

Capítulo 14

Insetos rizófagos (Coleoptera: Melolonthidae)

Lenita J. Oliveira†

José R. Salvadori



Introdução

Considerando a abundância e a diversidade dos hábitos de vida encontrados entre os insetos, relativamente poucas espécies exploram partes subterrâneas das plantas, que incluem raízes, hastes, rizomas, bulbos e tubérculos, como fonte de alimentação. Embora a literatura agrícola contenha muitos exemplos de perdas de produção e de qualidade do produto causados por insetos associados ao solo, somente 7 das 26 ordens de insetos estão bem representadas entre os herbívoros de hábito subterrâneo, embora estes ocorram em 11 ordens. Entretanto, mesmo nessas 7 ordens – Coleoptera, Diptera, Homoptera, Hemiptera, Hymenoptera, Lepidoptera e Orthoptera – os herbívoros subterrâneos restringem-se a poucas famílias ou subfamílias.

Insetos que se alimentam de partes subterrâneas são encontrados em todos os continentes, exceto na Antártica. A maioria das ordens, que incluem insetos rizófagos, tem distribuição cosmopolita, enquanto as famílias são mais restritas e os gêneros e espécies, freqüentemente, mostram um alto grau de endemismo em habitats isolados ou ilhas (BROWN; GANGE, 1990).

Coleoptera é a maior ordem de Insecta e ocupa os mais variados ecossistemas, com papéis diversificados nas teias alimentares, na decomposição de resíduos e no fluxo de nutrientes. A significância funcional dos coleópteros se deve à diversidade de seu comportamento alimentar, podendo agir como detritívoros, herbívoros, fungívoros ou predadores (LAWRENCE; BRITTON, 1994). As espécies subterrâneas de Coleoptera consideradas fitófagas alimentam-se, principalmente, de tecidos vivos das raízes e de caules subterrâneos das fanerógamas, mastigando-os ou absorvendo seus sucos. Entretanto, seus hábitos podem ser bastante diversos; por exemplo, algumas espécies se comportam como brocas de raízes, caules e tubérculos, formando galerias, enquanto outras cortam os tecidos a partir do exterior, aproveitando diferentes partes do tecido radicular, de acordo com suas etapas de crescimento (MORÓN, 2004).

Alimentação em raízes é um modo de vida bastante difundido entre os Coleoptera. Em muitos grupos, a larva é capaz de se alimentar externamente das raízes subterrâneas com maior ou menor intensidade, podendo, portanto, ser considerada uma broca de hábitos subterrâneos. Os adultos de muitas dessas espécies se alimentam das partes aéreas das plantas, não necessariamente da mesma espécie em cujas raízes nutriram-se as larvas. Em alguns casos, os adultos estão adaptados a se enterrar no solo, mas a maioria deposita seus ovos na camada superficial do solo ou na base do caule da planta hospedeira. Algumas espécies de coleópteros rizófagos se alimentam de nódulos de leguminosas ou micorrizas (CROWSON, 1981).

Muitas das espécies de coleópteros rizófagos consideradas pragas de plantas cultivadas e de pastagens no Brasil pertencem à superfamília Lamellicornia ou Scarabaeoidea. Entretanto, esse grupo é muito diversificado quanto à forma, à coloração, ao tamanho e aos hábitos alimentares, e há milhares de espécies catalogadas no mundo (MORÓN et al., 1997). Espécies desse grupo podem habitar ninhos de aves ou insetos (formigas, cupins), troncos podres de árvores ou o solo, associadas ao húmus (material vegetal ou animal em decomposição), às fezes de animais superiores ou à rizosfera de plantas (MORÓN, 1996). Adultos e larvas são mastigadores, mas, em geral, se alimentam de diferentes substratos e as espécies fitófagas geralmente são polípagas. As larvas podem ser fitófagas, alimentando-se de vegetais como raízes (rizófagas), caules subterrâneos, bulbos e tubérculos, ou saprófagas, alimentando-se de matéria orgânica em decomposição como madeira (xilófagas), fezes (coprófagas), animais mortos (necrófagas), húmus e palha. Larvas de algumas espécies foram encontradas predando ovos de gafanhotos. Os adultos podem se alimentar de flores, ramos, folhas (filófagos), frutas (frugívoros), pólen e néctar (mielífagos), raízes, excrementos, cadáveres e restos queratinizados e material em decomposição. Os machos adultos de algumas espécies não se alimentam (OLIVEIRA et al., 2003).

A classificação desse grupo é controversa, mas, segundo Endrödi (1966), divide-se em cinco famílias: Melolonthidae, Scarabaeidae, Trogidae, Passalidae e Lucanidae. Nos agroecossistemas brasileiros, a família Melolonthidae é uma das mais comuns (OLIVEIRA et al., 2003) e suas larvas, assim como outras espécies de Scarabaeoidea, são comumente conhecidas como corós ou bichos-bolo.

As espécies de Melolonthidae com larvas edafícolas registradas no Brasil se agrupam em quatro, das seis subfamílias dessa família: 571 espécies em Melolonthinae (p. ex., *Phyllophaga* spp., *Liogenys* spp., *Plectris* spp. e *Demodema* spp.), 210 espécies em Dynastinae (p. ex., *Cyclocephala* spp., *Diloboderus* sp., *Euetheola* spp., *Dyscinetus* spp., *Ligyris* spp., *Aegopsis* sp., *Bothynus* spp. e *Heterogomphus* spp.), 179 espécies em Rutelinae (p. ex., *Anomala* spp.) e 49 espécies em Cetoniinae (MORÓN, 2004).

As diferentes subfamílias têm hábitos alimentares variados. Larvas de Rutelinae, Dynastinae e Melolonthinae, geralmente, têm hábitos subterrâneos e podem ser saprófagas, fitossaprófagas ou fitófagas, enquanto os adultos são fitófagos ou não se alimentam. A maioria das espécies rizófagas, consideradas pragas de plantas cultivadas no Brasil, pertence às subfamílias Melolonthinae e Dynastinae.

Nos sistemas não-irrigados de produção de grãos do extremo sul do Brasil, ocorrem inúmeras espécies de melolontídeos, das quais o coró-das-pastagens (*Diloboderus abderus* Sturm) e o coró-do-trigo (*Phyllophaga triticophaga* Morón & Salvadori) são os mais importantes. Essa classificação é feita tendo em vista os danos que são capazes de causar às culturas de trigo (principalmente), aveia, centeio, cevada, triticale, milho e soja. Outras plantas cultivadas como trigo-mourisco, colza, tremoço, azevém, ervilhaca e, ainda, plantas daninhas e vegetação espontânea podem ser hospedeiras de *D. abderus* e *P. triticophaga* (SALVADORI; SILVA, 2004; SILVA; SALVADORI, 2004; SALVADORI; PEREIRA, 2006).

Apesar dos danos que causa, *D. abderus* pode proporcionar benefícios como o aumento da capacidade de o solo absorver água pelas galerias que abre, e a melhoria de características físicas, químicas e biológicas do solo por meio da incorporação e decomposição de restos culturais (GASSEN, 1999). Entretanto, antes que isto ocorra, causa danos expressivos às culturas.

A ocorrência da espécie *Demodema brevitarsis* Blanch. causando danos em soja e em outras culturas, restrita a uma pequena área do norte do Rio Grande do Sul, também foi registrada (SALVADORI et al., 2006).

O coró-pequeno (*Cyclocephala flavipennis* Burm.) é abundante e largamente distribuído em lavouras na região norte do Rio Grande do Sul. Apesar de, em provas de laboratório, consumir raízes e danificar plantas de trigo, em condições de lavoura, sob plantio direto, não causa danos consideráveis, mesmo em populações elevadas (SALVADORI, 1999a; SALVADORI; PEREIRA, 2006). Além do baixo potencial de consumo de raízes, apresenta hábito alimentar facultativo, com preferência por matéria orgânica em decomposição.

Em regiões mais setentrionais, destacam-se pela importância econômica, *Phyllophaga cuyabana* (Moser), *Liogenys fuscus* Blanch., *Liogenys suturalis* Blanch. e *Plectris pexa* Germar, que, freqüentemente, ocorrem como pragas em sistemas de produção de grãos, sobretudo soja, milho, feijão e trigo, nos estados do Paraná, de São Paulo, de Minas Gerais, de Mato Grosso do Sul, de Mato Grosso e de Goiás (CORSO et al., 1991; NUNES JUNIOR et al., 2000; ÁVILA; GÓMEZ, 2001; SALVADORI, 2001; SALVADORI; OLIVEIRA, 2001; OLIVEIRA et al., 2004), e também em várias outras plantas cultivadas e daninhas que lhes servem de hospedeiras. A maioria dessas espécies é neotropical e tem ampla distribuição no Brasil, mas a predominância de espécies e a sua ocorrência como praga variam de acordo com a região.

Vários melolontídeos como *Euetheola humilis* Burm., *Dyscinetus dubius* (Olivier), *Dyscinetus gagates* Burm. e *Ligyryus ebenus* (De Geer) atacam a cultura de arroz e outras plantas cultivadas. *E. humilis* é a espécie mais importante e seus adultos e larvas, conhecidos como cascudo-preto e coró-do-arroz, respectivamente, provocam danos severos e ocorrem em todas as regiões brasileiras onde a cultura do arroz está presente (FERREIRA; BARRIGOSI, 2006).

Larvas de *Aegopsis bolboceridus* (Thomson), o coró-das-hortaliças, já registradas no Distrito Federal, em Goiás e em Minas Gerais, podem destruir completamente o sistema radicular de hortaliças (solanáceas, brássicas e outras). Também já foram constatadas em feijão, milho, cana-de-açúcar, capim-braquiária, plantas ornamentais e daninhas (OLIVEIRA, 2005).

Além dessas espécies rizófagas, outras de melolontídeos, consideradas benéficas, são comuns nos agroecossistemas brasileiros, especialmente em lavouras sob semeadura direta, onde as espécies classificadas como “engenheiras do solo” ocorrem com maior frequência. Essas espécies constroem túneis verticais no solo (galerias), promovem intensa incorporação e decomposição de resíduos vegetais e contribuem para melhorar as características físico-químicas do solo. É o caso do coró-da-palha (*Bothynus* spp.), assim chamado por se alimentar de restos vegetais, que não causa danos diretos às culturas e constrói galerias verticais de até cerca de 1,30 m de profundidade e é encontrado do sul do Brasil até a Região Amazônica (GASSEN, 1999).

