



UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA – UnB
FACULDADE UNB DE PLANALTINA – FUP
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS AMBIENTAIS - PGCA

***Helicoverpa armigera* E *Helicoverpa zea* (LEPIDOPTERA:
NOCTUIDAE) NO BRASIL: DISTRIBUIÇÃO TEMPORAL E
HIBRIDIZAÇÃO**

DANIELLY ALBUQUERQUE MEDEIROS RIOS

TESE DE DOUTORADO

Brasília - DF
Dezembro/2021

DANIELLY ALBUQUERQUE MEDEIROS RIOS

***Helicoverpa armigera* E *Helicoverpa zea* (LEPIDOPTERA:
NOCTUIDAE) NO BRASIL: DISTRIBUIÇÃO TEMPORAL E
HIBRIDIZAÇÃO**

Tese de Doutorado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais da Universidade de Brasília como requisito para a obtenção do título de Doutor em Ciências Ambientais.

Área de concentração: Estrutura, dinâmica e conservação ambiental

Linha de Pesquisa: Manejo e Conservação dos Recursos Naturais

Orientador: Profa. Dra. Vânia Ferreira Roque-Specht

Coorientador: Dr. Alexandre Specht (Embrapa Cerrados, Planaltina-DF)

Brasília, DF

Dezembro/2021

Ficha catalográfica elaborada automaticamente,
com os dados fornecidos pelo(a) autor(a)

RR586h Rios, Danielly Albuquerque Medeiros
Helicoverpa armigera e Helicoverpa zea (Lepidoptera:
Noctuidae) no Brasil: Distribuição Temporal e Hibridização /
Danielly Albuquerque Medeiros Rios; orientador Vânia
Ferreira Roque-Specht ; co-orientador Alexandre Specht. --
Brasília, 2021.
92 p.

Tese (Doutorado - Doutorado em Ciências Ambientais) --
Universidade de Brasília, 2021.

1. Entomologia. 2. Manejo integrado de pragas. 3.
Hibridização. 4. Flutuação populacional de insetos praga. 5.
Helicoverpa. I. Ferreira Roque-Specht , Vânia, orient. II.
Specht, Alexandre, co-orient. III. Título.

***Helicoverpa armigera* E *Helicoverpa zea* (LEPIDOPTERA:
NOCTUIDAE) NO BRASIL: DISTRIBUIÇÃO TEMPORAL E
HIBRIDIZAÇÃO**

Danielly Albuquerque Medeiros Rios

BANCA EXAMINADORA

Profa. Dra. Vânia Ferreira Roque-Specht - Orientadora
(Faculdade UnB Planaltina, Universidade de Brasília, Planaltina, Distrito Federal, Brazil)

Prof. Dra. Marina Regina Frizzas
(Universidade de Brasília UnB, Distrito Federal, Brazil)

Dra. Cintia Carla Niva
(Embrapa Cerrados, Planaltina, DF, Brazil)

Dr. Charles Martins de Oliveira
(Embrapa Cerrados, Planaltina, DF, Brazil)

AGRADECIMENTOS

A Deus, “porque Ele é bom, porque eterna é a sua misericórdia” (Sl 117). “O Senhor é a minha força e o meu escudo, nele o meu coração confia e dele recebo ajuda. Meu coração exulta de alegria e para sempre lhe darei graças” (Sl 27).

Ao meu esposo Francisco José e aos meus filhos Mateus e Miguel, pela imensurável fé, pelo incondicional amor, paciente compreensão e fundamental apoio na minha vida. Vocês são a minha base e a minha fortaleza.

Aos meus pais, Odecylio e Eliza, às minhas irmãs Rita de Cássia, Juliana e Socorro. Apesar da distância sempre estivemos juntos dividindo alegrias, vencendo tristezas e conquistando vitórias. Amo vocês!

À minha amiga Valdirene Arruda de Mesquita (in memoriam) que foi minha força no processo de inscrição, no dia da seleção e durante toda fase experimental da pesquisa. Quando você pensava que eu cuidava de você, era você que cuidava de mim. Sei que hoje festeja comigo do céu, essa conquista é nossa! Eterna gratidão por seu exemplo de vida e resignação.

À minha orientadora Profª. Dra. Vânia Ferreira Roque-Specht e ao meu co-orientador Dr. Alexandre Specht pelos ensinamentos em Entomologia, contribuição nos manuscritos, paciência, dedicação no percurso do curso e amizade. Meu muito obrigada.

Aos membros da banca, Dra. Marina Regina Frizzas, Dra. Cintia Carla Niva e Dr. Charles Martins de Oliveira que aceitaram prontamente avaliar e contribuir com sugestões e críticas para o aprimoramento desta tese e minha formação acadêmica. Meu afeto e sincera gratidão.

