles submetidos a temperatura constante. Inclusive, a análise do transcriptoma em *Drosophila melanogaster* demonstrou que a expressão gênica alterou mais em condições onde a temperatura foi constante do que em relação a expressão gênica daquelas mantidas em temperaturas flutuantes (SØRENSEN, 2016).

No experimento com temperatura constante de 15°C as pupas de *H. armigera* provavelmente entraram no estado de quiescência, ou seja, não concluíram o desenvolvimento (Tabela 3). Isso acontece quando as condições ambientais não são favoráveis, sendo esta uma importante estratégia de sobrevivência utilizada por algumas espécies de insetos até que a condição ambiental seja propícia (LIU, 2010). Uma estratégia para garantir a sobrevivência e evitar algum tipo de dano causado pelo frio, alguns insetos podem ter modificações na composição de membrana celular e na ação de algumas enzimas (ZACHARIASSEN, 2004). Isso inclui aumento na síntese de ácidos graxos saturados, que manterá a fluidez da membrana celular em baixas temperaturas (OHTSU, 1998) e da fosforilação das reservas de glicogênio (GUO, 2016) que resulta no aumento dos níveis de glicose utilizado com crioprotetor. Além disso, em temperaturas extremas, tanto em temperaturas baixas como em temperaturas altas, proteínas *heat shocks* são produzidas em resposta a estresse térmico no intuito de reparar proteínas/enzimas que porventura tenham perdido a

conformação funcional em virtude do aumento ou diminuição de temperatura (RELINA, 2003; ŠTĚTINA, 2013). Além disso, essas proteínas agem como chaperonas moleculares que ajudam no transporte, desdobramento, montagem e processos de agregação de proteínas (TOFT, 1999; BUKAU, 2000).

Os indivíduos que atingiram a fase adulta na primeira geração deram origem aos indivíduos da segunda e terceira geração. Para segunda geração apenas as temperaturas flutuantes e as constantes de 22,5, 25 e 27°C originaram descendentes. Na terceira geração apenas as temperaturas constantes de 25 e 27,5°C e a temperatura flutuante de 13,5 a 25,5°C da segunda geração sobreviveram (Tabela 14).

Quanto ao desenvolvimento larval, *H. armigera* completou o estágio larval em praticamente cinco estádios (L1 – L5) para todas as temperaturas e gerações, exceto para a temperatura de 15°C em que os indivíduos completaram o estágio larval em praticamente seis estádios (L6) (Tabelas 5, 6 e 7). No entanto, alguns indivíduos apresentaram seis (Tabelas 7) ou sete estádios, não apresentando diferenças significativas entre temperaturas e/ou gerações quando atingido o sétimo estágio larval. Não foi detectado um padrão claro entre o último estágio larval e a temperatura. Portanto, outros fatores podem determinar o último estágio larval antes da pré-pupa e, conseqüentemente, a pupação, como fatores genéticos (ESPERK, 2007). Insetos necessitam atingir um determinado tamanho larval antes de iniciarem a fase pupal. Logo, estádios adicionais podem ser necessários para compensar uma condição adversa até que a lagarta seja capaz de alcançar a metamorfose (NIJHOUT, 1994). Por outro lado, o aumento de estádios larvais pode ocorrer quando as condições são favoráveis, sendo benéfico atingir um número maior de instares quando as taxas de crescimentos são altas e ocorre uma baixa mortalidade (ESPERK, 2007). Na temperatura de 15°C, os indivíduos completaram o estágio larval em praticamente em L6 e as pupas tiveram um ganho de massa maior e uma baixa mortalidade. Independentemente da geração, o tempo de desenvolvimento diminuiu nas temperaturas mais altas. Apenas o quarto ínstar na temperatura de 30°C teve um maior tempo de desenvolvimento em relação as temperaturas fixas de 25°C e 27,5°C e temperatura variável de 18 a 32°C e (Tabela 5). Quando comparamos a diferença entre tamanho da lagarta e cápsula cefálica em relação a temperatura e as três gerações não encontramos diferença estatística.

Em todas as gerações durante a fase de pré-pupa e pupa o tempo de desenvolvimento foi inversamente a temperatura (Tabelas 2 e 3). Provavelmente isso ocorra pelo fato de que em temperaturas mais altas o metabolismo seja acelerado, consecutivamente o tempo de duração das fases seja encurtado, com isto não havendo tempo suficiente para que as larvas se alimentem mais e ganhem peso. Em geral, quando as larvas são submetidas a temperaturas mais elevadas ingerem menos alimento e tem redução no tempo desenvolvimento, o que culmina em pupa com peso reduzido (RAHMATHULLA, 2012). Em temperatura acima de 30°C há duração mais curta na fase larval, bem como uma redução no peso ou deformação das pupas em relação as demais temperaturas. Provavelmente, durante a fase larval em temperaturas acima de 30°C os indivíduos se desenvolvam mais rápido do que a capacidade de absorver os nutrientes necessários para metamorfose, ocasionando desenvolvimento prematuro e/ou incompleto. Uma outra hipótese está relacionada com os níveis de oxigênio exigidos pelos organismos ectotérmicos (PÖRTNER, 2001). Em temperaturas mais altas a exigência de oxigênio pode ser maior em virtude do aumento na atividade metabólica durante as transformações sofrida pela pupa (KLOK, 2004). Portanto, com o aumento da temperatura e consecutivo aumento da atividade metabólica, as mitocôndrias necessitam de um suprimento maior de oxigênio, o qual não seria suprido durante as trocas gasosas realizada pelas pupas, o que acarreta desenvolvimento anormal.