Diversas espécies de corós coprófagos são comuns em sistemas de produção que integram lavoura e pecuária, promovendo a decomposição e a incorporação do esterco de animais, bem como o controle biológico de pragas de importância veterinária que se desenvolvem em fezes bovinas frescas (HONER et al., 1992).

Características das raízes como fonte alimentar

Os tecidos subterrâneos contribuem com 50 % a 90 % da biomassa das plantas. As raízes são o principal componente biológico do solo e representam uma fonte de recurso bastante abundante. Entretanto, a qualidade e a distribuição desse recurso no solo dependem de vários fatores, que vão desde a morfologia do sistema radicular dos diferentes grupos de plantas até a longevidade e especialização dos diversos tipos de raízes (principais ou secundárias), passando pelas estratégias das raízes para explorar os recursos hídricos e nutricionais do solo.

Estudos relatados por Lavelle e Spain (2001) mostram que o sistema radicular da maioria das plantas se desenvolve relativamente ao acaso; mesmo assim as raízes tendem a manter uma distância mínima umas das outras, para evitar sobreposição e otimizar a extração de água e nutrientes disponíveis no solo que exploram, especialmente no caso de plantas perenes em ambientes áridos. A profundidade de distribuição das raízes no solo depende da estratégia individual de cada espécie e das condições físico-químicas do solo. A raiz principal é suberificada e lignificada e pode durar todo período de vida da planta. As raízes finas são especializadas na assimilação de água e nutrientes e sua duração, geralmente, é da ordem de meses, embora possam variar de poucos dias para raízes sem micorrizas até vários anos quando são infectadas por micorrizas. Outros fatores bióticos e abióticos, como fertilidade do solo, clima, herbivoria radicular e competição entre plantas, podem afetar a longevidade das raízes.

A produção de raízes finas é um processo altamente sazonal, espacialmente heterogêneo e aparentemente oportunista, aproveitando-se de condições favoráveis para desenvolver novas raízes finas, que quando as condições se tornam difíceis podem, em sua maioria, morrer (LAVELLE; SPAIN, 2001).

Além de serem importantes agentes pedogênicos, as raízes mantêm estreita interação com a microflora e fauna de vida livre, e, nos sistemas naturais e agroecossistemas, freqüentemente, formam associações com simbioses como bactérias fixadoras de nitrogênio, fungos (micorrizas) ou actinobactérias (actinorrizas). Elas fornecem energia e devolvem ao solo os nutrientes absorvidos pela produção de matéria orgânica abaixo da superfície da serapilheira e, enquanto vivas, por meio da produção de exsudatos (LAVELLE; SPAIN, 2001).

A região do solo sob imediata influência das raízes e na qual há proliferação de microrganismos por causa dessas raízes é conhecida como rizosfera (PAUL; CLARK, 1996).

Dentro do solo, as raízes são a principal fonte de nutrientes durante a vida da planta, mas podem também ter papel na imobilização de nutrientes durante o estágio inicial de sua decomposição; subseqüentemente, elas são a principal fonte de nutrientes para as futuras plantas e os organismos do solo (Van NOORDWIJK; BROUWER, 1997), incluindo os insetos.

É provável que a rizofagia dos insetos tenha se desenvolvido lentamente há milhões de anos, durante o fim da era Mesozóica (Cretáceo) e início da era Cenozóica (Eoceno). A evolução das angiospermas herbáceas com raízes abundantes de crescimento rápido, entre o Eoceno e o Mioceno, deve ter impulsionado a diversificação dos rizófagos estritos e facultativos, que começaram a coexistir com as espécies saprófagas mais antigas (MORÓN, 2004). Entretanto, apesar de a rizofagia ser bastante comum para várias famílias de Coleoptera, os primeiros fósseis dessa ordem só apareceram no período Permiano, no início da era Paleozóica (FUTUYMA, 1992).

Estudos relatados por Brown e Gange (1990) mostram que o sistema radicular da planta é o principal sítio de aquisição de minerais e pode servir como local para síntese de produtos envolvidos no crescimento e desenvolvimento de plântulas. Pode, também, representar um local de armazenamento de metabólitos, fotossintatos e carboidratos, o que pode tornar os tecidos subterrâneos das plantas uma fonte alimentar com alto conteúdo energético. Normalmente, o conteúdo de nitrogênio nas raízes é baixo em relação a outras partes da planta, embora esse nível possa variar sazonalmente, mas, em certos momentos, pode ser maior que no resto da planta.

O longo ciclo vital de alguns insetos rizófagos pode ser reflexo do suprimento relativamente baixo de nitrogênio (BROWN; GANGE, 1990) e outros nutrientes. Entretanto, larvas que atacam nódulos radiculares de leguminosas (JACKAI et al., 1990) têm acesso a uma fonte extremamente rica de nitrogênio.

Dióxido de carbono parece ser um dos principais fatores químicos de orientação dos insetos rizófagos no solo. Entretanto, como a maioria das raízes produz CO_2 , este não é suficiente para explicar a habilidade de as larvas distinguirem raízes de diferentes espécies. Compostos voláteis secundários importantes na atração de larvas subterrâneas têm sido identificados para várias espécies (BROWN; GANGE, 1990). Uma vez na raiz, outros compostos químicos podem estimular ou inibir a alimentação. As substâncias químicas que provocam respostas comportamentais de insetos rizófagos podem ser atraentes, fagoestimulantes ou deterrentes (DETHIER, 1970, citado por BROWN; GANGE, 1990).

Os metabólitos que freqüentemente ocorrem na parte aérea e agem como deterrentes de alimentação podem também ser encontrados nas raízes (McKEY, 1979, citado por BROWN; GANGE, 1990). O grau de especialização encontrado entre insetos rizófagos é, provavelmente, reflexo da distribuição de deterrentes bem como de atraentes. Compostos com propriedades deterrentes para insetos rizófagos, que têm sido isolados de raízes, incluem alcalóides, compostos fumáricos, glicosídeos cianogênicos, glicosinatos, isoflavonóides, ácidos fenólicos e saponinas. Entretanto, compostos químicos das raízes que agem como deterrentes de alimentação para algumas espécies podem não afetar outras (BROWN; GANGE, 1990).

Os exsudatos produzidos pelas raízes são uma mistura de carboidratos assimiláveis e proteínas que aceleram a atividade e a fixação de nutrientes na rizosfera (LAVELLE; SPAIN, 2001). A qualidade e a quantidade dos exsudatos podem variar entre as espécies vegetais (CURL; TRUELOVE, 1986), influenciando os organismos associados às raízes (BENTO et al., 2004).

Uma vez que as raízes absorvem minerais do solo, a concentração de certos íons pode ser mais alta que nas folhas. O sódio, por exemplo, embora não seja requerido para o desenvolvimento das plantas é absorvido pelas raízes; entretanto, todos os animais requerem sódio e este pode representar um importante componente na nutrição de insetos rizófagos (BROWN; GANGE, 1990). Estudos compilados por esses autores mostram que as raízes podem secretar íons HCO_3^- e OH^- , que tendem a aumentar o pH da rizosfera. Por outro lado, sabe-se também que a composição dos exsudatos da raiz engloba uma grande variedade de ácidos, por essa razão estes podem ter, sobretudo, efeito na diminuição do pH do solo nas proximidades da raiz. Entretanto, as informações disponíveis sobre o efeito do pH do solo sobre os insetos são conflitantes.

As características físico-químicas do solo bem como sua temperatura e umidade podem afetar o crescimento das raízes das plantas e, conseqüentemente, a disponibilidade desse recurso alimentar para os insetos rizófagos. A temperatura e a umidade do solo, além de afetarem a fonte alimentar, podem interferir na sobrevivência e na abundância de insetos rizófagos e, conseqüentemente, na competição intra e interespecífica.

Características morfológicas e biológicas de melolontídeos

Os adultos de Scarabaeoidea são besouros geralmente convexos, com corpo oval ou alongado e antenas lameladas com 8-11 segmentos (TASHIRO, 1990). As larvas, geralmente, são brancas ou amareladas com uma cabeça de coloração amarelo-âmbar, marrom ou preta.

Os adultos de Melolonthidae (sensu Endrödi) possuem a cabeça proporcionalmente pequena em relação ao corpo que, geralmente, é ovalado e robusto (raramente achatado e fino). Distinguem-se dos outros Scarabaeoidea pelo seguinte conjunto de caracteres: o escapo antenal é muito mais curto que o flagelo; as antenas têm de três a sete artículos alongados e achatados, com lamínulas capazes de abrir e fechar entre si, cuja superfície apresenta um aspecto brilhante, com setas dispersas; os estigmas respiratórios dos três últimos segmentos abdominais estão situados na porção lateral dos esternitos e ao menos o último deles fica exposto quando os élitros estão em repouso; os tarsos são pentâmeros e as garras tarsais bem desenvolvidas; a coloração geral é muito variada; o comprimento corporal varia de 3 mm a 170 mm e, freqüentemente, apresentam dimorfismo sexual acentuado (Fig. 1). As pupas são exaradas e adécticas.

As larvas de Melolonthidae são tipicamente escarabeiformes (ou melolontídeos) com três pares de pernas bem desenvolvidas, cada uma com quatro artículos diferenciados e tarsúngulus muito aparentes; têm antenas com quatro segmentos, sendo o último muito conspicuo, palpos maxilares com quatro artículos e mandíbulas com processo ventral; têm epifaringe sem epitorma; mostram um par de estigmas respiratórios torácicos e oito pares de estigmas abdominais do tipo cribiforme (MORÓN et al., 1997; MORÓN, 2004) (Fig. 2).