A Universidade de Brasília (UnB), Faculdade UnB Planaltina – FUP e ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais (PPGCA) pela oportunidade de cursar o doutorado e assim obter crescimento profissional.

À Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária - Embrapa Cerrados, pela colaboração na realização desse trabalho, o qual foi desenvolvido no laboratório de Entomologia com todo suporte para as etapas experimentais.

À Fundação de Apoio a Pesquisa do Distrito Federal (FAPDF) pela concessão da bolsa de pesquisa.

Helicoverpa armigera e *Helicoverpa zea* (Lepidoptera: Noctuidae) NO BRASIL: DISTRIBUIÇÃO TEMPORAL E HIBRIDIZAÇÃO

RESUMO

O gênero *Helicoverpa* Hardwick, 1965 (Lepidoptera: Noctuidae: Heliethinae) é cosmopolita e compreende insetos praga de grande importância. *Helicoverpa zea* (Boddie, 1850) é nativa e, historicamente, é a principal espécie praga do gênero no Brasil. Em 2013 foi reportada pela primeira vez no País a presença de *H. armigera* (Hübner, 1805), espécie até então restrita ao Velho Mundo, morfológicamente semelhante a *H. zea*, dificultando a diferenciação e manejo de ambas. Estudos indicaram que *H. armigera* já estava em território brasileiro desde 2008 e, nas safras 2012/2013, causou elevados prejuízos em diferentes culturas, fato que desencadeou a necessidade de se estudar a distribuição temporal de *H. zea* e *H. armigera*, considerando sua incidência em agrossistemas. A estreita relação filogenética entre *H. armigera* e *H. zea* sugere que em condições de simpatria ocorre fluxo gênico interespecífico entre essas espécies. Assim, a possibilidade de hibridização, agora em condições naturais, desperta interesse sobre os mecanismos genéticos, reprodutivos, de desenvolvimento e comportamentais. O fato de ambas serem pragas impactantes para diversos cultivos torna o entendimento desses processos de hibridização crucial para o desenvolvimento de estratégias de manejo. Nesse contexto, esta tese objetivou descrever a dinâmica temporal de *H. armigera* e *H. zea* e avaliar a viabilidade e o comportamento de híbridos interespecíficos, subsidiando informações relevantes para o seu manejo. A quantificação dos níveis populacionais de *H. armigera* e *H. zea*, incluindo o grande surto populacional (safra 2012/2013) na região oeste do Estado da Bahia e ao longo de cinco safras (2012/2017) no Distrito Federal indicou que apesar de existirem diferenças populacionais de ambas as espécies ao longo do tempo, ambas ocorrem durante todo o ano, o que em tese permitiria cruzamentos interespecíficos no campo durante a maior parte do ano. Os resultados dos cruzamentos entre *H. armigera* e *H. zea*, em condições laboratoriais indicam que, apesar de restrições, além da hibridização, ocorre formação de indivíduos viáveis e férteis em intercruzamentos (híbridos entre si) e retrocruzamentos. Houve manifestação de vigor híbrido, especialmente com relação ao tempo de desenvolvimento dos imaturos. Por outro lado, as taxas de sobrevivência foram muito baixas para a fase de ovo e iguais ou superiores aos parentais para larvas e pupas. A fertilidade dos híbridos foi aproximadamente metade da observada nos parentais. Os resultados indicam a probabilidade de que a identidade de *H. armigera* e *H. zea* permaneça ao longo do tempo, porém a introgressão gênica entre ambas e sua perpetuação em cruzamentos e retrocruzamentos ocorre de fato. Isso, a longo prazo e ao acaso pode proporcionar a formação e seleção de ecótipos competitivos. Isso indica que, nas áreas onde as duas espécies coexistem, devem ser desenvolvidas ações para reduzir ou prevenir a possibilidade de cruzamentos interespecíficos entre *H. armigera* e *H. zea*, as quais visam principalmente retardar a seleção de possíveis fenótipos híbridos com diversos graus de adaptação a diferentes agrossistemas e/ou resistência a inseticidas químicos ou biológicos.

Palavras-chave: biologia do desenvolvimento, espécies invasoras, flutuação populacional, introgressão, Manejo Integrado de Pragas.

