

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA – UNESP

CAMPUS DE JABOTICABAL

**RELAÇÕES TRÓFICAS ENTRE *Euborellia annulipes* (LUCAS)
(DERMAPTERA: ANISOLABIDIDAE) E *Bacillus thuringiensis* NO
MANEJO DE *Plutella xylostella* (L.) (LEPIDOPTERA: PLUTELLIDAE)**

Me. Gilmar da Silva Nunes

Engenheiro Agrônomo

2020

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA – UNESP
CAMPUS DE JABOTICABAL

**RELAÇÕES TRÓFICAS ENTRE *Euborellia annulipes* (LUCAS)
(DERMAPTERA: ANISOLABIDIDAE) E *Bacillus thuringiensis* NO
MANEJO DE *Plutella xylostella* (L.) (LEPIDOPTERA: PLUTELLIDAE)**

Discente: Gilmar da Silva Nunes

Orientador: Prof. Dr. Sergio Antonio De Bortoli

Tese apresentada à Faculdade de Ciências Agrárias
e Veterinárias – UNESP, Campus de Jaboticabal,
como parte das exigências para a obtenção do título
de Doutor em Agronomia (Entomologia Agrícola).

2020

N972r Nunes, Gilmar da Silva
Relações tróficas entre *Euborellia annulipes* (Lucas)
(Dermaptera: Anisolabididae) e *Bacillus thuringiensis* no
manejo de *Plutella xylostella* (L.) (Lepidoptera: Plutellidae) /
Gilmar da Silva Nunes. -- Jaboticabal, 2020
82 p. : il., tabs., fotos

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp),
Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, Jaboticabal
Orientador: Sergio Antonio De Bortoli

1. Controle biológico. 2. Entomopatógenos. 3. Resposta
funcional. 4. Teias alimentares. 5. Tesourinhas. I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca da
Faculdade de Ciências Farmacêuticas, Araraquara. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA

Câmpus de Jaboticabal



CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA TESE: RELAÇÕES TRÓFICAS ENTRE *Euborellia annulipes* (LUCAS) (DERMAPTERA: ANISOLABIDIDAE) E *Bacillus thuringiensis* NO MANEJO DE *Plutella xylostella* (L.) (LEPIDOPTERA: PLUTELLIDAE)

AUTOR: GILMAR DA SILVA NUNES

ORIENTADOR: SERGIO ANTONIO DE BORTOLI

Aprovado como parte das exigências para obtenção do Título de Doutor em AGRONOMIA (ENTOMOLOGIA AGRÍCOLA), pela Comissão Examinadora:

Prof. Dr. SERGIO ANTONIO DE BORTOLI
Departamento de Fitossanidade / FCAV / UNESP - Jaboticabal

Prof. Dr. JACINTO DE LUNA BATISTA (VIDEOCONFERÊNCIA)
Universidade Federal da Paraíba-UFPB / João Pessoa/PB

Prof. Dr. RICARDO ANTONIO POLANCZYK (VIDEOCONFERÊNCIA)
Departamento de Ciências da Produção Agrícola (Fitossanidade) / FCAV / UNESP - Jaboticabal

Profa. Dra. ALESSANDRA MARIELI VACARI (VIDEOCONFERÊNCIA)
Universidade de Franca - UNIFRAN / Franca/SP

Prof. Dr. ODÁIR APARECIDO FERNANDES (VIDEOCONFERÊNCIA)
Departamento de Ciências da Produção Agrícola (Fitossanidade) / FCAV / UNESP - Jaboticabal

Jaboticabal, 24 de agosto de 2020

DADOS CURRICULARES DO AUTOR

GILMAR DA SILVA NUNES – nascido em 05 de fevereiro de 1988 na cidade de Floresta-PE, filho de Adelaide Ana da Silva Nunes e Geraldo Joaquim Nunes. Participou no curso técnico em Agricultura no IF-Sertão Pernambucano na sua cidade natal durante os anos de 2008 a 2010, interrompendo-o para realizar o curso superior. Graduiu-se em 2015 no curso de Engenharia Agrônômica pela Universidade Federal da Paraíba, na cidade de Areia-PB. Foi bolsista de iniciação científica financiado pela Conselho Nacional de Pesquisa e Desenvolvimento Científico (CNPq) de 2012 a 2014 durante a graduação e desenvolveu projeto de conclusão de curso na linha de pesquisa em Biologia de Insetos sob orientação do Prof. Dr. Jacinto de Luna Batista. No ano de 2015 iniciou o curso de Mestrado em Agronomia, área de concentração Entomologia Agrícola, pelo Programa de Pós-Graduação em Agronomia na mesma universidade. Foi bolsista da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) e desenvolveu o projeto de dissertação na linha de pesquisa de Biologia de Insetos ainda sob orientação do Prof. Dr. Jacinto, concluindo o projeto de mestrado em dezembro de 2016. Em Março de 2017 iniciou o doutoramento no Programa de Pós-Graduação em Agronomia (Entomologia Agrícola) na Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias de Jaboticabal, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, sob orientação do Prof. Dr. Sergio Antonio De Bortoli com bolsa de estudos da CAPES. Desenvolveu o projeto de Tese na linha de pesquisa de Biologia de Insetos e Controle Microbiano, estudando interações predador-presa-patógeno. Publicou artigos em revistas especializadas nacionais e internacionais, participou de eventos científicos, como o Simpósio de Controle Biológico, com apresentação de trabalhos científicos, sendo inclusive premiado em 2019 com um dos melhores trabalhos em Controle Biológico de Insetos.

E-mail: gilmarsilvanunes@gmail.com

*“Só eu sei quantos invernos passei... Sorrindo de medo, contando nos
dedos de quantas entradas saí, pra chegar aqui”*

Capital Inicial

A todos os meus familiares, em especial minha mãe, que me inspiram
diariamente e me conduzem ao sucesso profissional.

Dedico

AGRADECIMENTOS

A minha família pelo incentivo para que eu pudesse seguir em frente, força e confiança durante essa trajetória.

Ao Prof. Dr. Sergio Antonio De Bortoli por ter confiado na proposta de trabalho e pela orientação, que foi fundamental para meu desenvolvimento durante o doutorado.

Ao Prof. Dr. Jacinto de Luna Batista pela orientação durante a graduação e o mestrado, pelo fornecimento de material para pesquisa e pelo incentivo.

A toda equipe docente do Programa de Pós-Graduação em Entomologia da Unesp pelos ensinamentos durante essa jornada.

A todos os colegas e amigos conquistados no Programa de Pós-Graduação em Agronomia (Entomologia Agrícola) da Unesp e demais programas, que de forma direta e indireta contribuíram para os momentos de lazer e aprendizado.

A toda a equipe do Laboratório de Biologia e Criação de Insetos da Unesp pela companhia durante essa jornada e por compartilhar momentos de descontração.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001, ao qual expresso meu agradecimento.

A todos os que não foram mencionados, mas que direta e/ou indiretamente contribuíram para a realização deste trabalho.

Muito obrigado!

SUMÁRIO

RESUMO.....	v
ABSTRACT.....	vi
1. INTRODUÇÃO	1
2. REVISÃO DE LITERATURA	3
2.1. A cultura das brassicáceas	3
2.2. <i>Plutella xylostella</i>	4
2.2.1. Bioecologia	4
2.2.2. Importância econômica e controle	4
2.3. <i>Bacillus thuringiensis</i>	5
2.4. Tesourinhas como agentes de controle biológico	9
2.4.1. <i>Euborellia annulipes</i>	10
2.5. Interações tróficas no manejo integrado de pragas	11
3. MATERIAL E MÉTODOS.....	13
3.1. Criação dos insetos	13
3.2. Tratamentos utilizados.....	15
3.3. Taxa de predação.....	16
3.4. Desenvolvimento e sobrevivência.....	17
3.5. Peso do predador	17
3.6. Tabela de vida de fertilidade.....	17
3.7. Preferência alimentar.....	18
3.8. Resposta funcional	19
3.9. Análise dos dados	20
4. RESULTADOS.....	22
4.1. Taxa de predação.....	22
4.2. Desenvolvimento e sobrevivência.....	23
4.3. Peso do predador	26
4.4. Fecundidade e fertilidade.....	26
4.5. Tabela de vida de fertilidade.....	27
4.6. Preferência alimentar.....	29
4.7. Resposta funcional	32
5. DISCUSSÃO	33
5.1. Efeitos de <i>Bt</i> na história de vida do predador.....	33
5.2. Efeitos de <i>Bt</i> no comportamento predatório	38
6. CONCLUSÕES	42
7. REFERÊNCIAS.....	42
8. CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	67

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Esquema do modo de ação das toxinas Cry de *Bacillus thuringiensis*, de acordo com Peralta e Palma (2017). 1) Ingestão do cristal, solubilização e liberação da protoxina no intestino; 2) Ativação da protoxina a partir da proteólise e 3) Liberação da toxina ativada no intestino; 4) Ligação da toxina nos receptores da célula, 5) Formação do poro, desequilíbrio osmótico e lise celular.....7
- Figura 2.** Cuidado maternal de *Euborellia annulipes* em laboratório (Foto: Gilmar Nunes).....10
- Figura 3.** Esquema da metodologia de criação de *Euborellia annulipes* em condições de laboratório. Recipientes usados para criação de A) ninfas e B) adultos; B) Substrato para refúgio dos insetos e oviposição das fêmeas; e D) recipientes para fornecimento de alimento e para o cuidado maternal.14
- Figura 4.** Esquema da metodologia de criação de *Plutella xylostella* em laboratório.15
- Figura 5.** Esquema ilustrado da aplicação dos tratamentos com bioinseticidas *Bt* em folhas de couve para alimentação de *Plutella xylostella* e fornecimento às tesourinhas *Euborellia annulipes*, em condições de laboratório.16
- Figura 6.** Esquema ilustrado das arenas utilizadas para os testes de predação e preferência alimentar das fêmeas de *Euborellia annulipes* por lagartas de quarto ínstar de *Plutella xylostella*, não infectadas e infectadas com *Bacillus thuringiensis*.19
- Figura 7.** Taxa de predação média $\pm$ EP dos (A) ínstaes ninfais e (B) dos adultos de *Euborellia annulipes* com lagartas de *Plutella xylostella* não infectadas e infectadas com *Bacillus thuringiensis*. ^{ns}Diferenças não significativas; Letras minúsculas diferentes indicam diferenças significativas entre os tratamentos ($P < 0,05$) e maiúsculas entre os sexos do predador em cada tratamento, pelo teste de Student-Newman-Keuls e F , respectivamente ($P < 0,0001$).23
- Figura 8.** Desenvolvimento $\pm$ EP de ninfas de *Euborellia annulipes* alimentadas com lagartas de *Plutella xylostella* não infectadas e infectadas com *Bacillus thuringiensis*. Letras minúsculas diferentes indicam diferença significativa entre os tratamentos em cada estágio ninfal e letras maiúsculas entre os ínstaes em cada tratamento, pelo teste de Student-Newman-Keuls ($P < 0,005$); ns = Diferenças não significativas entre os valores da sobrevivência ($P > 0,05$).24
- Figura 9.** Sobrevivência de adultos de *Euborellia annulipes* alimentados com lagartas de *Plutella xylostella* não infectadas e infectadas com *Bacillus thuringiensis*. Nenhuma diferença entre os tratamentos foi encontrada, de acordo com o teste de log-rank ($P > 0,05$).25

Figura 10. Peso médio $\pm$ EP dos (A) ínstares ninfais e (B) dos adultos de *Euborellia annulipes* alimentados com lagartas de *Plutella xylostella* não infectada e infectada com *Bacillus thuringiensis*. ^{ns}Diferenças não significativas; Letras minúsculas diferentes indicam diferenças significativas entre os tratamentos ($*P < 0,05$) e maiúsculas entre os sexos do predador em cada tratamento, pelo teste de Student-Newman-Keuls e *F*, respectivamente ($P < 0,0001$).26

Figura 11. Taxas de sobrevivência específica (---- l_x) e fecundidade por idade (—●— m_x) estimadas para fêmeas de *Euborellia annulipes* alimentadas com lagartas de *Plutella xylostella* não infectadas e infectadas com *Bacillus thuringiensis*.28

Figura 12. Percentual $\pm$ EP de consumo de lagartas de *Plutella xylostella* infectadas com bioinseticidas *Bt* por fêmeas de *Euborellia annulipes* durante 12 horas em diferentes condições de escolha. Apenas lagartas não infectadas (C), infectadas com Dipel® (D) e com XenTari® (X); não infectadas $\times$ infectadas com Dipel® (CD), não infectadas $\times$ infectadas com XenTari® (CX) infectadas com Dipel® $\times$ infectadas com XenTari® (DX) e não infectadas $\times$ infectadas com Dipel® $\times$ infectadas com XenTari® (CDX). Letras minúsculas diferentes indicam diferenças significativas entre as condições de escolha, pelo teste de Student-Newman-Keuls ($P < 0,05$).30

Figura 13. Índice de preferência de Manly (β) $\pm$ EP estimado para *Euborellia annulipes* predando lagartas de *Plutella xylostella* não infectadas (controle) vs. infectadas com bioinseticidas *Bt* durante 12 horas em diferentes condições de escolha. A) Letras minúsculas diferentes nas barras indicam diferenças pelo teste *t* ($P < 0,05$); B e C) Diferenças não significativas entre os tratamentos; D) Letras minúsculas diferentes nas barras indicam diferenças, pelo teste de Student-Newman-Keuls ($P < 0,05$).31

Figura 14. Resposta funcional de *Euborellia annulipes* alimentada com lagartas de *Plutella xylostella* não infectadas e infectadas com bioinseticidas *Bt* durante 24 h, em várias densidades de presas.32

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Desenvolvimento e sobrevivência do período de ninfa-adulto, razão sexual e longevidade de <i>Euborellia annulipes</i> alimentada com lagartas de <i>Plutella xylostella</i> não infectadas e infectadas com <i>Bacillus thuringiensis</i>	25
Tabela 2. Fecundidade e fertilidade de <i>Euborellia annulipes</i> alimentada com lagartas de <i>Plutella xylostella</i> não infectadas e infectadas com <i>Bacillus thuringiensis</i>	27
Tabela 3. Parâmetros médios ($\pm$ EP) da tabela de vida de fertilidade de <i>Euborellia annulipes</i> alimentada com lagartas de <i>Plutella xylostella</i> não infectadas e infectadas com <i>Bacillus thuringiensis</i>	28
Tabela 4. Taxa de predação média $\pm$ EP de <i>Euborellia annulipes</i> em lagartas de <i>Plutella xylostella</i> não infectadas e infectadas com bioinseticidas <i>Bt</i> durante 12 h, em diferentes condições de escolha.	29
Tabela 5. Valores estimados pela regressão logística para a proporção de predação de <i>Euborellia annulipes</i> em lagartas de <i>Plutella xylostella</i> não infectadas e infectadas com <i>Bacillus thuringiensis</i> durante 24 h.	32
Tabela 6. Taxa de ataque (a'), tempo de manipulação (T_h) $\pm$ EP (95% IC) e taxa máxima de predação T/T_h estimados para <i>Euborellia annulipes</i> em lagartas de <i>Plutella xylostella</i> infectadas e não infectadas com bioinseticidas <i>Bt</i> durante 24 h, em laboratório.	33

RELAÇÕES TRÓFICAS ENTRE *Euborellia annulipes* (LUCAS) (DERMAPTERA: ANISOLABIDIDAE) E *Bacillus thuringiensis* NO MANEJO DE *Plutella xylostella* (L.) (LEPIDOPTERA: PLUTELLIDAE)

RESUMO – As brássicas são cultivadas no mundo inteiro e o uso de *Bacillus thuringiensis* (*Bt*) na forma de bioinseticidas tem se destacado no controle da praga-chave, *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae). A espécie de tesourinha *Euborellia annulipes* (Dermaptera: Anisolabididae) está associada à predação desses insetos-praga e podem auxiliar no controle biológico, mas efeitos adversos de *Bt* em inimigos naturais são preocupações que também vêm sendo levantadas e algumas interações entre tesourinhas e entomopatógenos ainda são pouco compreendidas. Objetivou-se avaliar os efeitos indiretos de *B. thuringiensis* em aspectos da biologia de *E. annulipes* quando alimentada com *P. xylostella*, e no comportamento de predação da tesourinha. Lagartas de *P. xylostella* não infectadas e infectadas com dois bioinseticidas Dipel®WG (*Bt kurstaki*) e XenTari®WG (*Bt aizawai*) nas doses recomendadas pelos fabricantes, foram fornecidas como alimento ao predador. Foram avaliados os efeitos de *Bt* no desenvolvimento biológico, predação, peso, preferência alimentar, em diferentes condições de escolha, e na resposta funcional do predador. Não houve efeito deletério de *Bt* no desenvolvimento, mas observou-se que a alimentação com lagartas infectadas afetou a predação por ninfas e por fêmeas, levando-as a consumir mais presas, e a fertilidade do predador, reduzindo a taxa de eclosão e de reprodução líquida. Em condições sem chance de escolha houve menor consumo de lagartas não infectadas, mas com escolha, elas foram preferidas quando comparadas àquelas infectadas com Dipel®. A taxa de predação da tesourinha aumentou em função do aumento da densidade populacional da presa, mas a resposta funcional não foi alterada, sendo do tipo II. O predador investiu menos tempo de manipulação em presas infectadas com *Bt* e a taxa máxima de predação aumentou. Bioinseticidas *Bt* usados para o manejo de *P. xylostella* causam efeitos colaterais no desenvolvimento biológico e afetam indiretamente a predação de *E. annulipes*. Os achados desta pesquisa podem ser aplicados às abordagens do manejo integrado de pragas e apontam possíveis impactos ecológicos de *Bt* em tesourinhas.

Palavras-chave: controle biológico, entomopatógenos, resposta funcional, teias alimentares, tesourinhas

**TROPHIC RELATIONSHIPS BETWEEN *Euborellia annulipes* (LUCAS)
(DERMAPTERA: ANISOLABIDIDAE) AND *Bacillus thuringiensis* IN THE
MANAGEMENT OF *Plutella xylostella* (L.) (LEPIDOPTERA: PLUTELLIDAE)**

ABSTRACT – The cruciferous are cultivated worldwide and using *Bacillus thuringiensis* (*Bt*) as bioinsecticides stands out in the control of the major insect-pest *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae). The ringlegged earwig *Euborellia annulipes* (Dermpatera: Anisolabididae) is associated with predation of some of those insect-pests and can assist biological control; however, adverse effects on non-target natural enemies are concerns that also have been raised and interactions between earwigs and entomopathogens are still poorly understood. We aimed to evaluate the indirect effects of *Bt*-bioinsecticides in the life-history traits of *E. annulipes* fed on *P. xylostella* and in the earwig's predation behavior. Uninfected and infected *P. xylostella* larvae with two bioinsecticides Dipel®WG (*Bt kurstaki*) and XenTari®WG (*Bt aizawai*) at manufacturer recommended doses were provided as food for the predator. We evaluated the side effects on the biological development, predation, weight, feeding preference, under different choice conditions, and on the functional response of the predator. There were no harmful effects of *Bt* on the development of nymphs and adults, but feeding with *Bt*-infected larvae affected the predation of nymphs and females, leading them to consume more prey, as well as predator fertility, reducing its hatching rate and net reproductive rate. In the no-choice condition, uninfected larvae were less consumed; however, under free choice, they were preferred compared to Dipel®-infected larvae. The ring-legged earwig's predation rate was increased as prey population density increase, but the type of functional response was not affected, being type II. The predator invested the lowest amount of handling time on *Bt*-fed prey and the maximum predation rate increased. *Bt*-based bioinsecticides used to control *P. xylostella* cause side effects on the biological development and affect the predation of *E. annulipes* indirectly. Our findings may be applied to the integrated pest management approaches and point out possible ecological impacts of *Bt* on earwigs.

Keywords: biological control, earwigs, entomopathogens, food webs, functional responses

1. INTRODUÇÃO

O controle biológico de pragas vem se tornando cada vez mais importante na agricultura, principalmente devido aos problemas de cunho social, econômico e ambiental causados pelo uso intensivo de agrotóxicos (Bale et al., 2007). O uso de inimigos naturais como entomopatógenos, parasitoides e predadores vem se destacando como uma solução sustentável para reduzir as densidades populacionais das pragas e viável à produção de alimentos saudáveis (Lacey et al., 2001; Symondson et al., 2002; Barratt et al., 2018).

Artrópodes entomófagos são registrados em vários agroecossistemas e podem se alimentar de pragas de importância econômica, causando reduções efetivas nas suas populações (Schellhorn et al., 2014). As tesourinhas (Dermaptera) são importantes componentes da fauna entomológica em ecossistemas terrestres e, apesar de ainda serem relegadas como insetos benéficos, vêm sendo reportadas como potenciais predadores de insetos que causam danos em culturas agrícolas relevantes economicamente (Ramalho, 1994; Urbaneja et al., 2006; Kočárek et al., 2015; Bourne et al., 2019). Dentre as espécies de maior distribuição geográfica, destaca-se *Euborellia annulipes* (Lucas) (Dermaptera: Anisolabididae), considerada um potencial agente de controle biológico de lepidópteros-praga como a traça-das-crucíferas, *Plutella xylostella* (L.) (Lepidoptera: Plutellidae) (Nunes et al., 2018).

As bactérias entomopatogênicas *Bacillus thuringiensis* (*Bt*) Berliner (Bacillales: Bacillaceae) formam inclusões parasporais e cristalinas, que possuem ação inseticida, durante a esporulação (Copping e Menn, 2000). Formulações com endotoxinas produzidas por essas bactérias têm sido utilizadas em grande escala na agricultura para o controle de pragas, especialmente lepidópteros (Carrière et al., 2015; Parnell et al., 2016; van Lenteren et al., 2018). Um dos insetos que se destaca entre aqueles com maior número de bioinseticidas à base de *Bt* registrados para controle é *P. xylostella* (Santos et al., 2019).

A traça-das-crucíferas é considerada a praga mais destrutiva das brassicáceas (Brassicaceae), plantas de importância econômica na produção de bioenergia e como alimento nutracêutico (Rakow, 2004). Os danos causados por esse inseto podem gerar custos anuais altíssimos (Zalucki et al., 2012; Furlong et al., 2013), sendo que o uso de bioinseticidas à base de *Bt* é uma das estratégias sustentáveis para o controle

de *P. xylostella*. Entretanto, o uso intensivo desses produtos pode resultar em casos de resistência desta praga, sendo registradas até agora para sete casos em plantas *Bt* e um caso para bioinseticidas em campo (Tabashnik et al., 1990; Vanlaldiki et al., 2013; Zago et al., 2014). Frente a estes problemas, predadores como as tesourinhas *E. annulipes*, estão sendo reportados em cultivos de Brassicaceae, com seus potenciais como agentes de biocontrole sendo estudados (Vacari et al., 2012; Ribeiro e Gontijo, 2017; Nunes et al., 2018, 2019a; Rana et al., 2019).

Uma das vantagens do uso de *Bt* é a seletividade, mas é possível que, mesmo sendo seletivo, organismos não alvo também sejam afetados direta, por ingestão da proteína inseticida, ou indiretamente, quando há impacto dessas proteínas tóxicas no nível ou qualidade das populações hospedeiro/presa (Yaqoob et al., 2016). A interação inimigo natural-herbívoro-*Bt* pode desencadear inúmeras relações tritróficas de forma positiva ou negativa (Romeis et al., 2006; Naranjo, 2009). Se o predador não sofre efeitos deletérios ao seu desenvolvimento biológico e reprodução quando se alimenta de presas infectadas com a bactéria, as chances de as populações da praga serem reduzidas nas áreas de cultivo são aumentadas, mesmo quando *Bt* já não é tão efetivo (Lu et al., 2012). Ainda, se não há malefícios do controle usando *Bt* no terceiro nível trófico, aumentam-se os serviços ecossistêmicos e as vantagens ecológicas nessas abordagens (Kim et al., 2018; Han et al., 2019).