Em climas temperados as espécies de Melolonthidae tendem a ser univoltinas (uma geração por ano) ou ter uma geração a cada dois a quatro anos. Nas áreas tropicais há tendência de serem multivoltinas, mas algumas podem ser univoltinas

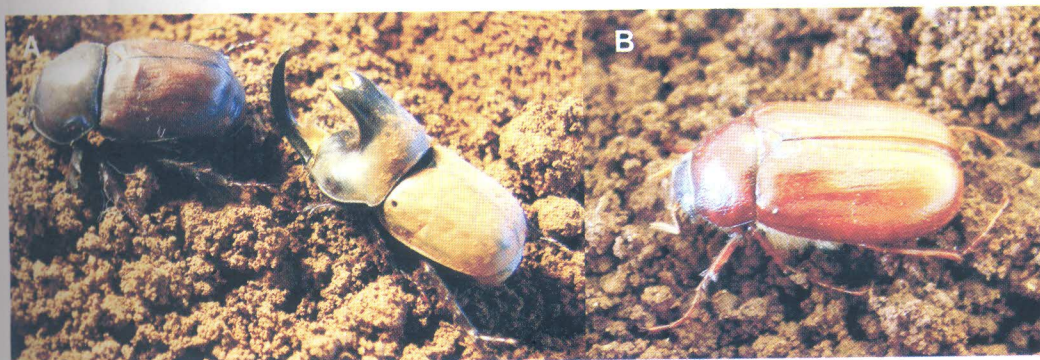


Fig. 1. Adultos de *Diloboderus abderus* (A), *Phyllophaga triticophaga* (B).

(LUNGINBILL; PAINTER, 1953; MORÓN, 1986). Em geral, o ciclo biológico desses insetos está sincronizado com as condições ambientais das regiões de ocorrência.

No Brasil, para as espécies rizófagas, o início de cada geração varia conforme o clima. Em regiões onde há uma estação seca, como, por exemplo, no norte do Paraná, sul de Mato Grosso do Sul e no Cerrado, normalmente coincide com o começo da estação chuvosa a cada ano, quando os adultos saem do solo em revoadas, em geral crepusculares ou noturnas, para acasalamento e, em alguns casos, alimentação (Fig. 3). A oviposição é feita no solo com a larva passando por três ínstares, podendo ou não apresentar, no último ínstar, um período de diapausa ou inatividade de duração variável, conforme a temperatura e o regime hídrico da região. A pupação também ocorre no solo.

Fotos: Paulo Roberto Valle da Silva
Pereira (A, B) e Crébio José Ávila (C)

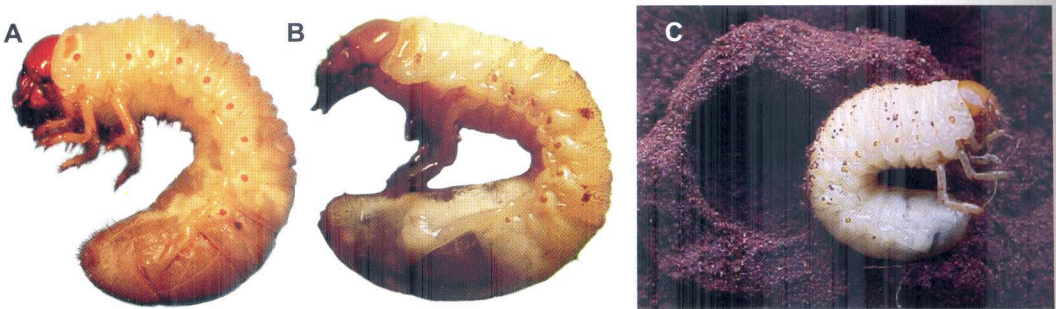


Fig. 2. Larvas de *Diloboderus abderus* (A), *Phyllophaga triticophaga* (B) e *Phyllophaga cuyabana* (C).

Foto: Walter Soares Leal



Fig. 3. Revoada noturna de *Phyllophaga cuyabana*.

No sul do Brasil, *D. abderus* e *P. triticophaga* estão adaptadas ao clima temperado, com invernos que podem ser rigorosos. Geralmente, o frio intenso implica diminuição da atividade das larvas no solo, a qual volta ao padrão normal ou até a níveis maiores, nos períodos de temperaturas mais amenas, quando as injúrias às plantas se acentuam. Em *P. triticophaga*, que apresenta uma geração a cada dois anos (Fig. 4) (SALVADORI, 1997, 1999b, 2000), as larvas de terceiro ínstar param de se alimentar no mês de novembro e passam à fase de pupa cerca de 60 dias depois; os adultos completam o ciclo no outono, quando a temperatura já está em declínio, fazendo com que permaneçam inativos no solo durante todo o inverno (SALVADORI, 1997, 2000).

Em geral, as espécies de corós que ocorrem em agroecossistemas brasileiros são univoltinas, como é o caso de *P. cuyabana* (OLIVEIRA et al., 1996, 2004), *D. abderus* (Fig. 5) (SILVA; SALVADORI, 2004), *A. bolboцерidus* (OLIVEIRA, 2005) e *Liogenys* spp. No Paraná, por exemplo, as revoadas de *P. cuyabana* se iniciam no final de outubro, geralmente, após uma chuva e podem ocorrer até o início de dezembro, com pico em meados de novembro; as larvas ativas podem ser encontradas alimentando-se de raízes

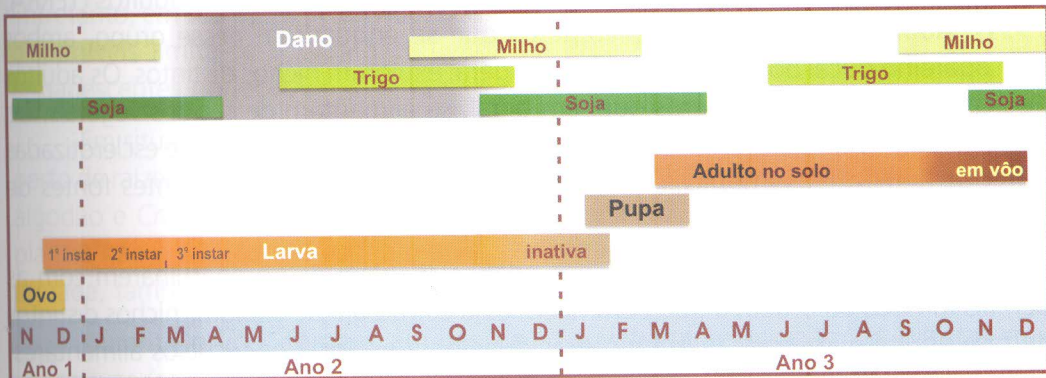


Fig. 4. Ciclo biológico de *Phyllophaga triticophaga*

Fonte: Salvadori e Pereira (2006).



Fig. 5. Ciclo biológico de *Diloboderus abderus*.

Fonte: Salvadori e Pereira (2006).

de novembro a abril, mas, a partir do final de abril/início de maio, todas as larvas entram em diapausa, permanecendo em câmaras no solo até o início do aparecimento das pupas, normalmente em meados de setembro/outubro (OLIVEIRA et al., 1997). Já no Mato Grosso do Sul, por exemplo, o novo ciclo começa em setembro/início de outubro quando os adultos de *P. cuyabana*, *L. fuscus* e *L. suturalis* começam a sair do solo (OLIVEIRA et al., 2004; BARBOSA et al., 2006; SANTOS et al., 2006).

No Cerrado, adultos de *A. bolboceridus* também saem do solo a partir das primeiras chuvas que ocorrem nos meses de setembro e outubro e suas larvas, ativas no período chuvoso (outubro a abril) tornam-se inativas na época mais seca (abril a setembro) (OLIVEIRA, 2005).

Estratégias utilizadas pelo grupo para explorar o alimento

O sucesso do grupo Holometabola está relacionado com o fato de os imaturos serem bem adaptados a nichos ecológicos diferentes dos nichos dos adultos (TERRA, 1991). Adultos e imaturos de coleópteros que se enquadram nesse grupo, ambos com aparelho bucal do tipo mastigador, em geral exploram nichos distintos. Os adultos de Scarabaeoidea são besouros que, em geral, se alimentam de tecidos vegetais tais como folhas, flores e frutos (TASHIRO, 1990). As mandíbulas, fortemente esclerotizadas e freqüentemente assimétricas, das larvas possibilitam explorar diferentes fontes de recursos alimentares.

De forma geral, os melolontídeos edafícolas, além de compartilharem com as demais famílias da ordem a que pertencem essa estratégia de explorar nichos distintos na fase adulta e imatura, utilizam outras duas para explorar os recursos alimentares: polifagia e ciclo longo. Entretanto, o sucesso de cada espécie também está intimamente ligado aos mecanismos de localização, seleção e utilização dos hospedeiros por adultos e larvas, bem como ao comportamento de resposta aos fatores bióticos e abióticos predominantes na região de ocorrência.

A diversidade de hábito alimentar dos melolontídeos torna o grupo extremamente importante nos agroecossistemas brasileiros, tanto pelos prejuízos causados às plantas pelas espécies rizófagas, como pelos benefícios à qualidade do solo promovidos pelas espécies classificadas como “engenheiras do solo”.

As larvas de melolontídeos, saprófagas ou fitófagas, podem, ainda, interferir nas características químicas do solo e, conseqüentemente, de forma indireta, na disponibilidade de seu próprio recurso alimentar. As larvas de melolontídeos precisam consumir de 45 a 80 vezes o seu peso em substrato alimentar para completar seu desenvolvimento (MÓRON, 1987), o que implica que para cada grama de larva presente no solo se processa, em média, 63 g de substrato. Dessa maneira, são reciclados quase 60 g de excrementos enriquecidos com bactérias e produtos nitrogenados de fácil assimilação por grama de larva (MORÓN; ROJAS, 2001). Larvas de *P. cuyabana* no

3º ínstar, alimentadas com raízes de soja, girassol ou *Crotalaria juncea*, pesam, em média, de 0,8 g a 1 g e podem consumir mais de 30 vezes a sua biomassa, devolvendo cerca de 16 % a 20% desse consumo ao solo na forma de fezes (OLIVEIRA, 1997).

Localização e seleção da planta hospedeira pelos insetos rizófagos

Assim como para outros coleópteros, o comportamento de busca de plantas hospedeiras pelos adultos, tanto para sua própria alimentação como para oviposição, pode ter grande influência na distribuição e sobrevivência de sua progênie. Essa escolha é importante para determinar que tipo de recurso alimentar estará disponível para as larvas, que apresentam capacidade de deslocamento limitada.