***Helicoverpa armigera* E *Helicoverpa zea* (LEPIDOPTERA: NOCTUIDAE) IN BRAZIL:
TEMPORAL DISTRIBUTION AND HYBRIDIZATION**

ABSTRACT

The genus *Helicoverpa* Hardwick, 1965 (Lepidoptera: Noctuidae: Heliothinae) is cosmopolitan and includes pest insects of great importance. *Helicoverpa zea* (Boddie, 1850) is native and historically is the main pest of the genus in Brazil. In 2013, the presence of *H. armigera* (Hübner, 1805) was reported for the first time in the country, a species until then restricted to the Old World, morphologically similar to *H. zea*, making the differentiation and management of both difficult. Studies indicated that *H. armigera* had already been in Brazilian territory since 2008 and, in the 2012/2013 harvests, it caused high losses in different crops, a fact that triggered the need to study the temporal distribution of *H. zea* and *H. armigera*, considering their accident in agrosystems. The close phylogenetic relationship between *H. armigera* and *H. zea* determined that under sympatry conditions there is an interspecific gene flow between these species. Thus, the possibility of hybridization, now under natural conditions, raises interest in genetic, reproductive, developmental and behavioral mechanisms. The fact that both are impacting pests for different crops makes the understanding of these hybridization processes crucial for the development of management strategies. In this context, this thesis aimed to describe the temporal dynamics of *H. armigera* and *H. zea* and to evaluate the viability and behavior of interspecific hybrids, providing information relevant to their management. The quantification of population levels of *H. armigera* and *H. zea*, including the large population outbreak (2012/2013 harvest) in the western region of the State of Bahia and over five harvests (2012/2017) in the Federal District indicated that despite there are population differences of both species over time, the two occurrences throughout the year, which in theory would allow interspecific crosses in the field during most of the year. The results of crosses between *H. armigera* and *H. zea*, under laboratory conditions, indicate that, despite restrictions, in addition to hybridization, there is formation of desirable viable and fertile in intercrosses (hybrids with each other) and backcrosses. There was a manifestation of hybrid vigor, especially in relation to the immatures' developmental time. On the other hand, the rates were very low for the egg stage and equal or superior to the parental ones for larvae and pupae. The fertility of the hybrids was approximately half of that observed in the parental ones. The results indicate a probability that the identity of *H. armigera* and *H. zea* remains over time, but the genetic introgression between them and its perpetuation in crosses and backcrosses does occur. This, a long term and chance, can provide a formation and selection of competitive ecotypes. This indicates that, in areas where the two species coexist, actions must be developed to reduce or prevent the possibility of interspecific crosses between *H. armigera* and *H. zea*, which are mainly aimed at delaying the selection of possible hybrid phenotypes with different degrees of adaptation to different agrosystems and/or resistance to chemical or biological insecticides.

Key words: developmental biology, invasive species, population fluctuation, introgression, Integrated Pest Management.

SUMÁRIO

RESUMO.....	5
ABSTRACT	6
LISTA DE FIGURAS.....	8
LISTA DE TABELAS.....	10
APRESENTAÇÃO GERAL.....	11
REFERÊNCIAS.....	17
CAPÍTULO 1	
<i>Helicoverpa armigera</i> (HÜBNER) (LEPIDOPTERA: NOCTUIDAE) NO BRASIL: O GRANDE SURTO MONITORADO POR ARMADILHAS LUMINOSAS	23
Resumo	23
Introdução	24
Materiais e métodos.....	26
Resultados	30
Discussão	37
Referências	44
CAPÍTULO 2	
HIBRIDIZAÇÃO DE <i>Helicoverpa armigera</i> E <i>Helicoverpa zea</i>: RESTRIÇÕES, HETEROSE E IMPLICAÇÕES PARA O MANEJO DE PRAGAS	55
Resumo	55
Introdução	56
Materiais e métodos.....	57
Resultados	61
Discussão.....	68
Referências	76
CONSIDERAÇÕES FINAIS	88
ANEXO	91

LISTA DE FIGURAS

APRESENTAÇÃO GERAL

Figura 1 Distribuição de *Helicoverpa armigera* e *Helicoverpa zea* na América do Sul em 13/04/2021..... 14

CAPÍTULO 1 - *Helicoverpa armigera* (HÜBNER) (LEPIDOPTERA: NOCTUIDAE) NO BRASIL: O GRANDE SURTO MONITORADO POR ARMADILHAS LUMINOSAS

Figura 1 Peso (toneladas) de ingredientes ativos de inseticidas formalmente aplicados por ano e a proporção (%) em relação ao total formulado de produtos fitossanitários utilizados no Brasil entre 2011 e 2016 (IBAMA, 2020) 25

Figura 2 No eixo esquerdo, variáveis meteorológicas em cinco estações de cultivo (julho de 2012 a junho de 2017): média mensal de umidade relativa (linha pontilhada); temperatura máxima (linha tracejada); temperatura mínima (linha tracejada longa); precipitação acumulada semanal (linha contínua). No eixo direito, nas barras cinzas, o Índice Oceanic Niño (ONI). Valores acima de 0,5 correspondem ao El Niño, abaixo de -0,5 correspondem a La Niña e entre 0,5 e -0,5 são considerados neutros (NOAA 2020).. 29