A interação entre predadores e *Bt* é importante para o manejo integrado de pragas (MIP). Mesmo sabendo-se que há especificidade da bactéria ao hospedeiro alvo, muitos trabalhos apontam efeitos diretos e indiretos em organismos não alvo (Duan et al., 2009; Yu et al., 2011; De Bortoli et al., 2017). Um dos fatores que pode afetar o desenvolvimento dos predadores é a interferência no comportamento de predação. Os predadores podem não atacar presas que lhes impõem riscos de toxicidade ou que sejam difíceis de capturar e consumir (Lang e Gsodl, 2001). A infecção da presa pode ser um fator que influencia negativamente a predação, levando o predador a rejeitar o alimento ou, em situações onde há alta densidade de presas infectadas, este alimento não seja suficiente ou suficientemente nutritivo para o seu desenvolvimento (Meyling e Pell, 2006; Flick et al., 2016).

Uma das ferramentas usadas para mensurar o comportamento e eficiência de um predador no ambiente, de modo a evidenciar o seu potencial como agente de controle biológico, é a resposta funcional, que descreve a taxa de predação (número

de presas consumidas por unidade de tempo) em função da disponibilidade de recursos, ou seja, da densidade da presa (Holling et al., 1959; Holling, 1965).

As respostas dos predadores à presas infectadas podem auxiliar o entendimento das interações predador × presa, o que é pouquíssimo estudado para tesourinhas até então. Nessa pesquisa abordam-se as seguintes hipóteses: 1) *Bt* não causa efeitos negativos no desenvolvimento biológico de *E. annulipes* na forma de produtos formulados; 2) as presas infectadas podem ser rejeitadas, influenciando a preferência alimentar, e 3) afetarem a predação, modificando a resposta funcional do predador. Diante disso, objetivou-se avaliar os efeitos indiretos de *B. thuringiensis* em aspectos da biologia de *E. annulipes* quando alimentada com *P. xylostella*, e no comportamento de predação da tesourinha.

2. REVISÃO DE LITERATURA

2.1. A cultura das brassicáceas

A produção de brassicáceas (Brassicaceae) é uma atividade que ocupa lugar de destaque na economia mundial e a China é o maior produtor dessas plantas, em especial o repolho (*Brassica oleracea* var. *capitata*). O gênero mais importante é *Brassica*, o qual apresenta diversas espécies com alto valor econômico, que podem ser usadas na alimentação, como matéria-prima para condimentos e óleo, e para produção de bioenergia. Vale salientar que muitas delas também se destacam com importância ornamental (Rakow, 2004).

As brássicas são originárias do Mediterrâneo, onde espécies selvagens são encontradas naturalmente e/ou cultivadas (Tsunoda, 1980). *Brassica oleracea* L. é a espécie mais amplamente cultivada no mundo e diversas variedades se destacam em suas diferentes formas de cultivo e fins. Entre as formas mais cultivadas dessa espécie, seis grupos são encontrados: 1) couve (var. *acephala*); 2) repolho (var. *capitata*); 3) nabo (var. *gongylodes*); 4) couve-flor e brócolis (var. *botrytis*; var. *italica*); 5) couve-chinesa (var. *alboglabra*) e 6) couve de arbusto u ramificado (var. *fruticosa*). Acredita-se que essas variedades surgiram a partir de *B. oleracea* selvagens cultivadas na Europa (Rakow, 2004). No Brasil, as brassicáceas são produzidas em maior escala nas regiões Sudeste e Sul, principalmente o Estado de São Paulo. As brassicáceas mais cultivadas são couve, couve-flor e repolho, com menor custo de

produção, e a canola, considerada a cultura com maior valor econômico (Cordeiro et al., 1999; Curvelo et al., 2019).

Um dos principais problemas para o cultivo de Brassicaceae é o ataque de pragas. Essas plantas sofrem com danos causados por uma série de artrópodes-pragas, sendo os pulgões e os lepidópteros os mais problemáticos (Grzywacz et al., 2010). *P. xylostella* é considerada a mais prejudicial, sendo por isso a praga-chave em todos os locais produtores do mundo (Furlong et al., 2013).

2.2. *Plutella xylostella*

2.2.1. Bioecologia

A traça-das-crucíferas (*P. xylostella*) é um microlepidóptero que se alimenta especificamente de Brassicaceae e sua origem é supostamente da Europa, África do Sul ou Ásia Oriental (região do Mediterrâneo). Nos dias atuais, a praga se encontra presente em todos os lugares nos quais existem brassicáceas. Os adultos dessa praga têm coloração parda, medem de 8 a 9 mm de comprimento e as asas formam uma ligeira curvatura quando fechadas, apresentando uma mancha alongada em forma de diamante na face dorsal, característica da praga na fase adulta (Hardy, 1938; Justus e Mitchell, 1999). Esse inseto tem hábito noturno, que se inicia durante o crepúsculo. As fêmeas ovipositam mais de 200 ovos durante um período de 4 dias, os quais são distribuídos no caule, nas superfícies abaxial e adaxial das folhas ou nos pecíolos (Talekar e Shelton, 1993; Silva e Furlong, 2012). A fase larval dura aproximadamente oito dias e apresenta quatro ínstar. No primeiro ínstar as lagartas são minadoras, causando pequenas perfurações nas folhas; mas com o consequente desenvolvimento, ocorre uma desfolha mais generalizada nas plantas, danificando direta ou indiretamente o produto comercial (Sarfraz et al., 2007).

2.2.2. Importância econômica e controle

Os surtos populacionais de *P. xylostella* estão atribuídos, sobretudo, a fatores que incluem o alto potencial reprodutivo, o curto ciclo de vida e a grande quantidade de gerações por ano (~20) (Li et al., 2016; Marchioro e Foerster, 2016; Ngowi et al., 2017). Essas condições implicam na busca de abordagens de controle, sendo o uso de inseticidas químicos o mais frequente e que acarreta aumento nos custos de

produção, que são estimados em aproximadamente U\$ 4-5 bilhões anuais (Furlong et al., 2013).

Uma das características que dá notoriedade a essa praga, tornando-a um inseto de alta importância econômica, é a rápida evolução da resistência à diferentes classes de inseticidas químicos (Baxter et al., 2005; Santos et al., 2011; Zalucki et al., 2012). Diante disso, o uso de *B. thuringiensis* surgiu como uma saída eficaz para a diminuição do uso de químicos e manejo da resistência. Entretanto, a traça-das-crucíferas também vem apresentando evolução da resistência às proteínas tóxicas dessa bactéria, sendo o primeiro inseto com resistência registrada às proteínas Cry e um dos três insetos com resistência aos produtos *Bt* formulados (Tabashnik et al., 1990 e 2011; APRD, 2012; Zago et al., 2014). A pressão de resistência pela aplicação contínua de inseticidas no inseto tornou a produção de brassicáceas impraticável em diversas regiões do globo, devido a evolução da resistência em populações da praga (Sarfraz et al., 2006).

A partir dessa problemática, o interesse pelo conhecimento da ação de outros inimigos naturais de *P. xylostella*, como aqueles que ocorrem nos plantios de brassicáceas, passou a ser enfatizado. No Brasil, Silva-Torres et al. (2010) reportaram diferentes grupos de predadores e parasitoides em plantios de repolho e Ribeiro e Gontijo (2017) evidenciaram a presença de tesourinhas em plantios experimentais de couve. Rana et al. (2019) também relataram diferentes inimigos naturais da traça em couve-flor no Paquistão, incluindo tesourinhas. Isso mostra que as abordagens visando o manejo de *P. xylostella*, incluindo o da resistência, podem ser mais acuradas e integradas, inserindo-se técnicas de controle biológico aplicado ou conservativo.

2.3. *Bacillus thuringiensis*

O uso de inseticidas químicos é datado de 1940 com a introdução do DDT (Diclorodifeniltricloroetano), o qual desempenhou papel fundamental no controle de importantes vetores de doenças humanas e de pragas na agricultura. Entretanto, os efeitos indesejáveis causados pela contaminação ao meio ambiente e ao homem, despertou eloquentemente o público, desencadeando o interesse pela busca de novas moléculas inseticidas menos perigosas (Carson, 1962; Kumar et al., 2008; Heckel, 2012). Todavia, os problemas oriundos do uso extensivo do DDT também foram

elucidados para outros compostos químicos, com isso a adoção do controle biológico e do MIP se tornaram mais notáveis (Gay, 2012).

A descoberta de *B. thuringiensis* ganhou atenção mundial como uma alternativa viável para o controle de pragas, principalmente devido à especificidade ao organismo alvo (Beegle e Yamamoto, 1992; Fiuza et al., 2017). *Bt* é uma bactéria Gram-positiva que sintetiza grandes quantidades de proteínas cristalinas parasporais (cristais) durante a esporulação, sendo as δ -endotoxinas (toxinas Cry e Cyt) eficazes no controle de Coleoptera, Diptera, Hemiptera e Lepidoptera (Donovan et al., 1992; Wirth et al., 2000; Bravo et al., 2007; Aboussaid et al., 2010; Monnerat et al., 2010; Ben-Dov, 2014). Além destas, também são encontradas nessas bactérias as proteínas que são produzidas durante a fase vegetativa de crescimento (VIP), as de superfície (S-layer) e as secretadas, que vêm sendo bastante estudadas (Estruch et al., 1996; Guo et al., 2008; Donovan et al., 2009).

As proteínas de *Bt* são identificadas de acordo com a similaridade dos aminoácidos. Para garantir a estabilidade da nomenclatura das proteínas inseticidas, um comitê especializado supervisiona e mantém um site que é constantemente atualizado (Crickmore et al., 2019). Além da sequência de aminoácidos, a caracterização geralmente inclui bioensaios contra espécies selecionadas de artrópodes, e ocasionalmente não artrópodes, para determinar a atividade inseticida (van Frankenhuyzen, 2009). Apesar da diversidade de sequências, todas as proteínas Cry compartilham uma estrutura terciária geral semelhante. A porção terminal C está envolvida na formação do cristal e é clivada fora do intestino médio; a porção terminal N é a própria toxina, a qual compreende três domínios: I) conjunto de sete α -hélices responsável pela inserção da membrana e formação do poro; II) conjunto de três folhas- β antiparalelas com regiões de loop expostas e III) que é um saduíche- β , os quais conferem especificidade da ligação ao receptor e definem a faixa de hospedeiros (Maagd et al., 2001; Boonserm et al., 2006).

A ação inseticida de *Bt* ocorre a partir da ingestão das toxinas e a consequente ligação das proteínas a receptores no revestimento intestinal, causando lise de células epiteliais na parede intestinal, o que interrompe a alimentação do hospedeiro e causa posterior morte por septicemia, quando a bactéria cresce e se multiplica na hemolinfa (Adang et al., 2014) (Figura 1). Diferentes estudos reportam o entendimento dos modos de ação da bactéria e dos mecanismos envolvidos na resistência dos

organismos alvo (Gill et al., 1992; Bravo et al., 2007; Vachon et al., 2012; Soberón et al., 2018).

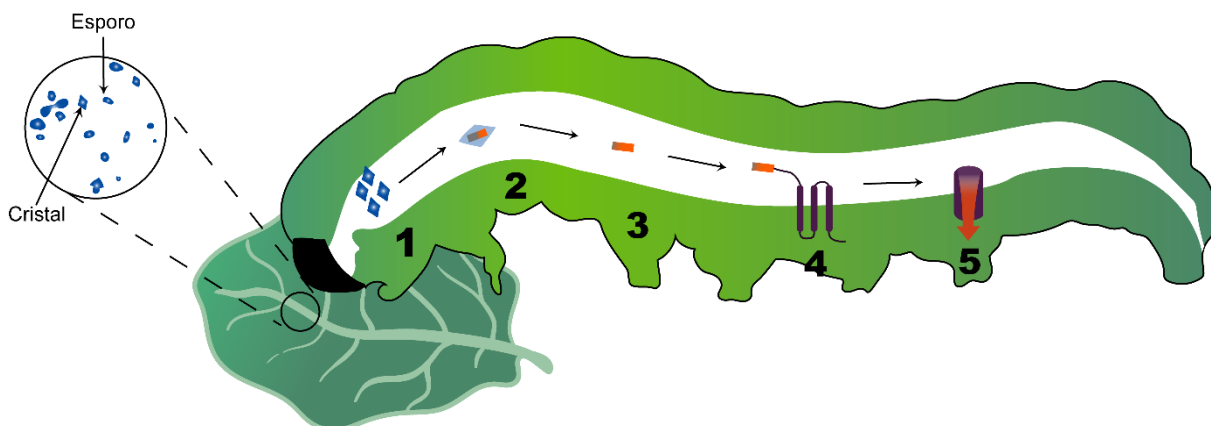


Figura 1. Esquema do modo de ação das toxinas Cry de *Bacillus thuringiensis*, de acordo com Peralta e Palma (2017). 1) Ingestão do cristal, solubilização e liberação da protoxina no intestino; 2) Ativação da protoxina a partir da proteólise e 3) Liberação da toxina ativada no intestino; 4) Ligação da toxina nos receptores da célula, 5) Formação do poro, desequilíbrio osmótico e lise celular.

Os produtos oriundos de *B. thuringiensis* são usados na forma de plantas geneticamente modificadas ou a partir da pulverização de produtos formulados, ou bioinseticidas (Sanahuja et al., 2011). Diferentes subespécies da bactéria são usadas, destacando-se entre elas se a *Bt kurstaki* e *Bt aizawai* (Paul et al., 2017; Raymond e Federici, 2017). O uso de *Bt* mantém o mercado de produtos microbianos que ainda continua em expansão, sendo esperado um alcance de U\$ 7,7 bilhões em 2021 para o mercado global de biopesticidas [Ruiu, 2018; Global Markets for Biopesticides (CHM029F), 2019]. Os bioinseticidas são derivados de materiais naturais, incluindo plantas, animais, minerais e microrganismos, sendo considerados de menor risco ecológico comparado aos químicos (Glare et al., 2012). Aqueles à base de *Bt* representam uma parcela considerável dos produtos comercializados pela indústria de biocontrole mundialmente, principalmente em função da vida útil de prateleira (~2 anos) sem a necessidade de refrigeração, por exemplo (Arthurs e Dara, 2019). Produtos *Bt* são usados em produções comerciais de grande escala, como algodão, milho e soja, destacando-se também a utilização em pomares, plantas ornamentais e na produção de hortaliças (Raymond e Federici, 2017).

Dos produtos comerciais oriundos de agentes microbianos de controle, *B. thuringiensis* lidera o “ranking”, principalmente em função do aumento da busca por

alimentos saudáveis, incluindo os vegetais, e a consequente expansão da horticultura orgânica (Lacey et al., 2015). O Brasil, maior exportador de produtos agrícolas e maior consumidor de produtos químicos sintéticos desde 2008, detém 29% do uso de produtos microbianos à base de bactérias entomopatogênicas (Pignatti et al., 2017; Mascarin et al., 2018).

A utilização de *Bt* tem sido alcançada através de diferentes formas de uso, tanto em plantas transgênicas com capacidade de síntese de toxinas como em formulações comerciais (Habib e Andrade, 1998). Algumas brassicáceas com genes *Bt*, como a canola, foram testadas visando o controle de *P. xylostella*; mas seu uso em campo foi cessado, devido a problemas com regulação e liberação (Furlong et al., 2013). Dessa forma, a aplicação de *Bt* para controle de *P. xylostella* tem sido evidenciada em todo o mundo, principalmente na forma de bioinseticidas (Liu et al., 2008; Zago et al., 2014; Legwaila et al., 2015), com diversos produtos contendo isolados dessa bactéria amplamente comercializados (Khan et al., 2016). No Brasil, estudos têm demonstrado a eficácia de proteínas Cry visando controle da traça-das-crucíferas (Monnerat et al., 2004; De Bortoli et al., 2012; Santos et al., 2019).

Uma das ameaças mais preocupantes para a eficácia dos produtos *Bt* é a resistência dos organismos alvo às toxinas, ocasionada pelo uso e exposição intensivos, o que leva a pressão de seleção e consequente evolução da resistência (Dhurua e Gujar, 2011; Tabashnik et al., 2013 e 2014). *Plutella xylostella* foi o primeiro inseto a apresentar resistência à *Bt* em condições de campo (Tabashnik et al., 1990) sendo que duas hipóteses podem explicar a evolução da resistência desse inseto às toxinas *Bt*: 1) o modelo de formação de poros e 2) o de transdução de sinal. O primeiro considera que a resistência é oriunda da redução dos locais de ligação das toxinas nas células do intestino médio do inseto, enquanto o segundo considera que a resistência às toxinas *Bt* é causada via morte celular induzida por toxinas, especificamente ligada ao *BT-R1* em células de insetos (Daniel et al., 2002; Zhang et al., 2006; Soberón et al., 2009).

A exposição das pragas aos produtos *Bt* e a resistência observada para os insetos-praga podem ser riscos para os artrópodes não-alvo (Romeis et al., 2008). As proteínas Cry de *Bt* podem afetar a biologia e o comportamento de consumo dos predadores de ovos e lagartas de Lepidoptera. Isso pode ocorrer em diferentes níveis tróficos, seja a partir da predação direta da presa contaminada por suspensões da bactéria ou da planta contaminada, ou quando há o consumo de fontes alimentares

oriundas da planta, como o pólen (Hafez et al., 1997; Hilbeck et al., 1998; Dutton et al., 2003; Daly e Buntin, 2005; Torres et al., 2006; Magalhães et al., 2015).

2.4. Tesourinhas como agentes de controle biológico

A ordem Dermaptera, ainda pouco estudada, é representada por insetos cosmopolitas e distribuídos em aproximadamente 2000 espécies descritas e pertencentes a 11 famílias (Haas, 2018 e 2019). Estes insetos são conhecidos como tesourinhas e reconhecidos pelo corpo achatado e telescópico, bem como por características morfológicas básicas, tais como as asas posteriores do tipo membranosa, que se escondem embaixo das asas anteriores curtas do tipo tégmina; bem como pela presença de apêndices abdominais fortemente esclerotizados, denominados cercos, que são usados para cópula, no dimorfismo sexual e para captura de presas (Haas et al., 2000; Kočárek et al., 2013). Existem também representantes ápteros, os quais são incluídos na família Anisolabididae, com aproximadamente 32 espécies em 10 gêneros (Matzke e Kočárek, 2015; Haas, 2019).

No geral, os dermápteros têm ciclo de vida que varia de 100-300 dias e realizam posturas em locais úmidos e escuros, debaixo de rochas, serrapilheira, entre outros, depositando de 30 a 50 ovos (Ren et al., 2019). O cuidado maternal é um comportamento natural dos dermápteros (Figura 2), que garante o sucesso da espécie, visto que as fêmeas, e os machos em alguns casos, garantem a eclosão protegendo os ovos de predadores e patógenos (Wong e Kölliker, 2012; Boos et al., 2014; Jacobs e Stigall, 2019).



Figura 2. Cuidado maternal de *Euborellia annulipes* em laboratório (Foto: Gilmar Nunes).

Tesourinhas podem ser encontradas em diferentes ecossistemas, como florestas e praias, bem como em agroecossistemas (Wyckhuys e O'Neil, 2006; Miller e Zink, 2012; Kristová et al., 2017). Por muitos anos os dermápteros foram malvistas e considerados perniciosos à saúde humana, provavelmente devido a sua morfologia, hábito noturno, maus odores liberados e superstições (Futton, 1924; Lemelin et al., 2016). Mas com o tempo, outros interesses humanos foram observados nesses insetos, pois eles começaram a ser registrados em culturas agrícolas – amigos ou inimigos? (Jones et al., 1988; Romeu-Dalmau et al., 2012). No geral, as tesourinhas são onívoras, sendo associadas, em alguns casos, à herbivoria, mas na maioria das vezes, ao auxílio na diminuição ou supressão da população de pragas, sendo *Forficula auricularia* (L.) (Dermaptera: Forficulidae) uma das mais estudadas (Kočárek et al., 2015; Gabarra et al., 2015; Bourne et al., 2019).

2.4.1. *Euborellia annulipes*

A tesourinha *Euborellia annulipes* (Lucas) (Dermaptera: Anisolabididae) é uma das espécies de maior distribuição geográfica, primeiramente relatada como inseto-praga em condições de campo e em produtos agrícolas armazenados (Gould, 1948; Melamed-Madjar, 1971). Entretanto, o avanço nas pesquisas vem mudando a visão sobre essas tesourinhas, pois o seu potencial como predador de artrópodes-praga de importância médica e agrícola tem sido cada vez mais reportado (Silva et al., 2009;

Nunes et al., 2018; Byttebier e Fischer 2019). Dessa forma, vem se questionando o real papel destes inimigos naturais em agroecossistemas, sendo que *E. annulipes* está associada à diferentes culturas agrícolas economicamente importantes no Brasil, como cana-de-açúcar, algodão e milho (Negm e Hensley, 1972; Koppenhöfer et al., 1991; Ramalho, 1994; Cocco, 2019), além de serem encontradas em plantios de hortaliças, como as brassicáceas (Ribeiro e Gontijo, 2017; Rana et al., 2019). De acordo com trabalhos de Nunes et al. (2019a e 2019c), respondem de forma positiva ao incremento populacional de *P. xylostella*, de modo que em altas densidades é capaz de consumir um número expressivo de lagartas e pupas.

Quando os insetos-praga apresentam resistência aos produtos formulados usados nos agroecossistemas para controlá-los, o controle biológico apresenta-se como uma das táticas de manejo da resistência e/ou no controle da praga, e isso inclui os inimigos naturais presentes na cultura alvo (Liu et al., 2014; Gould et al., 2018). Os predadores fazem parte do grupo de inimigos naturais capazes de reduzir a população de pragas em culturas agrícolas e, aqueles generalistas como *E. annulipes*, podem manter-se na área por mais tempo porque são capazes de sobreviver na ausência da praga (Symondson et al., 2002).

2.5. Interações tróficas no manejo integrado de pragas

As interações tróficas ocorrem em todo o sistema do planeta e inclui a busca por recursos alimentares (Cohen et al., 2004). Essas interações desempenham um papel fundamental na agricultura, envolvendo as associações entre plantas, herbívoros e inimigos naturais (Agrawal, 2000). Por exemplo, características da planta podem favorecer o herbívoro, mas por outro lado, pode desfavorecê-lo, quando atraem um inimigo natural, fornecendo benefícios à ambas as partes (Thaler, 1999).

Os insetos de hábito alimentar generalista são conhecidos como “guardiões de plantas”, visto que podem auxiliar na supressão de pragas e, quando as populações dessas pragas reduzem drasticamente, utilizam-se outros recursos alimentares, tais como pólen e néctar (Angler et al., 2012). Contudo, outras interações podem desfavorecer os “serviços” de biocontrole desses insetos em agroecossistemas, como a presença de *Bt* em plantas (Price et al., 1980; Verker e Wright, 1996; Romeis et al., 2006; Turlings e Erbs, 2018).

Patógenos e predadores apresentam, juntos, papel fundamental na mortalidade de agentes diversos, tendo funções centrais na estruturação das comunidades (Ramirez e Snyder, 2009). Eles se diferenciam por diversos fatores, incluindo a importância ecológica, tamanho e estratégias de aquisição de recursos alimentares para sua sobrevivência e reprodução (Dwyer et al., 2004).

A interação patógeno-predador no agroecossistema pode apresentar uma correlação positiva no aumento da mortalidade do herbívoro e diminuição ao dano na planta (Dwyer et al., 2004). Quando comparado à agroecossistemas livres de inseticidas, há uma abundância mais expressiva de insetos que não são alvo de *B. thuringiensis*, como predadores e parasitoides, comparado às áreas com plantio de culturas *Bt* (Marvier et al., 2007). Mas a interação entre *Bt* e estes organismos não alvo pode ter implicações ecológica e agronomicamente desfavoráveis, como a má nutrição do hospedeiro, que acarreta má qualidade do alimento para predadores (Groot e Dicke, 2003). Dessa forma, estudos mais detalhados sobre os efeitos dos produtos *Bt*, principalmente visando o manejo integrado de pragas, vêm sendo realizados (Zwahlen et al., 2000; Poppy e Sutherland, 2004; Lang e Otto, 2010; Yu et al., 2011; Amichot et al., 2016; Timmermann e Becker, 2017; Carvalho et al., 2018).

Essas interações entre predadores e presas, associadas a outros fatores, podem estar associadas a teoria do forrageamento ótimo. Essa teoria prediz que o predador pode enfrentar alguns problemas para consumir uma presa durante o forrageio, tais como a fonte do recurso alimentar e a escolha do alimento para consumir (Pyke et al., 1977; Bartumeus e Catalan, 2009).