Em situação de escolha, larvas de *P. cuyabana* no 3º ínstar, com maior capacidade de locomoção, preferiram consumir raízes de soja, alimento mais adequado ao seu desenvolvimento, e evitaram alimentar-se em plantas de algodão, cujas raízes quando ingeridas nos primeiros ínstares podem causar a morte da larva (OLIVEIRA, 1997). Entretanto, em situações de campo, com lavouras em monocultura, a gama de recursos disponíveis limita-se à planta cultivada na área e às eventuais plantas daninhas remanescentes no local.

Em situação de escolha, as fêmeas adultas de *P. cuyabana* colocam menos ovos perto de raízes de hospedeiros menos adequados ao desenvolvimento das larvas, como algodão e *Crotalaria spectabilis* (OLIVEIRA et al., 2007). Todavia, a oviposição nessas plantas não é totalmente evitada, pois a escolha do local para cópula e oviposição é afetada, também, por outros fatores.

Durante o vôo, fêmeas adultas de *P. cuyabana* selecionam as plantas mais conspícuas (atraentes) para pousar e atrair os machos, pela liberação de feromônio sexual. Esse comportamento gera agregação de adultos em determinados locais e como as fêmeas em geral ovipositam próximo do local de cópula, conseqüentemente, a densidade de ovos e larvas diminui à medida que aumenta a distância dos locais de agregação de adultos (GARCIA et al., 2003).

A longevidade e a fecundidade dos adultos de *Popilia japonica* Newman podem ser afetadas pela alimentação em diferentes espécies vegetais ou cultivares de plantas hospedeiras (LADD JÚNIOR, 1987). Os adultos de *P. japonica* são atraídos por uma grande gama de espécies vegetais, a despeito de sua adequação como hospedeiras para as larvas, sugerindo que a aceitação ou rejeição dos hospedeiros pode ocorrer principalmente como resposta a estímulos da superfície da folha (POTTER; HELD, 2002).

Estímulos olfativos podem ser importantes para a localização do hospedeiro e para a discriminação entre plantas hospedeiras e não hospedeiras pelos adultos. Muitos compostos voláteis são atrativos para o besouro-japonês, *P. japonica* e um dos mais efetivos é uma mistura de 3:7:3 de fenetil-propionato, eugenol e geraniol (LADD JÚNIOR; MCGOVERN, 1980). Entretanto, geraniol, fenetil-propionato e eugenol não

são encontrados em vários de seus hospedeiros preferidos (LOUGHRIN et al., 1995, 1997). O besouro-japonês explora voláteis induzidos pela alimentação como cairomônio de agregação. Potter e Held (2002) referem trabalhos em que plantas cujas folhas foram danificadas por adultos da própria espécie ou por outros insetos, como lagartas, atraem mais besouros de *P. japonica* do que plantas indenes ou danificadas artificialmente.

P. cuyabana, como *P. japonica*, é políforo e apresenta diferentes graus de preferência por algumas plantas hospedeiras. Os machos adultos de *P. cuyabana*, em geral, não se alimentam e apenas parte das fêmeas ingerem folhas após a cópula. A quantidade de folhas ingeridas e a proporção de fêmeas que se alimentam variam conforme a espécie de planta (OLIVEIRA et al., 1996; OLIVEIRA; GARCIA, 2003) e, em geral, é bem menor nos hospedeiros menos adequados ao desenvolvimento das larvas, como algodão. A ingestão de folhas pelas fêmeas, mesmo quando em pequenas quantidades, parece estar associada com a necessidade de energia suplementar para a reprodução. Cerca de 52 % das fêmeas de *P. cuyabana* que ovipositaram se alimentaram pelo menos uma vez após a cópula e a maioria dessas fêmeas colocaram mais ovos que aquelas que nunca se alimentaram. Entretanto, mesmo fêmeas que nunca se alimentaram foram capazes de produzir ovos férteis. Cerca de 11% das fêmeas não se alimentam nem ovipositam (OLIVEIRA; GARCIA, 2003).

Uma vez no solo, a busca e a exploração do alimento pelas larvas rizófagas são influenciadas por fatores físicos do solo e estímulos olfativos e gustativos provenientes das próprias plantas. Herbívoros edáficos não encontram raízes ao acaso, mas se orientam para elas usando semioquímicos que capacitam os insetos a distinguir entre plantas hospedeiras e inadequadas. Compostos metabólicos secundários liberados na rizosfera (alcoóis, ésteres e aldeídos representam 37 % dos exemplos relatados) relacionam-se à localização e ao reconhecimento da planta hospedeira, com 80% tendo propriedades atraentes. Insetos que se alimentam de uma gama limitada de plantas tendem a explorar os compostos metabólicos específicos da planta hospedeira, enquanto os herbívoros não especialistas parecem usar os semioquímicos mais gerais (JOHNSON; GREGORY, 2006). Vinte estudos relatados por esses autores concluíram que o CO₂ é o principal metabólico primário da planta que permite ao inseto localizar as raízes. Porém, muitas características da emissão de CO₂ pelas raízes são muito variáveis para permitir uma localização precisa. Além da falta de especificidade, os gradientes de CO₂ emitidos pelas raízes não persistem por longos períodos e os gradientes verticais de CO₂ no solo tendem a ser mais fortes que os horizontais.

Vários compostos químicos presentes nas raízes não estão relacionados à localização da planta hospedeira na rizosfera, mas determinam se os insetos serão estimulados ou não a consumir maior quantidade de raízes. Quando os insetos alcançam as raízes, substâncias químicas agem como fagoestimulantes (48 % dos compostos são açúcares) ou deterrentes de alimentação (principalmente compostos fenólicos) (JOHNSON; GREGORY, 2006). Para larvas de *P. japonica*, cinco açúcares (sacarose, maltose, frutose, glucose e trealose) são fagoestimulantes importantes (LADD JÚNIOR, 1988).

Exploração do alimento por melolontídeos rizófagos

Ao explorarem diferentes tipos de recurso alimentar, os adultos e as larvas de melolontídeos diminuem a competição interespecífica, aumentando as chances de sucesso da espécie. Entretanto, apesar dessa aparente separação, o desempenho de uma fase está bastante ligado ao desempenho e ao comportamento da fase de desenvolvimento anterior.

Adultos de Cetoniinae e Rutelinae são visitantes comuns de flores onde consomem néctar e pólen, enquanto larvas de muitas espécies dessas subfamílias vivem em troncos caídos ou se alimentam de húmus e serapilheira (BERENBAUM et al., 1998).

As larvas de alguns Rutelinae e Dynastinae se alimentam de material em decomposição e, raramente, de raízes; as larvas de Melolonthinae se alimentam de raízes, bulbos, tubérculos e material em decomposição (OLIVEIRA et al., 2003). Algumas espécies podem mudar o hábito alimentar durante o desenvolvimento da larva, comportando-se como saprófagas no primeiro ínstar e passando a consumir raízes cada vez mais fibrosas e caules subterrâneos duros nos últimos ínstars, comportando-se como estritamente rizófagas. Outras espécies mudam a estratégia de alimentação conforme o recurso disponível e são classificadas como facultativas. Por exemplo, se ovos de alguns Dynastinae são colocados em solos ricos em matéria orgânica, suas larvas se desenvolvem completamente como saprófagas; se, entretanto, as larvas iniciam seu desenvolvimento em solo pobre em húmus, mas com grande oferta de raízes, comportam-se como rizófagas durante os três ínstars larvais (MORÓN; ROJAS, 2001).

Larvas de *A. bolboceridus* (Dynastinae) alimentam-se de raízes de diversas plantas em todos os estádios; contudo, observações de campo têm sugerido que essa espécie é capaz de sobreviver longos períodos sem se alimentar ou alimentando-se de matéria orgânica de origem vegetal (OLIVEIRA, 2005), provavelmente, na ausência de seus hospedeiros.

Adultos de Dynastinae, geralmente, atacam caules e raízes em busca de seiva, enquanto as larvas dessa subfamília têm hábitos diversos, alimentando-se de fezes e material vegetal em decomposição, bem como de raízes de plantas vivas (TASHIRO, 1990).

Adultos de *E. humilis* roem e dilaceram as partes subterrâneas das plantas e suas larvas se alimentam da raiz (FERREIRA; BARRIGOSI, 2004).

Adultos de outras espécies de Dynastinae, como *D. abderus*, não se alimentam, mas a fêmea prefere ovipositar em áreas com maior quantidade de resíduos vegetais que representam fonte de recurso alimentar para as larvas de primeiro ínstar. Conforme se desenvolvem, as larvas dessa espécie passam a se comportar como fitófagas, especialmente as de 3º ínstar, que se alimentam de raízes, mas também consomem sementes e parte aérea de pequenas plantas, as quais puxam para dentro do solo, após devorarem a parte subterrânea de diversas plantas daninhas e cultivadas (SILVA;

SALVADORI, 2004). Larvas do gênero *Cyclocephala* são saprófagas facultativas, com preferência por matéria orgânica em decomposição, mas aparecem associadas a danos causados em diversas culturas na literatura internacional que, entretanto, também destaca o papel de seus adultos como polinizadores.

Adultos de Melolonthinae e Rutelinae, tidos como exclusivamente herbívoros, representam um tipo adaptativo diferente, com um tamanho corporal considerável. As larvas de Melolonthinae atacam raízes de gramíneas, leguminosas e outras plantas cultivadas, além de arbustos e árvores, enquanto seus adultos devoram folhas, flores e frutos (TASHIRO, 1990).

O gênero *Phyllophaga* (Melolonthidae) está associado, principalmente, às dicotiledôneas e referências desse gênero em monocotiledôneas e gimnospermas são mais raras (MORÓN, 1986). Mas, no Brasil, várias espécies polífagas como *P. triticophaga* e *P. cuyabana* ocorrem em gramíneas (SALVADORI, 2000; OLIVEIRA et al., 2004). O besouro-japonês *P. japonica* (Rutelinae) se alimenta de folhas, flores e frutos de aproximadamente 300 espécies de plantas pertencentes a 79 famílias (LADD JÚNIOR, 1987a,b; 1989), enquanto suas larvas se alimentam de raízes.