Em relação ao peso das pupas (Tabela 12) podemos aplicar a regra da temperatura que afirma que indivíduos que se desenvolvem a baixas temperaturas geralmente crescem mais lentamente, no entanto tornam-se maiores do que aqueles que se desenvolveram em temperaturas mais elevadas (ATKINSON, 1994). No entanto, as pupas da primeira geração mantidas a 25°C e a flutuante (18 – 32°C) tiveram massa corporal maior que as demais temperaturas, isto pode ser explicado pela prévia aclimação da *H. armigera*, mantida em condições de laboratório. Uma vez que todas as lagartas utilizadas neste estudo foram provenientes de uma população mantida a uma temperatura a 25°C, ou seja, previamente aclimatadas. Portanto, o ganho maior de massa corporal das pupas de 25°C e a flutuante (18 – 32°C) da primeira progênie em relação as temperaturas mais baixas podem ser devido a aclimação nas temperaturas correspondentes. Na segunda e terceira progênie foi observado que a hipótese da regra da temperatura foi confirmada. Para a massa

corporal, as flutuações térmicas ganharam ligeiramente uma maior massa do que as correspondentes, o que geralmente ocorre (MAŁEK, 2015).

Com base no modelo de regressão de Cox foi possível prever o risco de *H. armigera* completar cada uma das gerações (Tabela 9). Considerando a temperatura constante, para cada aumento de 1g na massa da pupa, o risco de completar a primeira geração é de aproximadamente 20 vezes. Para a segunda geração, para cada 1g na massa da pupa, o risco de completar o ciclo é de cerca de 110 vezes. E consequentemente, para cada 1g de massa pupal, o risco de completar a terceira geração sobe para cerca de 363 vezes. Diante disso, pode-se deduzir que *H. armigera* sofre adaptação nas gerações subsequentes quando há um ganho de massa corporal em cada uma das gerações.

De modo geral, as temperaturas que originaram descendentes, e consequentemente, tiveram maior adaptabilidade foram as próximas da faixa ótima (25°C) e as temperaturas abaixo desta faixa. Em contrapartida, temperaturas elevadas podem ter um efeito negativo nas fases juvenis. O estresse térmico nas fases imaturas pode ter consequências negativas ao longo do ciclo de vida dos insetos, pois, é nesta fase que se inicia a produção dos gametas. O estresse térmico tem efeito negativo por resultar em baixa mobilidade dos gametas masculinos, ou seja, adultos em que a fase juvenil foram expostos a estas temperaturas possuem menor fertilidade resultando em uma população reduzida e consecutivamente menor diversidade genética (PORCELLI, 2016).

Além disso, a média de vida dos adultos de *H. armigera* flutuou de 14,2 a 23,8 dias; 11,1 a 25,3 e 18,9 a 24,7 na primeira, segunda e terceira geração, respectivamente. A maior média de longevidade foi aparentemente na temperatura constante de 25°C (Tabela 4). Em relação a deformação dos adultos, as temperaturas que obtiveram maior porcentagem de deformação foram as temperaturas de 15 e 35°C, seguida da temperatura de 30°C. Os insetos, assim como outros organismos, possuem um relógio circadiano que regulam processos fisiológicos e comportamentais que são influenciados, principalmente, pela variação da luz e temperatura (RENSING E RUOFF, 2002). Na maioria dos insetos, a emergência do adulto ocorre em um determinado período do dia garantido a sobrevivência e o sucesso reprodutivo (MYERS, 2003). Provavelmente, a emergência dos adultos de *H. armigera* seja restrita as temperaturas mais baixas, evitando assim, altas temperaturas. Inclusive, a

avaliação com temperaturas em *Delia antiqua* demonstrou que em determinados horários em que a temperatura é elevada pode acarretar em adultos com má formação nas asas (TANAKA, 2009). Quanto ao número de ovos e lagartas, os indivíduos mantidos em temperatura constante de 25°C apresentaram maior número de ovos/lagartas por fêmea, assim como, um maior número de lagartas por fêmea (Tabelas 10 e 11).

Não houve diferença significativa na razão sexual em relação a qualquer uma das temperaturas (Tabela 13).

5 CONCLUSÕES

Helicoverpa armigera apresenta melhor adaptação em temperaturas próximas as temperaturas ótimas (25°C) e em temperaturas baixas, quando essas são flutuantes, como ocorre no campo. Apresentam quiescência pupal facultativa próxima de um ano, podendo a geração em condições adversas se estenderem até a próxima safra.

Um aumento de temperatura pode afetar negativamente o desenvolvimento da maioria dos insetos, sugerindo uma redução em sua ocorrência devido as mudanças climáticas. No entanto, como o aumento da temperatura não é abrupto e sim gradativo, a aclimação dos insetos frente a uma nova faixa de temperatura pode favorecer a seleção dos insetos e, conseqüentemente, a adaptação a temperaturas mais elevadas.

Tabela 1: Tempo médio de desenvolvimento larval (dias) de *Helicoverpa armigera* segundo geração e temperatura.

Temperatura (°C)	Geração					
	1		2		3	
15	68,62 (66,34;70,9)	a	•		•	
20	28,77 (26,37;31,16)	b	•		•	
13,5_25,5	22,4 (21,45;23,35)	bcB	25,29 (24,17;26,4)	bA	21,91 (21,23;22,59)	aB
22,5	20,97 (19,76;22,17)	cdB	29,1 (24,78;33,42)	aA	•	
18_32	17,64 (16,96;18,32)	deB	20,15 (18,62;21,68)	cA	•	
25	17,31 (16,71;17,91)	defB	17,55 (17,13;17,97)	dB	20,36 (19,41;21,3)	bA
27,5	14,64 (13,78;15,51)	efgA	12,67 (12,17;13,17)	eB	14,65 (13,97;15,33)	cA
30	11,41 (10,79;12,04)	g	•		•	
35	10,5 (9,9;11,09)	g	•		•	

(*) Médias seguidas da mesma letra, minúscula na coluna e maiúscula na linha, não diferem estatisticamente pelo teste de Sidak ao nível de 5% de significância. Intervalo de confiança à 95% (entre parênteses).

(•) Não houve descendentes.

Tabela 2: Tempo médio de desenvolvimento de pré-pupa (dias) de *Helicoverpa armigera* segundo geração e temperatura.