Alguns mecanismos inseridos na complexidade das teias alimentares podem ser avaliados experimentalmente a partir da resposta funcional, a qual investiga a taxa de consumo em função da densidade do alimento (Solomon, 1949). As informações obtidas em experimentos de laboratório podem ser utilizadas para inferir informações sobre o mecanismo básico das interações predador × presa também em condições de campo (Houck e Strauss, 1985). Três tipos de resposta funcional são caracterizados de acordo com a progressão da curva (Holling, 1959): o tipo I, a forma mais simples, onde o forrageamento aumenta linearmente de acordo com a densidade dos recursos; o tipo II, onde os predadores devem pagar um custo em tempo por cada recurso utilizado individualmente, resultando numa resposta funcional assintótica; ou ainda o tipo III, onde a curva de resposta é sigmoideal.

Os parâmetros de resposta funcional, coeficiente de taxa de ataque e tempo de manipulação, indicam eficiência e efetividade do predador como agente de biocontrole (Pervez e Omkar, 2005). Muitos trabalhos reportam a influência de vários fatores na alteração dessas respostas em predadores, incluindo a infecção da presa (Hassel et al., 1977; Aljetlawi et al., 2004; Bairagi et al., 2007; Englund et al., 2011; Uiterwaal e DeLong, 2018).

Para a aplicação do MIP de forma mais sustentável, os métodos de controle devem ser compatíveis e isso inclui a associação entre inimigos naturais com inseticidas seletivos (Duarte et al., 2016; Garriga et al., 2019). Nesse contexto, os estudos com interações tróficas aplicados ao contexto agrícola vêm se expandindo sob uma ótica menos voltada para a dependência de inseticidas e sim ecológica (Verkerk, 2004).

3. MATERIAL E MÉTODOS

Nessa pesquisa foram utilizadas tesourinhas *E. annulipes* como predadores e lagartas de quarto ínstar de *P. xylostella* como presas. Os insetos foram mantidos no Laboratório de Criação de Insetos (LBCI) da Universidade Estadual Paulista, Jaboticabal, São Paulo, Brasil (25 ± 2 °C, umidade relativa de $70 \pm 10\%$ e fotoperíodo de 12:12 h).

3.1. Criação dos insetos

A população inicial de *E. annulipes* foi obtida do Laboratório de Entomologia do Centro de Ciências Agrárias da Universidade Federal da Paraíba, Areia, Paraíba, Brasil. Ninfas foram agrupadas em recipientes plásticos circulares (9 cm de diâmetro $\times$ 15 cm de altura) em um total de 40 insetos/ recipiente (Figura 4A), enquanto que os adultos foram mantidos em recipientes retangulares (13 cm $\times$ 20 cm $\times$ 7 cm) contendo 36 indivíduos (razão sexual 3:1) (Figura 3B). Cada recipiente continha em seu interior um substrato para refúgio – papel (tipo higiênico) – dobrado em formato W, ou sanfonado, com ~2 cm de altura e umedecido a cada dois dias (Figura 3C). O alimento fornecido à *E. annulipes* consistia em uma dieta artificial à base de ração de frango, farelo de trigo, levedo de cerveja, leite em pó e nipagin (Silva et al., 2009) disposta em tubos Eppendorf (2 mL) (Figura 3D). Após oviposição, as fêmeas foram separadas

com seus ovos, para permitir realização do cuidado maternal (Figura 3D), permanecendo juntas até eclosão das ninfas (Butnariu et al., 2013). Para a redução da endogamia das tesourinhas da colônia mantida em Jaboticabal, São Paulo, ninfas geradas a partir de dois casais coletados em plantios de cana-de-açúcar e café foram inseridos na criação em 2018 e 2019.

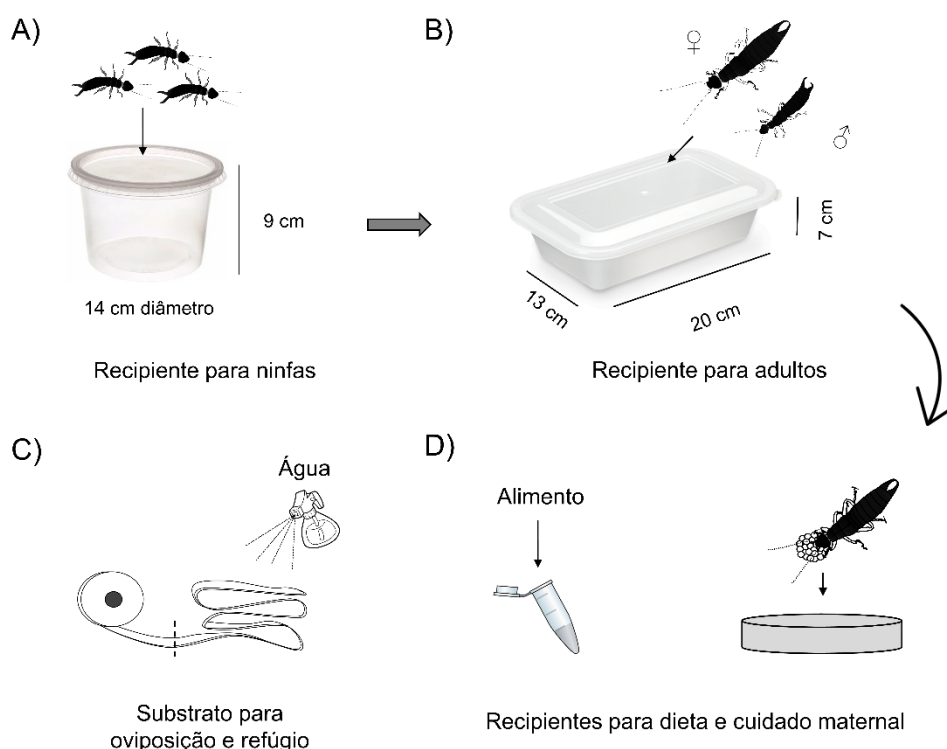


Figura 3. Esquema da metodologia de criação de *Euborellia annulipes* em condições de laboratório. Recipientes usados para criação de A) ninfas e B) adultos; B) Substrato para refúgio dos insetos e oviposição das fêmeas; e D) recipientes para fornecimento de alimento e para o cuidado maternal.

As lagartas de *P. xylostella* foram obtidas de uma população estabelecida no LBCI desde 2010. Adultos da praga foram liberados em gaiolas plásticas (13 cm de diâmetro × 15 cm de altura) contendo em seu interior discos foliares de couve *Brassica oleracea* var. *acephala* (8 cm de diâmetro), dispostos sobre papel filtro umedecido, para oviposição. O topo da gaiola continha um orifício vedado com tecido tipo voile para melhorar a aeração interna e outro para acondicionar uma esponja embebida com uma solução de mel (10%) para alimentação dos adultos. Cada gaiola também continha uma abertura lateral (10 cm × 15 cm) vedada com filme plástico (PVC) por onde se realizavam as trocas de discos foliares. Os discos com ovos foram

transferidos para placas de Petri (9 cm de diâmetro) onde permaneciam até eclosão das larvas. Posteriormente, as lagartas foram acondicionadas em recipientes plásticos (20 cm × 13 cm × 8 cm) e alimentadas com folhas de couve, diariamente substituídas por folhas novas, até alcançarem a fase pupal. As pupas foram transferidas para tubos de ensaio de fundo chato (8 cm de diâmetro × 12 cm de altura) (Figura 4), sendo empregadas para repetir o ciclo do inseto na criação.

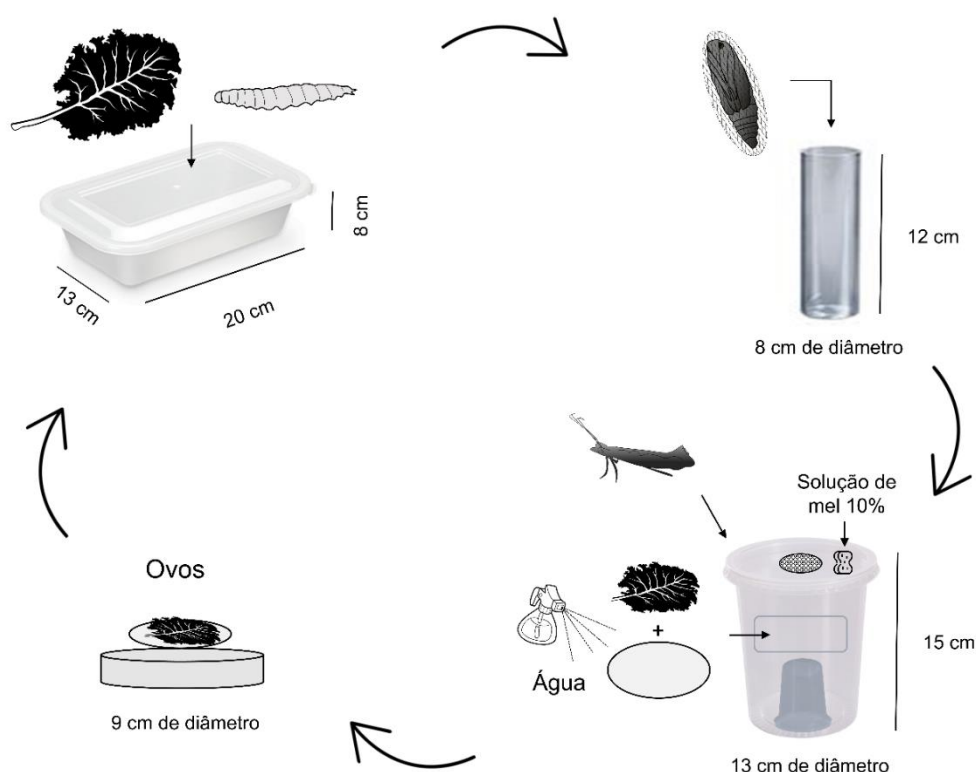


Figura 4. Esquema da metodologia de criação de *Plutella xylostella* em laboratório.

3.2. Tratamentos utilizados

As lagartas foram infectadas com dois bioinseticidas *Bt* registrados para *P. xylostella* no MAPA (Ministério de Agricultura, Pecuária e Abastecimento): Dipel®WG, que contém as proteínas tóxicas Cry1Aa, Cry1Ab, Cry1Ac e Cry2A de *B. thuringiensis kurstaki*; e XenTari®WG, que contém Cry1Aa, Cry1Ab, Cry1C e Cry1D de *B. thuringiensis aizawai* (Abbot Laboratories, 1992). Folhas de couve, obtidas de produção em casas de vegetação do LBCI, foram pulverizadas com soluções dos produtos contendo as doses recomendadas pelos fabricantes, ou seja, 100 g/100 L de Dipel®WG + 0,01% de Triton X-100 e 50 g/100 L de XenTari®WG + 0,01% de Triton

X-100 (Agrofit, 2019), e foram fornecidas às lagartas para alimentação durante 24 a 48 h, as quais foram posteriormente oferecidas ao predador. Folhas de couve sem nenhuma aplicação foi considerado tratamento controle (Figura 5). A ação da bactéria é mais lenta em estádios mais avançados de lepidópteros-praga (Silva et al., 2018), dessa forma, não foram usadas concentrações subletais. Os bioinseticidas utilizados foram obtidos comercialmente (Sumimoto Chemical, São Paulo, Brasil).

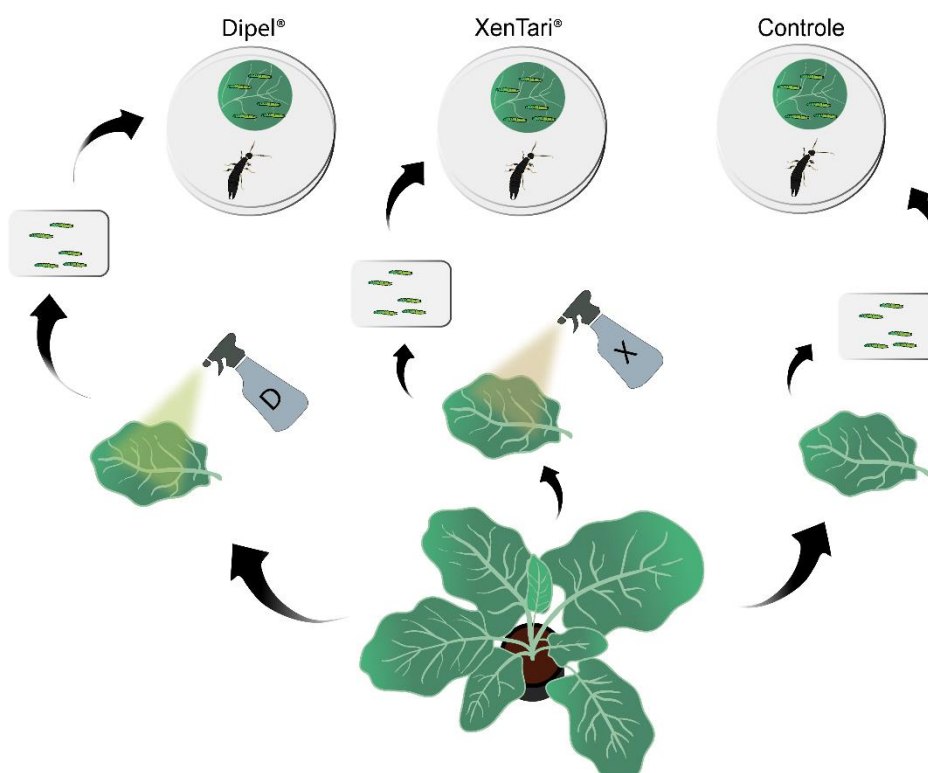


Figura 5. Esquema ilustrado da aplicação dos tratamentos com bioinseticidas *Bt* em folhas de couve para alimentação de *Plutella xylostella* e fornecimento às tesourinhas *Euborellia annulipes*, em condições de laboratório.

3.3. Taxa de predação

Avaliou-se o efeito da infecção das lagartas de *P. xylostella* na taxa de predação de *E. annulipes*, para isso contabilizou-se o número de presas consumidas em 24 h fornecendo-se previamente 50 e 80 lagartas para ninfas e adultos da tesourinha, respectivamente de acordo com Nunes et al. (2018). Para diferenciar a morte das lagartas pelo predador, considerou-se os sintomas de morte pelos bioinseticidas *Bt*, caracterizados pela presença de lagartas intactas de coloração escura.

3.4. Desenvolvimento e sobrevivência

Para analisar os efeitos indiretos de *B. thuringiensis* nos aspectos biológicos de *E. annulipes*, 40 ninfas com eclosão recente (24 h) foram individualizadas em três tratamentos. O primeiro tratamento foi caracterizado por ninfas submetidas à alimentação com lagartas não infectadas (controle), e os demais pela alimentação com lagartas previamente infectadas com os bioinseticidas *Bt*. Cada tratamento continha oito repetições com cinco ninfas/repetição.

As ninfas do predador foram liberadas individualmente em placas de Petri (6 cm de diâmetro) e alimentadas *ad libitum*, de acordo com as análises de predação, diariamente em cada tratamento até mudarem de ínstar. Foram registrados o período que compreendeu a mudança de cada ínstar e da fase ninfal completa e a sobrevivência dos insetos durante esse período. Após alcançarem a fase adulta foi estimada a razão sexual da tesourinha.

Os adultos foram agrupados em casais ($n = 17$) em placas de Petri (16 cm de diâmetro), sendo mantidos com a mesma alimentação das ninfas. Dentro das placas utilizou-se papel dobrado em camadas (2 cm de altura) e umedecido como substrato de refúgio. Foram registradas a longevidade e a sobrevivência dos adultos, bem como a fecundidade e a fertilidade do predador. Para análise de fecundidade registraram-se os períodos de pré-oviposição, oviposição e pós-oviposição, o número de posturas, de ovos por postura e por fêmea, durante todo o ciclo de vida adulta. Em relação a fertilidade foram avaliados o período de incubação e a taxa de eclosão.

3.5. Peso do predador

Ninfas, machos e fêmeas foram pesados 24 h após mudança de fase e exposição aos alimentos. Os insetos foram pesados em balança analítica de precisão (Shimadzu AY220®).

3.6. Tabela de vida de fertilidade

A partir dos dados experimentais obtidos foram estimados os seguintes parâmetros para construir a tabela de vida de fertilidade (Birch, 1948; Silveira Neto et al., 1976; Southwood, 1978; Price, 1984): x = ponto médio de cada idade das fêmeas parentais, considerada desde a fase de ovo; lx = expectativa de vida até a idade x ,

expressa como uma fração de uma fêmea; mx = fertilidade específica ou número de descendentes por fêmea produzidos na idade x e que originarão fêmeas, $lx.mx$ = número total de fêmeas nascidas na idade x . Os parâmetros de crescimento resultantes da tabela de vida são: R_0 = taxa líquida de aumento populacional; T = tempo médio de uma geração; r_m = taxa intrínseca de aumento; λ = razão finita de aumento. Além disso, determinou-se o Dt , que corresponde ao tempo necessário para a população duplicar em número (Krebs, 1994). Os parâmetros de crescimento foram calculados usando as seguintes equações:

$$R_0 = \Sigma(mx.lx) \quad (1)$$

$$T = \Sigma(mx.lx.x)/\Sigma(mx.lx) \quad (2)$$

$$r_m = \ln R_0/T \quad (3)$$

$$\lambda = e^{r_m} \quad (4)$$

$$Dt = \ln(2)/r_m \quad (5)$$

3.7. Preferência alimentar

Nesse experimento foram utilizadas fêmeas de *E. annulipes*, as quais foram submetidas a diferentes testes de predação com lagartas de quarto ínstar de *P. xylostella*. Para isso, foi utilizada uma condição sem chance de escolha e quatro condições com chance de escolha: 1) lagartas não infectadas × infectadas com Dipel®; 2) não infectadas × infectadas com XenTari®; 3) infectadas com Dipel® × infectadas com XenTari® e 4) não infectadas × infectadas com Dipel® × infectadas com XenTari®.

Os bioensaios foram realizados em arenas circulares (placas de Petri com 16 cm de diâmetro) contendo 90 lagartas/arena distribuídas em discos foliares (5 cm de diâmetro). No teste sem chance de escolha foram utilizadas arenas distintas para cada tratamento individualmente e nelas continham três discos foliares separados de forma equidistante com 30 lagartas/disco (Figura 6A). No teste com chance de escolha cada arena nas condições 1, 2 e 3 apresentava dois espaços delimitados, contendo 45 lagartas distribuídas em dois discos foliares/espaço (Figura 6B,C,D), enquanto que na condição 4 a arena apresentava três espaços com um disco foliar com 30 lagartas de cada tratamento em cada espaço (Figura 6E).

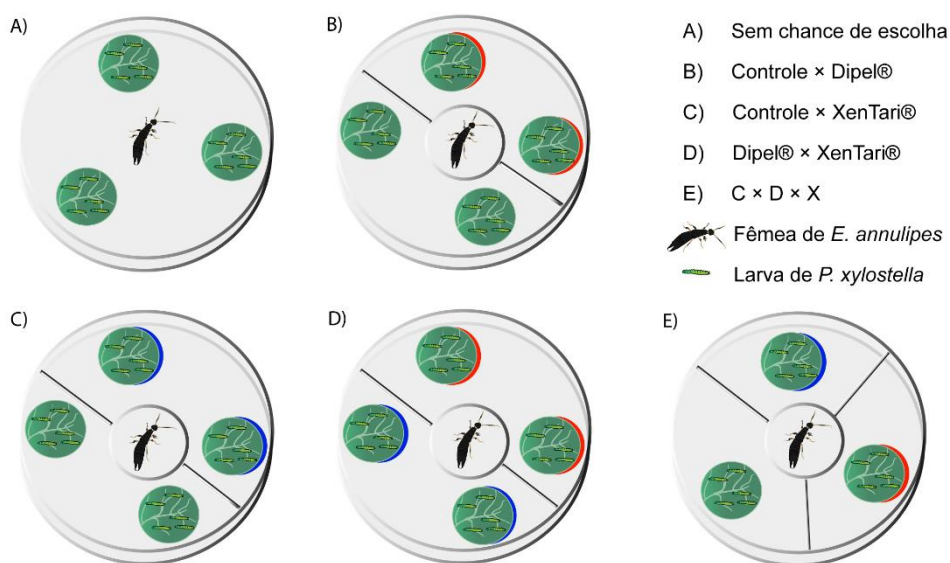


Figura 6. Esquema ilustrado das arenas utilizadas para os testes de predação e preferência alimentar das fêmeas de *Euborellia annulipes* por lagartas de quarto ínstar de *Plutella xylostella*, não infectadas e infectadas com *Bacillus thuringiensis*.

Cada arena foi completamente vedada com plástico filme de PVC para dificultar o escape da presa, havendo apenas um espaço central para liberação do predador, que foi mantido previamente sem alimento por 24 h. A delimitação das arenas foi realizada visando manter as presas no mesmo espaço, favorecendo maior locomoção do predador. As tesourinhas apresentam maior intensidade de forrageamento durante a noite (Naranjo-Guevara et al., 2017), então a taxa média de predação e o percentual de presas consumidas foram avaliados 12 h após exposição do predador ao alimento durante um período noturno (18:00 – 06:00).

A partir dos dados obtidos de presas consumidas obtidos no teste com chance de escolha, estimou-se a preferência alimentar utilizando-se o índice de Manly (1974). Foram utilizadas 10 repetições em cada tratamento para as avaliações da taxa de predação média e da preferência alimentar.

3.8. Resposta funcional

A resposta funcional foi avaliada em função das densidades de 5, 10, 20, 40, 80 e 160 lagartas infectadas e não infectadas com inseticidas *Bt* por predador, determinadas adaptando-se àquelas empregadas por Nunes et al. (2019a). Nesse

bioensaio também foram utilizadas fêmeas, as quais foram mantidas sem alimento durante 24 h e, posteriormente, liberadas em placas de Petri (16 cm de diâmetro) contendo as presas nas referidas densidades. Foi registrado o número de presas consumidas (mortas total ou parcialmente) 24 h após o início do experimento. A morte das presas pelo predador foi diferenciada das mortas pela ação de *Bt* a partir dos sintomas, lagartas intactas de coloração escura. As presas consumidas não foram substituídas até o fim das avaliações. Foram utilizadas 10 repetições em cada tratamento.

3.9. Análise dos dados

O desenho experimental utilizado foi o inteiramente casualizado. Os dados de taxa de predação, longevidade e peso de machos e fêmeas foram agrupados em esquema fatorial 2×3 (sexo do predador $\times$ tratamentos da presa). Inicialmente, a normalidade dos dados foi checada aplicando-se o teste de Shapiro-Wilk usando o Proc UNIVARIATE. Quando os dados se enquadraram nas hipóteses para análise paramétrica, utilizou-se o one-way ANOVA e as diferenças entre as médias foram comparadas pelo teste de Student-Newmann-Keuls ou F ($P < 0,05$) a partir do Proc GLM, e quando não apresentaram distribuição normal foram submetidos ao teste não paramétrico de Kruskal-Wallis usando o Proc NPAR1WAY (SAS Institute, 2015)

As análises de tabela de vida de fertilidade e as comparações de médias foram realizadas usando o método de Jackknife para estimar os parâmetros (Maia et al., 2000). A taxa de sobrevivência dos adultos foi comparada entre os tratamentos através do teste de log-rank do método de Kaplan-Meyer, usando o Proc LIFETEST (SAS Institute, 2015).

O índice de Manly foi estimado a partir da seguinte equação:

$$\beta = \frac{\log(\frac{e_j}{A_j})}{\sum_j^3 \log(\frac{e_j}{A_j})} \quad (6)$$

onde, β representa o índice de preferência pela presa; j refere-se ao número de tratamentos submetidos às presas; e é o número de presas consumidas durante o período de exposição (12 h) e A representa o número de presas fornecidas ao predador. Esse índice produz valores entre 0 e 1, sendo que quando o valor é igual a 0,5 o predador não mostra preferência por determinado tipo de presa, mas valores

maiores que 0,5 indicam preferência pela presa. Este método leva em consideração o esgotamento da densidade de presas em virtude da predação durante a avaliação experimental (Sherratt e Harvey, 1993).

A diferença entre o número de presas consumidas nos testes de predação com diferentes condições de escolha, e os obtidos pelo índice de preferência de Manly foram comparados pelos testes de Student-Newmann-Keuls e t ($P < 0,05$), usando os Procs GLM e TTEST, respectivamente. Os valores médios do percentual de presas consumidas em função das condições de escolha foram comparados pelo teste de Student-Newmann-Keuls ($P < 0,05$) usando Proc GLM (SAS Institute, 2015).