Impacto de fatores ambientais na exploração do alimento e na performance das larvas

Em razão de seus hábitos peculiares, os melolontídeos rizófagos sofrem grande influência de fatores ambientais, tanto os que afetam particularmente a parte aérea das plantas, das quais os adultos se alimentam, quanto os que afetam a rizosfera de modo geral, onde as larvas forrageiam e esses insetos vivem a maior parte do tempo. As características físico-químicas do solo podem influenciar na ocorrência e na abundância dos insetos rizófagos: de forma direta, influenciando, por exemplo, sua sobrevivência, distribuição espacial e comportamento, e de forma indireta, as plantas que lhe servem de alimento.

Embora haja similaridades na forma como os insetos localizam suas plantas hospedeiras acima ou abaixo da superfície, o solo representa um ambiente muito mais complexo e sua natureza (ex.: porosidade, umidade e densidade) é crítica porque afeta não só a mobilidade do inseto como a difusão dos semioquímicos das raízes (JOHNSON; GREGORY, 2006).

Além dos fatores abióticos inerentes ao ambiente em que vivem, como temperatura e umidade do solo, a sobrevivência de insetos rizófagos também depende por fatores bióticos, como inimigos naturais. Para certas espécies, uma significativa parcela da mortalidade larval no campo é atribuída a fatores dependentes da sua densidade (BROWN; GANGE, 1990). Altas densidades de larvas causam reduções significantes nas taxas de crescimento, por meio de competição direta entre as larvas pelo suprimento alimentar disponível (RÉGNIERE et al., 1981c).

A estrutura do solo é crítica na determinação da mobilidade e da sobrevivência de insetos rizófagos. Para larvas de escarabeídeos (RÉGNIERE et al., 1981b), a sobrevivência é maior em solo com textura fina, que têm maior capacidade de manter a umidade e pode reduzir o risco de dessecação da larva. Tem sido também sugerido que a abrasão das partículas de areia pode causar lesões internas e reduzir a sobrevivência de larvas cavadoras (TURPIN; PETERS, 1971). A compactação do solo pode reduzir a sobrevivência de insetos (ORMEROD, 1890, citado por BROWN; GANGE, 1990), representando uma barreira física para a movimentação de larvas no solo (STRNAD; BERGMAN, 1987), prejudicando, eventualmente, a disponibilidade e o acesso às raízes. O efeito das características físicas do solo sobre larvas edáficas, entretanto, depende do comportamento de cada espécie em particular. O coró-das-pastagens, *D. abderus*, por exemplo, parece não encontrar limitações em solos bem estruturados e, muitas vezes, compactados, provavelmente pelo fato de que constrói uma galeria permanente a qual permite os deslocamentos necessários na direção do alimento (TORRES et al., 1976). Além disso, há evidências de que a fêmea prefere solos não revolvidos para a construção de galerias que servirão como sítios de oviposição e desenvolvimento inicial das larvas (SILVA et al., 1994). Essas características fizeram com que essa espécie de coró, originária dos campos nativos da região do pampa sul-americano, se adaptasse perfeitamente a sistemas de produção de grãos nos quais o solo não sofre movimentação geral, como é o caso do plantio direto.

Já o coró-do-trigo, *P. triticophaga*, e o coró-da-soja, *P. cuyabana*, ocorrem indistintamente tanto em solos preparados convencionalmente para a semeadura como em sistemas de plantio direto (OLIVEIRA et. al., 2000; SALVADORI, 2000). Essas espécies não constroem túneis permanentes e vivem muito próximas à rizosfera e da superfície do solo. Em lavouras sob plantio direto, *P. triticophaga* desloca-se preferencialmente ao longo da linha de semeadura e, também, concentra-se em eventuais áreas menos adensadas, como ao longo de terraços (SALVADORI, 2000; SALVADORI; SILVA 2004; SALVADORI; PEREIRA, 2006).

Muitos estudos têm mostrado que a taxa de crescimento de insetos rizófagos aumenta com o aumento da temperatura do solo (RÉGNIERE et al., 1981a; POTTER; GORDON, 1984; JACKSON; ELLIOT, 1988). Em espécies que crescem durante a estação mais quente, a temperatura do solo é importante para determinar o tamanho da larva rizófaga e a probabilidade de sobrevivência no inverno (BROWN; GANGE, 1990). A atividade das larvas de *P. cuyabana* parece ser negativamente afetada por temperaturas baixas e geralmente permanecem inativas em câmaras no solo, sem se alimentar, durante todo o inverno (SANTOS, 1992; OLIVEIRA, 1997).

D. abderus e *P. triticophaga*, espécies comuns no Sul do Brasil, estão adaptadas a baixas temperaturas. As larvas alimentam-se do fim do outono até o início da primavera, com o pico de consumo coincidindo com a estação mais fria. Entretanto, durante o inverno é comum que a atividade e, por conseguinte, o consumo flutuem de acordo com as variações de temperatura. Assim, em períodos de temperaturas extremas (próximas a 0 °C), as larvas diminuem a atividade para retomá-la, muitas

vezes, com maior intensidade, quando o frio ameniza. Apenas excepcionalmente, quando ocorrem vários dias consecutivos com temperaturas noturnas próximas ou inferiores 0 °C, o frio é um fator de mortalidade (SALVADORI; SILVA, 2004).

O consumo de cenouras por larvas de 3º ínstar de *Sericesthis nigrolineata* Boisd. (Melolonthinae) é incrementado pelo aumento de temperatura dentro de uma faixa de 4 °C a 30 °C. Abaixo do limite mínimo, as larvas param de se alimentar; mas, no limite superior, a mortalidade larval não permite alimentação adicional. Larvas no final do 3º ínstar perdem peso mas continuam alimentando-se, exceto por um curto período antes de entrar na fase de prepupa, mas não há evidência de diapausa para as larvas maduras (RIDS DILL-SMITH et al., 1974).

A umidade é, isoladamente, a propriedade do solo mais importante para a sobrevivência e a abundância de insetos rizófagos. Mudanças na umidade do solo têm sido indicadas como sendo o fator responsável pela flutuação populacional desses insetos (BROWN; GANGE, 1990). Larvas de *P. triticophaga*, em período de deficiência hídrica para as plantas, procuram camadas mais úmidas, aprofundando-se no perfil do solo, geralmente dentro de uma câmara de paredes internas "alisadas", possivelmente para se resguardarem dos efeitos da desidratação. Quando o período desfavorável se prolonga, há mortalidade de larvas e, possivelmente, prejuízos ao desempenho das larvas sobreviventes (SALVADORI, 2000; SALVADORI; SILVA, 2004).

As informações sobre a interação de insetos rizófagos com o conteúdo nutricional do solo são conflitantes e, muitas vezes, o efeito não se dá de forma direta. A aplicação de fertilizantes, por exemplo, aparentemente afeta indiretamente os herbívoros rizófagos pelo sistema radicular, embora a acidificação do solo não deva ser descartada (BROWN; GANGE, 1990).

Prestidge et al. (1985) (citado por BROWN; GANGE, 1990) não encontraram relação entre a aplicação de fertilizantes e a alimentação em larvas de escarabeídeos. Entretanto, para Spike e Tollefson (1988), a época de aplicação do nitrogênio em relação ao estabelecimento das larvas pode ser crucial. Se o fertilizante for adicionado antes do seu estabelecimento, então a proliferação do sistema radicular pode resultar em maior suprimento alimentar para a larva, com maior sobrevivência desta e aumento nos danos na planta. Se a adição de nitrogênio ocorre após o estabelecimento, então o dano é proporcionalmente menor.

Adaptações e respostas dos insetos às variações dos fatores abióticos e bióticos

Os padrões de respostas de insetos fitófagos à dispersão de recursos no campo dependem: a) do nível de qualidade desse recurso em relação à reprodução e à sobrevivência diferencial (BACH, 1988); b) do comportamento de busca de plantas hospedeiras (RALPH, 1977; BACH, 1988; GREZ; GONZÁLEZ, 1995; MATTER, 1996); c) do grau de variação na concentração de recurso (KAREIVA, 1983); d) da competição

de indivíduos por recursos (ADESIYUN, 1978; McLAIN, 1981); e e) do ataque de inimigos naturais (PRICE et al., 1980).

Insetos rizófagos têm uma fonte alimentar que, embora abundante, pode ter qualidade excepcionalmente baixa. Como estratégia adicional para explorar esse recurso, eles, freqüentemente, têm ciclos de vida longos e, assim, tendem a viver em comunidades vegetais estabelecidas. Nessas comunidades, eles mostram distribuições muito agregadas, em geral correspondendo à binomial negativa. Essa distribuição resulta do fato de o solo ser um ambiente muito heterogêneo e de os insetos serem altamente dependentes da textura, umidade e temperatura do meio, levando à agregação em locais favoráveis. Esse agrupamento significa que é difícil detectá-los e quantificá-los por métodos convencionais de amostragem. Distribuições agregadas podem resultar também do comportamento de oviposição da fêmea. A seleção do local de oviposição é crítica, uma vez que os insetos recém-eclodidos são relativamente imóveis e devem encontrar imediatamente sua fonte de alimento (BROWN; GANGE, 1990).

A preferência da fêmea para oviposição em certas espécies, o crescimento, a sobrevivência e a reprodução da progênie naquelas plantas (desempenho) têm sido os problemas centrais da teoria das relações inseto-planta (THOMPSON, 1988). Esse autor ressalta que vários estudos sugerem hipóteses de que as relações entre preferência para oviposição de fêmeas e desempenho da progênie podem variar sob condições ecológicas e pressões seletivas.

Assim como os adultos, as larvas de *P. japonica* são polípagas, mas tendem a ocorrer como monófagas facultativas em razão de sua mobilidade restrita às raízes das plantas próximas ao local onde a fêmea ovipositou (POTTER; HELD, 2002); fato semelhante ocorre com *Phyllophaga cuyabana* (GARCIA et al., 2003). Grande parte das espécies de Melolonthidae que se alimentam de plantas tem em comum o fato de serem, em geral, polípagas, explorando plantas de diversas famílias, o que favorece sua sobrevivência. Entretanto, esse comportamento de monofagia ou oligofagia circunstancial na fase larval, em razão do comportamento do adulto e da baixa mobilidade das larvas, é comum entre os melolontídeos, sobretudo nos sistemas agrícolas onde a comunidade vegetal tende a ser espacial e temporalmente menos diversificada do que nos sistemas naturais.