Temperatura (°C)	Geração					
	1		2		3	
15	14,04 (13,5;14,57)	A	•		•	
20	8,04 (7,1;8,97)	Ab	•		•	
13,5_25,5	5,55 (5,37;5,73)	bcC	8,51 (7,27;9,74)	aA	6,35 (6,01;6,69)	aB
22,5	5,04 (4,74;5,35)	Bc	4,60 (4,28;4,92)	B	•	
18_32	4,04 (3,78;4,31)	Cd	3,6 (3,38;3,82)	C	•	
25	4,39 (4,02;4,75)	Cd	4,26 (3,92;4,6)	Bc	4,4 (4,01;4,78)	b
27,5	4,64 (4,08;5,21)	cdA	2,25 (2,13;2,37)	dB	2,29 (2,18;2,41)	cB
30	2,43 (2,28;2,59)	E	•		•	
35	3,34 (3,08;3,61)	Cd	•		•	

(*) Médias seguidas da mesma letra, minúscula na coluna e maiúscula na linha, não diferem estatisticamente pelo teste de Sidak ao nível de 5% de significância. Intervalo de confiança à 95% (entre parênteses).

(•) Não houve descendentes.

Tabela 3: Tempo médio de desenvolvimento pupal (dias) de *Helicoverpa armigera* segundo geração e temperatura.

Temperatura (°C)	Geração					
	1		2		3	
15	224,63 (212,13;237,13)	a	•		•	
20	30,86 (28,6;33,13)	b	•		•	
13,5_25,5	22,93 (22,55;23,31)	bc	22,39 (21,98;22,81)	a	22,05 (21,6;22,5)	a
22,5	19,85 (19,31;20,39)	c	18,50 (15,56;21,44)	b	•	
18_32	14,9 (14,37;15,42)	d	16,32 (15,83;16,81)	b	•	
25	17,1 (16,69;17,51)	d	17,07 (16,7;17,44)	b	16,65 (16,39;16,91)	b
27,5	12,46 (11,93;12,99)	d	12,37 (12,03;12,7)	c	11,8 (11,42;12,18)	c
30	11,15 (10,81;11,5)	f	•		•	
35	11,97 (11,9;12,04)	e	•		•	

(*) Médias seguidas da mesma letra, minúscula na coluna e maiúscula na linha, não diferem estatisticamente pelo teste de Sidak ao nível de 5% de significância. Intervalo de confiança à 95% (entre parênteses).

(•) Não houve descendentes.

Tabela 4: Tempo médio do período da fase adulta (dias) de *Helicoverpa armigera* segundo geração e temperatura.

Temperatura (°C)	Geração					
	1		2		3	
15	■		•		•	
20	19,26 (16,2;22,31)	b	•		•	
13,5_25,5	14,2 (12,26;16,15)	cB	17,18 (16,44;17,91)	cdA	19,03 (17,54;20,52)	bA
22,5	14,86 (11,9;17,82)	bcB	25,33 (21,7;28,97)	aA	•	
18_32	16,17 (14,39;17,96)	bc	19,23 (14,61;23,86)	bc	•	
25	23,88 (22,11;25,64)	a	25,05 (23,67;26,44)	b	24,7 (23,41;25,99)	a
27,5	20,27 (17,68;22,86)	bA	11,11 (9,59;12,64)	dB	18,94 (16,16;21,72)	bA
30	19 (11,99;26,01)	b	•		•	
35	■		•		•	

(*) Médias seguidas da mesma letra, minúscula na coluna e maiúscula na linha, não diferem estatisticamente pelo teste de Sidak ao nível de 5% de significância. Intervalo de confiança à 95% (entre parênteses).

(•) Não houve descendentes.

(■) Não houve adultos.

Tabela 5: Tempo médio de desenvolvimento do primeiro ao quarto ínstar (dias) de *Helicoverpa armigera* segundo temperatura.

Temperatura (°C)	Ínstar							
	1		2		3		4	
15	6,93 (6,53;7,34)	a	6,60 (6,34;6,86)	a	10,01 (8,95;11,06)	a	22,64 (20,51;24,77)	a
20	3,80 (3,52;4,08)	b	2,93 (2,63;3,23)	b	5,15 (4,18;6,12)	ab	8,42 (6,27;10,56)	ab
13,5_25,5	4,27 (4,13;4,41)	a	2,80 (2,68;2,92)	b	3,41 (3,25;3,57)	ab	4,56 (4,40;4,72)	abc
22,5	3,80 (3,55;4,05)	b	2,53 (2,36;2,71)	bc	3,38 (3,01;3,75)	b	5,18 (4,26;6,10)	abc
18_32	2,60 (2,42;2,78)	c	2,00 (2;2)	cd	2,03 (1,97;2,09)	cd	2,50 (2,26;2,74)	d
25	2,89 (2,67;3,11)	bc	2,11 (1,99;2,23)	bcd	2,69 (2,55;2,83)	bc	3,19 (3,01;3,37)	cd
27,5	2,11 (1,99;2,23)	c	1,89 (1,79;1,99)	d	1,89 (1,79;1,99)	d	2,09 (1,93;2,25)	e
30	2,07 (1,94;2,20)	c	1,33 (1,09;1,58)	d	1,87 (1,69;2,04)	d	4,20 (2,42;5,98)	bcd
35	2,20 (1,92;2,48)	c	1,00 (1;1)	d	1,36 (1,1;1,62)	d	2,07 (1,93;2,21)	f

(*) Médias seguidas da mesma letra, minúscula na coluna, não diferem estatisticamente pelo teste de Sidak ao nível de 5% de significância. Intervalo de confiança à 95% (entre parênteses).

(*) Não houve diferença significativa entre as gerações.

Tabela 6: Tempo médio de desenvolvimento do quinto ínstar (dias) de *Helicoverpa armigera* segundo geração e temperatura.