O tipo de resposta funcional foi determinado a partir de regressão logística não linear usando o Proc CATMOD (SAS Institute, 2015). A função polinomial que descreve a relação N_a/N_0 e N_0 foi obtida pela equação:

$$\frac{N_a}{N_0} = \frac{\exp(P_0 + P_1 N_0 + P_2 N_0^2 + P_3 N_0^3)}{1 + \exp(P_0 + P_1 N_0 + P_2 N_0^2 + P_3 N_0^3)} \quad (7)$$

onde, N_a representa o número de lagartas consumidas, N_0 é o número de lagartas fornecidas e P_0 , P_1 , P_2 e P_3 , sendo, respectivamente, os coeficientes constante, linear, quadrático e cúbico relacionados à inclinação da curva. Todos os parâmetros foram estimados usando a máxima verossimilhança. Se $P_1 > 0$ e $P_2 < 0$, a proporção de lagartas consumidas depende positivamente da densidade, indicando uma resposta funcional do tipo III. Se $P_1 < 0$, a proporção de lagartas consumidas declina monotonicamente com o número inicialmente oferecido, descrevendo assim uma resposta funcional do tipo II (Juliano, 2001). Inicialmente, o modelo cúbico foi testado, mas os termos da equação foram reduzidos até que sua significância fosse obtida. O tipo de resposta funcional foi determinado a partir de regressão logística não linear usando o Proc NLIN (SAS Institute, 2015), com equação aleatória proposta por Rogers (1972):

$$N_a = N_0 \{1 - \exp[a(T_h N_a - T)]\} \quad (8)$$

onde, N_a = número de lagartas consumidas; N_0 = número de lagartas fornecidas; a = taxa de ataque; T_h = tempo de manipulação e T = tempo de exposição do predador às presas (24 h).

Os parâmetros taxa de ataque (a') e tempo de manipulação (T_h) foram analisados por regressão não linear, como proposto por Rogers (1972), utilizando-se o Proc NLIN (SAS Institute, 2015), e comparados a partir dos intervalos de confiança (IC 95%) gerados, sendo que se o IC não se sobrepõe, a diferença entre as médias é significativa ($P < 0,05$) (Di Stefano, 2005). A taxa máxima de predação T/T_h também foi estimada.

4. RESULTADOS

4.1. Taxa de predação

A taxa média de predação de *E. annulipes* em lagartas de *P. xylostella* variou em função do estágio ninfal e do sexo do predador. No primeiro ($F_{2,27} = 19,20$; $P < 0,0001$) e segundo ínstaes ($F_{2,27} = 19,25$; $P < 0,0001$) as ninfas consumiram mais lagartas infectadas com os bioinsenticidas à base de *B. thuringiensis*. No terceiro ínstar houve maior consumo de lagartas infectadas com Dipel®WG ($F_{2,27} = 5,73$; $P = 0,009$) e, tanto para o quarto ($F_{2,27} = 1,08$; $P = 0,355$) como para o quinto ínstaes ($F_{2,27} = 1,98$; $P = 0,158$), não houve diferença entre o número de lagartas consumidas (Figura 7A). Na fase adulta, pode-se verificar que machos da tesourinha consumiram menos lagartas em comparação com as fêmeas, independentemente da infecção da presa ($F_{1,46} = 13,810$; $P < 0,0001$), mas não apresentaram diferenças no consumo entre lagartas infectadas e não infectadas ($F_{2,46} = 2,64$; $P = 0,081$). As fêmeas, em contrapartida, consumiram mais lagartas infectadas com *Bt* ($F_{2,46} = 6,181$; $P < 0,05$) (Figura 7B).

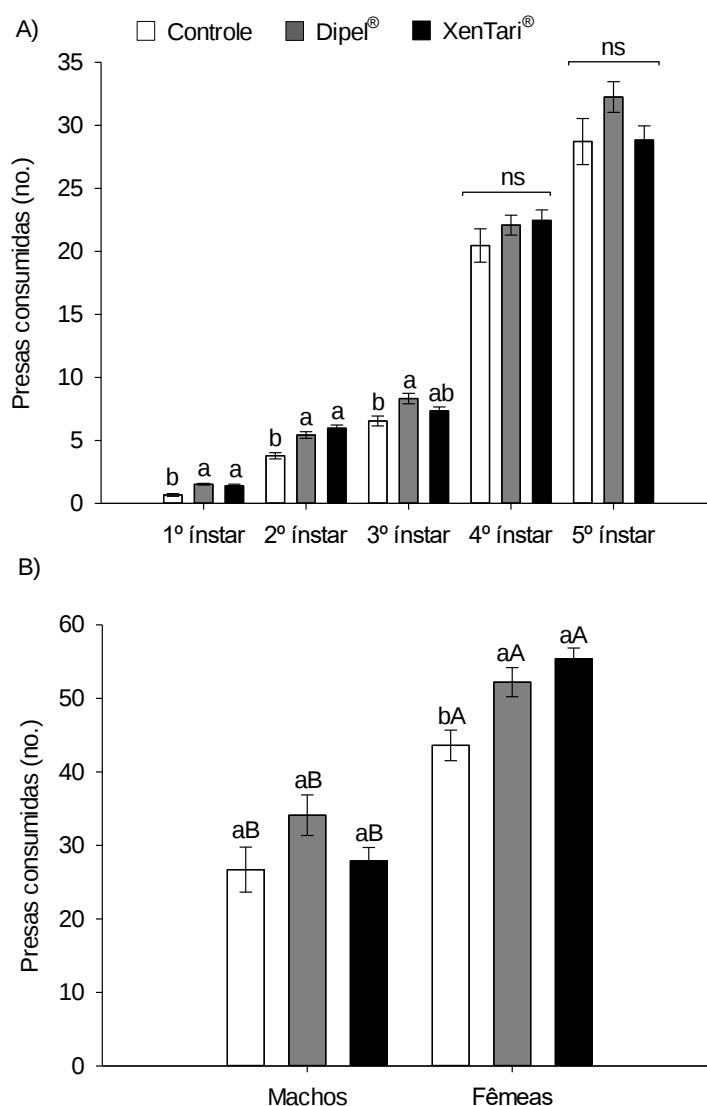


Figura 7. Taxa de predação média $\pm$ EP dos (A) ínstaes ninfais e (B) dos adultos de *Euborellia annulipes* com lagartas de *Plutella xylostella* não infectadas e infectadas com *Bacillus thuringiensis*. ^{ns}Diferenças não significativas; Letras minúsculas diferentes indicam diferenças significativas entre os tratamentos ($P < 0,05$) e maiúsculas entre os sexos do predador em cada tratamento, pelo teste de Student-Newman-Keuls e F , respectivamente ($P < 0,0001$).

4.2. Desenvolvimento e sobrevivência

A duração do primeiro ínstar ninfal de *E. annulipes* foi menor nos tratamentos com lagartas infectadas com *B. thuringiensis* ($F_{2,135} = 15,78$; $P < 0,0001$). Entretanto, não foram observadas diferenças significativas entre os tratamentos nos demais ínstaes do predador. Ninfas de quinto ínstar apresentaram uma fase ninfal de ~15 dias (Figura 8). A sobrevivência ninfal em todos os ínstaes não foi afetada pela

infecção das lagartas ($F_{2,135} = 0,50$; $P = 0,608$), sendo os valores médios aproximados de 100%.

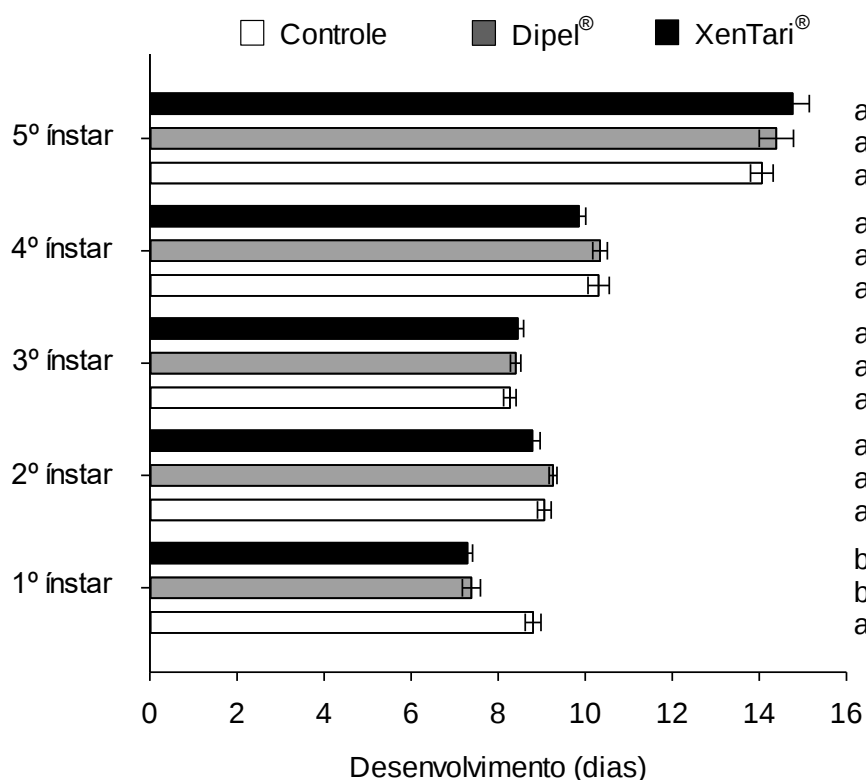


Figura 8. Desenvolvimento $\pm$ EP de ninfas de *Euborellia annulipes* alimentadas com lagartas de *Plutella xylostella* não infectadas e infectadas com *Bacillus thuringiensis*. Letras minúsculas diferentes indicam diferença significativa entre os tratamentos em cada estágio ninfal e letras maiúsculas entre os ínstars em cada tratamento, pelo teste de Student-Newman-Keuls ($P < 0,005$); ns = Diferenças não significativas entre os valores da sobrevivência ($P > 0,05$).

Apesar da diferença entre a duração do período de desenvolvimento de ninfas do primeiro ínstar alimentadas com lagartas não infectadas, não houve diferença na duração ($F_{2,135} = 1,15$; $P = 0,331$) e viabilidade ($F_{2,135} = 0,50$; $P = 0,610$) da fase ninfal entre os tratamentos, que variaram de 48-50 dias e ~100%, respectivamente. Isso também foi observado para a razão sexual ($F_{2,135} = 1,44$; $P = 0,255$). A longevidade dos adultos também não foi afetada pelos tratamentos ($F_{2,96} = 0,79$; $P = 0,457$). Porém, houve diferença entre os sexos, cujos machos viveram mais que as fêmeas ($F_{1,96} = 15,06$; $P < 0,005$) independentemente da alimentação durante seu ciclo de vida (Tabela 1). A sobrevivência estimada para os adultos alimentados com lagartas infectadas e não infectadas com *B. thuringiensis* não diferiu

significativamente entre os tratamentos (teste de log-rank: $\chi^2 = 0,26$; gl = 2; $P = 0,876$) (Figura 9). A partir dos 160 dias, foi observado uma diminuição de 50% dos adultos vivos em todos os tratamentos.

Tabela 1. Desenvolvimento e sobrevivência do período de ninfa-adulto, razão sexual e longevidade de *Euborellia annulipes* alimentada com lagartas de *Plutella xylostella* não infectadas e infectadas com *Bacillus thuringiensis*.

Variáveis	Controle	Dipel®	XenTari®
Ninfa-adulto (dias)	49,5 ± 1,24 ^{ns}	49,4 ± 0,56	47,5 ± 1,27
Sobrevivência (%)	100,0 ± 0,00 ^{ns}	97,5 ± 0,79	97,5 ± 0,79
Razão sexual	0,52 ± 0,05	0,48 ± 0,06	0,61 ± 0,06 ^{ns}

Longevidade de machos (dias)	167,4 ± 5,41 Aa	150,8 ± 8,23 Aa	168,9 ± 6,11 Aa
Longevidade de fêmeas (dias)	138,9 ± 12,97 Ba	132,6 ± 10,32 Ba	128,4 ± 9,82 Ba

ns = diferenças não significativas entre os tratamentos ($P > 0,05$); médias ± EP seguidas por letras maiúsculas diferentes (coluna) e minúsculas iguais (linha) indicam diferença significativa entre os sexos do predador e nenhuma diferença entre os tratamentos pelos testes de Student-Newman-Keuls e *F*, respectivamente ($P < 0,05$).

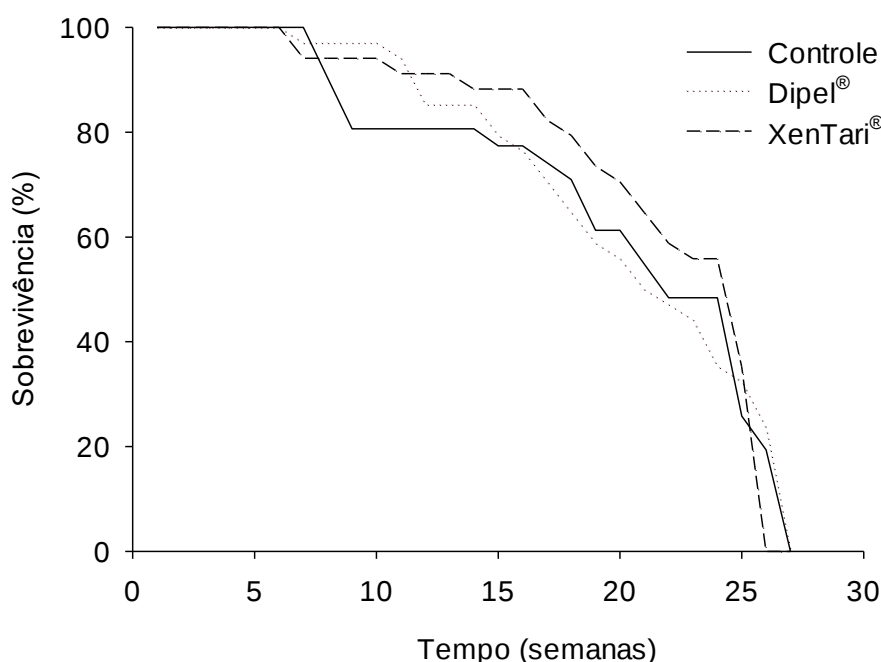


Figura 9. Sobrevivência de adultos de *Euborellia annulipes* alimentados com lagartas de *Plutella xylostella* não infectadas e infectadas com *Bacillus thuringiensis*. Nenhuma diferença entre os tratamentos foi encontrada, de acordo com o teste de log-rank ($P > 0,05$).

4.3. Peso do predador

Não houve diferenças no peso de ninfas em primeiro ($F_{2,27} = 0,46$; $P = 0,631$), terceiro ($F_{2,27} = 0,099$; $P = 0,906$), quarto ($F_{2,27} = 1,471$; $P = 0,248$) e quinto ínstaes ($F_{2,27} = 0,021$; $P = 0,979$) quando elas consumiram lagartas não infectadas ou infectadas com *Bt*. Contudo, quando as ninfas de segundo ínstar consumiram lagartas infectadas com Dipel®WG o peso foi menor em relação aos demais tratamentos ($F_{2,27} = 4,68$; $P = 0,018$) (Figura 10A). Na fase adulta, os machos da tesourinha apresentaram menor peso em relação às fêmeas em todos os tratamentos ($F_{1,45} = 172,37$; $P < 0,0001$). Porém, o peso de ambos os sexos do predador não foi afetado pela infecção da presa (♂: $F_{1,45} = 2,35$; $P = 0,132$; ♀: $F_{1,45} = 0,04$; $P = 0,967$) (Figura 10B).

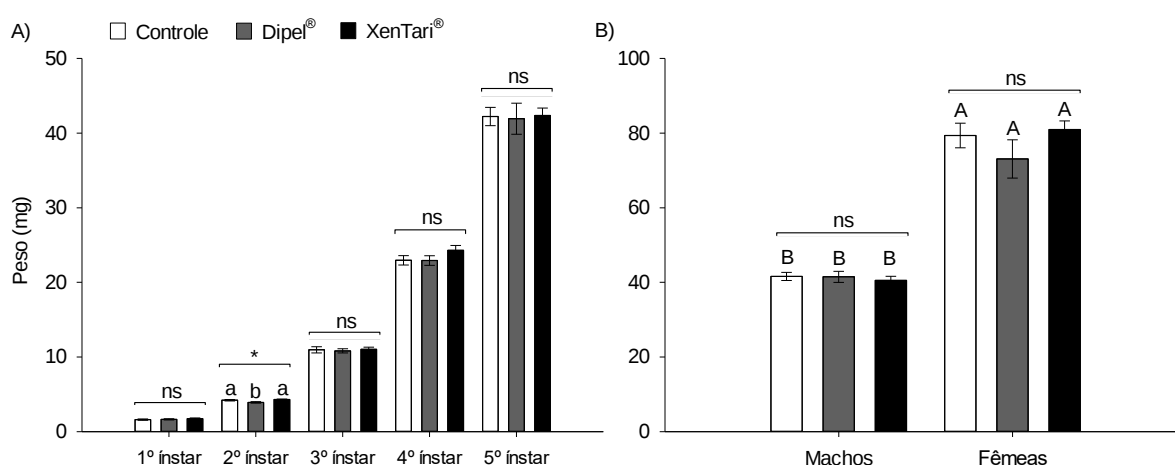


Figura 10. Peso médio $\pm$ EP dos (A) ínstaes ninfais e (B) dos adultos de *Euborellia annulipes* alimentados com lagartas de *Plutella xylostella* não infectada e infectada com *Bacillus thuringiensis*. ^{ns}Diferenças não significativas; Letras minúsculas diferentes indicam diferenças significativas entre os tratamentos ($*P < 0,05$) e maiúsculas entre os sexos do predador em cada tratamento, pelo teste de Student-Newman-Keuls e *F*, respectivamente ($P < 0,0001$).

4.4. Fecundidade e fertilidade

Não houve influência da infecção das lagartas de *P. xylostella* com *Bt* nos períodos reprodutivos de *E. annulipes*. O período de pré-oviposição variou entre 18 e 21 dias ($F_{2,48} = 1,98$; $P = 0,157$), o de oviposição entre 90 e 95 dias ($F_{2,48} = 0,08$; $P =$

0,923) e o de pós-oviposição entre 15 e 24 dias ($F_{2,48} = 3,04$; $P = 0,057$). Também não houve efeito dos tratamentos no número de posturas ($\chi^2 = 0,42$; gl = 2; $P = 0,812$); entretanto, o número de ovos por postura foi maior quando o predador se alimentou com lagartas não infectadas ($F_{2,48} = 8,43$; $P < 0,001$). Apesar disso, a infecção da presa não influenciou na quantidade total de ovos produzidos por fêmea ($F_{2,48} = 3,01$; $P = 0,059$) e nem no período de incubação ($\chi^2 = 0,92$; gl = 2, $P = 0,632$). Por outro lado, a taxa de eclosão foi severamente afetada ($\chi^2 = 27,50$; gl = 2; $P < 0,0001$) (Tabela 2).

Tabela 2. Fecundidade e fertilidade de *Euborellia annulipes* alimentada com lagartas de *Plutella xylostella* não infectadas e infectadas com *Bacillus thuringiensis*.

Variáveis	Controle	Dipel®	XenTari®
Pré-oviposição (dias)	20,5 ± 0,98 a	18,2 ± 0,73 a	19,3 ± 0,88 a
Oviposição (dias)	95,3 ± 12,24 a	90,9 ± 10,23 a	89,0 ± 11,56 a
Pós-oviposição (dias)	23,6 ± 2,13 a	21,6 ± 3,23 a	14,5 ± 2,71 a
¹ Posturas (no.)	4,8 ± 0,48 a	4,5 ± 0,42 a	4,4 ± 0,42 a
Ovos/postura (no.)	71,0 ± 3,93 a	54,0 ± 2,60 b	53,2 ± 3,71 b
Ovos/fêmea (no.)	344,7 ± 40,27 a	241,1 ± 25,41 a	252,7 ± 30,78 a
¹ Incubação (dias)	15,9 ± 0,39 a	16,6 ± 0,50 a	16,2 ± 1,22 a
¹ Taxa de eclosão (%)	91,4 ± 1,01 a	37,3 ± 6,56 b	42,3 ± 6,63 b

Médias ± EP seguidas por letras diferentes na linha apresentam diferença significativa pelo teste de Student-Newman-Keuls ($P < 0,05$) e pelo teste não paramétrico de ¹Kruskal-Wallis ($P < 0,05$).

4.5. Tabela de vida de fertilidade

De acordo com os parâmetros da tabela de vida estimados, observou-se que consumindo lagartas infectadas com os bioinseticidas *Bt* houve diminuição da taxa de reprodução líquida (R_0) em *E. annulipes*, mas os demais parâmetros não foram afetados. O tempo médio de geração (T) variou de 112-121 dias e o tempo para a população duplicar em número (Dt) de 15-16 dias. A taxa finita (λ) de aumento apresentou valor médio de 1,0 e a taxa intrínseca de aumento (r_m) valores variando de 0,043-0,046 (Tabela 3). A curva de sobrevivência (l_x) de *E. annulipes* alimentada com lagartas não infectadas ou infectadas com *B. thuringiensis*, desde a eclosão até a fase adulta, apresentou um declínio após 100 dias, alcançando menor proporção de sobrevivência a partir dos 150 dias. A fecundidade diária (m_x) alcançou pontos variáveis de oviposição de acordo com o desenvolvimento das tesourinhas, sendo

possível observar declínios e intervalos em que não houve produção de ovos pelas fêmeas. Quando as tesourinhas consumiram lagartas infectadas com Dipel®WG e XenTari®WG, dois pontos com maior de ovos na postura se destacaram em relação aos demais (Figura 11).

Tabela 3. Parâmetros médios ($\pm$ EP) da tabela de vida de fertilidade de *Euborellia annulipes* alimentada com lagartas de *Plutella xylostella* não infectadas e infectadas com *Bacillus thuringiensis*.

Parâmetros	Controle	Dipel®	XenTari®
R_0 (descendentes)	211,3 $\pm$ 16,33 a	126,2 $\pm$ 17,62 b	172,5 $\pm$ 19,88 b
T (dias)	120,5 $\pm$ 2,12 a	112,7 $\pm$ 1,25 a	112,7 $\pm$ 1,12 a
Dt (dias)	15,5 $\pm$ 0,23 a	16,0 $\pm$ 1,26 a	15,0 $\pm$ 0,53 a
λ (dia ⁻¹)	1,1 $\pm$ 0,01 a	1,0 $\pm$ 0,01 a	1,1 $\pm$ 0,01 a
r_m (dia ⁻¹)	0,045 $\pm$ 0,01 a	0,043 $\pm$ 0,01 a	0,046 $\pm$ 0,01 a

Médias seguidas de mesma letra na coluna não diferem significativamente entre os tratamentos pelo teste t de Student a partir da comparação aos pares ($P < 0,05$). R_0 = taxa líquida de reprodução; T = tempo médio de geração; Dt = tempo necessário para a população duplicar em número; λ = taxa finita aumento e r_m = taxa intrínseca de aumento.

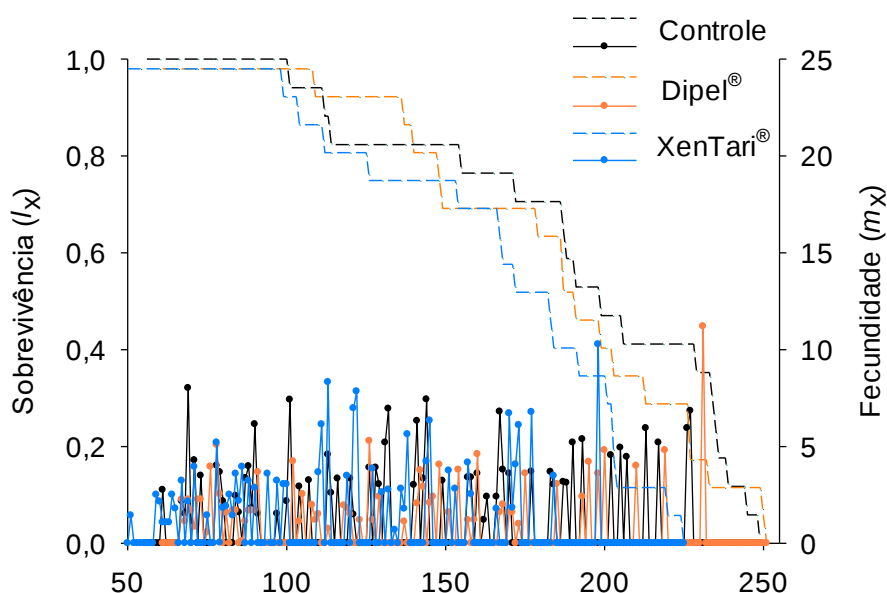


Figura 11. Taxas de sobrevivência específica (---- l_x) e fecundidade por idade (—●— m_x) estimadas para fêmeas de *Euborellia annulipes* alimentadas com lagartas de *Plutella xylostella* não infectadas e infectadas com *Bacillus thuringiensis*.