Esses hábitos podem influenciar também a fisiologia da larva. Estudos relatados por Potter e Held (2002) mostram que o intestino de larvas de *P. japonica* é alcalino e a atividade de algumas de suas enzimas, como a P450, é passível de indução, tornando-se mais alta sob polifagia facultativa que sob monofagia. O seu intestino contém, ainda, enzimas proteolíticas que podem ser inibidas in vitro. A ingestão crônica de inibidor de tripsina de soja resulta em elevada mortalidade de larvas de *P. japonica* (BROADWAY; VILLANI, 1995).

Se, por um lado, o comportamento do adulto influencia a disponibilidade de alimento para a larva, por outro, a quantidade e a qualidade da dieta do inseto na fase larval podem afetar sua sobrevivência e peso final e, posteriormente, também o tamanho do adulto. Por isso é importante entender como esse efeito ocorre.

A adequação de uma planta ao desenvolvimento larval é função de muitas variáveis, incluindo propriedades químicas e físicas do solo, microhabitat e grau de infestação (JAENIKE, 1978).

A sobrevivência de larvas de *P. cuyabana*, por exemplo, é afetada pela dieta, e a sensibilidade das larvas aos fatores adversos do alimento diminui à medida que a larva cresce. A eficiência ecológica de larvas de *P. cuyabana* que se alimentaram de hospedeiros menos adequados é reduzida basicamente em dois níveis: exploração do recurso (consumo) e eficiência de sua utilização. Em geral, quando se alimentam durante os primeiros instares de hospedeiros não adequados, como algodão e *Crotalaria spectabilis*, as larvas morrem; entretanto, as larvas de 3º instar que consomem raízes dessas plantas são capazes de sobreviver e atingir a diapausa, embora com peso final menor quando comparadas a larvas que se alimentaram de hospedeiros mais adequados, como soja (OLIVEIRA, 1997).

Larvas de *A. bolboceoides* que tiveram acesso à maior quantidade de alimentos e/ou alimentos nutricionalmente mais adequados são capazes de acumular mais reservas e dão origem a insetos maiores, podendo haver variações de até 80 % no comprimento dos adultos (OLIVEIRA, 2005).

Muitos melolontídeos rizófagos usam a estratégia da diapausa como resposta fisiológica a condições adversas, como temperatura e umidade desfavoráveis, mas não necessariamente à escassez de alimentos. O fenômeno da diapausa em larvas de terceiro instar, dentro do gênero *Phyllophaga*, é comum, acontecendo sempre por ocasião do período de inverno, constituindo uma estratégia ecológica de sobrevivência às adversidades temporárias impostas por alterações no ambiente (RITCHER, 1958; LIM et al., 1980; MORÓN, 1986). A existência de diapausa foi demonstrada para espécies de Melolonthidae que ocorrem no Brasil, mais especificamente para *P. cuyabana* (SANTOS, 1992) e *Phytalus sanctipauli* Blanch. (REDAELLI et al., 1996), tratando-se esta última, possivelmente, de *P. triticophaga* (SALVADORI, 1999b).

Muitos Coleoptera não se alimentam durante a diapausa ou consomem apenas quantidades muito pequenas de forma intermitente (GUERRA; BISHOP, 1962; SIEW, 1966; HODEK, 1967). Conseqüentemente, o peso final da larva no início da diapausa pode reduzir as chances de sua sobrevivência durante o inverno. De acordo com Tauber et al. (1986), parte do alimento ingerido pelos insetos antes do início da diapausa é acumulada como reserva de energia, na forma de gordura, para ser consumida durante esse período até a reprodução.

O fenômeno da diapausa em larvas de terceiro instar, dentro do gênero *Phyllophaga*, é comum, acontecendo sempre no outono e inverno e constituindo-se numa estratégia ecológica de sobrevivência às adversidades temporárias impostas por alterações no ambiente (RITCHER, 1958; LIM et al., 1980; MORÓN, 1986). As larvas diminuem gradativamente suas atividades e cessam a alimentação, a despeito da existência de alimento. No início dessa fase, as larvas aprofundam-se no solo e preparam uma câmara individual e impermeável, moldada provavelmente com saliva (MORÓN, 1986; SANTOS, 1992), onde permanecem até a maturação sexual dos adultos.

Embora muitas larvas de *P. cuyabana* menos pesadas, por causa da exploração de raízes nutricionalmente menos adequadas, sejam capazes de sobreviver ao longo período de diapausa (SANTOS, 1992; OLIVEIRA, 1997), a probabilidade de darem origem a adultos com baixa fecundidade é alta, uma vez que o crescimento reduzido da larva pode afetar não só o adulto como a próxima geração de larvas (SLANSKY JÚNIOR; SCRIBER, 1985; HONEK, 1993).

Conclusões e sugestões de pesquisa nos contextos básico e aplicado

Os insetos rizófagos podem ter considerável importância no contexto dos danos que causam à agricultura, de seu impacto indireto nos processos que ocorrem acima do solo ou, até mesmo, de seu possível uso no controle biológico de plantas daninhas (JOHNSON; GREGORY, 2006).

Entre esses insetos, os melolontídeos destacam-se pelo grande número de espécies que ocorrem nos agroecossistemas. A despeito de sua importância, os aspectos bioecológicos da maioria das espécies que ocorrem como pragas de sistemas agrícolas no Brasil continuam pouco estudados.

As estratégias de vida desses insetos, associando ciclos biológicos, geralmente longos, a uma grande diversidade de hábito alimentar de suas fases imaturas e adultas, tornam esse grupo capaz de explorar agroecossistemas bastante distintos, aumentando suas chances de sobrevivência ao longo do tempo. Importância particular assumem as relações alimentares dos insetos rizófagos em sistemas de exploração agropecuárias que contemplam rotação/sucessão de culturas, integração lavoura e pecuária e manejo conservacionista do solo, todos com amplas e diversificadas possibilidades nutricionais que podem determinar a composição da entomofauna. O conhecimento mais profundo da bioecologia e da nutrição desse grupo certamente será de grande utilidade para definir estratégias de manejo de suas populações nos locais onde, freqüentemente, causam prejuízos às culturas.

Referências

ADESIYUN, A. A. Effects of seedling, density and spatial distribution of oat plants on colonization and development of *Oscinella frit* (Diptera Choloropidae). **The Journal of Applied Ecology**, Oxford, v.15, p. 797-808, 1978.

ÁVILA, C. J.; GOMEZ, S. A. Ocorrência de pragas de solo no Estado de Mato Grosso do Sul. In: REUNIÃO SUL-BRASILEIRA SOBRE PRAGAS DE SOLO, 8., 2001, Londrina. **Anais...** Londrina: Embrapa Soja, 2001. p. 36-41. (Embrapa Soja. Documentos, 172).

BACH, C. E. Patch size and herbivory: mechanisms. **Ecology**, Washington, DC, v. 69, p. 1103-1117, 1988.

- BARBOSA, C. L.; RODRIGUES, S. R.; PUKER, A.; ABOT, A. R. **Estudo do comportamento reprodutivo de *Liogenys fuscus* (Coleoptera: Melolonthidae)**. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE ENTOMOLOGIA. 21., 2006, Recife. **Resumos...** Recife: Sociedade Entomológica do Brasil: Universidade Federal Rural de Pernambuco, 2006. 1 CD-ROM.
- BENTO, J. M. S.; PARRA, J. R. P.; MUCHOVEJ, R. M. C.; ARAÚJO, M. S.; LUCIA, T. M. C. D. Interações entre microrganismos edáficos e pragas de solo. In: SALVADORI, J. R.; ÁVILA, C. J.; DA SILVA, M. T. B. (Org.). **Pragas de solo**. Passo Fundo: Embrapa Trigo; Dourados: Embrapa Agropecuária Oeste; Cruz Alta: Fundacep-Fecotrigo, 2004. p. 99-132.
- BERENBAUM, M. R.; RADOVSKY, F. J.; RESH, V. H. Chemical ecology of phytophagous scarab beetles. **Annual Review of Entomology**, Palo Alto, v. 43, p. 39-61, 1998.
- BROADWAY, R. M.; VILLANI, M. G. Does host range influence susceptibility of herbivorous insects to non-host proteinase inhibitors? **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Dordrecht, v. 76, p. 303-12, 1995.
- BROWN, W. R.; GANGE, A. C. Insect herbivory below ground. **Advances in Ecological Research**, London, UK, v. 20, p. 1-58, 1990.
- CORSO, I. C.; OLIVEIRA, L. J.; DO AMARAL, M. L. B. Ação de inseticidas sobre "coró da soja" (II) (Coleoptera: Scarabaeidae). In: REUNIÃO SUL-BRASILEIRA DE INSETOS DE SOLO, 3., 1991. Chapecó, **Ata...** Chapecó: Empasc, 1991. p.10.
- CROWSON, R. A. **The biology of Coleoptera**. London, UK: Academic Press, 1981. 802 p.
- CURL, E. A.; TRUELOVE, B. **The rhizosphere**. Berlin, DE: Springer-Verlag, 1986. 288 p.
- ENDRÖDI, S. Monographie der Dynastinae (Coleoptera: Lamellicornia). I. Teil. **Entomologische Abhandlungen Museum Tierkunde**, Dresden, v. 33, p. 1-457, 1966.
- FERREIRA, E.; BARRIGOSI, J. A. F. **Cultivo do arroz irrigado no Estado do Tocantins**. Goiânia: Embrapa Arroz e Feijão, 2004. 1 CD-ROM. (Sistemas de Produção, 3).
- FERREIRA, E.; BARRIGOSI, J. A. F. **Insetos orizívoros da parte subterrânea**. Goiânia: Embrapa Arroz e Feijão, 2006. 52 p.
- FUTUYMA, D. J. **Biologia evolutiva**. 2. ed. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Genética. 1992. 646 p.
- GARCIA, M. A.; OLIVEIRA, L. J.; OLIVEIRA, M. C. N. Aggregation behavior of *Phyllophaga cuyabana* (Moser) (Coleoptera: Melolonthidae): Relationships between sites chosen for mating and offspring distribution. **Neotropical Entomology**, Londrina, v. 3, p. 537-542, 2003.
- GASSEN, D. N. Benefícios de escarabeídeos em lavouras sob plantio direto. In: REUNIÃO LATINO-AMERICANA DE SCARABAEIDOLOGIA. 4., 1999, Viçosa. **Memórias...** Londrina: Embrapa Soja; Passo Fundo: Embrapa Trigo; Viçosa: UFV, p. 123-132. 156 p. (Embrapa Soja. Documentos, 126).
- GREZ, A. A.; GONZÁLEZ, R. H. Resource concentration hypothesis: effect of host plant patch size on density of herbivorous insects. **Oecologia**, Berlin, v. 103, p. 471-474, 1995.
- GUERRA, A. A.; BISHOP, J. L. The effect of aestivation on sexual maturation in female alfalfa weevil (*Hypera postica*). **Journal of Economic Entomology**, Lanham, v. 55, p. 747-749, 1962.
- HODEK, I. Bionomics and ecology of predaceous Coccinellidae. **Annual Review of Entomology**, Palo Alto, v. 12, p. 79-104, 1967.