Temperatura (°C)	Geração					
	1		2		3	
15	11,9 (10,58;13,22)	ab	•		•	
20	13,64 (11,13;16,15)	a	•		•	
13,5_25,5	5,33 (5,09;5,58)	bc	5,07 (4,42;5,71)	ab	4,84 (4,35;5,33)	b
22,5	4,93 (3,78;6,08)	bc	5,45 (4,12;6,79)	a	•	
18_32	3,77 (3,18;4,36)	c	3,31 (2,79;3,82)	c	•	
25	3,94 (3,61;4,28)	cB	4,54 (3,93;5,15)	abcB	6,33 (5,46;7,2)	aA
27,5	6,13 (4,47;7,8)	bcA	4,00 (3,05;4,95)	abcAB	3,13 (2,4;3,87)	bB
30	4,67 (3,54;5,79)	c	•		•	
35	3,29 (2,81;3,76)	c	•		•	

(*) Médias seguidas da mesma letra, minúscula na coluna e maiúscula na linha, não diferem estatisticamente pelo teste de Sidak ao nível de 5% de significância. Intervalo de confiança à 95% (entre parênteses).

(•) Não houve descendentes.

Tabela 7: Tempo médio de desenvolvimento do sexto ínstar (dias) de *Helicoverpa armigera* segundo geração e temperatura.

Temperatura (°C)	Geração					
	1		2		3	
15	8,6 (7,76;9,44)	ab	•		•	
20	20,33 (16,95;23,71)	a	•		•	
13,5_25,5	■		6,67 (6,01;7,32)	a	6,00 (6;6)	ab
22,5	6,67 (5,91;7,42)	ab	8,80 (4,19;13,41)	a	•	
18_32	5,58 (4,7;6,47)	b	5,39 (3,77;7,01)	a	•	
25	4,4 (3,07;5,73)	bB	5,25 (4,76;5,74)	aAB	13,33 (10,97;15,69)	aA
27,5	6,67 (3,69;9,65)	b	■		4,50 (3,07;5,93)	b
30	3,60 (2,42;4,78)	b	•		•	
35	■		•		•	

(*) Médias seguidas da mesma letra, minúscula na coluna e maiúscula na linha, não diferem estatisticamente pelo teste de Sidak ao nível de 5% de significância. Intervalo de confiança à 95% (entre parênteses).

(•) Não houve descendentes.

(■) Não apresentou o sexto estágio larval.

Tabela 8: Risco de completar a geração, considerando a massa constante, para cada aumento de 1°C na temperatura. Risco de completar a geração, considerando a temperatura constante, para cada aumento de 1g na massa.

Geração	Parâmetro estimado	Razão de risco
1	$\hat{\beta}_1$ temperatura	0,25208 (<0,0001)
	$\hat{\beta}_2$ massa	1,287 (1,249;1,325)
2	$\hat{\beta}_1$ temperatura	20,630 (8,029;53,008)
	$\hat{\beta}_2$ massa	1,505 (1,428;1,586)
3	$\hat{\beta}_1$ temperatura	110,790 (13,775;891,091)
	$\hat{\beta}_2$ massa	1,275 (1,228;1,325)
		363,137 (38,787;3399,836)

Modelo de Cox multivariado ajustado para o risco acumulado: . Intervalo de confiança à 95% (entre parênteses).

Tabela 9: Deformação dos adultos (porcentagem) em relação ao número total de adultos emergidos de *Helicoverpa armígera* segundo temperatura.

Temperatura (°C)	Geração		
	1	2	3
15	1,00000 a	•	•
20	0,47059 bc	•	•
13,5_25,5	0,21739 c	0,12500 b	0,40351 a
22,5	0,33333 c	0,25000 ab	•
18_32	0,39474 c	0,48000 ab	•
25	0,31429 c	0,54762 a	0,38776 a
27,5	0,44444 bc	0,15385 b	0,32653 a
30	0,82353 b	•	•
35	1,00000 a	•	•

(*) Médias seguidas da mesma letra, minúscula na coluna, não diferem estatisticamente pelo teste de Tukey-Kramer ao nível de 5% de significância.

(•) Não houve descendentes.

Tabela 10: Número médio de ovos por fêmea de *Helicoverpa armigera* segundo geração e temperatura.

Temperatura (°C)	Geração					
	1		2		3	
15	■		•		•	
20	436,18	a	•		•	
13,5_25,5	187,56	bB	192,58	bB	365,13	aA
22,5	34,67	c	■		•	
18_32	398,11	abA	133,80	bB	•	
25	469,16	a	469,11	a	368,29	a
27,5	415,00	ab	310,39	ab	337,10	a
30	23,50	c	•		•	
35	■		•		•	

(*) Médias seguidas da mesma letra, minúscula na coluna e maiúscula na linha, não diferem estatisticamente pelo teste de Tukey-Kramer ao nível de 5% de significância.

(■) Não houve oviposição na temperatura de 22,5°C e nas temperaturas de 15 e 35°C não houve adulto.

Tabela 11: Número médio de lagartas por fêmea de *Helicoverpa armigera* segundo geração e temperatura.

Temperatura (°C)	Geração					
	1		2		3	
15	■		•		•	
20	0	d	•		•	
13,5_25,5	65,33	abAB	22,52	aB	97,08	aA
22,5	2,22	c	■		•	
18_32	37,57	bA	0	bB	•	
25	95,95	a	85,89	a	59,71	a
27,5	87,00	ab	42,31	a	47,20	a
30	0	d	•		•	
35	■		•		•	

(*) Médias seguidas da mesma letra, minúscula na coluna e maiúscula na linha, não diferem estatisticamente pelo teste de Tukey-Kramer ao nível de 5% de significância.

(■) Não houve oviposição na temperatura de 22,5°C e nas temperaturas de 15 e 35°C não houve adulto.

Tabela 12: Massa pupal (g) de *Helicoverpa armigera* segundo geração e temperatura.