4.6. Preferência alimentar

O tratamento das lagartas de *P. xylostella* com os bioinseticidas à base de *B. thuringiensis* influenciou no número de presas consumidas pelas fêmeas de *E. annulipes*, de acordo com as condições de escolha. Sem chance de escolha a tesourinha consumiu menos lagartas não infectadas ($F_{2,29} = 7,380$; $P = 0,003$). Contudo, quando expostas às lagartas não infectadas (controle) × infectadas com Dipel®, houve maior consumo de lagartas não infectadas ($t_{18} = 2,65$; $P = 0,02$). Não houve diferença no número de presas consumidas nas demais condições, controle × lagartas infectadas com XenTari® ($t_{18} = -0,55$; $P = 0,586$); Dipel® × XenTari® ($t_{18} = -1,45$; $P = 0,165$) e C × D × X ($F_{2,54} = 1,020$; $P = 0,363$) (Tabela 4). O contato do predador com presas em diferentes condições de escolha influenciou no percentual de consumo, principalmente quando as lagartas estavam infectadas com *Bt*. Quando a tesourinha teve acesso somente a lagartas de *P. xylostella* não infectadas, o percentual de consumo foi menor, mas quando havia condição de escolha entre lagartas não infectadas × infectadas com Dipel®, ocorreu maior percentual de consumo (86%) comparado às demais condições ($F_{6,69} = 2,787$; $P = 0,018$) (Figura 12).

Tabela 4. Taxa de predação média $\pm$ EP de *Euborellia annulipes* em lagartas de *Plutella xylostella* não infectadas e infectadas com bioinseticidas *Bt* durante 12 h, em diferentes condições de escolha.

Condições de escolha	Controle	Dipel®	XenTari®
¹ Controle × Dipel®	37,5 $\pm$ 1,42 a	31,7 $\pm$ 1,67 b	-
¹ Controle × XenTari®	33,2 $\pm$ 2,33 a	-	32,0 $\pm$ 3,14 a
¹ Dipel® × XenTari®	-	30,7 $\pm$ 2,02 a	33,7 $\pm$ 0,45 a
² C × D × X	24,8 $\pm$ 1,92 a	23,7 $\pm$ 0,87 a	20,3 $\pm$ 2,03 a
² Sem chance de escolha	61,9 $\pm$ 1,92 b	77,0 $\pm$ 2,22 a	73,1 $\pm$ 4,04 a

Médias seguidas de mesmas letras na linha não diferem significativamente pelos testes ¹t e ²Student-Newman-Keuls ($P < 0,05$).

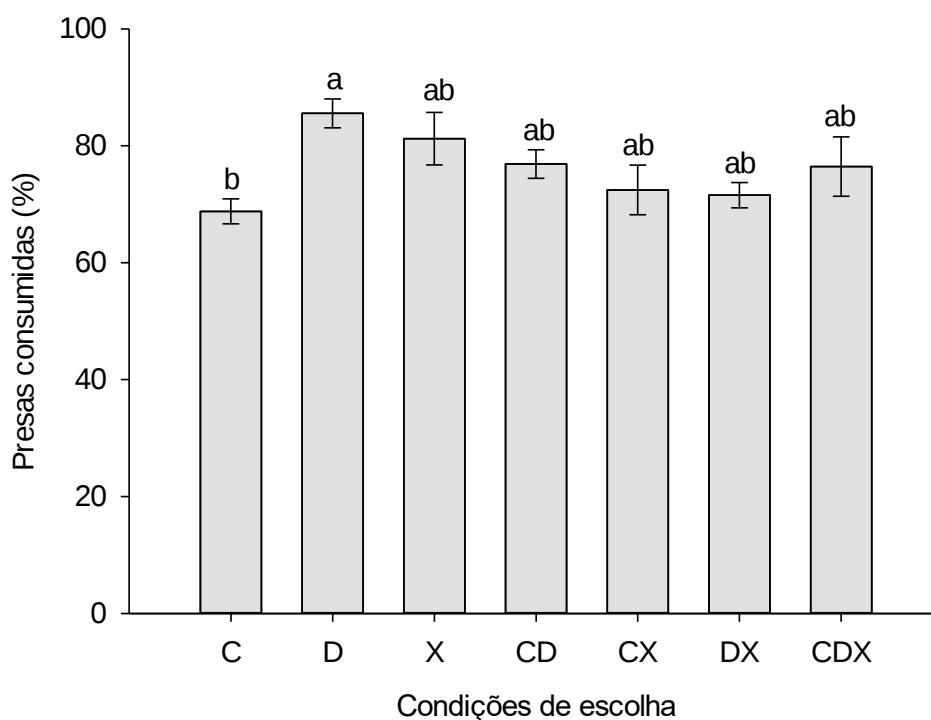


Figura 12. Percentual $\pm$ EP de consumo de lagartas de *Plutella xylostella* infectadas com bioinseticidas *Bt* por fêmeas de *Euborellia annulipes* durante 12 horas em diferentes condições de escolha. Apenas lagartas não infectadas (C), infectadas com Dipel® (D) e com XenTari® (X); não infectadas $\times$ infectadas com Dipel® (CD), não infectadas $\times$ infectadas com XenTari® (CX) infectadas com Dipel® $\times$ infectadas com XenTari® (DX) e não infectadas $\times$ infectadas com Dipel® $\times$ infectadas com XenTari® (CDX). Letras minúsculas diferentes indicam diferenças significativas entre as condições de escolha, pelo teste de Student-Newman-Keuls ($P < 0,05$).

O índice de preferência de Manly (β) variou em todas as condições de escolha, com os valores indicando mudanças no comportamento das fêmeas de *E. annulipes*. Nas condições em que o predador tinha disponível lagartas não infectadas $\times$ infectadas com Dipel®, os valores de β diferenciaram significativamente ($t_{18} = 3,76$; $P < 0,001$), ou seja, o predador preferiu lagartas não infectadas ($\beta > 0,5$) (Figura 13A).

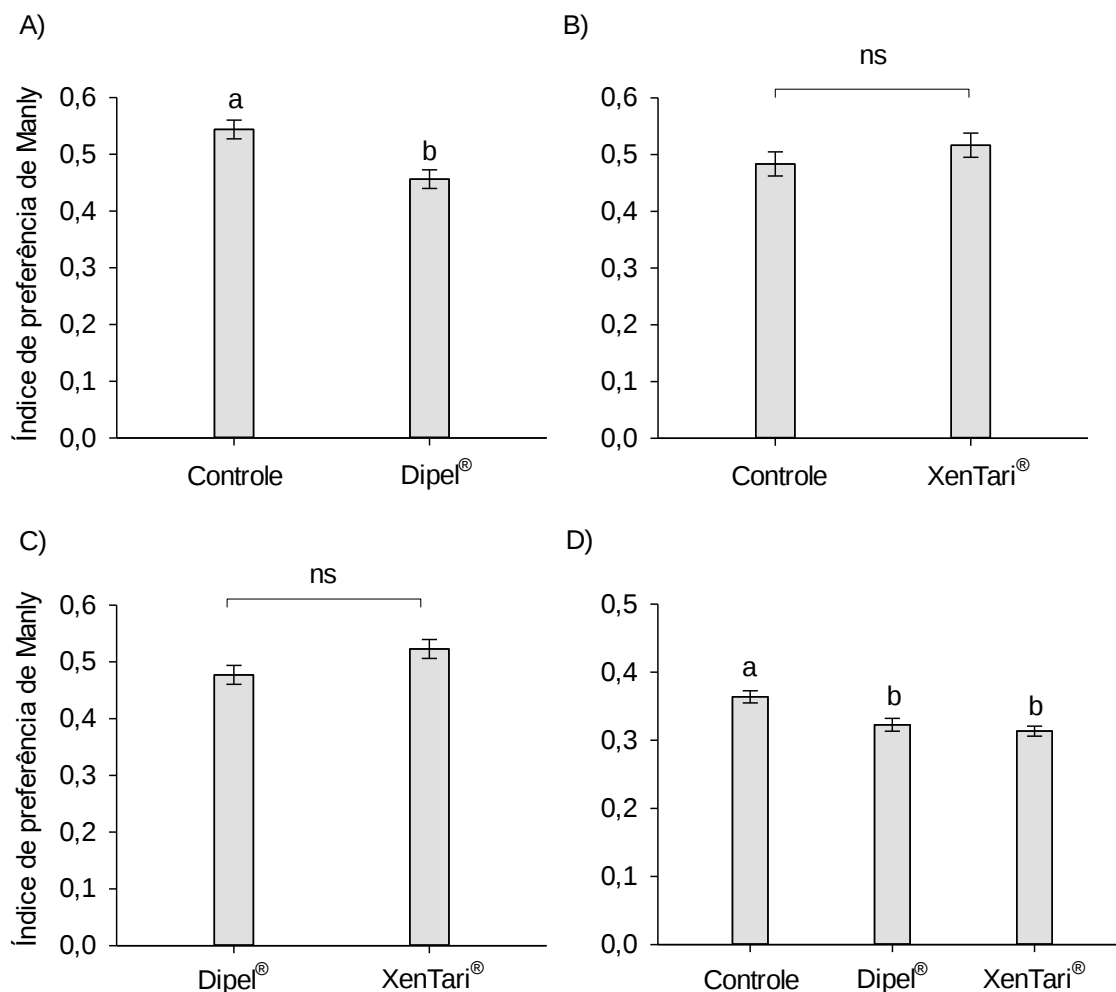


Figura 13. Índice de preferência de Manly (β) $\pm$ EP estimado para *Euborellia annulipes* predando lagartas de *Plutella xylostella* não infectadas (controle) vs. infectadas com bioinseticidas *Bt* durante 12 horas em diferentes condições de escolha. A) Letras minúsculas diferentes nas barras indicam diferenças pelo teste *t* ($P < 0,05$); B e C) Diferenças não significativas entre os tratamentos; D) Letras minúsculas diferentes nas barras indicam diferenças, pelo teste de Student-Newman-Keuls ($P < 0,05$).

Não houve diferenças para β quando o predador teve contato com lagartas não infectadas $\times$ infectadas com XenTari® ($t_{18} = -1,05$; $P = 0,307$) (Figura 13B) ou infectadas com Dipel® $\times$ infectadas com XenTari® ($t_{18} = -1,95$; $P = 0,067$), indicando, nessas condições, que o consumo de presas foi aleatório ($\beta \leq 0,5$) (Figura 13C). Quando houve contato com presas em todas as condições, com e sem infecção, os valores de β apresentaram diferenças significativas entre os tratamentos, sendo maior no controle ($F_{2,54} = 9,504$, $P < 0,001$), mas de acordo com o índice, considera-se que o consumo do predador também tenha sido aleatório, visto que todos os valores de β foram menores que 0,5 (Figura 13D).

4.7. Resposta funcional

De acordo com a regressão logística obtida para a proporção de lagartas de *P. xylostella* consumidas por *E. annulipes*, foi possível evidenciar que os tratamentos com bioinseticidas *Bt* não afetaram o tipo de resposta funcional do predador, verificou-se, então, resposta funcional do tipo II comprovada pelos coeficientes lineares negativos e significativos (Tabela 5; Figura 14).

Tabela 5. Valores estimados pela regressão logística para a proporção de predação de *Euborellia annulipes* em lagartas de *Plutella xylostella* não infectadas e infectadas com *Bacillus thuringiensis* durante 24 h.

Tratamentos	Parâmetros	Estimativa	EP	χ^2	P
Controle	Intercepto	1,9786	0,1009	384,37	< 0,0001
	Linear	-0,0134	0,0008	233,85	< 0,0001
Dipel®	Intercepto	4,7202	0,7111	44,06	< 0,0001
	Linear	-0,1088	0,0363	8,97	0,0027
XenTari®	Intercepto	2,9247	0,2595	127,04	< 0,0001
	Linear	-0,0363	0,0147	6,13	0,0133

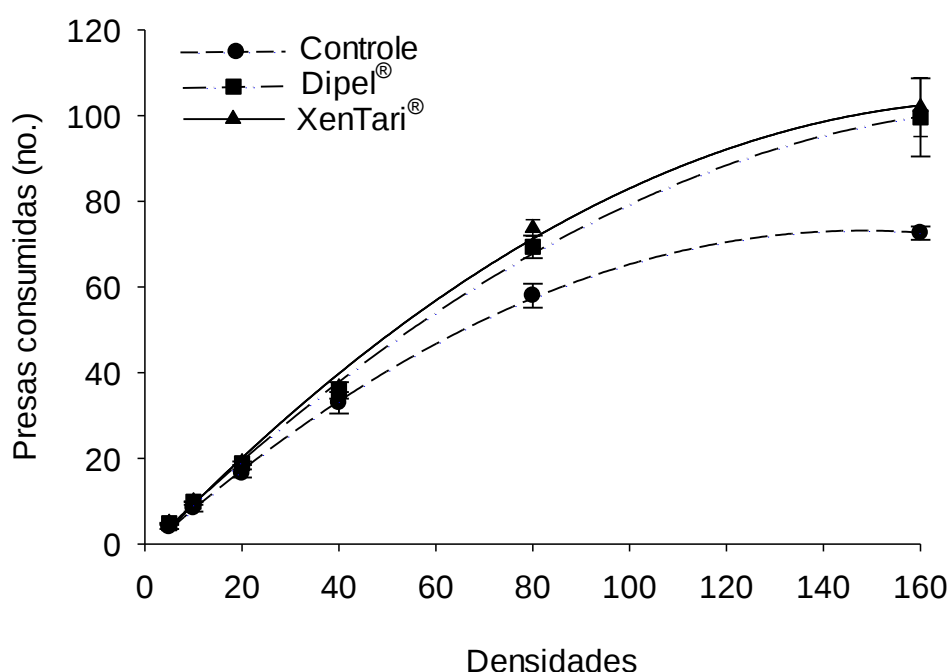


Figura 14. Resposta funcional de *Euborellia annulipes* alimentada com lagartas de *Plutella xylostella* não infectadas e infectadas com bioinseticidas *Bt* durante 24 h, em várias densidades de presas.

Os valores da taxa de ataque não foram influenciados pelos bioinseticidas *Bt* e variaram entre 0,0037 e 0,0040 h⁻¹. No entanto, o tratamento das lagartas de quarto ínstar de *P. xylostella* com Dipel® e XenTari® diminuiu o tempo de manipulação e aumentou a relação T/T_h de *E. annulipes* (Tabela 6).

Tabela 6. Taxa de ataque (a'), tempo de manipulação (T_h) $\pm$ EP (95% IC) e taxa máxima de predação T/T_h estimados para *Euborellia annulipes* em lagartas de *Plutella xylostella* infectadas e não infectadas com bioinseticidas *Bt* durante 24 h, em laboratório.

Tratamento	a' (h ⁻¹)	T_h (h)	T/T_h
Controle	0,004 $\pm$ 0,0006 a (0,003 – 0,005)	0,326 $\pm$ 0,0117 a (0,302 – 0,350)	73,6 b (68,7 – 79,4)
Dipel®	0,004 $\pm$ 0,0009 a (0,002 – 0,006)	0,230 $\pm$ 0,0121 b (0,206 – 0,255)	104,3 a (94,3 – 116,6)
XenTari®	0,004 $\pm$ 0,0005 a (0,003 – 0,005)	0,253 $\pm$ 0,0076 b (0,238 – 0,269)	94,7 a (89,4 – 100,7)

Letras diferentes na coluna indicam diferença entre os tratamentos pelos intervalos de confiança (95%)

5. DISCUSSÃO

5.1. Efeitos de *Bt* na história de vida do predador

Os resultados observados para a taxa de predação e para o desenvolvimento biológico de *E. annulipes* nessa pesquisa contrariaram a primeira hipótese testada, pois foi possível observar que a alimentação com lagartas de *P. xylostella* infectadas com bioinseticidas à base de *B. thuringiensis* afetou indiretamente o predador. Ninfas de primeiro ínstar e fêmeas consomem mais lagartas infectadas, o que pode ser um fator positivo. O menor tempo de desenvolvimento de ninfas de primeiro ínstar alimentadas com lagartas infectadas pode ter ocorrido devido a facilidade de captura da presa, pois a infecção as torna menores e menos ágeis, o que diminui o custo energético do predador nesse estágio (Nunes et al., 2018). Mesmo não havendo influências significativas na duração dos períodos ninfal e adulto, a infecção da presa casou redução no percentual de eclosão e afetou a taxa líquida de reprodução (R_0), o que pode ser um fator negativo. Outros predadores também são indiretamente

afetados pela ação de bioinseticidas *Bt* aplicados para controle da presa (Dutton et al., 2003; Magalhães et al., 2015), mas estudos com tesourinhas são praticamente inexistentes.

Ninfas de primeiro e segundo ínstaes, assim como as fêmeas, consumiram mais presas infectadas com *B. thuringiensis*, apesar disso, não houve influência no peso de *E. annulipes*, exceto no segundo ínstar. O alimento das presas afeta indiretamente a nutrição dos inimigos naturais (Chen et al., 2015); logo, supõe-se que o aumento no consumo pode estar relacionado à compensação da qualidade alimentar da presa. *Chrysoperla carnea* (Stephens) (Neuroptera: Chrysopidae) consome mais lagartas de *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) alimentadas com algodão *Bt* para compensar o baixo conteúdo de carboidratos, um efeito mediado pela qualidade da presa (Lawo et al., 2010). Além disso, a baixa seletividade do predador, em determinado estágio de desenvolvimento ou sexo, pode aumentar o consumo de presas. Observou-se neste trabalho que machos consomem menos presas comparado às fêmeas. De acordo com Moral et al. (2017), *E. annulipes* é capaz de detectar a qualidade do alimento e as fêmeas são menos seletivas. Alguns predadores invertebrados podem ocasionalmente selecionar presas de baixa qualidade nutricional em função da escassez ou ausência de fontes alimentares alternativas (Eubanks e Denno, 2000). Do ponto de vista agrônômico, o maior consumo de presas infectadas pode ser favorável para o manejo integrado de *P. xylostella*, pois o predador pode ter ação de biocontrole juntamente com os bioinseticidas em qualquer fase de desenvolvimento.

Diversos fatores podem desfavorecer a ação inseticida das proteínas de *B. thuringiensis* no desenvolvimento de *E. annulipes*, tais como a ingestão (direta ou indireta) (Cocco, 2019), o pH do intestino médio, o tipo de membrana peritrófica e a falta de receptores de ligação no revestimento intestinal do predador (Knowles, 1994).

O intestino é considerado parte integrante do sistema de defesa dos insetos, agindo como barreira estrutural e protegendo contra a ação de patógenos e toxinas ingeridas durante a alimentação (Schmid-Hempel e Ebert, 2003). A membrana peritrófica, uma ou várias camadas posicionadas entre o alimento e o epitélio do intestino médio, serve como proteção do epitélio contra infecção por invasores, tais como as bactérias (Lehane, 1997; Kuraishi et al., 2011). A suscetibilidade do hospedeiro, além dos receptores de ligação, é muito dependente do tipo de membrana peritrófica e, geralmente, aqueles com matriz tipo I morrem rapidamente (Valaitis e

Podgwaite, 2013). Nos dermápteros essa matriz é do tipo II, mais altamente organizada e com multicamadas, diferentemente da membrana tipo I de lepidópteros como *P. xylostella* (Sarauer et al., 2003; Hegedus et al., 2009). Provavelmente, as camadas da membrana, associadas ao pH ácido do intestino médio, também impedem a ativação da toxina e a ligação em receptores na tesourinha. No predador *Podisus nigrispinus* (Dallas) (Hemiptera: Pentatomidae) foi observado que essa matriz sofre modificações quando lagartas alimentadas com plantas *Bt* são consumidas (Cunha et al., 2012). Mas, o pH ácido do intestino médio de Dermaptera, como *Doru taeniatum* (Dohrn) (Dermaptera: Forficulidae) (Castillejos et al., 2001), é o principal fator que pode inativar e comprometer a atividade dos esporos e a produção de cristais da bactéria (Benoit et al., 1995).

Os modos de ação dos entomopatógenos utilizados para controle de pragas podem ser mediadores dos efeitos no predador. A maioria das espécies de Dermaptera vivem em condições onde a comunidade de patógenos e o contato com os alimentos é diversa, estimulando suas defesas e imunologia comportamental (Hehar et al., 2008; De Roode e Lefèvre, 2012; Gasch et al., 2013). Apesar de *E. annulipes* sobreviver a ação de fungos entomopatogênicos, também foi relatada a influência de bioinseticidas à base desses fungos na diminuição da taxa de eclosão do predador (Oliveira et al., 2011).

Provavelmente a qualidade do alimento, além de influenciar no aumento da taxa de predação, tenha afetado também a conversão alimentar para produção de ovos viáveis da tesourinha. Quando isso não ocorre, a própria mãe elimina todos ou parte dos ovos através do canibalismo, favorecendo a diminuição da densidade populacional e a competição alimentar do predador (Klostermeyer, 1942; Dobler e Kölliker, 2011). Segundo Dobler e Kölliker (2010), o canibalismo de ovos também é usado como benefício nutricional para fêmeas, visto que elas não forrageiam quando cuidam da prole.

Nesse estudo também foram verificados efeitos da alimentação com lagartas infectadas com *B. thuringiensis* no peso do predador, mas apenas em ninfas de segundo ínstar e usando o bioinseticida Dipel®. A ação do bioinseticida na presa provavelmente causou uma diminuição na sua biomassa ao ponto de torná-la menos nutritiva ao predador e, mesmo havendo maior consumo, não houve compensação alimentar, como ocorreu com os demais ínstarres (Figura 8). Ferry et al. (2006), por exemplo, não verificaram efeitos da alimentação de *P. xylostella* com canola

transgênica no peso de adultos do predador *Pterostichus madidus* (L.) (Coleoptera: Carabidae), supondo-se então que há variação entre predadores.

Os valores do tempo médio de geração obtidos nesse estudo indicaram que *E. annulipes* pode apresentar em média três gerações por ano, mesmo consumindo presas infectadas com *B. thuringiensis*. Esse valor é equivalente aos observados por Lemos et al. (2003) para *E. annulipes* criada em temperaturas de 25 e 30 °C com alimentação à base de dieta artificial. O número de gerações das tesourinhas é variado entre as espécies, podendo ser encontrado espécies com apenas uma geração por ano, e dependem também da longevidade dos insetos, ou seja, aqueles que vivem mais têm menor número de gerações (Klostermeyer et al., 1942; Yang, 1985). Os valores positivos de R_0 ($>1,0$) e a taxa intrínseca de aumento (r_m) indicam um potencial de aumento da população de *E. annulipes* alimentada com lagartas infectadas com os bioinseticidas; entretanto, comparada à alimentação com presas não infectadas, a menor R_0 do predador pode demonstrar um efeito adverso na capacidade de aumento populacional desse inimigo natural. Carvalho et al. (2012) e Magalhães et al. (2015) também verificaram que a alimentação de *P. nigrispinus* com lagartas de quarto ínstar de *P. xylostella* infectada com bioinseticida *Bt* afetou alguns parâmetros da tabela de vida do predador.

A tabela de vida é um método útil para avaliar a toxicidade de inseticidas porque os parâmetros ecológicos e toxicológicos são combinados, resultando em melhores previsões de efeitos tóxicos em nível populacional (Stark et al., 2007). A alimentação de um predador, mais especificamente em uma interação tritrófica, pode afetar a sua taxa líquida de reprodução de acordo com fatores envolvidos nessa interação, como foi observado para percevejos predadores (Castro et al., 2015; Zanuncio et al., 2018). Em alguns casos, uma dieta que consiste de apenas uma presa pode ser nutricionalmente deficiente para o predador, principalmente os generalistas, e as presas que têm contato com *B. thuringiensis* podem apresentar-se como um alimento de baixa qualidade, mediando alguns aspectos da biologia de predadores em sistemas agrícolas (Svobodová et al., 2017; Rendon et al., 2019). O uso de produtos *Bt*, como plantas transgênicas, pode causar efeitos negativos nas dinâmicas populacionais de predadores generalistas na área de produção (Lu et al., 2012; Yang et al., 2020). Com os resultados dessa pesquisa, é provável que o uso de bioinseticidas *Bt* cause efeitos em tesourinhas também.