Figura 3 Número médio e erro padrão de mariposas *Helicoverpa armigera* coletadas usando armadilhas luminosas em áreas de milho (χ^2 1.200, $p = 0,257$), soja (χ^2 5.856, $p = 0,016$) e algodão (χ^2 7.417, $p = 0,006$), em São Desidério, região oeste do Estado da Bahia, em fevereiro (coluna cinza) e março (coluna branca) de 2013. As comparações entre meses por cultura foram realizadas utilizando-se o teste Kruskal-Wallis ($p = 0,05$).. 31

Figura 4 Abundância específica de *Helicoverpa armigera* (colunas cinzas; letras maiúsculas) e *Helicoverpa zea* (colunas brancas; letras minúsculas), precipitação acumulada (mm^3/m^2 ; linhas horizontais pretas) em cinco safras (julho de 2012-junho de 2017), e precipitação esperada de acordo com a Normal Climatológica 1974-2004 (linha tracejada) (Silva et al., 2014). Comparações entre as safras, por espécies de *Helicoverpa*, realizadas utilizando o teste Kruskal-Wallis ($p = 0,05$), e o número médio de mariposas capturadas utilizando armadilhas luminosas em cinco noites, na Estação Experimental da Embrapa Cerrados, Planaltina, Distrito Federal, Brasil 34

Figura 5 Circular plot da abundância de *Helicoverpa armigera* e *Helicoverpa zea*. Mariposas coletadas em armadilhas luminosas em cinco safras (julho de 2012 a junho de 2017), na Estação Experimental da Embrapa Cerrados, Planaltina, Distrito Federal,

Brasil. Cada triângulo representa a abundância observada de cada mês e a seta indica a tendência para a maior abundância 35

Figura 6 Área cultivada de soja no Brasil em cada safra (CONAB, 2018). Cada coluna representa a área total cultivada em soja e a área sombreada em cada coluna representa a área cultivada com soja *Bt* (Rally da Safra, 2018) 41

CAPÍTULO 2 - HIBRIDIZAÇÃO DE *Helicoverpa armigera* E *Helicoverpa zea*: RESTRIÇÕES, HETEROSE E IMPLICAÇÕES PARA O MANEJO DE PRAGAS

Figura 1. Box plots mostrando duração (dias) para **Ha** – *Helicoverpa armigera*, **H_z** – *H. zea* e suas cruzes (**C1** – ♀ *H. zea* × ♂ *H. armigera*, **C2** – ♀ *H. armigera* × ♂ *H. zea*); intercross (**IC1** – ♂ C1 × ♀ C1) e backcrosses (**BC2** – ♂ C1 × ♀ *H. zea*, **BC3** – ♀ C1 × ♂ *H. armigera*, **BC4** – ♀ C1 × ♂ *H. zea*, **BC5** – ♂ C2 × ♀ *H. armigera*, **BC6** – ♂ C2 × ♀ *H. zea*) paralarvas – χ^2 407,87, $p < 0,001$; pré-pupae χ^2 213,30, $p < 0,001$ e pupae χ^2 353,52, $p < 0,001$. Diferentes letras minúsculas acima das caixas indicam diferenças significativas (teste de Kruskal-Wallis seguido pelo teste de comparação múltipla de Dunn; consulte texto para detalhes). As barras superiores e inferiores indicam percentis 90 e 10, respectivamente. Os topos e as bases das caixas indicam percentis 75 e 25, respectivamente. A barra horizontal dentro de uma caixa indica a mediana e × em uma caixa indica o tempo médio de desenvolvimento 64

Figura 2. Box plots mostrando duração (dias) para **Ha** – *Helicoverpa armigera*, **H_z** – *H. zea* e suas cruzes (**C1** – ♀ *H. zea* × ♂ *H. armigera*, **C2** – ♀ *H. armigera* × ♂ *H. zea*); intercross (**IC1** – ♂ C1 × ♀ C1) e backcrosses (**BC2** – ♂ C1 × ♀ *H. zea*, **BC3** – ♀ C1 × ♂ *H. armigera*, **BC4** – ♀ C1 × ♂ *H. zea*, **BC5** – ♂ C2 × ♀ *H. armigera*, **BC6** – ♂ C2 × ♀ *H. zea*) de estágios imaturos de desenvolvimento (larvas, pré-pupas e pupas). Diferentes letras minúsculas acima das caixas indicam diferenças significativas (teste de Kruskal-Wallis seguido pelo teste de comparação múltipla de Dunn; consulte texto para detalhes). As barras superiores e inferiores indicam percentis 90 e 10, respectivamente. Os topos e as bases das caixas indicam percentis 75 e 25, respectivamente. A barra horizontal dentro de uma caixa indica a mediana e × dentro de uma caixa indica o tempo médio de desenvolvimento 65