Temperatura (°C)	Geração					
	1		2		3	
15	0,383	a	•		•	
20	0,345	a	•		•	
13,5_25,5	0,376	aB	0,414	aA	0,392	aAB
22,5	0,377	ab	0,320	ab	•	
18_32	0,399	ab	0,388	bc	•	
25	0,392	bc	0,348	c	0,373	a
27,5	0,325	cdB	0,355	cAB	0,374	aA
30	0,340	cd	•		•	
35	0,311	d	•		•	

(*) Médias seguidas da mesma letra, minúscula na coluna e maiúscula na linha, não diferem estatisticamente pelo teste de Tukey-Kramer ao nível de 5% de significância.

(•) Não houve descendentes.

Tabela 13: Proporção fêmea em relação aos machos (porcentagem) de *Helicoverpa armigera* segundo geração e temperatura.

Temperatura (°C)	Geração					
	1		2		3	
15	0,5082	a	•		•	
20	0,5405	a	•		•	
13,5_25,5	0,4000	a	0,5000	a	0,5138	a
22,5	0,2888	a	0,5000	a	•	
18_32	0,5147	a	0,4130	a	•	
25	0,5217	a	0,5675	a	0,5119	a
27,5	0,4655	a	0,5072	a	0,4189	a
30	0,4731	a	•		•	
35	0,5689	a	•		•	

(*) Médias seguidas da mesma letra, minúscula na coluna, não diferem estatisticamente pelo teste de Tukey-Kramer ao nível de 5% de significância.

(•) Não houve descendentes.

Tabela 14: Número de casais formado de *Helicoverpa armigera* segundo geração e temperatura.

Temperatura (°C)	Geração		
	1	2	3
15	■	•	•
20	10	•	•
13,5_25,5	19	23	21
22,5	9	■	•
18_32	11	6	•
25	21	8	9
27,5	4	13	10
30	2	•	•
35	■	•	•

(•) Não houve descendentes.

(■) Não houve casais.

REFERÊNCIAS

- ALI, A.; CHOUDHURY, R. A. Some biological characteristics of *Helicoverpa armigera* on chickpea. **Tunisian Journal of Plant Protection**, v. 4, p. 99-106. 2009.
- ATKINSON, D. Temperature and organism size—a biological law for ectotherms? *Advances in Ecological Research*, v. 25, p. 1–58. 1994.
- ÁVILA, C. J.; VIVAN, L. M.; TOMQUELSKI, G. V. Ocorrência, aspectos biológicos, danos e estratégias de manejo de *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) nos sistemas de produção agrícola. **Circular Técnica Embrapa**. ISSN 1517-4557. Dourados/MS. 2013.
- BALE J.; MASTERS, G. J.; HODKINSON, I. D.; AWMACK, C.; BEZEMER, T. M.; BROWN, V. K.; BUTTERFIELD, J.; BUSE, A.; COULSON, J. C.; FARRAR, J.; GOOD, J. E. G.; HARRINGTON, R.; HARTLEY, S.; JONES, T. H.; LINDROTH, R. L.; PRESS, M. C.; SYMRNIODIS, I.; WATT, L. D.; WHITTAKER, J. B. Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores. **Global Change Biology**, v. 8, n. 1, p. 1–16. 2002.
- BAVARESCO, A.; Garcia, M. S.; GRÜTZMACHER, A. D.; FORESTI, J.; RINGENBERG, R. Biologia e Exigências Térmicas de *Spodoptera cosmioides* (Walk.) (Lepidoptera: Noctuidae). **Neotropical Entomology**, v. 31, n. 1, p. 49-54. 2002.
- BECK, S.D. Insect photoperiodism. **Second edition, Academic Press**, New York, 387p. 1980.
- BERRIDGE M. Osmoregulation in terrestrial arthropods. In: FLOTKIN, M.; SCHEER, B. T. **Chemical zoology**, Cambridge: MA, 2012. p. 287–320.
- BRUSCA, R.; BRUSCA, G.J. **Invertebrados**. 2. ed. Rio de Janeiro, Editora Guanabara Koogan S.A., 2007. 968 p.
- BUKAU, B.; DEUERLING, E.; PFUND, C.; CRAIG, E. A. Getting newly synthesized proteins into shape. *Cell*, v. 101, p. 119–122. 2000.
- BURROWS, M. T.; SCHOEMAN, D. S.; BUCKLEY, L. B.; MOORE, P.; POLOCZANSKA, E. S.; BRANDER, K. M.; BROWN, C.; BRUNO, J. F.; DUARTE, C. M.; HALPERN, B. S.; HOLDING, J.; KAPPEL, C. V.; KIESSLING, W.; O'CONNOR, M. I.; PANDOLFI, J. M.; PARMESAN, C.; SCHWING, F. B.; SYDEMAN, W. J.; RICHARDSON, A. J. The Pace of Shifting Climate in Marine and Terrestrial Ecosystems. *Science* v. 334, p. 652-655. 2011.
- BUENO, R. C. O. F.; YAMAMOTO, P. T.; CARVALHO, M. M.; BUENO, N. M. Occurrence of *Helicoverpa armigera* (Hübner, 1808) on citrus in the state of Sao Paulo, Brazil. **Revista Brasileira de Fruticultura**, v. 36, n. 2, p. 520-523. 2014.
- CHAPMAN, J. W.; BELL J. R.; BURGIN, L. E.; REYNOLDS, D. R.; PETTERSSONE, L. B.; HILLF, J. K.; BONSALLG, M. B.; THOMAS, J. A. Seasonal migration to high latitudes results in major reproductive benefits in an insect. **Proceedings of the**

National Academy of Sciences of the United States of America, v. 109, n. 37, p. 14924–14929. 2012.