HONEK, A. Intraspecific variation in body size and fecundity in insects: a general relationship. **Oikos**, Copenhagen, v. 66, p. 483-492, 1993.

HONER, M. R.; BIANCHIN, I.; GOMES, A. Com besouro africano, controle rápido e eficiente. In: MANUAL de controle biológico. Rio de Janeiro: Sociedade Nacional de Agricultura. 1992. p. 19-20.

JACKAI, L. E. N.; PANIZZI, A. R.; KUNDU, G. G.; SRIBASTAVA, K. P. Insect pests of soybean in the tropics. In: SINGH, S. R. (Ed.). **Insect pests of foods legumes**. New York: J. Wiley, 1990. p. 91-156.

JACKSON, J. J.; ELLIOTT, N. C. Temperature-dependent development of immature stages of the western corn rootworm, *Diabrotica virgifera virgifera* (Coleoptera: Chrysomelidae). **Environmental Entomology**, Lanham, v. 17, p. 166-171, 1988.

JAENIKE, J. On optimal oviposition behavior in phytophagous insects. **Theoretical Population Biology**, New York, v. 14, p.350-356, 1978.

JOHNSON, S. N.; GREGORY, P. J. Chemically-mediated host-plant location and selection by root-feeding insects. **Physiological Entomology**, Oxford, v. 31, p. 1-13, 2006.

KAREIVA, P. Influence of vegetational texture on herbivore populations resource concentration and herbivore movement. In: DENNO, R. F.; McCLURE, M. S. (Ed.). **Variable plants and herbivores in natural and managed systems**. New York: Academic, 1983. p. 259-289.

LADD JUNIOR, T. L. Japanese beetles (Coleoptera: Scarabaeidae): influence of sugars on feeding response of larvae. **Journal of Economic Entomology**, Lanham, v. 81, p. 1390-93, 1988.

LADD JUNIOR, T. L. Influence of food, age, and mating on production of fertile eggs by Japanese beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). **Journal of Economic Entomology**, Lanham, v. 80, p. 93-95, 1987a.

LADD JUNIOR, T. L. Japanese beetles (Coleoptera: Scarabaeidae): feeding by adults on minor host and nonhost plants. **Journal of Economic Entomology**, Lanham, v. 82, p. 1616-19, 1989.

LADD JUNIOR, T. L. Japanese beetles (Coleoptera: Scarabaeidae): influence of favored food plants on feeding response. **Journal of Economic Entomology**, Lanham, v. 80, p. 1014-17, 1987b.

LADD JUNIOR, T. L.; MCGOVERN, T. P. Japanese beetle: a superior attractant, phenethyl propionate + eugenol +geraniol 3:7:3. **Journal of Economic Entomology**, Lanham, v. 74, p. 665-67, 1980.

LAVELLE, P.; SPAIN, A.V. **Soil ecology**. Dordrecht: Kluwer Academic, 2001. 654 p.

LAWRENCE, J. F.; BRITTON, E. B. **Australian beetles**. Melbourne: Melbourne University, 1994. 192 p.

LIM, K. P.; STEWART, R. K.; YULE, W. N. A historical review of the bionomics and control of *Phyllophaga anxia* (LeConte) (Coleoptera: Scarabaeidae), with special reference to Quebec. **Annals of the Entomological Society of America**, Lanham, v. 25, p. 163-178, 1980.

LOUGHRIN, J. H.; POTTER, D. A.; HAMILTON-KEMP, T. R.; BYERS, M. E. Response of Japanese beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) of leaf volatiles of susceptible and resistant maple species. **Environmental Entomology**, Lanham, v. 26, p. 334-42, 1997.

LOUGHRIN, J. H.; POTTER, D. A.; HAMILTON-KEMP, T. R. Volatile compounds induced by herbivory act as aggregation kairomones for Japanese beetle (*Popillia japonica* Newman). **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 21, p.1457-67, 1995.

LUGINBILL, P.; PAINTER, H. R. May beetle of the United States and Canada. **United States Department of Agriculture Technical Bull**, Washington, DC, v. 1060, 1953. p. 1-103.

MATTER, S. F. Interpatch movement of the red milkweed beetle, *Tetraopes tetraophthalmus*: individual responses to patch size and isolation. **Oecologia**, Berlin, DE, v. 105, p. 447-453, 1996.

McLAIN, D. K. Resource partitioning by three species of hemipteran herbivores on the basis of host plant density. **Oecologia**, Berlin, DE, v. 48, p. 414-417, 1981.

MORÓN, M. A. **El género *Phyllophaga* en México**: morfología, distribución y sistemática supraespecífica (Insecta: Coleoptera). México, DF: Instituto de Ecología, 1986. 344 p. (Publicación, 19).

MORÓN, M. A. **Los Coleoptera Melolonthidae edafícolas en América Latina**. Puebla: Dica-IC-Ben. Univ. Aut. Puebla: Sociedad Mexicana de Entomología, 1996. 180 p.

MORÓN, M. A. Los estados inmaduros de *Dynastes hyllus* Chevrolat (Coleoptera: Melolonthidae, Dynastinae) con observaciones sobre su biología y el crecimiento alométrico del imago. **Folia Entomológica Mexicana**, México, DF, v. 72, p. 33-74, 1987.

MORÓN, M. A. Melolontídeos edafícolas. In: SALVADORI, J. R.; ÁVILA, C. J.; SILVA, M. T. B. da. (Org.). **Pragas de solo**. Passo Fundo: Embrapa Trigo; Dourados: Embrapa Agropecuária Oeste; Cruz Alta: Fundacep-Fecotrig, 2004. p. 133-149.

MORÓN, M. A.; RATCLIFFE, B. C.; DELOYA, C. **Atlas de los escarabajos de México**. Xalapa: Sociedad Mexicana de Entomología-Conabio, 1997. 280 p.

MORÓN, M. A.; ROJAS, C. V. Las especies de *Phyllophaga* en Brasil (Coleoptera: Melolonthidae; Melolonthinae). In: REUNIÃO SUL-BRASILEIRA SOBRE PRAGAS DE SOLO. 8., 2001, Londrina. **Anais...** Londrina: Embrapa Soja, 2001. p. 217-221 (Documentos, 172).

NUNES JUNIOR, J.; OLIVEIRA, L. J.; CORSO, I. C.; FARIAS, L. C. Controle químico de corós (Scarabaeoidea) em soja. In: REUNIÃO DE PESQUISA DE SOJA DA REGIÃO CENTRAL DO BRASIL. 22., 2000, Londrina. **Resumos...** Londrina: Embrapa Soja, 2000. p.58-59.

OLIVEIRA, C. M. **Aspectos bioecológicos do coró-das-hortaliças *Aegopsis bolboцерidus* (Thomson) (Coleoptera: Melolonthidae) no Cerrado do Brasil Central**. Planaltina, DF: Embrapa Cerrados, 2005. 28 p. (Documentos 143).

OLIVEIRA, L. J. **Ecologia comportamental e de interações com plantas hospedeiras em *Phyllophaga cuyabana* (Moser) (Coleoptera: Melolonthidae, Melolonthinae) e implicações para o seu manejo em cultura de soja**. 1997. 148 p. Tese (Doutorado) – Universidade de Campinas, Campinas.

OLIVEIRA, L. J.; BROWN, G. G.; SALVADORI, J. R. Corós como pragas e engenheiros do solo em agroecossistemas. In: WORKSHOP O USO DA MACROFAUNA EDÁFICA NA AGRICULTURA DO SÉCULO XXI: A IMPORTÂNCIA DOS ENGENHEIROS DO SOLO, 2003, Londrina. **Anais...** Londrina: Embrapa Soja, 2003. p. 76-86. (Embrapa Soja. Documentos, 224).

OLIVEIRA, L. J.; GARCIA, M. A. Flight, feeding and reproductive behavior of *Phyllophaga cuyabana* (Moser) (Coleoptera: Melolonthidae) adults. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, DF, v. 38, p. 179-186, 2003.

OLIVEIRA, L. J.; GARCIA, M. A.; HOFFMANN-CAMPO, C. B.; DO AMARAL, M. L. B. Feeding and oviposition preference of *Phyllophaga cuyabana* (Moser) (Coleoptera: Melolonthidae) on several crops. **Neotropical Entomology**, Londrina, v. 36, p. 759-764, 2007.