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO 1 - *Helicoverpa armigera* (HÜBNER) (LEPIDOPTERA: NOCTUIDAE) NO BRASIL: O GRANDE SURTO MONITORADO POR ARMADILHAS LUMINOSAS

Tabela 1 Abundância média mensal (\pm SE) de mariposas de <i>Helicoverpa armigera</i> e de <i>Helicoverpa zea</i> capturadas usando armadilha luminosa, em cinco noites, ao longo das cinco safras (julho de 2012 a junho de 2017), na Estação Experimental da Embrapa Cerrados, Planaltina, Distrito Federal, Brasil. Comparações entre as safras e meses, por espécies de <i>Helicoverpa</i> , realizadas utilizando o teste Kruskal-Wallis ($p < 0,05$)	32
Tabela 2 Estatística descritiva derivada da análise circular da abundância de mariposas de <i>Helicoverpa armigera</i> e <i>Helicoverpa zea</i> coletadas com armadilhas luminosas, em cinco noites em cada lua nova, em cinco safras (julho de 2012 a junho de 2017), na Estação Experimental da Embrapa Cerrados, Planaltina, Distrito Federal, Brasil	33
Tabela 3 Coeficientes do modelo de regressão múltipla de Poisson calculados para as variações mensais no número médio de mariposas coletadas em cinco safras (julho de 2012 a junho de 2017), na Estação Experimental da Embrapa Cerrados, Planaltina, Distrito Federal, Brasil, consideradas variáveis preditoras para fatores climáticos e o Índice Oceânico Niño (ONI)	36

CAPÍTULO 2 - HIBRIDIZAÇÃO DE *Helicoverpa armigera* E *Helicoverpa zea*: RESTRIÇÕES, HETEROSE E IMPLICAÇÕES PARA O MANEJO DE PRAGAS

Tabela 1. Cruzamentos intraespecíficos e interespecíficos entre <i>Helicoverpa armigera</i> e <i>Helicoverpa zea</i> para comparar parâmetros biológicos e reprodutivos	59
Tabela 2. Fecundidade e sobrevivência dos estágios de desenvolvimento e heterose (entre parênteses), razão sexual e número de fêmeas produzidas por geração (NFG) de <i>Helicoverpa armigera</i> , <i>Helicoverpa zea</i> , e híbridos de cruzamentos (C), intercruzamentos (IC) e retrocruzamentos (BC) criados em condições controladas (25 ± 1 °C, $70 \pm 10\%$ RH, regime de luz L:D 14:10 h), Planaltina, Distrito Federal, Brasil.....	66
Tabela 3. Média e heterose (entre parênteses) do tempo de desenvolvimento de espécies parentais e híbridos de <i>Helicoverpa armigera</i> e <i>Helicoverpa zea</i> criados em condições controladas (25 ± 1 °C, $70 \pm 10\%$ RH, fotoperíodo L:D 14:10 h), Planaltina, Distrito Federal, Brasil	67

APRESENTAÇÃO GERAL

O Brasil tem se destacado no setor agrícola devido à crescente produção de grãos, sendo a soja, cana-de-açúcar e milho as lavouras que têm o maior impacto na economia do Brasil. A soja foi uma das culturas que mais contribuíram para o recorde da safra em 2020 com crescimento de 6,5% na comparação com o ano de 2019, sendo a produção do milho também destaque com alta de 3,2% na área cultivada (IBGE, 2021). No entanto, a combinação de fatores que se relacionam pode interferir no agronegócio e influenciar perdas econômicas, como por exemplo, o crescimento do custo de produção, a redução de preços de produtos importantes e principalmente os danos causados por pragas nas safras, sendo a presença de lagartas do gênero *Helicoverpa* (Lepidoptera: Noctuidae: Heliiothinae) um dos principais problemas que os agricultores encontram no plantio.

A crescente ocorrência de insetos praga em altas densidades populacionais nas culturas agrícolas deve-se principalmente à área de plantas hospedeiras, que servem como abrigo e fonte de alimentação, permitindo que as pragas se estabeleçam e permaneçam na área do cultivo regularmente (Braga, 2013). Alguns fatores impulsionam o ataque de pragas nos diferentes cultivos agrícolas, como extensiva monocultura, falta de rotação de culturas nos agro ecossistemas, ausência de medidas de controle específicas, plantio em regiões ou estações favoráveis ao ataque de pragas, uso inadequado de inseticidas (Picanço, 2000), dentre outros. Iniciativas vem consolidando o uso de técnicas para auxiliar na prospecção de locais mais favoráveis ao ataque de pragas de importância econômica, apoiadas em informações biológicas e na localização de cultivos hospedeiros preferenciais (Pessoa et al., 2016; Fidelis et al., 2019).