CHEN, C.; XIA, Q. W.; XIAO, H. J.; XIAO, L.; XUE, F. S. A Comparison of the Life-History Traits between Diapause and Direct Development Individuals in the Cotton Bollworm, *Helicoverpa armigera*. **Journal of Insect Science**, v. 14, n. 1, p. 14-19. 2014. Disponível em: <<http://doi.org/10.1673/031.014.19>>

CIVIDANES, F. J. Uso de graus-dia em entomologia: Com particular referência ao controle de percevejos pragas da soja. **Funep**, 31p. 2000.

CZEPAK, C.; ALBERNAZ, K. C.; VIVAN, L. M.; GUIMARÃES, H. O.; CARVALHAIS, T. Primeiro registro de ocorrência de *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) no Brasil. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, v. 43, n. 1, p. 110-113, jan/mar. 2013.

DENLINGER, D.L. Regulation of diapause. **Annual Review of Entomology**, v. 47, n. 1, p. 93–122. 2002.

DENLINGER, D. L. Why study diapause? **Entomological Research**, v. 38, n. 1, p. 1–9. 2008.

DIGGLE, P. J.; HEAGERTY, P. J.; LIANG, K. Y.; ZEGER, S. L. Analysis of Longitudinal Data. (2nd edition). Oxford: Oxford University Press. 2002

DINGLE, H. Migration: The biology of life on the move. Oxford, UK: Oxford University Press. 2014.

DRAKE V. The influence of weather and climate on agriculturally important insects: an Australian perspective. **Australian Journal of Agricultural Research**, v. 45, n. 3, p. 487–509. 1994.

ESPERK, T.; TAMMARU, T.; NYLIN, S. Intraspecific Variability in Number of Larval Instars in Insects. *Journal of Economic Entomology*, v. 100, n. 3, p. 627-645. 2007.

FENG, H. Q.; WU, K. M.; CHENG, D. F.; GUO, Y. Y. Northward Migration of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) and Other Moths in Early Summer Observed with Radar in Northern China. **Ecology and Behavior**, v. 97, n. 6, p. 1874-1883. 2004.

FITT G. P. The ecology of *Heliothis* species in relation to agroecosystems. **Annual Review of Entomology**, v. 34, n. 1, p. 17-52. 1989.

GERLING, D. The overwintering mode of *Bemisia tabaci* and its parasitoids in Israel. **Phytoparasitica**, v. 12, p. 109–118. 1984.

GILLOTT, C. **Entomology**. 3. ed. University of Saskatchewan Saskatoon, Canada, 2005. 190 p.

GREENE, G. L.; LEPLA, N. C.; DICKERSON, W. A. Velvetbean caterpillar: a rearing procedure and artificial medium. *Journal of Economic Entomology*, v. 69, p. 487-488. 1976.

GUO, J.; ZHANG, H.; EDWARDS, M.; WANG, Z.; BAI, S.; HE, K. Expression patterns of the glycogen phosphorylase gene related to larval diapause in *Ostrinia furnacalis*. *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*, v. 91, p. 210-220. 2016.

GUO, Y. Y. Progress in the research on migration regularity of *Helicoverpa armigera* and relationships between the pest and its host plants. **Acta Entomologica Sinica**, Beijing, v. 40, n. 1, p. 1-6. 1997.

HAJI, F. N. P.; CARNEIRO, J. S.; BLEICHER, E.; MOREIRA, A. N.; FERREIRA, R. C. F. Manejo da mosca-branca *Bemisia tabaci* biótipo B na cultura do tomate. In: HAJI, F. N. P.; BLEICHER, E. (Ed.). Avanços no manejo da mosca-branca *Bemisia tabaci* biótipo B (Hemiptera, Aleyrodidae). **Embrapa Semi-Árido**, Petrolina, cap. 7, p.87-110. 2004.

HEINRICH, B. Thermoregulation in endothermic insects. **Science**, Washington, v. 185, p. 747-746. 1974. Disponível em: < DOI: 10.1126/science.185.4153.747>.

IOWA. Using degree days in an Integrated Pest Management Program. **Iowa State University – University Extension** – Ames, Iowa, Pat-1296 Revisado Junho/2006.

IPCC. Intergovernmental Panel On Climate Change. Climate change 2007: the physical science basis. Geneva: Intergovernmental Panel on Climate Change, 2007. Disponível em:< <http://ipcc-wg1.ucar.edu/wg1/wg1-report.htm>>. Acesso em: 07 jul. 2016.

KARIM, S. Management of *Helicoverpa armigera*: a review and prospectus for Pakistan. **Pakistan Journal of Biological Sciences**, v. 3, n. 8, p. 1213-1222, 2000.

KASPER M. L., REESON A. F., MACKAY D. A., AUSTIN A. D. Environmental factors influencing daily foraging activity of *Vespula germanica* (Hymenoptera, Vespidae) in Mediterranean Australia. **Insectes Sociaux**, v. 55, n. 3, p. 288–295. 2008.

KLOK, C. J.; SINCLAIR, B. J.; CHOWN, S. L. Upper thermal tolerance and oxygen limitation in terrestrial arthropods. *The Journal of Experimental Biology*, v. 207, p. 2361-2370. 2004.

KROSCHER, J.; SPORLEDER, M.; TONNANG, H. E. Z.; JUAREZ, H.; CARHUAPOMA, P.; GONZALES, J. C.; SIMON, R. Predicting climate-change-caused changes in global temperature on potato tuber moth *Phthorimaea operculella* (Zeller) distribution and abundance using phenology modeling and GIS mapping. **Agricultural and Forest Meteorology**, v. 170, p. 228–241. 2013.

LAMMERS, J. W.; MACLEOD, A. Report of a pest risk analysis: *Helicoverpa armigera* (Hübner, 1808). **Protection Service (NL) and Central Science laboratory (UK)**, 18 p. 2007.

LEE, E. T. Statistical Methods for Survival Data Analysis, Second Edition, New York: John Wiley & Sons. 1992.

LIU, Z.; GONG, P.; LI, D.; WEI, W. Pupal diapause of *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) mediated by larval host plants: pupal weight is important. *Journal of Insect Physiology*, v. 56, p. 1863-1870. 2010.