- OLIVEIRA, L. J.; GARCIA, M. A.; HOFFMANN-CAMPO, C. B.; SOSA- GOMEZ, D. R.; FARIAS, J. R. B.; CORSO, I. C. **Coró-da-soja *Phyllophaga cuyabana***. Londrina: Embrapa Soja, 1997. 30 p. (Embrapa Soja. Circular Técnica, 20).
- OLIVEIRA, L. J.; HOFFMANN-CAMPO, C. B.; GARCIA, M. A. Effect of soil management on the white grub population and damage in soybean. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, DF, v. 35, p. 887-894, 2000.
- OLIVEIRA, L. J.; SANTOS, B.; PARRA, J. R. P.; AMARAL, M. L. B.; MAGRI, D. C. Ciclo biológico de *Phyllophaga cuyabana* (Moser) (Scarabaeidae: Melolonthinae). **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, Londrina, v. 25, p. 433-439, 1996.
- OLIVEIRA, L. J.; SANTOS, B.; PARRA, J. R. P.; HOFFMANN-CAMPO, C. B. Coró-da-soja. In: SALVADORI, J. R.; ÁVILA, C. J.; DA SILVA, M. T. B. (Org.). **Pragas de solo**. Passo Fundo: Embrapa Trigo; Dourados: Embrapa Agropecuária Oeste; Cruz Alta: Fundacep-Fecotrigo, 2004. p. 151-176.
- PAUL, E. A.; CLARK, F. E. **Soil microbiology and biochemistry**. 2nd ed. San Diego: Academic, 1996. 340 p.
- POTTER, D. A.; GORDON, F. C. Susceptibility of *Cyclocephala immaculata* (Coleoptera: Scarabaeidae) eggs and immatures to heat and drought in turf grass. **Environmental Entomology**, Lanham, v. 13, p. 794-799, 1984.
- POTTER, D. A.; HELD, D. W. Biology and management of the Japanese beetle. **Annual Review of Entomology**, Palo Alto, v. 47, p.175-205, 2002.
- PRICE, P.; BOUTON, C. E.; GROSS, P.; MCPHERON, B. A.; THOMPSON, J. N.; WEIS, A. E. Interaction among three trophic levels: Influences of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 11, p. 41-65, 1980.
- RALPH, C. P. Search behavior of large milkweed bug, *Oncopeltus fasciatus* (Hemiptera: Lygaeidae). **Annals of the Entomological Society of América**, Lanham, v. 70, p. 337-342, 1977.
- REDAELLI, L.; DIEFENBACH, L. M. G.; GASSEN, D. N. Morfologia dos órgãos internos de reprodução de *Phytallus sanctipauli* Blanch., 1850 (Coleoptera: Scarabaeidae: Melolonthinae). In: CONGRESSO BRASILEIRO DE ZOOLOGIA, 21., 1996, Porto Alegre. **Resumos...** Porto Alegre: UFRGS-SBZ, 1996. p. 129.
- RÉGINERE, J.; RABB, R. L.; STINNER, R. E. *Popilia japonica*: Effect of soil moisture and texture on survival and development of eggs and first instar grubs. **Environmental Entomology**, Lanham, v. 10, p. 654-660, 1981b.
- RÉGINERE, J.; RABB, R. L.; STINNER, R. E. *Popilia japonica*: Intraspecific competition among grubs. **Environmental Entomology**, Lanham, v. 10, p. 661-662, 1981c.
- RÉGINERE, J.; RABB, R. L.; STINNER, R. E. *Popilia japonica*: Simulation of temperature-dependent development of immatures, and prediction of adult emergence. **Environmental Entomology**, Lanham, v. 10, p. 290-296, 1981a.
- RIDSILL-SMITH, T. J.; PORTER, M. R.; FURNIVAL, A. G. Effects of temperature and developmental stage on feeding by larvae of *Sericesthis nigrolineata* (Coleoptera: Scarabaeidae). **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Dordrecht, v. 18, p. 244-254, 1974.
- RITCHER, P. O. Biology of Scarabaeidae. **Annual Review of Entomology**, Palo Alto, v. 3, p. 311-333, 1958.

SALVADORI, J. R. Influência do manejo de solo e de plantas sobre corós rizófagos, em trigo.

In: REUNIÃO SUL-BRASILEIRA SOBRE PRAGAS DE SOLO. 8., 2001, Londrina. **Anais...** Londrina: Embrapa Soja, 2001, p. 79-89. 329 p. (Embrapa Soja. Documentos, 172).

SALVADORI, J. R. **Coró-do-trigo**. Passo Fundo: Embrapa Trigo, 2000. 56 p. (Embrapa Trigo. Documentos, 17).

SALVADORI, J. R. Efeito de níveis de infestação do coró *Cyclocephala flavipennis* em trigo.

In: REUNIÃO NACIONAL DE PESQUISA DE TRIGO. 18., 1999, Passo Fundo. **Anais...** Passo Fundo: Embrapa Trigo, 1999a. v. 2, p. 570-572.

SALVADORI, J. R. **Manejo de corós em cereais de inverno**. Passo Fundo: Embrapa-CNPT, 1997. 8 p. (Embrapa CNPT. Comunicado Técnico, 3).

SALVADORI, J. R. Manejo do coró-do-trigo (*Phyllophaga triticiphaga*) no Brasil. In: REUNIÃO LATINO-AMERICANA DE SCARABAEIDOLOGIA. 4., 1999, Viçosa, MG. **Memórias...** Londrina: Embrapa Soja; Passo Fundo: Embrapa Trigo; Viçosa: UFV, 1999b p. 106-112. 154 p. (Embrapa Soja. Documentos, 126).

SALVADORI, J. R.; MORÓN, M. A.; PEREIRA, P. R. V. S. Ocorrência de *Demodema brevitarsis* (Coleoptera: Melolonthidae) em soja e em outras culturas, no sul do Brasil. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE ENTOMOLOGIA. 21., 2006, Recife. **Resumos...** Recife: Sociedade Entomológica do Brasil: Universidade Federal Rural de Pernambuco, 2006. 1 CD-ROM.

SALVADORI, J. R.; OLIVEIRA, L. J. **Manejo de corós em lavouras sob plantio direto**. Passo Fundo: Embrapa Trigo, 2001. 88 p. (Embrapa Trigo. Documentos, 35).

SALVADORI, J. R.; PEREIRA, P. R. **Manejo integrado de corós em trigo e em culturas associadas**. Passo Fundo: Embrapa Trigo, 2006. 9 p. (Embrapa Trigo. Comunicado Técnico Online, 203) Disponível em: <http://www.cnpt.embrapa.br/publicacoes/p_co.htm>. Acesso em: 13 ago. 2008.

SALVADORI, J. R.; SILVA, M. T. B. Coró-do-trigo. In: SALVADORI, J. R.; ÁVILA, C. J.; DA SILVA, M. T. B. (Org.). **Pragas de solo**. Passo Fundo: Embrapa Trigo; Dourados: Embrapa Agropecuária Oeste; Cruz Alta: Fundacep-Fecotrig, 2004. p. 211-232.

SANTOS, B. **Bioecologia de *Phyllophaga cuyabana* (Moser 1918) (Coleoptera: Scarabaeidae), praga do sistema radicular da soja [*Glycine max* (L.) Merrill, 1917]**. 1992. 111 p. Tese (Mestrado) – Esalq, Universidade de São Paulo, Piracicaba.

SANTOS, V.; PORTELA, A. C. V.; SALVADORI, D. J.; ÁVILA, C. J. Período de emergência e atividade diária de vôo de adultos de *Liogenys suturalis* (Blanchard, 1851) (Coleoptera: Melolonthidae). In: CONGRESSO BRASILEIRO DE ENTOMOLOGIA, 21., 2006, Recife. **Anais...** Recife: UFPE: SEB. 1 CD-ROM.

SIEW, Y. C. Some physiological aspects of adult reproductive diapause in *Galleruca taneceti* (L.) (Coleoptera: Chrysomelidae). **Transactions of the Royal Entomological Society of London**, London, v. 118, p. 59-374, 1966.

SILVA, M. T. B.; SALVADORI, J. R. Coró-das-pastagens. In: SALVADORI, J. R.; ÁVILA, C. J.; DA SILVA, M. T. B. (Org.). **Pragas de solo**. Passo Fundo: Embrapa Trigo; Dourados: Embrapa Agropecuária Oeste; Cruz Alta: Fundacep-Fecotrig, 2004. p. 191-210.

SILVA, M. T. B.; KLEIN, V. A.; LINK, D.; REINERT, D. J. Influência de sistemas de manejo de solos na oviposição de *Diloboderus abderus* (Sturm) (Coleoptera: Melolonthidae). **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, Londrina, v. 23, p. 543-548, 1994.

- SLANSKY JUNIOR, F.; SCRIBER, J. M. Food consumption and utilization. In: KERKUT, G. A.; GILBERT, L. I. (Ed.). **Comprehensive insect physiology biochemistry and pharmacology**. New York: Pergamon, 1985. p. 87-163.
- SPIKE, B. P.; TOLLEFSON, J. J. Western corn rootworm (Coleoptera: Chrysomelidae) larval survival and damage potential to corn subjected to nitrogen and plant density treatments. **Journal of Economic Entomology**, Lanham, v. 81, p. 1450-1455, 1988.
- STRNAD, S. P.; BERGMAN, M. K. Movement of first-instar western corn rootworms (Coleoptera: Chrysomelidae) in soil. **Environmental Entomology**, Lanham, v. 16, p. 975-978, 1987.
- TASHIRO, H. **Insecta: Coleoptera Scarabaeidae (Larvae)**. In: DINDAL, D. L. (Ed.). **Soil biology guide**. New York: J. Wiley, 1990. p.1191-1210.
- TAUBER, M.L, C.A. TAUBER; S. MASAKI. **Seasonal adaptations of insects**. New York: Oxford, 1986. 411 p.
- TERRA, W. R. Digestão do alimento e suas implicações na biologia dos insetos, p. 67-99. In: PANIZZI, A. R.; PARRA, J. R. P. (Ed.). **Ecologia nutricional de insetos e suas implicações no manejo de pragas**. São Paulo: Manole, 1991. 359 p.
- THOMPSON, H. N. Evolutionary ecology of the relationship between oviposition preference and performance of offspring in phytophagous insects. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Dordrecht, 1988. v. 47, p. 3-14.
- TORRES, C.; ALVARADO, L.; SENIGAGLIESI C, R.; ROSSI; TEJO, H. Oviposición de *Diloboderus abderus* (Sturm) en relación a la roturación del suelo. **IDIA B**, Buenos Aires, v. 32, p. 124-125, 1976.
- TURPIN, F. T.; PETERS, D. C. Survival of southern and western corn rootworm larvae in relation to soil texture. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Dordrecht, v. 64, p. 1448-1451, 1971.
- VAN NOORDWIJK, M.; BROUWER, G. Roots as sinks and sources of nutrients and carbon in agricultural systems. In: BRUSSARD, L.; FERRERA-CERRADO, R. (Ed.). **Soil ecology in sustainable agricultural systems**. Boca Raton: Lewis, 1997. p. 71-89.