As espécies *Helicoverpa zea* (Boddie, 1850) e *Helicoverpa armigera* (Hübner, 1805) apresentam lagartas vorazes e prejudiciais à agricultura, devido às suas características biológicas e ecológicas como polifagia, alta fecundidade, elevada mobilidade das lagartas e migração dos indivíduos adultos, além de capacidade de sobrevivência em ambientes instáveis e de adaptar-se a mudanças sazonais do clima (Pedgley, 1985; Fitt, 1989; Zalucki et al., 1994; Ali et al., 2009; Cunningham e Zalucki, 2014). A ação desses insetos-praga tem causado perdas econômicas significativas aos sistemas de produção que integram o cultivo de algodão, soja e milho (Paula-Moraes et al., 2017).

Helicoverpa zea é encontrada em todo o hemisfério ocidental, e conhecida como uma das principais pragas de variadas culturas agrícolas (Cohen et al., 1988). Além do milho e

algodão, ataca outros vegetais nativos e cultivados, incluindo gramíneas, solanáceas, leguminosas, frutíferas e hortaliças. O hábito alimentar diversificado e a sua capacidade de percorrer longas distâncias (Wolf et al., 1990; Westbrook et al., 1997) dificultam a implementação de um programa de manejo integrado do inseto.

Helicoverpa armigera, após a invasão e dispersão no Continente Americano (Czepak et al., 2013; Specht et al., 2013; EFSA, 2014; Murúa et al., 2014; Kriticos et al., 2015; Chakroun et al., 2016) é considerada cosmopolita. Tinha distribuição restrita ao Velho Mundo e é comumente citada na literatura como “Old World (African) bollworm”, “Cotton bollworm”, “Corn earworm” (Lammers e Macleod, 2007) ou “Tomato fruit worm” (Lin e Yun-Che, 2010). A espécie é reconhecida como uma das mais devastadoras pragas agrícolas em todo o mundo (Cunningham e Zalucki, 2014). Além da polifagia, sua grande ameaça como praga-chave em várias culturas (Cunningham e Zalucki, 2014) se deve às altas taxas de reprodução e à sua capacidade de sobrevivência em vários habitats (Zalucki et al., 1994), podendo apresentar habilidade de adaptação sob condições adversas de umidade e temperatura (Ali et al., 2009). Outros fatores que elevam sua importância como praga agrícola estão relacionados à resistência a grupos de inseticidas (Zalucki et al., 1986; Moral Garcia, 2006) e a plantas que expressam proteínas Bt (Chakroun et al., 2016; Dourado et al., 2016).

As lagartas de *H. zea* e *H. armigera* tem causado danos econômicos no Brasil (Brasil, 2014). Nas safras 2011/2012 e 2012/2013 quando ocorreram surtos populacionais de representantes de *Helicoverpa* em diversas regiões e culturas no Brasil, houve a identificação específica e registro oficial de *H. armigera* no continente Sul-americano (Czepak et al., 2013; Specht et al., 2013), esta espécie, até então considerada praga quarentenária exótica ausente. Estudos posteriores indicaram que a similaridade morfológica com *H. zea*, fez com que *H. armigera* fosse identificada e registrada pelo menos cinco anos após sua introdução no Brasil (Leite et al., 2014; Sosa-Gómez et al., 2016). A dinâmica populacional de *H. armigera* e *H. zea* demanda também estudos de distribuição temporal, assim dizendo, a ocorrência dessas espécies na escala temporal considera além do cultivo hospedeiro, os fatores geográficos e ecológicos, como temperatura, eventos climáticos, dispersão dos indivíduos e interação social. O uso de séries temporais permite a exploração de mudanças nos níveis populacionais e intraespecíficos ao longo do tempo (Habel et al., 2014), bem como fornece informações importantes para entender quais forças determinam os eventos demográficos e declínios populacionais e testar quais as causas da distribuição dos insetos ao longo do tempo numa determinada área. Entretanto, apesar das vantagens que esses modelos apontam, o número de publicações que

incorporam dados temporais relacionados é muito menor que aqueles que incorporam amostragens espaciais. Menor ainda tem sido o número de pesquisas que incorporam ambas as escalas de espaço e tempo. Possivelmente, isso ocorre por causa da dificuldade de se obter amostras temporais e de analisá-las (Habel et al., 2014).