LOPEZ V.; VOS, J.; POLAR, P.; KRAUSS, U. Discovery learning about sustainable management of whitefly pests and whitefly-borne viruses. International. **Centre for Tropical Agriculture (CIAT)**, v.1, n.1, p.12-37. 2008.

LYNCH, R. E.; SIMMONS, A. M. Distribution of immatures and monitoring of adult sweetpotato whitefly, *Bemisia tabaci* (Gennadius) (Homoptera: Aleyrodidae), in peanut, *Arachis hypogaea*. **Environmental Entomology**, v. 22, n. 2, p. 375– 380. 1993.

MAIA, A.; LUIZ A. J. B.; CAMPANHOLA C. Statistical inference on associated fertility life table parameters using Jackknife technique: computational aspects. **Journal of Economic Entomology**, v. 93, p. 511-518. 2000.

MAŁEK, D.; DROBNIAK, S.; GOZDEK, A.; PAWLIK, K.; KRAMARZ, P. Response of body size and developmental time of *Tribolium castaneum* to constant versus fluctuating thermal conditions. *Journal of Thermal Biology*, v. 51, p. 110-118. 2015.

MATTHEWS, M. Heliothinae moths of Australia: a guide to pest bollworms and related Noctuidae groups. **Sciro**, Melbourne, 320 p. 1999.

MAY, M. L. Insect thermoregulation. **Annual Review of Entomology**, Palo Alto, v. 24, p. 313-349, 1979.

MENSAH, R. K. Supresssion of *Helicoverpa* spp. (Lepidoptera: Noctuidae) oviposition by use of the natural enemy food supplement Envirofeast. **Australian Journal of Entomology**, v. 35, n. 4, p. 323-329. 1996.

MILLSPAUGH, J. J.; THOMPSON, F. R. Models for planning wildlife conservation in large landscapes. In: NIEMUTH, N. D.; REYNOLDS, R. E.; GRANFORS, D. A.; JOHNSON, R. R.; WANGLER, B.; ESTEY, M. E. Landscape-Level Planning for Conservation of Wetland Birds in the U.S. Prairie Pothole Region. Elsevier Science, cap. 20, p. 533-560. 2011.

MIRONIDIS, G. K.; STAMOPOULOS, D. C.; SAVOPOULOU-SOULTANI, M. Overwintering survival and spring emergence of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) in northern Greece. **Environmental Entomology**, v. 39, n. 4, p. 1068-1084. 2010. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1603/EN09148>>

MYERS, E. M. The circadian control of eclosion. **Chronobiology International**, v. 20, p. 775–794. 2003.

NARANJO, S. E.; CASTLE, S. J.; BARRO P. J.; LIU, S. S. Population dynamics, demography, dispersal and spread of *Bemisia tabaci*. In STANSLY, P. A.; NARANJO,

S. E. (eds.), *Bemisia: bionomics and management of a global pest*. **Springer**, Dordrecht, The Netherlands, 2010. cap. 6, p. 185–226.

NARDO, E. A. B.; TAVARES, M. T.; SÁ, L. A. N.; TAMBASCO, F. J. Perspectivas do controle biológico da praga quarentenária cochonilha-rosada no Brasil (*Maconellicoccus hirsutus* (GREEN) (Hemiptera:Pseudococcidae). Jaguariúna: Embrapa Meio Ambiente, 1999. 38p. (Embrapa Meio Ambiente. Documentos 2).

NASERI, B.; FATHIPOUR, Y.; MOHARRAMIPOUR, S.; HOSSEININAVEH, V. Comparative reproductive performance of *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) reared on thirteen soybean varieties. **Journal of Agricultural Science and Technology**, v. 13, p. 17-26. 2011.

NELDER, J. A.; WEDDERBURN, R. W. Generalized linear models. *Journal of the Royal Statistical Society Series A*, v. 135, n. 3, p. 370–384. doi:10.2307/2344614. 1972.

NIJHOUT, H. F. Reproduction. In: H. F. Nijhout (ed.), *Insect Hormone*. Princeton University, Princeton. p. 142-159. 1994.

OHTSU, T.; KIMURA, M. T.; KATAGIRI, C. How *Drosophila* species acquire cold tolerance: qualitative changes of phospholipids. *European Journal of Biochemistry*, v. 252, p. 608–611. 1998.

PARRA, J. R. P.; MELO, A. B. P.; MAGALHÃES, B. P.; SILVEIRA NETO, S.; BOTELHO, P. S. M. Efeito do fotoperíodo no ciclo biológico de *Diatraea saccharalis*. **Pesquisa Agropecuária brasileira**, v. 18, n. 5, p. 463-472. 1983

PARRA, J. R. P. Técnicas de criação de insetos para programas de controle biológico. *Esalq/Fealq*. 134. 2001.

PENG, R. K.; FLETCHER, C. R.; SUTTON, S. L. The effect of microclimate on flying dipterans. **International Journal of Biometeorology**, v. 36, n. 2, p. 69–76. 1992.

PEREIRA, M. J. B.; BERTI-FILHO, E. Exigências térmicas e estimativa do número de gerações da broca-do-fruto *Annona* (*Cerconota anonella*). **Ciência Rural**, v. 39, n. 8, p. 2278-2284. 2009.

PORCELLI, D.; GASTON, K. J.; BUTLIN, R. K.; SNOOK, R. R. Local adaptation of reproductive performance during thermal stress. *Journal of Evolutionary Biology*, v. 30, n. 2, p. 422-429. 2016. <doi: 10.1111/jeb.13018>.

PÖRTNER, H. Climate change and temperature-dependent biogeography: oxygen limitation of thermal tolerance in animals. *Naturwissenschaften*, v. 88, p. 137-146. 2001.

PRENTICE, R. L.; WILLIAMS, B. J.; PETERSON, A. V. On the Regression Analysis of Multivariate Failure Time Data. *Biometrika*, v. 68, p. 373–379. 1981.