A partir dos dados de fecundidade diária (m_x), verificaram-se picos variáveis de acordo com o desenvolvimento das tesourinhas, onde declínios e intervalos em que não houve produção de ovos foram observados, comportamento comum em Dermaptera (Nonci, 2005). Os pontos sem produção de ovos estão associados ao tempo dedicado ao cuidado maternal, pois as fêmeas de *E. annulipes* não consomem alimento durante todo o período de cuidado dos ovos para garantir o sucesso da eclosão e futura reprodução (Rankin et al., 1996). Os maiores picos, observados nos tratamentos com os bioinseticidas, ocorreram na última postura da tesourinha (Figura 10), sendo provavelmente relacionados à tentativa de manter o maior número de descendentes, já que houve menor número de ovos depositados nas primeiras posturas.

Neste trabalho observou-se que as ninfas começam a forragear sozinhas, ou seja, deixaram o ninho, aproximadamente três dias após eclosão. Isso pode ter ocorrido porque fêmeas de Dermaptera regurgitam alimento para ninfas de primeiro ínstar (Staerke e Kölliker, 2008). Como isso não foi avaliado neste estudo, não se sabe ao certo se as fêmeas de *E. annulipes* apresentam esse comportamento quando o alimento está infectado.

Os períodos de fecundidade e o número de posturas observados nesse estudo estão de acordo com a faixa relatada para *E. annulipes* (Klostermeyer, 1942; Rankin et al., 1996; Lemos et al., 2003); entretanto, a fertilidade do predador foi indiretamente afetada pela exposição às presas infectadas com os produtos *Bt*. Efeitos de *B. thuringiensis* nos aspectos biológicos dos predadores podem ser variáveis entre espécies e/ou pelo tipo de exposição do predador à bactéria (Rolim et al., 2019). Percevejos predadores como *Orius insidiosus* (Say) e *Geocoris punctipes* (Say) (Hemiptera: Anthocoridae) predando lagartas de *Trichoplusia ni* (Hübner) e *Spodoptera frugiperda* (JE Smith) (Lepidoptera: Noctuidae), alimentadas com algodão transgênico-*Bt* não apresentaram a fecundidade e a fertilidade afetadas (Tian et al., 2014), em contrapartida isso foi verificado para *P. nigrispinus* predando lagartas de *P. xylostella* tratadas com bioinseticidas *Bt* (Magalhães et al., 2015). Além disso, Lawo et al. (2010) evidenciaram efeitos diretos de algodão *Bt* no desenvolvimento de crisopídeos.

Bacillus thuringiensis pode apresentar menor toxicidade nos últimos ínstaes do hospedeiro e bioinseticidas *Bt* tendem a apresentar ação mais lenta no organismo alvo (Gómez et al., 2014; Lu et al., 2017; Silva et al., 2018). Apesar de não terem sido

utilizadas lagartas de *P. xylostella* resistentes à *Bt* nesse estudo, os resultados podem ser úteis para o manejo da resistência dessa praga a partir da ação natural ou o uso (liberação) de tesourinhas em áreas de produção.

As tesourinhas *E. annulipes* são ápteras, com isso podem permanecer por mais tempo em uma área de produção de brassicáceas, aumentarem sua densidade populacional e auxiliarem na redução populacional da traça-das-crucíferas. Como são onívoras, a sua interação com o agroecossistema se torna interessante comparada aos predadores específicos, pois em situações onde regulam a densidade da praga, ao ponto de reduzirem drasticamente a densidade de presas, por exemplo, podem alternar sua alimentação em diferentes níveis tróficos, reduzindo as taxas de inanição e a consequente emigração (Birkhofer et al., 2008; Angler et al., 2012; Hodek et al., 2012). Entretanto, os resultados observados para a taxa de eclosão do predador nesse estudo (Tabela 2) apontam um fator preocupante no que se refere ao aumento da população de tesourinhas em áreas cuja aplicação de produtos formulados com *Bt* seja frequente. Cocco (2019) observou efeitos diretos de proteínas Cry na produção de ovos de *E. annulipes* quando o predador consumiu lagartas de *S. frugiperda* infectadas com *Bt* e pólen de milho transgênico (proteínas Cry1A.105/Cry2Ab2 e Cry1Ab). Isso implica que as proteínas Cry de *B. thuringiensis* podem afetar negativamente a sobrevivência dessas tesourinhas de forma direta ou indireta.

5.2. Efeitos de *Bt* no comportamento predatório

Foi possível observar nessa pesquisa que a aplicação de bioinseticidas *Bt* causaram efeitos indiretos na predação por fêmeas de *E. annulipes* em lagartas de quarto ínstar de *P. xylostella*, influenciando na preferência alimentar e induzindo a um maior consumo na medida em que a densidade de presas aumenta. As fêmeas dessas tesourinhas reconhecem alguma ação biótica nas presas, como o parasitismo e a presença de fungos entomopatogênicos; entretanto, não rejeitam o alimento (Moral et al., 2017; Nunes et al., 2019b). Contudo, esse comportamento pode mudar em condições naturais onde outros recursos alimentares podem estar disponíveis (Landis et al., 2000). Nessa pesquisa, estudou-se uma interação predador-presa-patógeno ainda pouco estudada com Dermaptera.

Os predadores de *P. xylostella* respondem de formas variáveis e uma série de fatores pode mediar positiva ou negativamente a preferência alimentar de um

predador por presas que ingerem *Bt*, sendo que isso pode ocorrer de forma direta ou indireta (Chen et al., 2015). Estes fatores podem ser: (i) espécie e fase de desenvolvimento do predador, como observado para fêmeas de *Pterostichus madidus* (Fabricius) (Coleoptera: Carabidae), que consomem mais lagartas de *P. xylostella* não infectadas (Ferry et al., 2006), bem como para joaninhas (Coleoptera: Coccinellidae) que não discriminam ou exibem preferência por lagartas de *P. xylostella* ou *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae), mesmo infectadas (Dutra et al., 2012; Liu et al., 2015); (ii) voláteis liberados pelas plantas *Bt*, nesse caso os bioinseticidas, ou pelas próprias presas, fazendo com que o predador ignore a predação (Schuler et al., 1999; Han et al., 2016); (iii) a suscetibilidade do hospedeiro ao *Bt* (Schuler et al., 2003) ou (iv) o conteúdo nutricional e biomassa do herbívoro, que pode alterar o comportamento alimentar e causar um aumento da taxa de consumo do predador quando a qualidade nutricional não é suficiente para o seu desenvolvimento (Svobodová et al., 2017; Wang et al., 2017; Ugine et al., 2018). Isso pode explicar as variações no percentual de presas consumidas nas condições de escolha (Figura 11), sendo que nessa pesquisa é provável que um dos fatores de destaque seja a qualidade nutricional da presa. Pimenta et al. (2020) também relataram aumento na taxa de predação de *Ceraeochrysa cincta* (Schneider) (Neuroptera: Chrysopidae) em ovos e lagartas de segundo ínstar de *P. xylostella* tratados com bioinseticida *Bt*. Vale salientar que alguns adjuvantes/aditivos presentes em formulações dos bioinseticidas à base de *Bt* são fagoestimulantes para as pragas (Brar et al., 2006), o que também pode estimular a alimentação do predador, causando aumento na taxa de predação.

A resposta funcional tipo II é a mais comum para a maioria dos insetos, incluindo tesourinhas (Asante, 1995; Sueldo et al., 2010; Nunes et al., 2019b), e tem sido evidenciada para alguns outros predadores de *P. xylostella* (Vacari et al., 2012; Khan et al., 2015; Nunes et al., 2019a). Contudo, isso pode variar entre predadores e a forma de aplicação de bioinseticidas na presa. Quando os bioinseticidas *Bt* (XenTari®WG e Dipel®WG) foram aplicados de forma tópica sobre ovos de *P. xylostella* em laboratório, a resposta funcional de *Xylocoris sordidus* (Reuter) (Hemiptera: Anthocoridae) foi alterada do tipo II para o III (Santos et al., 2020). Nunes et al. (2019c) também evidenciaram essa alteração em ninfas da tesourinha quando bioinseticida à base de *Beauveria bassiana* (Balsamo) Vuill foi aplicado em lagartas.

Essas pesquisas reforçam a necessidade de mais estudos sobre interações tritróficas entre predadores e microorganismos entomopatogênicos.

As fêmeas da tesourinha podem ter atacado as presas mesmo infectadas com *Bt*, para consumi-las ou apenas matá-las, um comportamento que pode estar relacionado ao territorialismo (Fitzpatrick e Wellington, 1983) e/ou à imunologia comportamental (De Roode e Lefèvre, 2012). Lagartas infectadas se tornam mais suscetíveis à predação, pois apresentam menor resistência quando comparada àquelas não infectadas, que são mais vigorosas e ágeis. Castillejos et al. (2001) também observaram que lagartas de *S. frugiperda* infectadas com nucleopoliedrovírus apresentam menor resistência à predação por *Doru taeniatum* (Dohm) (Dermaptera: Forficulidae), enquanto Meissle et al. (2005) relatam que adultos de *Poecilus cupreus* L. (Coleoptera: Carabidae) têm preferência alimentar por lagartas mortas de *Spodoptera littoralis* (Boisduval) (Lepidoptera: Noctuidae) alimentadas previamente com milho *Bt*, comportamento contrastante com a normalidade verificado para predadores. O ataque de *E. annulipes* é estimulado pela movimentação da lagarta (Nunes et al., 2018), então é provável que em situações de campo a preferência por lagartas não infectadas com *Bt* seja favorecida por esse comportamento do predador, pois elas são normalmente mais ativas. Entretanto, pouco se sabe sobre quais forças impulsionam a escolha do alimento para insetos predadores generalistas (Denno e Fagan, 2003).

Microorganismos entomopatogênicos podem causar alterações fisiológicas e bioquímicas nas presas, alterando sua movimentação, tamanho e forma do corpo e tornando-as, também, de menor qualidade nutricional e suscetíveis a maior taxa de predação (Gupta et al., 2013). Esses fatores provavelmente favoreceram a diminuição do T_h e o aumento da T/T_h de *E. annulipes* observados nesse estudo. A predação pode ser determinada pela capacidade da presa em escapar e defender-se, pelo estado de fome do predador, pelo conteúdo nutricional e até pelo sabor da presa (Bilde e Toft, 1994; Provost et al., 2006; Schmidt et al., 2012). De acordo com a teoria ideal de forrageamento, esses fatores são combinados nos resultados da predação e, após os predadores encontrarem as presas, eles devem procurar maximizar sua ingestão de energia (Krebs, 1978).

Os estudos desenvolvidos em laboratório, apesar de não simularem completamente ou não apresentarem determinados fatores naturais, podem prever os efeitos dos bioinseticidas nas interações tritróficas que ocorrem no campo (Barrios-

O'Neill et al., 2016). Nessa pesquisa comprovou-se a hipótese de que a infecção de *P. xylostella* afeta o comportamento de predação de *E. annulipes*. Do ponto de vista agrônomo, os resultados obtidos podem indicar uma possível associação deste predador com os bioinseticidas *Bt* para o controle de *P. xylostella*. Por um lado, haveria redução das populações da praga não afetada pela bactéria porque, em alguns casos, o predador prefere consumir mais presas não infectadas, e por outro lado, se as presas não morrerem pela ação do patógeno ou apresentarem resistência, o predador pode consumi-las, pois não há rejeição do alimento. Casos de resistência a Dipel®WG foram registrados em condições de campo (Tabashnik et al., 1990), mas casos de resistência a XenTari®WG ainda não são relatados para *P. xylostella*, logo os resultados dessa pesquisa também podem contribuir significativamente para o manejo da resistência dessa praga.

Predadores onívoros podem atuar no agroecossistema regulando a densidade da praga ao ponto de reduzirem drasticamente a população, por exemplo, e alternar sua alimentação em diferentes níveis tróficos, reduzindo as taxas de inanição e a consequente emigração (Hodek et al., 2012). É importante salientar que a diversidade de presas é essencial para sustentar populações de predadores generalistas, em especial quando a densidade das pragas-alvo se torna baixa; mas os predadores podem contar com presas alternativas para garantir seu crescimento e sobrevivência, permitindo com isso que suas populações sejam mantidas (Harwood et al., 2009). *Euborellia annulipes* apresenta como grande vantagem a vasta distribuição geográfica e, por serem ápteras e ágeis, podem se manter no agroecossistema propiciando maiores serviços ecossistêmicos. O comportamento de predação da tesourinha, em função das densidades de *P. xylostella*, infectadas ou não com *Bt*, mostrou uma interação positiva, pois houve aumento na taxa de predação.

Os estudos que apontam os riscos de *Bt* em organismos não alvo levam em consideração, na maioria dos casos, plantas GM e não consideram os bioinseticidas, além disso, há pouquíssima inclusão de tesourinhas nas pesquisas (Andow et al., 2006; Romeis et al., 2008; Yu et al., 2011; Comas et al., 2014). A partir disso é possível apontar que existem impactos ecológicos do uso de bioinseticidas *Bt* no terceiro nível trófico, mas isso ainda é pouco compreendido para dermápteros. Por um lado, esse fato pode ser negativo, mas em termos de controle biológico, *E. annulipes* pode auxiliar na redução da praga mesmo infectada.

6. CONCLUSÕES

A infecção de lagartas de *P. xylostella* com *Bt* bioinseticidas causa efeitos indiretos no desenvolvimento de *E. annulipes*, pois reduzem drasticamente a taxa de eclosão do predador.

A tesourinha não rejeita presas infectadas, mas em condições de escolha ocorre preferência de consumo por presas não infectadas, quando comparada com as infectadas por Dipel®WG.

Não há efeitos de bioinseticidas *Bt* na resposta funcional do predador, mas ocorre redução no tempo de manipulação e aumento no consumo de presas infectadas.

7. REFERÊNCIAS

- Abbott Laboratories (1992) **B.t. products manual**. North Chicago: Abbott.
- Aboussaid H, El-Aouame L, El-Messoussi S, Oufdou K (2010) Biological activity of *Bacillus thuringiensis* (Berliner) strains on larvae and adults of *Ceratitis capitata* (Wiedemann) (Diptera: Tephritidae). **Journal of Environmental Protection** 1:337-345.
- Adang MJ, Crickmore N, Jurat-Fuentes JL (2014) Diversity of *Bacillus thuringiensis* crystal toxins and mechanism of action. **Advances in Insect Physiology** 47:39-87.
- Agrawal AA (2000) Mechanisms, ecological consequences and agricultural implications of tri-trophic interactions. **Current Opinion in Plant Biology** 3:329-335.
- Agrofit (2019) Sistemas de Agrotóxicos Fitossanitários. Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento – Coordenação Geral de Agrotóxicos e Afins/DFIA/DAS. Disponível em: <http://agrofit.agricultura.gov.br/agrofit_cons/principal_agrofit_cons> Acesso em: 20 dez. 2019.

Aljetlawi AA, Sparrevik E, Leonardsson K (2004) Prey–predator size-dependent functional response: derivation and rescaling to the real world. **Journal of Animal Ecology** 73:239-252.

Amichot M, Curty C, Benguettat-Magliano O, Gallet A, Wajnberg E (2016) Side effects of *Bacillus thuringiensis* var. *kurstaki* on the hymenopterous parasitic wasp *Trichogramma chilonis*. **Environmental Science and Pollution Research** 23:3097-3103.

Andow DA, Lövei GL, Arpaia S (2006) Ecological risk assessment for *Bt* crops. **Nature Biotechnology** 24:749-751.

Angler GI, Stenberg JA, Björkman C (2012) Omnivores as plant bodyguards – a model of the importance of plant quality. **Basic and Applied Ecology** 13:441-448.

APRD (2012) **Arthropod Pesticide Resistance Database**. East Lansing: Michigan State Univ. Disponível em: <<http://www.pesticideresistance.com>>. Acesso em: 25 nov. 2019.

Arthurs S, Dara SK (2019) Microbial biopesticides for invertebrate pests and their markets in the United States. **Journal of Invertebrate Pathology** 165:13-21.

Asante SK (1995) Functional responses of the European earwig and two species of coccinellids to densities of *Eriosoma lanigerum* (Hausmann) (Hemiptera: Aphididae). **Australian Journal of Entomology** 34:105-109.

Bairagi N, Roy PK, Chattopadhyay J (2007) Role of infection on the stability of a predator–prey system with several response functions – a comparative study. **Journal of Theoretical Biology** 248:10-25.

Bale JS, Van Lenteren JC, Bigler F (2007) Biological control and sustainable food production. **Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences** 363:761-776.

Baragamaarachchi RY, Samarasekera JKRR, Weerasena OVDSJ, Lamour K, Jurat-Fuentes JL (2019) Identification of a native *Bacillus thuringiensis* strain from Sri Lanka active against Dipel-resistant *Plutella xylostella*. **PeerJ** 7:e7535.

- Barratt BIP, Moran VC, Bigler F, van Lenteren JC (2018) The status of biological control and recommendations for improving uptake for the future. **BioControl** 63:155-167.
- Barrios-O'Neill D, Dick JTA, Emmerson MC, Ricciardi A, MacIsaac HJ (2015) Predator-free space, functional responses and biological invasions. **Functional Ecology** 29:377–384.
- Bartumeus F, Catalan J (2009) Optimal search behavior and classic foraging theory. **Journal of Physics A: Mathematical and Theoretical** 42:1-12.
- Baxter S, Zhao JZ, Gahan L, Shelton A, Tabashnik B, Heckel D (2005) Novel genetic basis of field-evolved resistance to *Bt* toxins in *Plutella xylostella*. **Insect Molecular Biology** 14:327–334.
- Beegle CC, Yamamoto T (1992) History of *Bacillus thuringiensis* Berliner research and development. **Canadian Entomologist** 124:587–616
- Ben-Dov E (2014) *Bacillus thuringiensis* subsp. *israelensis* and its dipteran-specific toxins. **Toxins** 6:1222-1243.
- Benoit TG, Newnam KA, Wilson GR (1995) Correlation between alkaline activation of *Bacillus thuringiensis* var. *kurstaki* spores and crystal production. **Current Microbiology** 31:301-303.
- Bharadwaj RK (1966) Observations on the bionomics of *Euborellia annulipes* (Dermaptera: Labiduridae). **Annals of the Entomological Society of America** 59:441-450.
- Bilde T, Toft S (1994) Prey preference and egg production of the carabid beetle *Agonum dorsale*. **Entomologia Experimentalis et Applicata** 73:151–156.
- Birch LC (1948) The intrinsic rate of natural increase of on insect population. **Journal of Animal Ecology** 17:15-26.
- Birkhofer K, Wise DH, Scheu S (2008) Subsidy from the detrital food web, but not microhabitat complexity, affects the role of generalist predators in an aboveground herbivore food web. **Oikos** 117:494-500.

- Boonserm P, Mo M, Angsuthanasombat C, Lescar J (2006) Structure of the functional form of the mosquito larvicidal Cry4Aa toxin from *Bacillus thuringiensis* at a 2.8-angstrom resolution. **Journal of Bacteriology** 188:3391–3401.
- Boos S, Meunier J, Pichon S, Kölliker M (2014) Maternal care provides antifungal protection to eggs in the European earwig. **Behavioral Ecology** 25:754-761.
- Bourne A, Fountain MT, Wijnen H, Shaw B (2019) Potential of the European earwig (*Forficula auricularia*) as a biocontrol agent of the soft and stone fruit pest *Drosophila suzukii*. **Pest Management Science** 75:3340–3345.
- Brar SK, Verma M, Tyagi RD, Valério JR (2006) Recent advances in downstream processing and formulations of *Bacillus thuringiensis* based biopesticides. **Process Biochemistry** 41:323-342.
- Bravo A, Gill SS, Soberón M (2007) Mode of action of *Bacillus thuringiensis* Cry and Cyt toxins and their potential for insect control. **Toxicon** 49:423-435.
- Butnariu AR, Pasini A, Reis FS, Bessa E (2013) Maternal care by the earwig *Doru lineare* Eschs. (Dermaptera: Forficulidae). **Journal of Insect Behavior** 26:667-678.
- Byttebier B, Fischer S (2019) Predation on eggs of *Aedes aegypti* (Diptera: Culicidae): temporal dynamics and identification of potential predators during the winter season in a temperate region. **Journal of Medical Entomology** 56:737-743.
- Carrière Y, Crickmore N, Tabashnik BE (2015) Optimizing pyramided transgenic *Bt* crops for sustainable pest management. **Nature Biotechnology** 33:161-168.
- Carson R (1962) **Silent spring**. Boston: Houghton Mifflin .400 p.
- Carvalho GASD, Martins DJ, Brito IMCD, Assis Júnior SLD, Soares MA, Laia MLD, Valicente FH (2018) Can *Bacillus thuringiensis* affect the biological variables of natural enemies of Lepidoptera? **Arquivos do Instituto Biológico** 85:1-6.
- Carvalho VFP, Vacari AM, Pomari AF, De Bortoli CP, Ramalho DG, De Bortoli SA (2012) Interaction between the predator *Podisus nigrispinus* (Hemiptera: Pentatomidae) and the entomopathogenic bacteria *Bacillus thuringiensis*. **Environmental Entomology** 41:1454-1461.

Castillejos V, Garcia L, Cisneros J, Goulson D, Cave RD, Caballero P, Williams T (2001) The potential of *Chrysoperla rufilabris* and *Doru taeniatum* as agents for dispersal of *Spodoptera frugiperda* nucleopolyhedrovirus in maize. **Entomologia Experimentalis et Applicata** 98:353-359.

Castro AA, Poderoso JCM, Ribeiro RC, Legaspi JC, Serrão JE, Zanuncio JC (2015) Demographic parameters of the insecticide-exposed predator *Podisus nigrispinus*: implications for IPM. **BioControl** 60:231-239.

Chen YH, Gols R, Benrey B (2015) Crop domestication and its impact on naturally selected trophic interactions. **Annual Review of Entomology** 60:35-58.

Cocco J (2019) **Relações tri-tróficas em milho transgênico envolvendo lepidópteros pragas e seus inimigos naturais em milho transgênico**. 102 f. Tese (Doutorado em Zoologia) – Universidade Federal do Paraná, Curitiba.

Cohen JE, Schittler DN, Raffaelli DG, Reuman DC (2009) Food webs are more than the sum of their tritrophic parts. **Proceedings of the National Academy of Sciences** 106:22335-22340.

Comas C, Lumbierres B, Pons X, Albajes R (2014) No effects of *Bacillus thuringiensis* maize on nontarget organisms in the field in southern Europe: a meta-analysis of 26 arthropod taxa. **Transgenic Research** 23:135-143.

Copping LG, Menn JJ (2000) Biopesticides: a review of their action, applications and efficacy. **Pest Management Science** 56:651-676.

Cordeiro LAM, Reis MS, Alvarenga EM (1999) **A cultura da canola**. Viçosa: UFV. 50 p.

Crickmore N, Baum J, Bravo A, Lereclus D, Narva K, Sampson K, Schnepf E, Sun M, Zeigler DR (2019) ***Bacillus thuringiensis* toxin nomenclature**. Disponível em: <http://www.lifesci.sussex.ac.uk/home/Neil_Crickmore/Bt/> Acesso em: 16 nov. 2019.

Cunha FM, Caetano FH, Wanderley-Teixeira V, Torres JB, Teixeira ÁA, Alves LC (2012) Ultra-structure and histochemistry of digestive cells of *Podisus nigrispinus* (Hemiptera: Pentatomidae) fed with prey reared on *Bt*-cotton. **Micron** 43:245-250.

Curvelo CRS, Fernandes EF, Diniz LHB, Pereira AIA (2019) Desempenho agrônômico da couve-flor (*Brassica oleracea* var. *botrytis*) em função da adubação silicatada. **Revista de Agricultura Neotropical** 6:87-91.