Considerando a trajetória espaço-temporal de *Helicoverpa* no Brasil, observa-se, como antes mencionado, interferências no desenvolvimento da lavoura, além de, prejuízos econômicos das espécies *H. armigera* e *H. zea* ao longo do tempo. A ocorrência de *H. armigera* teve início em 2012 no Estado da Bahia nas lavouras de algodão e soja (Ávila et al., 2013; Czepak et al., 2013; Specht et al., 2013), feijão, feijão caupi, milho e sorgo (Lima et al., 2015) gerando perdas expressivas de produção. No ano de 2013 foi identificado surto no oeste da Bahia de *H. armigera* (BRASIL, 2013), e ocorrência em trigo de Campo Mourão, RS (Schneider & Dutra, 2013), em Goiás e Mato Grosso (Czepak et al., 2013). Ferramentas moleculares demonstraram também ocorrência de *H. armigera* no Maranhão, Mato Grosso do Sul e Piauí (Leite et al., 2014; Mastrangelo et al., 2014). Em 2017 o Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento (MAPA) declarou por um ano estado de emergência fitossanitária relativo ao risco de surto da lagarta *H. armigera* no estado de Mato Grosso do Sul, para implementação do plano de supressão da praga e adoção de medidas urgentes (BRASIL, 2017).

A ação negativa de *H. zea* tem sido considerada mais restrita no Brasil, atacando principalmente a cultura de milho (Leite et al., 2014) e geralmente coabita cultivares com *H. armigera*. Sendo importante praga no continente americano, *H. zea* apresenta menor importância econômica que *H. armigera* quando comparada a maior abrangência de hospedeiros de *H. armigera* e por consequência de maior dano nas culturas, além de outros fatores já mencionados, como grande dispersão e tolerância/resistência a inseticidas e plantas geneticamente modificadas (Martin et al., 2005; Yang et al., 2013), dentre outros. No Brasil, *H. zea* tem sido registrada essencialmente em culturas de milho, com a exceção de alguns indivíduos coletados em culturas de algodão, onde as lagartas foram encontradas junto com as de *H. armigera* (Leite et al., 2014). Em 2017 *H. zea* foi encontrada no sudeste de Minas Gerais (Zona da Mata) em espigas de milho, e ainda coexistindo com *H. armigera* nos mesmos campos (Pinto et al., 2017).

Atualmente, no Brasil, *H. armigera* está presente nos Estados de Roraima, Amapá, Maranhão, Piauí, Bahia, Goiás, Distrito Federal, Espírito Santo, Minas Gerais, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, São Paulo, Paraná e Rio Grande do Sul; e *H. zea* nos Estados do Pará, Roraima, Ceará, Pernambuco, Distrito Federal, Goiás, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul,

Minas Gerais, Rio de Janeiro, São Paulo, Santa Catarina, Paraná e Rio Grande do Sul (EPPO, 2021) (Fig. 1).

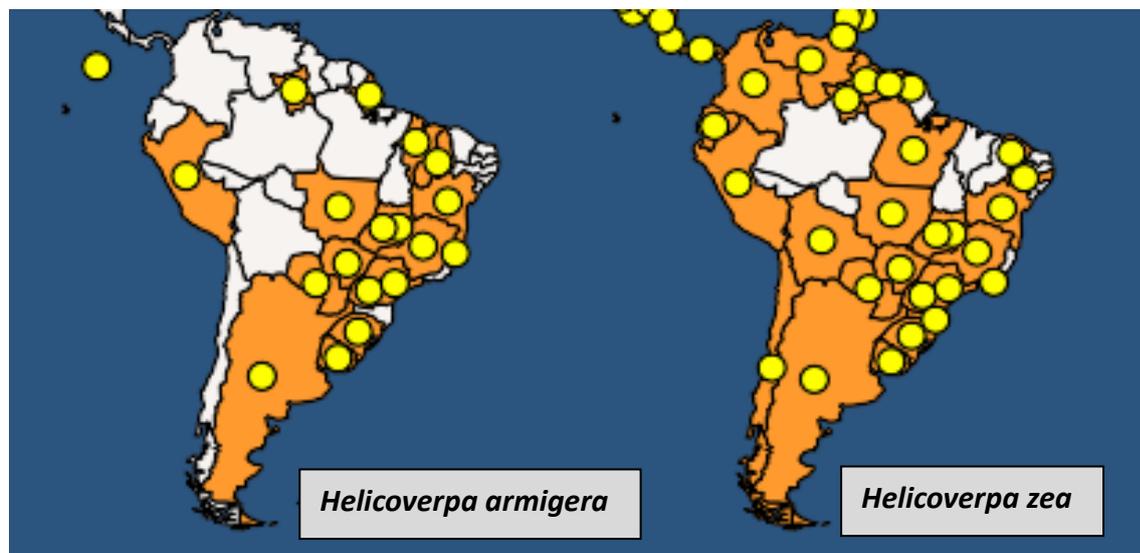


Figura 1 Distribuição de *Helicoverpa armigera* e *Helicoverpa zea* na América do Sul em 13/04/2021.