RAHMATHULLA, V. K.; SURESH, H. M. Seasonal variation in food consumption, assimilation, and conversion efficiency of Indian bivoltine hybrid silkworm, *Bombyx mori*. *Journal of Insect Science*, v. 12, p. 1-14. 2012.

REED, W. *Heliothis armigera* (Hb.) (Noctuidae) in western Tanganyika: II. Ecology and natural chemical control. **Bulletin of Entomological Research**, v. 56, n. 1, p. 127-140. 1965.

RELINA, L. I.; GULEVSKY, A. K. A possible role of molecular chaperones in cold adaptation. *CryoLetters*, v. 24, p. 203–212. 2003.

RENSING, L.; RUOFF, P. Temperature effect on entrainment, phase shifting, and amplitude of circadian clocks and its molecular bases. **Chronobiology International**, v. 19, pp. 807–864. 2002.

REYNOLDS, A. M.; REYNOLDS, D. R.; SMITH, A. D.; CHAPMAN, J. W. Orientation cues for high-flying nocturnal insect migrants: Do turbulence-induced temperature and velocity fluctuations indicate the mean wind flow? **PLoS One**, 5 (12): e15758. 2010.

RODRIGUES, W. C. Fatores que Influenciam no Desenvolvimento dos Insetos. **Info Insetos**, v. 1, n. 4, p. 1-4. 2004.

SCOTT KD, WILKINSON KS, LAWRENCE N.; LANGE, C. L.; SCOTT, L. J.; MERRITT, M. A.; LOWE, A. J.; GRAHAM, G. C. Gene-flow between populations of cotton bollworm *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) is highly variable between years. **Bulletin of Entomological Research**, v. 95, n. 4, p. 381–392. 2005.

SILVA, D. M.; HOFFMANN-CAMPO, C. B.); BUENO, A. F.; BUENO, R. C. O. F.; OLIVEIRA, M. C. N.; MOSCARDI, F. Biological characteristics of *Anticarsia gemmatalis* (Lepidoptera: Noctuidae) for three consecutive generations under different temperatures: understanding the possible impact of global warming on a soybean pest. **Bulletin of Entomological Research**, v. 102, n. 3, p. 285-292. 2012.

SIMMONS, A. M.; ELSEY, K. D. Overwintering and cold tolerance of *Bemisia argentifolii* (Homoptera: Aleyrodidae) in coastal South Carolina. **Journal of Entomology Science**, v. 30, p. 497–506. 1995.

SØRENSEN, J. G.; SCHOU, M. F.; KRISTENSEN, T. N.; LOESCHCKE, V. Thermal fluctuations affect the transcriptome through mechanisms independent of average temperature. *Scientific Reports* 6:30975. 2016.

SPEIGHT, M.R. Ecology of insects, concepts and applications. **Blackwell Science**, Oxford, 350p. 1999.

ŠTĚTINA, T.; KOŠTÁL, V.; KORBELOVÁ, J. The Role of Inducible Hsp70, and Other Heat Shock Proteins, in Adaptive Complex of Cold Tolerance of the Fruit Fly (*Drosophila melanogaster*). *PLoS ONE* 10(6): e0128976. 2015.

STORK, N. E. Insect diversity: facts, fiction and speculation. *Biological. Journal of the Linnean Society*. v. 35, p. 321-337. 1988.

TANAKA, K.; WATARI, Y. Is early morning adult eclosion in insects an adaptation to the increased moisture at dawn? **Journal Biological Rhythm Research**, v. 40, n. 4, p. 293-298. 2009.

TOFT, D. O. Control of hormone receptor function by molecular chaperones and folding catalysts. In: *Molecular chaperones and Folding Catalysts. Regulation, Cellular Function and Mechanism*, pp. 313–327, Bukau B. (ed.), Harwood Academic Publishers, Amsterdam. 1999.

WANG, L.; YANG, S.; ZHAO, K.; HAN, L. Expression Profiles of the Heat Shock Protein 70 Gene in Response to Heat Stress in *Agrotis c-nigrum* (Lepidoptera: Noctuidae). **Journal of Insect Science**, v. 15, n. 1, p. 1-6. 2015.

WANG, N. C.; LI, Z. H. Studies on the biology of cotton bollworm (*Helicoverpa armigera* Hübner) and tobacco budworm (*Heliothis assulta* Quenee). **Journal of the Shandong Agricultural University**, v. 1-2, n. 1, p. 13-25. 1984.

WESTFALL, P. H.; TOBIAS, R. D.; ROM, D.; WOLFINGER, R. D.; HOCHBERG, Y. Multiple Comparisons and Multiple Tests Using the SAS System, Cary, NC: SAS Institute Inc. 1999.

WILLMER P. G. Microclimate and the environmental physiology of insects. **Advances Insect physiology**, v. 16, p. 1–57. 1982.

WU, X.; FU, X.; GUO, J.; ZHAO, X.; WU1, K. Annual Migration of Cabbage Moth, *Mamestra brassicae* L. (Lepidoptera: Noctuidae), over the Sea in Northern China. **PLoS One**, v. 10, n. 7, e0132904. 2015.

ZACHARIASSEN, K. E.; KRISTIANSEN, E.; PEDERSEN, S. A. Inorganic ions in cold-hardiness. *Cryobiology*, v. 48, p. 126–133. 2004.

ZALUCKI, M. P.; DAGLISH, G.; FIREMPONG, S.; TWINE, P. The biology and ecology of *Helicoverpa armigera* (Hübner) and *H. punctigera* Wallengren (Lepidoptera: Noctuidae) in Australia: what do we know?. **Australian Journal of Zoology**, v. 34, n. 6, p. 779-814. 1986.

ZALUCKI M. P., CLARKE A. R., MALCOLM S. B. Ecology and behavior of first instar larval Lepidoptera. **Annual Review of Entomology**, v. 47, p. 361–393. 2002.