Daly T, Buntin GD (2005) Effect of *Bacillus thuringiensis* transgenic corn for lepidopteran control on nontarget arthropods. **Environmental Entomology** 34:1292-1301.

Daniel A, Sangadala S, Dean DH, Adang MJ (2002) Denaturation of either *Manduca sexta* aminopeptidase N or *Bacillus thuringiensis* Cry1A toxins exposes binding epitopes hidden under nondenaturing conditions. **Applied Environmental Microbiology** 68:2106-2112.

De Bortoli SA, Vacari AM, Magalhães GO, Dibelli W, De Bortoli CP, Alves MP (2012) Subdosagens de *Bacillus thuringiensis* em *Plutella xylostella* (Lepidoptera:Plutellidae) e *Trichogramma pretiosum* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). **Revista Caatinga** 25:50-57.

De Bortoli SA, Vacari AM, Polanczyk RA, Veiga ACP, Goulart RM (2017) Effect of *Bacillus thuringiensis* on Parasitoids and Predators. In: Fiuza LM, Polanczyk RA, Crickmore N (Eds.) ***Bacillus thuringiensis* and *Lysinibacillus sphaericus***: characterization and use in the field of biocontrol. Cham: Springer, p. 67-77.

De Roode JC, Lefèvre T (2012) Behavioral immunity in insects. **Insects** 3:789-820.

Denno RF, Fagan WF (2003) Might nitrogen limitation promote omnivory among carnivorous arthropods? **Ecology** 84:2522–2531.

Dhurua S, Gujar GT (2011) Field-evolved resistance to *Bt* toxin Cry1Ac in the pink bollworm, *Pectinophora gossypiella* (Saunders) (Lepidoptera: Gelechiidae), from India. **Pest Management Science** 67:898-903.

Di Stefano J (2005) Effect size estimates and confidence intervals: an alternative focus for the presentation and interpretation of ecological data. In: Burk AR (Ed.) **New trends in ecology research**. New York: Nova Science, p. 71–102

Dobler R, Kölliker M (2010) Kin-selected siblicide and cannibalism in the European earwig. **Behavioral Ecology** 21:257–263.

Dobler R, Kölliker M (2011) Influence of weight asymmetry and kinship on siblicidal and cannibalistic behaviour in earwigs. **Animal Behaviour** 82:667-672.

Donovan WP, Engleman JT, et al. (2006) Discovery and characterization of Sip1A: A novel secreted protein from *Bacillus thuringiensis* with activity against coleopteran larvae. **Applied Microbiology and Biotechnology** 72:713-719.

Donovan WP, Rupar MJ, Slaney AC, Malvar T, Gawron-Burke MC, Johnson TB (1992) Characterization of two genes encoding *Bacillus thuringiensis* insecticidal crystal proteins toxic to Coleoptera species. **Applied Environment Microbiology** 58:3921-3927.

Duan JJ, Lundgren JG, Naranjo S, Marvier M (2009) Extrapolating non-target risk of *Bt* crops from laboratory to field. **Biology Letters** 6:74-77.

Duarte RT, Gonçalves KC, Espinosa DJL, Moreira LF, De Bortoli SA, Humber RA, Polanczyk RA (2016) Potential of entomopathogenic fungi as biological control agents of diamondback moth (Lepidoptera: Plutellidae) and compatibility with chemical insecticides. **Journal of Economic Entomology** 109:594-601.

Dutra CC, Koch RL, Burkness EC, Meissle M, Romeis J, Hutchison WD, Fernandes MG (2012) *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) exhibits no preference between *Bt* and non-*Bt* Maize fed *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae). **PLoS One** 7:e44867.

Dutton A, Klein H, Romeis J, Bigler F (2003) Prey-mediated effects of *Bacillus thuringiensis* spray on the predator *Chrysoperla carnea* in maize. **Biological Control** 26:209-215.

Dwyer G, Dushoff J, Yee SH (2004) The combined effects of pathogens and predators on insect outbreaks. **Nature** 430:341–345.

Englund G, Öhlund G, Hein CL, Diehl S (2011) Temperature dependence of the functional response. **Ecology Letters** 14:914-921.

Estruch JJ, Warren GW, Mullins MA, Nye GJ, Craig JA, Koziel MG (1996) Vip3A, a novel *Bacillus thuringiensis* vegetative insecticidal protein with a wide spectrum of activities against lepidopteran insects. **Proceedings of the National Academy of Sciences** 93:5389-5394.

Eubanks MD, Denno RF (2000) Health food versus fast food: the effects of prey quality and mobility on prey selection by a generalist predator and indirect interactions among prey species. **Ecological Entomology** 25:140-146.

Ferry N, Mulligan EA, Stewart CN, Tabashnik BE, Port GR, Gatehouse AM (2006) Prey-mediated effects of transgenic canola on a beneficial, non-target, carabid beetle. **Transgenic Research** 15:501-514.

Fitzpatrick SM, Wellington WG (1983) Insect territoriality. **Canadian Journal of Zoology** 61:471–486.

Fiuza LM, Polanczyk RA, Crickmore N (2017) ***Bacillus thuringiensis* and *Lysinibacillus sphaericus***: Characterization and use in the field of biocontrol. Cham: Springer. 288 p.

Flick AJ, Acevedo MA, Elder BD (2016) The negative effects of pathogen-infected prey on predators: a meta-analysis. **Oikos** 125:1554-60.

Fulton BB (1924) Some habits of earwigs. **Annals of the Entomological Society of America** 17:357–367.

Furlong MJ, Wright DJ, Dosdall LM (2013) Diamondback moth ecology and management: problems, progress and prospects. **Annual Review of Entomology** 58:517-541.

Gabarra R, Riudavets J, Rodríguez GA, Pujade-Villar J, Arnó J (2015) Prospects for the biological control of *Drosophila suzukii*. **BioControl** 60:331–339.

Garriga A, Morton A, García-López D, García-del-Pino F (2019) Compatibility of entomopathogenic nematodes with natural enemies for horticultural pest control. **Biological Control** 138:104050.

Gasch T, Schott M, Wehrenfennig C, Düring RA, Vilcinskas A (2013) Multifunctional weaponry: the chemical defenses of earwigs. **Journal of Insect Physiology** 59:1186-1193.

Gay H (2012) Before and after *Silent Spring*: From chemical pesticides to biological control and integrated pest management – Britain, 1945–1980. **Ambix** 59:88-108.

Gill SS, Cowles EA, Pietrantonio PV (1992) The mode of action of *Bacillus thuringiensis* endotoxins. **Annual Review of Entomology** 37:615-636

Glare T, Caradus J, Gelernter W, Jackson T, Keyhani N, Köhl J, Marrone P, Morin L, Stewart A (2012) Have biopesticides come of age? **Trends in Biotechnology** 30:250-258.

Global Markets for Biopesticides (CHM029F) BCC Research (2019) Disponível em: <<https://www.bccresearch.com/pressroom/chm/market-forecasts:-modest-growth-for-synthetic-pesticides-big-growth-for-biopesticides>> Acesso em: 16 nov. 2019.

Gómez I, Sánchez J, Muñoz-Garay C, Matus V, Gill SS, Soberón M, Bravo A (2014) *Bacillus thuringiensis* Cry1A toxins are versatile proteins with multiple modes of action: two distinct pre-pores are involved in toxicity. **Biochemical Journal** 459:383-396.

Gould F, Brown ZS, Kuzma J (2018) Wicked evolution: Can we address the sociobiological dilemma of pesticide resistance? **Science** 360:728-732.

Gould GE (1948) Insect-problems in corn processing plants. **Journal of Economic Entomology** 41:774–778.

Groot AT, Dicke M (2003) Insect-resistant transgenic plants in a multitrophic context. **Plant Journal** 31:387-406.

Grzywacz D, Rossbach A, Rauf A, Russell DA, Srinivasan R, Shelton AM (2010) Current control methods for diamondback moth and other brassica insect pests and the prospects for improved management with lepidopteran-resistant *Bt* vegetable brassicas in Asia and Africa. **Crop Protection** 29:68-79.

Guo G, Zhang L, Zhou Z, Ma Q, Liu JP, Zhu C, Zhu L, Yu ZN, Sun M (2008) A new group of parasporal inclusions encoded by the S-layer gene of *Bacillus thuringiensis*. **FEMS Microbiology Letters** 282:1-7.

Gupta RK, Gani M, Arora RK (2013) Prey infected with nucleopolyhedrovirus is preferred by the predatory stink bug *Eocanthecona furcellata* without altering its field fitness. **Biocontrol Science and Technology** 23:1442–1457.

Haas F (2018) Biodiversity of Dermaptera. In: Footitt RG, Adler PH (Eds.) **Insect Biodiversity and Society**. Hoboken: Wiley-Blackwell. p. 315–334.

Haas F (2019) **Earwig Research Centre**. Disponível em: <<http://www.earwigs-online.de>> Acesso em: 20 nov. 2019.

Haas F, Gorb SN, Wootton RJ (2000) Elastic joints in dermapteran hind wings: materials and wing folding. **Arthropod Structure and Development** 29:137–146.

Habib MEM, Andrade CFS (1998) Bactérias entomopatogênicas. In: Alves SB (Ed.) **Controle microbiano de insetos**. Piracicaba: FEALQ. p. 412-413.

Hafez M, Abol-Ela R, Zaki FN, Salama HS, Ragaei M (1997) The potential of the predator *Orius albidepennis* on *Agrotis ypsilon* as affected by *Bacillus thuringiensis*. **Anzeiger für schädlingskunde** 70:127-130.

Han P, Becker C, Sentis A, Rostás M, Desneux N, Lavoie A-V (2019) Global change-driven modulation of bottom-up forces and cascading effects on biocontrol services. **Current Opinion in Insect Science** 35:27–33.

Han P, Velasco-Hernández MC, Ramirez-Romero R, Desneux N (2016) Behavioral effects of insect-resistant genetically modified crops on phytophagous and beneficial arthropods: a review. **Journal of Pest Science** 89:859-883.

Hardy JE (1938) *Plutella maculipennis* Curt., its natural and biological control in England. **Bulletin of Entomological Research** 29:343–372.

Harwood JD, Phillips SW, Lello J, Sunderland KD, Glen DM, Bruford MW, Harper GL, Symondson WOC (2009) Invertebrate biodiversity affects predator fitness and hence potential to control pests in crops. **Biological Control** 51:499–506.

Hassell MP, Lawton JH, Beddington JR (1977) Sigmoid functional response by invertebrate predators and parasitoids. **Journal of Animal Ecology** 46:249–262.

Heckel DG (2012) Insecticide resistance after *Silent Spring*. **Science** 337:1612-1614.

Hegedus D, Erlandson M, Gillott C, Toprak U (2009) New insights into peritrophic matrix synthesis, architecture, and function. **Annual Review of Entomology** 54:285-302.

Hehar G, Gries R, Gries G (2008) Re-analysis of pheromone-mediated aggregation behaviour of European earwigs. **The Canadian Entomologist** 140:674-681.

Hilbeck A, Baumgartner M, Fried P, Bigler F (1998) Effects of transgenic *Bacillus thuringiensis* corn-fed prey on mortality and development time of immature *Chrysoperla carnea* (Neuroptera: Chrysopidae). **Environmental Entomology** 27:480-487.

Hodek I, Honek A, van Emden HF (2012) **Ecology and behaviour of the ladybird beetles (Coccinellidae)**. Hoboken: John Wiley & Sons. 599 p.

Holling CS (1959) The Components of predation as revealed by a study of small-mammal predation of the European pine sawfly. **The Canadian Entomologist** 91:293–320.

Holling CS (1965) The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation. **The Memoirs of the Entomological Society of Canada** 97:5–60.

Houck MA, Strauss RE (1985) A comparative study of functional responses: experimental design and statistical interpretation. **The Canadian Entomologist** 91:617–629.

Jacobs AC, Stigall T (2019) Paternity and egg cannibalism in the ringlegged earwig *Euborellia annulipes* (Dermaptera: Anisolabididae). **Entomological Science** 22:250-257.

Jones RW, Gilstrap FE, Andrews KL (1988). Biology and life tables for the predaceous earwig, *Doru taeniatum* [Derm.: Forficulidae]. **Entomophaga** 33:43-54.

Juliano SA (2001) Nonlinear curve fitting: predation and functional response curves. In: Scheiner SM, Gurevitch J (Eds.) **Design and analysis of ecological experiments**. New York: Oxford University Pres. p. 178–196

Justus KA, Mitchell BK (1999) Reproductive morphology, copulation, and inter-populational variation in the diamondback moth, *Plutella xylostella* (L.) (Lepidoptera: Plutellidae). **International Journal of Insect Morphology and Embryology** 28:233-246.

Khan AA, Shah MA, Majid S (2015) Functional response of four syrphid predators associated with green apple aphid (Hemiptera: Aphididae) in laboratory. **Journal of Economic Entomology** 109:78-83.

- Khan MA, Paul B, Ahmad W, Paul S, Aggarwal C, Khan Z, Akhtar MS (2016) Potential of *Bacillus thuringiensis* in the management of pernicious lepidopteran pests. In: Hakeem KR, Akhtar MS (Eds.) **Plant, Soil and Microbes**. Cham: Springer. p. 277-301
- Kim YJ, Lee JH, Harn CH, Kim CG (2018) Levels of Cry1Ac1 protein in herbivorous and predatory arthropods in fields of *Bacillus thuringiensis* cabbage. **Journal of Asia-Pacific Entomology** 21:1048-1053.
- Kirstová M, Pyszko P, Šipoš J, Drozd P, Kočárek P (2017) Vertical distribution of earwigs (Dermaptera: Forficulidae) in a temperate lowland forest, based on sampling with a mobile aerial lift platform. **Entomological Science** 20:57-64.
- Klostermeyer EC (1942) The life history and habits of the ringlegged earwig, *Euborellia annulipes* (Lucas) (Order Dermaptera). **Journal of the Kansas Entomological Society** 15(1):13-18.
- Knowles BH (1994) Mechanism of action of *Bacillus thuringiensis* insecticidal δ -endotoxins. **Advances in Insect Physiology** 24:275–308.
- Kočárek P, Dvorak L, Kirstova M (2015) *Euborellia annulipes* (Dermaptera: Anisolabididae), a new alien earwig in Central European greenhouses: potential pest or beneficial inhabitant? **Applied Entomology and Zoology** 50:201-206.
- Kočárek P, John V, Hulva P (2013) When the body hides the ancestry: Phylogeny of morphologically modified epizoic earwigs based on molecular evidence. **PLoS One** 8:e66900.
- Koppenhöfer AM, Reddy KS, Madel G, Lubega MC (1992) Predators of the banana weevil, *Cosmopolites sordidus* (Germar) (Col., Curculionidae) in western Kenya. **Journal of Applied Entomology** 114:530-533.
- Krebs GJ (1994) **Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance**. New York: Harper Collins. 678 p.
- Krebs JR (1978) Optimal foraging: decision rules for predators. **Behavioral Ecology** 68:23–63.
- Kumar S, Chandra A, Pandey KC (2008) *Bacillus thuringiensis* (Bt) transgenic crop: An environment friendly insect-pest management strategy. **Journal of Environmental Biology** 29:641–653.

Kuraishi T, Binggeli O, Opota O, Buchon N, Lemaitre B (2011) Genetic evidence for a protective role of the peritrophic matrix against intestinal bacterial infection in *Drosophila melanogaster* **Proceedings of the National Academy of Sciences** 108:15966-15971.

Lacey LA, Frutos R, Kaya HK, Vail P (2001) Insect pathogens as biological control agents: Do they have a future? **Biological Control** 21:230–248.

Lacey LA, Grzywacz D, Shapiro-Ilan DI, Frutos R, Brownbridge M, Goettel MS (2015) Insect pathogens as biological control agents: Back to the future. **Journal of Invertebrate Pathology** 132:1-41.

Landis DA, Wratten SD, Gurr GM (2000) Habitat management to conserve natural enemies of arthropod pests in agriculture. **Annual Review of Entomology** 45:175-201.

Lang A, Gsodl S (2001) Prey vulnerability and active predator choice as determinants of prey selection: a carabid beetle and its aphid prey. **Journal of Applied Entomology** 125:53–61.

Lang A, Otto M (2010) A synthesis of laboratory and field studies on the effects of transgenic *Bacillus thuringiensis* (Bt) maize on non-target Lepidoptera. **Entomologia Experimentalis et Applicata** 135:121-134.

Lawo NC, Wäckers FL, Romeis J (2010) Characterizing indirect prey-quality mediated effects of a *Bt* crop on predatory larvae of the green lacewing, *Chrysoperla carnea*. **Journal of Insect Physiology** 56:1702-1710.

Legwaila MM, Munthali DC, Kwerepe BC, Obopile M (2015) Efficacy of *Bacillus thuringiensis* (var. *kurstaki*) against diamondback moth (*Plutella xylostella* L.) eggs and larvae on cabbage under semi-controlled greenhouse conditions. **International Journal of Insect Science** 7:39-45.

Lehane MJ (1997) Peritrophic matrix structure and function. **Annual Review of Entomology** 42:525-550.

Lemelin RH, Harper RW, Dampier J, Bowles R, Balika D (2016) Humans, insects and their interaction: A multi-faceted analysis. **Animal Studies Journal** 5:65-79.

Lemos WP, Ramalho FDS, Zanuncio JC (2003) Age-dependent fecundity and life-fertility tables for *Euborellia annulipes* (Lucas) (Dermaptera: Anisolabididae) a cotton boll weevil predator in laboratory studies with an artificial diet. **Environmental Entomology** 32:592-601.

Li Z, Zalucki MP, Yonow T, Kriticos DJ, Bao H, Chen H, Hu Z, Feng X, Furlong MJ (2016) Population dynamics and management of diamondback moth (*Plutella xylostella*) in China: the relative contributions of climate, natural enemies and cropping patterns. **Bulletin of Entomological Research** 106:197-214.

Liu CW, Lin CC, You JC, Chen JJ, Tseng MJ (2008) Expression of a *Bacillus thuringiensis* toxin (cry1Ab) gene in cabbage (*Brassica oleracea* L. var. *capitata* L.) chloroplasts confers high insecticidal efficacy against *Plutella xylostella*. **Theoretical and Applied Genetics** 117:75-88.

Liu X, Abro GH, Han F, Tian J, Chen M, Onstad D, Roush R, Zhang Q, Shelton AM (2015) Effect of Bt broccoli and resistant genotype of *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae) on life history and prey acceptance of the predator *Coleomegilla maculata* (Coleoptera: Coccinellidae). **Biological Control** 91:55-61.

Liu X, Chen M, Collins HL, Onstad DW, Roush RT, Zhang Q, Earle ED, Shelton AM (2014) Natural enemies delay insect resistance to *Bt* crops. **PLoS One** 9:e90366.

Lu K, Gu Y, Liu X, Lin Y, Yu X-Q (2017) Possible insecticidal mechanisms mediated by immune-response-related Cry-binding proteins in the midgut juice of *Plutella xylostella* and *Spodoptera exigua*. **Journal of Agriculture, Food and Chemistry** 65:2048–2055.

Lu Y, Wu K, Jiang Y, Guo Y, Desneux N (2012) Widespread adoption of *Bt* cotton and insecticide decrease promotes biocontrol services. **Nature** 487:362–365.

Maagd RA, Bravo A, Crickmore N (2001) *Bacillus thuringiensis* has evolved specific toxins to colonize the insect world. **Trends in Genetics** 17:193-199.

Magalhães GO, Vacari AM, De Bortoli CP, Pomari AF, De Bortoli SA, Polanczyk RA (2015) Interactions between *Bt*-bioinsecticides and *Podisus nigrispinus* (Dallas) (Hemiptera: Pentatomidae), a predator of *Plutella xylostella* (L.) (Lepidoptera: Plutellidae). **Neotropical Entomology** 44:521-527.

- Magalhães GO, Vacari AM, Laurentis VL, De Bortoli SA, Polanczyk RA (2015) Interactions of *Bacillus thuringiensis* bioinsecticides and the predatory stink bug *Podisus nigrispinus* to control *Plutella xylostella*. **Journal of Applied Entomology** 139:123-133.
- Maia AHN, Luiz AJB, Campanhola C (2000) Statistical inference on associated fertility life table parameters using Jackknife technique: computational aspects. **Journal of Economic Entomology** 93:511-518.
- Manly BFJ (1974) A model for certain types of selection experiments. **Biometrics** 30:281–294.
- Marchioro CA, Foerster LA (2016) Biotic factors are more important than abiotic factors in regulating the abundance of *Plutella xylostella* L., in Southern Brazil. **Revista Brasileira de Entomologia** 60:328-333.
- Marvier M, McCreedy C, Regetz J, Kareiva P (2007) A meta-analysis of effects of *Bt* cotton and maize on nontarget invertebrates. **Science** 316:1475-1477.
- Mascarin GM, Lopes RB, Delalibera Jr Í, Fernandes ÉKK, Luz C, Faria M (2018) Current status and perspectives of fungal entomopathogens used for microbial control of arthropod pests in Brazil. **Journal of Invertebrate Pathology** 165:46-53.
- Matzke D, Kočárek P (2015) Description and biology of *Euborellia arcanum* sp. nov., an alien earwig occupying greenhouses in Germany and Austria (Dermaptera: Anisolabididae). **Zootaxa** 3956:131-139.
- Meissle M, Vojtech E, Poppy GM (2005) Effects of *Bt* maize-fed prey on the generalist predator *Poecilus cupreus* L. (Coleoptera: Carabidae). **Transgenic Research** 14:123-132.
- Melamed-Madjar V (1971) Bionomics and ecology of the earwig *Anisolabis* (*Euborellia*) *annulipes* Luc. (Labiduridae-Dermaptera) in Israel. **Zeitschrift für Angewandte Entomologie** 69:170-176.
- Meyling NV, Pell JK (2006) Detection and avoidance of an entomopathogenic fungus by a generalist insect predator. **Ecological Entomology** 1:162-71.
- Miller JS, Zink AG (2012) Parental care trade-offs and the role of filial cannibalism in the maritime earwig, *Anisolabis maritima*. **Animal Behaviour** 83:1387-1394.

Monnerat R, Leal-Bertioli SCM, Bertioli DJ, Butt TM, Bordat D (2004) Caracterização de populações geograficamente distintas da traça-das-crucíferas por suscetibilidade ao *Bacillus thuringiensis* Berliner e RAPD-PCR. **Horticultura Brasileira** 22:607-609.

Monnerat RG, Melatti V, Praça L, Martins É, Sujii E, Berry C (2010) Selection of *Bacillus thuringiensis* strains toxic against cotton aphid, *Aphis gossypii* Glover (Hemiptera: Aphididae). **BioAssay** 5:1-4.

Moral RA, Demétrio CGB, Hinde J, Godoy WAC, Fernandes FS (2017) Parasitism-mediated prey selectivity in laboratory conditions and implications for biological control. **Basic and Applied Ecology** 19:67–75

Naranjo SE (2009) Impacts of *Bt* crops on non-target invertebrates and insecticide use patterns. **Biocontrol News and Information** 30:1-23.

Naranjo-Guevara N, Peñaflor MFG, Cabezas-Guerrero MF, Bento JMS (2017) Nocturnal herbivore-induced plant volatiles attract the generalist predatory earwig *Doru luteipes* Scudder. **The Science of Nature** 104:77.

Negm AA, Hensley SD (1972) Role of predaceous arthropods of the sugarcane borer *Diatraea saccharalis* (F.) in Louisiana. **Proceedings of the International Society of Sugar Cane Technology** 14:445-453.

Ngowi BV, Tonnang HE, Mwangi EM, Johansson T, Ambale J, Ndegwa PN, Subramanian S (2017) Temperature-dependent phenology of *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae): simulation and visualization of current and future distributions along the Eastern Afromontane. **PLoS One** 12:e0173590.

Nonci N (2005) Biology and intrinsic growth rate of earwig (*Euborellia annulata*). **Indonesian Journal of Agricultural Science** 6:69-74.

Nunes GS, Dantas TAV, Figueiredo WRS, Souza MS, Nascimento IN, Batista JL (2018). Predation of diamondback moth larvae and pupae by *Euborellia annulipes*. **Revista Brasileira de Ciências Agrárias** 13:1-8.

Nunes GS, Dantas TAV, Souza MS, Nascimento IN, Batista JL, Malaquias JB (2019a) Life stage and population density of *Plutella xylostella* affect the predation behavior of *Euborellia annulipes*. **Entomologia Experimentalis et Applicata** 167:544-552.

Nunes GS, Ramalho DG, Dos Santos NA, Truzzi CC, Vieira NF, Cardoso CP, De Bortoli SA (2019b) Parasitism-mediated interactions between the ring-legged earwig and sugarcane borer larvae. **Neotropical Entomology** 48:919–926.

Nunes GS, Truzzi CC, Do Nascimento J, De Paula FF, Matos ST, Polanczyk RA, De Bortoli SA (2019c) *Beauveria bassiana* (Ascomycota: Hypocreales)–treated diamondback moth (Lepidoptera: Plutellidae) larvae mediate the preference and functional response of *Euborellia annulipes* (Dermaptera: Anisolabididae) nymphs. **Journal of Economic Entomology** 112:2614–2619.

Oliveira FQ, Batista JL, Malaquias JB, Brito CH, Santos EP (2011) Susceptibility of the predator *Euborellia annulipes* (Dermaptera: Anisolabididae) to mycoinsecticides. **Revista Colombiana de Entomología** 37:234-237.

Parnell JJ, Berka R, Young HA, Sturino JM, Kang Y, Barnhart DM, DiLeo MV (2016) From the lab to the farm: an industrial perspective of plant beneficial microorganisms. **Frontiers in Plant Science** 7:1110.

Paul S, Paul B, Khan MA, Aggarwal C, Rath MS, Tyagi SP (2017) Characterization and evaluation of *Bacillus thuringiensis* var. *kurstaki* based formulation for field persistence and insect biocontrol. **Indian Journal of Agricultural Sciences** 87:473-478.

Peralta C, Palma L (2017) Is the Insect World overcoming the efficacy of *Bacillus thuringiensis*? **Toxins** 9:39.

Pervez A, Omkar (2005) Functional responses of coccinellid predators: An illustration of a logistic approach. **Journal of Insect Science** 5:319–325.

Pignatti WA, Lima FA, Lara SS, Correa MLM, Barbosa JR, Leão LHC, Pignatti MG (2017). Spatial distribution of pesticide use in Brazil: a strategy for Health Surveillance. **Revista Ciência & Saúde Coletiva** 22:3281-3293.

Pimenta ICO, Nunes GS, Magalhães GO, Santos NA, Pinto MMD, De Bortoli SA (2020) Effects of a Bt-based insecticide on the functional response of *Ceraeochrysa cincta* preying on *Plutella xylostella*. **Ecotoxicology** (on line ahead print) 10.1007/s10646-020-02244-x

Poppy GM, Sutherland JP (2004) Can biological control benefit from genetically-modified crops? Tritrophic interactions on insect-resistant transgenic plants. **Physiological Entomology** 29:257-268.

Price PW (1984) **Insect ecology**. New York: Wiley. 607 p.

Price PW, Bouton CE, Gross P, McPherson BA, Thompson JN, Weis AE (1980) Interaction between three trophic levels: influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. **Annual Review of Ecology and Systematics** 11:41-65

Provost C, Lucas E, Coderre D (2006) Prey preference of *Hyaliodes vitripennis* as an intraguild predator: Active predator choice or passive selection? **Biological Control** 37:148–54.

Pyke GH, Pulliam HR, Charnov EL (1977) Optimal foraging: a selective review of theory and tests. **The Quarterly Review of Biology** 52:137-154.

Rakow G (2004) Species origin and economic importance of Brassica. In: Pua EC, Douglas CJ (Eds.) **Brassica**. Berlin: Springer. p. 3-11.

Ramalho FS (1994) Cotton pest management: Part 4. A Brazilian perspective. **Annual Review of Entomology** 39:563-578.

Ramirez RA, Snyder WE (2009) Scared sick? Predator–pathogen facilitation enhances exploitation of a shared resource. **Ecology** 90(10):2832-2839.

Rana N, Azam S, Riasat S, Ruqia G, Rasheed F, Kanwal S, Nargis S, Shabir A, Ali M, Iqbal MZ (2019) Prevalence of macro-invertebrate among cauliflower (*Brassica oleracea* var. *capitata*) and tomato (*Solanum lycopersicum* L.). Blanco cv. Feutrell's Early. **International Journal of Advances in Agriculture Sciences** 4:1-9.

Rankin SM, Storm SK, Pioto DL, Risser AL (1996) Maternal behavior and clutch manipulation in the ring-legged earwig (Dermaptera: Carcinophoridae). **Journal of Insect Behavior** 9:85–103.

Raymond B, Federici BA (2017) In defence of *Bacillus thuringiensis*, the safest and most successful microbial insecticide available to humanity – a response to EFSA. **FEMS Microbiology Ecology** 93:1-8.

Ren M, Shih C, Xing C, Ren D (2019) Dermaptera - Earwigs. In: Ren D, Shih CK, Gao T, Yao Y, Wang Y (Eds.) **Rhythms of insect evolution**. Hoboken: John Wiley & Sons. p. 149–156.

Rendon D, Taylor PW, Wilder SM, Whitehouse MEA (2019) Does prey encounter and nutrient content affect prey selection in wolf spiders inhabiting *Bt* cotton fields? **PLoS One** 14:e0210296.

Ribeiro AL, Gontijo LM (2017) Alyssum flowers promote biological control of collard pests. **BioControl** 62:185-96.

Rogers D (1972) Random search and insect population models. **Journal of Animal Ecology** 41:369–383.

Rolim GS, Plata-Rueda A, Martínez LC, Ribeiro GT, Serrão JE, Zanuncio JC (2019) Side effects of *Bacillus thuringiensis* on the parasitoid *Palmistichus elaeisis* (Hymenoptera: Eulophidae). **Ecotoxicology and Environmental Safety**. 189:109978. doi: 10.1016/j.ecoenv.2019.109978.

Romeis J, Bartsch D, Bigler F, Candolfi MP, Gielkens MM, Hartley SE, ... Quemada H (2008) Assessment of risk of insect-resistant transgenic crops to nontarget arthropods. **Nature Biotechnology** 26:203–208.

Romeis J, Meissle M, Bigler F (2006) Transgenic crops expressing *Bacillus thuringiensis* toxins and biological control. **Nature Biotechnology** 24:63-71.

Romeu-Dalmau C, Piñol J, Espadaler X (2012) Friend or foe? The role of earwigs in a Mediterranean organic citrus orchard. **Biological Control** 63:143-149.

Ruiu L (2018) Microbial biopesticides in agroecosystems. **Agronomy** 8:235.

Sanahuja G, Banakar R, Twyman RM, Capell T, Christou P (2011) *Bacillus thuringiensis*: a century of research, development and commercial applications. **Plant Biotechnology Journal** 9:283-300.

Santos MS, Dias NP, Costa LL, De Bortoli CP, Souza EH, Santos ACF, De Bortoli SA, Polanczyk RA (2019) Interactions of *Bacillus thuringiensis* strains for *Plutella xylostella* (L.) (Lepidoptera: Plutellidae) susceptibility. **Journal of Invertebrate Pathology** 168:107255. doi:10.1016/j.jip.2019.107255

- Santos NA, Ramalho DG, Marques HM, Godoy JDS, Magalhães GO, Vacari AM, De Bortoli SA (2020) Interaction between the predator *Xylocoris sordidus* and *Bacillus thuringiensis* bioinsecticides. **Entomologia Experimentalis et Applicata** 168:371-380.
- Santos VC, Siqueira HAA, Silva JE, Farias MJDC (2011) Insecticide resistance in populations of the diamondback moth, *Plutella xylostella* (L.) (Lepidoptera: Plutellidae), from the state of Pernambuco, Brazil. **Neotropical Entomology** 40:264–70.
- Sarauer BL, Gillott C, Hegedus DD (2003) Characterization of an intestinal mucin from the peritrophic matrix of the diamondback moth, *Plutella xylostella*. **Insect Molecular Biology** 12:333–43
- Sarfraz M, Dosdall LM, Keddie BA (2006) Diamondback moth-host plant interactions: implications for pest management. **Crop Protection** 25:625–39.
- Sarfraz M, Keddie AB, Dosdall LM (2007) Biological control of the diamondback moth, *Plutella xylostella*: a review. **Biocontrol Science and Technology** 15:763-789.
- SAS Institute (2015) **SAS/IML® User'sGuide**. SAS Institute, Cary
- Schellhorn NA, Bianchi FJJA, Hsu CL (2014) Movement of entomophagous arthropods in agricultural landscapes: links to pest suppression. **Annual Review of Entomology** 59:559-581.
- Schmid-Hempel P, Ebert D (2003) On the evolutionary ecology of specific immune defence. **Trends in Ecology and Evolution** 18:27–32.
- Schmidt JM, Sebastian P, Wilder SM, Rypstra AL (2012) The nutritional content of prey affects the foraging of a generalist arthropod predator. **PLoS One** 7: e49223.
- Schuler TH, Poppy GM, Kerry BR, Denholm I (1999) Potential side effects of insect-resistant transgenic plants on arthropod natural enemies. **Trends in Biotechnology** 17:210-216.
- Schuler TH, Potting RPJ, Denholm I, Clark SJ, Clark AJ, Neal Stewart C, Poppy GM (2003) Tritrophic choice experiments with Bt plants, the diamondback moth (*Plutella xylostella*) and the parasitoid *Cotesia plutellae*. **Transgenic Research** 12:351–361.

Sherratt TN, Harvey IF (1993) Frequency-dependent food selection by arthropods: a review. **Biological Journal of the Linnean Society** 48:167– 186.

Silva AB, Batista JL, Brito CH (2009) Capacidade predatória de *Euborellia annulipes* (Lucas, 1847) sobre *Spodoptera frugiperda* (Smith, 1797). **Acta Scientiarum. Agronomy** 31:7-11.

Silva IHS, Gómez I, Sánchez J, Martínez DLC, Valicente FH, Soberón M, Polanczyk RA, Bravo A (2018) Identification of midgut membrane proteins from different instars of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) that bind to Cry1Ac toxin. **PLoS One** 13: e0207789.

Silva R, Furlong MJ (2012) Diamondback moth oviposition: effects of host plant and herbivory. **Entomologia Experimentalis et Applicata** 143:218-230.

Silva-Torres CSA, Pontes VAF, Torres JB, Barros R (2010) New records of natural enemies of *Plutella xylostella* (L.) (Lepidoptera: Plutellidae) in Pernambuco, Brazil. **Neotropical Entomology** 39:835-838.

Silveira Neto S, Nakano O, Baldin D, Villanova NA (1976) **Manual de ecologia dos insetos**. Sao Paulo: Agronômica Ceres. 419 p.

Soberón M, Gill SS, Bravo A (2009) Signaling versus punching hole: How do *Bacillus thuringiensis* toxins kill insect midgut cells? **Cellular and Molecular Life Sciences** 66:1337-1349.

Soberón M, Monnerat R, Bravo A (2018) Mode of action of Cry toxins from *Bacillus thuringiensis* and resistance mechanisms. In: Gopalakrishnakone P, Stiles B, Alape-Girón A, Dubreuil J, Mandal M (Eds.) **Microbial toxins**. Dordrecht Springer. p. 15-27.

Solomon ME (1949) The natural control of animal populations. **Journal of Animal Ecology** 18:1-35

Southwood TRE (1978) **Ecological methods**. London: Chapman & Hall. 391 p.

Staerkle M, Kölliker M (2008) Maternal food regurgitation to nymphs in earwigs (*Forficula auricularia*). **Ethology** 114:844-850.

Stark JD, Vargas R, Banks JE (2007) Incorporating ecologically relevant measures of pesticide effect for estimating the compatibility of pesticides and biocontrol agents. **Journal of Economic Entomology** 100:1027-1032.

Sueldo MR, Bruzzone OA, Virla EG (2010) Characterization of the earwig, *Doru lineare*, as a predator of larvae of the fall armyworm, *Spodoptera frugiperda*: a functional response study. **Journal of Insect Science** 10:38.

Svobodová Z, Burkness EC, Habuštová OS, Hutchison WD (2017) Predator preference for *Bt*-fed *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) prey: implications for insect resistance management in *Bt* maize seed blends. **Journal of Economic Entomology** 110:1317-1325.

Symondson WOC, Sunderland KD, Greenstone MH (2002) Can generalist predators be effective biocontrol agents? **Annual Review of Entomology** 47:561-594.

Tabashnik BE, Brévault T, Carrière Y (2013) Insect resistance to *Bt* crops: lessons from the first billion acres. **Nature Biotechnology** 31:510-521.

Tabashnik BE, Cushing NL, Finson N, Johnson MW (1990) Field development of resistance to *Bacillus thuringiensis* in diamondback moth (Lepidoptera: Plutellidae). **Journal of Economic Entomology** 83:1671-1676.

Tabashnik BE, Huang F, Ghimire MN, Leonard BR, Siegfried BD, Rangasamy M, Yang Y, Hu Y, Gahan LJ, Heckel DG, Bravo A, Soberón M (2011) Efficacy of genetically modified *Bt* toxins against insects with different genetic mechanisms of resistance. **Nature Biotechnology** 29:1128-1131.

Tabashnik BE, Mota-Sanchez D, Whalon ME, Hollingworth RM, Carrière Y (2014) Defining terms for proactive management of resistance to *Bt* crops and pesticides. **Journal of Economic Entomology** 107:496–507.

Talekar NS, Shelton AM (1993) Biology, ecology, and management of the diamondback moth. **Annual Review of Entomology** 38:275-301

Thaler JS (1999) Jasmonate-inducible plant defences cause increased parasitism of herbivores. **Nature** 399:686-688.

Tian JC, Long LP, Wang XP, Naranjo SE, Romeis J, Hellmich RL, Wang P, Shelton AM (2014) Using resistant prey demonstrates that *Bt* plants producing Cry1Ac,

Cry2Ab, and Cry1F have no negative effects on *Geocoris punctipes* and *Orius insidiosus*. **Environmental Entomology** 43:242-251.

Timmermann U, Becker N (2017) Impact of routine *Bacillus thuringiensis israelensis* (Bti) treatment on the availability of flying insects as prey for aerial feeding predators. **Bulletin of Entomological Research** 107(6):705-714.

Torres JB, Ruberson JR, Adang MJ (2006) Expression of *Bacillus thuringiensis* Cry1Ac protein in cotton plants, acquisition by pests and predators: a tritrophic analysis. **Agricultural and Forest Entomology** 8(3):191-202.

Tsunoda S (1980) Eco-physiology of wild and cultivated forms in *Brassica* and allied genera. In: Tsunoda S, Hinata K, Gomez Campo C. (Eds.) **Brassica Crops and wild allies: biology and breeding**. Tokyo: Japan Scientific Societies Press. p. 109-20.

Turlings TC, Erb M (2018) Tritrophic interactions mediated by herbivore-induced plant volatiles: mechanisms, ecological relevance, and application potential. **Annual Review of Entomology** 63:433-452.

Ugine TA, Krasnoff SB, Grebenok RJ, Behmer ST, Losey JE (2018) Prey nutrient content creates omnivores out of predators. **Ecology Letters** 22:275-283.

Uiterwaal SF, DeLong JP (2018) Multiple factors, including arena size, shape the functional responses of ladybird beetles. **Journal of Applied Ecology** 55:2429-2438.

Urbaneja A, Marí FG, Tortosa D, Navarro C, Vanaclocha P, Bargues L, Castañera P (2006) Influence of ground predators on the survival of the Mediterranean fruit fly pupae, *Ceratitis capitata*, in Spanish citrus orchards. **BioControl** 51:611-626.

Vacari AM, De Bortoli SA, Torres JB (2012) Relationship between predation by *Podisus nigrispinus* and developmental phase and density of its prey, *Plutella xylostella*. **Entomologia Experimentalis et Applicata** 145:30-37.

Vachon V, Laprade R, Schwartz JL (2012) Current models of the mode of action of *Bacillus thuringiensis* insecticidal crystal proteins: a critical review. **Journal of Invertebrate Pathology** 111:1-12.

Valaitis AP, Podgwaite JD (2013) *Bacillus thuringiensis* Cry1A toxin-binding glycoconjugates present on the brush border membrane and in the peritrophic

membrane of the Douglas-fir tussock moth are peritrophins. **Journal of Invertebrate Pathology** 112:1-8.

van Frakenhuyzen K (2009) Insecticidal activity of *Bacillus thuringiensis* crystal proteins. **Journal of Invertebrate Pathology** 101:1-16.

van Lenteren JC, Bolckmans K, Köhl J, Ravensberg WJ, Urbaneja A (2018) Biological control using invertebrates and microorganisms: plenty of new opportunities. **BioControl** 63:39-59.

Vanlaldiki H, Singh MP, Sarkar PK (2013) Efficacy of ecofriendly insecticides on the management of diamondback moth (*Plutella xylostella* Linn.) on cabbage. **The Bioscan** 8:1225-1230.

Verkerk RH (2004) Manipulation of tritrophic interactions for IPM. In: Koul O, Dhaliwal GS, Cuperus GW (Eds.) **Integrated Pest Management: potential, constraints and challenges**. Engham: CABI. p. 55-71.

Verkerk RH, Wright DJ (1996) Multitrophic interactions and management of the diamondback moth: a review. **Bulletin of Entomological Research** 86:205-216.

Wang ZX, Li YH, He KL, Bai SX, Zhang TT, Cai WZ, Wang ZY (2017) Does *Bt* maize expressing Cry1Ac protein have adverse effects on the parasitoid *Macrocentrus cingulum* (Hymenoptera: Braconidae)? **Insect Science** 24:599-612.

Wirth MC, Walton WE, Federici BA (2000) Cyt1A from *Bacillus thuringiensis* restores toxicity of *Bacillus sphaericus* against resistant *Culex quinquefasciatus* (Diptera: Culicidae). **Journal of Medical Entomology** 37:401-407.

Wong JW, Kölliker M (2012) The effect of female condition on maternal care in the European earwig. **Ethology** 118:450-459.

Wyckhuys KAG, O'Neil RJ (2006) Population dynamics of *Spodoptera frugiperda* Smith (Lepidoptera: Noctuidae) and associated arthropod natural enemies in Honduran subsistence maize. **Crop Protection** 25:1180-1190.

Yang H, Peng Y, Tian J. et al. (2017) Review: biosafety assessment of Bt rice and other Bt crops using spiders as example for non-target arthropods in China. **Plant Cell Reports** 36, 505–517.

Yang JH (1985) A preliminary observation on *Euborellia pallipes* Shiraki. **Insect Knowledge** 22: 271-272.

Yaqoob A, Shahid AA, Samiullah TR, Rao AQ, Khan MAU, Tahir S, Mirza AS, Husnain T (2016) Risk assessment of *Bt* crops on the non-target plant-associated insects and soil organisms. **Journal of the Science of Food and Agriculture** 96:2613-2619.

Yu HL, Li YH, Wu KM (2011) Risk assessment and ecological effects of transgenic *Bacillus thuringiensis* crops on non-target organisms. **Journal of Integrative Plant Biology** 58:520-538.

Zago HB, Siqueira HAA, Pereira EJG, Picanço MC, Barros R (2014) Resistance and behavioural response of *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae) populations to *Bacillus thuringiensis* formulations. **Pest Management Science** 70:488-495.

Zalucki MP, Shabbir A, Silva R, Adamson D, Shu-Sheng L, Furlong MJ (2012) Estimating the economic cost of one of the world's major insect pests, *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae): just how long is a piece of string? **Journal of Economic Entomology** 105:1115-1129.

Zanuncio JC, Lacerda MC, De La Cruz RA, Brügger BP, Pereira AIA, Wilcken CF, Serrão JE, Sedyama CS (2018) Glyphosate-based herbicides toxicity on life history parameters of zoophytophagous *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae). **Ecotoxicology and Environmental Safety** 147:245-250.

Zhang X, Candas M, Griko NB, Taussig R, Bulla Jr LA (2006) A mechanism of cell death involving an adenylyl cyclase PKA signaling pathway is induced by the Cry1Ab toxin of *Bacillus thuringiensis*. **Proceedings of the National Academy of Sciences** 103:9897-9902.

Zwahlen C, Nentwig W, Bigler F, Hilbeck A (2000) Tritrophic interactions of transgenic *Bacillus thuringiensis* corn, *Anaphothrips obscurus* (Thysanoptera: Thripidae), and the predator *Orius majusculus* (Heteroptera: Anthocoridae). **Environmental Entomology** 29:846-850.

8. CONSIDERAÇÕES FINAIS

No Brasil, o cultivo de brássicas ocorre em praticamente todo o país e um dos principais fatores que afetam a produção é o ataque de *Plutella xylostella*, a traça-das-crucíferas. O uso de bioinseticidas à base de *Bacillus thuringiensis* (*Bt*) tem sido uma das estratégias de controle mais utilizadas no mundo, visto ser ambientalmente sustentável. Entretanto, casos de evolução da resistência da praga tem inviabilizado essa estratégia de controle. Os inimigos naturais podem agir na redução das densidades populacionais desse inseto-praga em áreas de produção, sendo a tesourinha *Euborellia annulipes* relatada em cultivo de brássicas. Nesse estudo foi demonstrado que essa espécie consome presas infectadas com os bioinseticidas Dipel®WG e XenTari®WG, mas suas interações tróficas com a bactéria, base desses produtos, foram afetadas de forma indireta, tanto a partir da ingestão da presa infectada, quanto a partir da escolha do alimento.

O fornecimento de lagartas de *P. xylostella* infectadas com Dipel®WG e XenTari®WG resultou em aumento na taxa de predação de alguns estágios ninfais e da fase adulta de *E. annulipes*, fator que pode ser atribuído a qualidade da presa. A alimentação com lagartas infectadas não afetou o desenvolvimento de ninfas e adultos da tesourinha. Provavelmente um dos fatores relacionados a isso seja o pH do intestino médio, o qual é ácido em tesourinhas. Contudo, houve efeitos adversos na taxa de reprodução líquida e viabilidade dos ovos do predador. Essa pesquisa aponta possíveis riscos ecológicos de bioinseticidas *Bt* na reprodução tesourinhas, ainda pouco relatados para Dermaptera em geral. Isso pode refletir no aumento populacional do predador em áreas de produção com a aplicação constante de bioinseticidas *Bt*.

No tocante aos efeitos no comportamento predatório, as fêmeas de *E. annulipes* não rejeitaram presas infectadas, mas em condições de chance de escolha tenderam a preferir lagartas não infectadas em relação às infectadas com Dipel®WG. Comparando as condições oferecidas ao predador, com e sem chance de escolha, foi possível evidenciar como a infecção da bactéria induz o aumento da taxa de predação da tesourinha, pois o percentual de presas consumidas foi menor quando não havia presença de *Bt* nas presas, ou seja, a qualidade nutricional do alimento pode ser mais adequada. Nesse estudo simulou-se em laboratório uma situação em que a tesourinha se deparou apenas com duas fontes de alimento. Em relação ao tipo de resposta

funcional, com o uso de densidades maiores da presa, a estabilidade da curva seria bem representada.

Devido ao fato deste predador ser generalista, em condições naturais terá maior quantidade de presas para a seleção, dada a presença de várias outras fontes alimentares e das interações tróficas existentes, muito difíceis de serem simuladas e laboratório. Do ponto de vista agrônomo, os resultados observados no estudo são importantes para o manejo da praga, podendo inclusive ser útil para auxiliar nas estratégias do manejo da resistência da traça-das-crucíferas, já comprovada em campo para bioinseticidas como Dipel®WG e para plantas transgênicas *Bt*, uma vez que um agente atuaria no controle quando da ausência da ação do outro. Entretanto, algumas perguntas ainda devem ser respondidas, tais como os efeitos dos bioinseticidas no cuidado maternal, como a regurgitação, se há efeitos no sequestro de proteínas *Bt* e transferência para a prole, ovos ou ninfas, e se há efeitos negativos na resposta imunológica do predador.

De forma geral, este estudo contribui para o conhecimento das interações entre *Bt* e organismos não alvo, neste caso tesourinhas, além de contribuir também para o manejo de *P. xylostella*. Visto que o controle químico torna a produção agrícola cara, dada os altos custos na produção dos inseticidas sintéticos, o uso dos bioinseticidas *Bt* tem aumentado. Dessa forma, esse estudo também aponta efeitos positivos da associação dos bioinseticidas com *E. annulipes*. Futuros estudos voltados às técnicas de liberação e acompanhamento da atuação dessa tesourinha em áreas de produção com ou sem uso de bioinseticidas *Bt* serão fundamentais para o manejo integrado da praga.