Fonte: EPPO (2021)

Análises demográficas indicaram expansão das populações de *H. armigera* e *H. zea* no território brasileiro (Leite et al., 2014), esses dados com a disseminação de *Helicoverpa* pela América do Sul, destacam a capacidade de invasão e adaptabilidade dessas mariposas. Um fator importante que contribui para o status de praga dessas espécies é a capacidade de dispersão por meio do movimento de longo alcance, o qual pode ocorrer tanto por migração (Raulston et al., 1986; Farrow e Daly, 1987; Gregg et al., 1995; Feng et al., 2004; Feng et al., 2005; Feng et al., 2009) como através do comércio internacional (Tay et al., 2017). Esses movimentos facilitam a uma elevada mistura populacional e diversidade genética, com importantes implicações econômicas de controle na paisagem agrícola de hoje. Apesar do desenvolvimento de ferramentas de modelagem de trajetórias, juntamente com tecnologias complementares que podem ser adotadas para prever o surgimento de *Helicoverpa*, terem avançado nos últimos anos (Chapman et al., 2010; Drake et al., 2012; Durr et al., 2015; Stein et al., 2015), ainda sabemos relativamente pouco sobre as trajetórias populacionais ou rotas migratórias de *Helicoverpa*. Aqui, consideramos a distribuição temporal de *H. zea* e *H. armigera*, cujos dados foram obtidos em amostragens mensais de mariposas, capturadas em armadilha luminosa, simultaneamente, no oeste da Bahia e no Distrito Federal.

Estudos filogenéticos, morfológicos e ecológicos têm associado *H. armigera* e *H. zea* como espécies estreitamente relacionadas (Pogue, 2013; Leite et al., 2014), por apresentarem biologia e hábitos ecológicos semelhantes, a coexistência em campo amplia a possibilidade de acasalamentos interespecíficos. Pinto et al. (2017) identificaram a coexistência de *H. armigera* e *H. zea* em culturas de milho em Viçosa, sudeste de Minas Gerais - Brasil e evidência de híbridos dessas espécies foi comprovada em laboratório, com a geração de descendentes férteis (Hardwick, 1965; Laster e Hardee, 1995; Laster e Sheng, 1995; Tay et al., 2013), sendo também relatada detecção em condições naturais por Gonçalves et al. (2019). Essas evidências sugerem atenção sobre a formação de novas combinações de genes adaptativos após a hibridação com a *H. zea*, como resultado seria uma prole híbrida de maior aptidão (viabilidade e taxa de desenvolvimento) em relação aos pais, característica conhecida como heterose, ou vigor híbrido, proposta inicialmente por Shull em 1914 (Shull, 1948). Sobre essa possibilidade, Anderson et al. (2018) citaram que a hibridação entre *H. armigera* e *H. zea* pode contribuir significativamente com a maior capacidade adaptativa e invasiva, resistência a inseticidas (Walsh et al., 2018), podendo ocasionar um aumento em suas propriedades como praga de culturas agrícolas.

Etapas típicas no manejo de pragas, como identificação de insetos, monitoramento e controle, provavelmente são afetadas pelo fluxo gênico e pela introgressão adaptativa mediada por hibridização, sendo as consequências da hibridização diretamente relevantes para os aspectos da biologia da conservação e da agricultura (Gompert e Buerkle, 2016). Essas informações podem auxiliar a prever a capacidade dessas espécies e indivíduos de explorar os agroecossistemas (Cunningham e Zaluncki, 2014). Assim, o estudo da relação interespecífica entre *H. armigera* e *H. zea* é relevante para a compreensão da dinâmica populacional e da competição e relação dessas duas espécies, especialmente de seus híbridos. Além disso, o estudo pode se tornar essencial para o entendimento e desenvolvimento de estratégias de manejo, uma vez que a transferência de genes com potencial adaptativo é uma realidade em zonas de hibridização (Abbott et al., 2013).

Esta tese objetivou descrever a dinâmica temporal de *H. armigera* e *H. zea* capturadas em armadilha luminosa, simultaneamente, no oeste da Bahia e no Distrito Federal e avaliar a viabilidade e comportamento de híbridos interespecíficos criados em laboratório, contribuindo com informações relevantes para o seu manejo.

Para atingir esses objetivos, esta tese foi estruturada em dois capítulos.

O primeiro avaliou as variações populacionais de *H. armigera* e *H. zea* no Distrito Federal e oeste da Bahia, Brasil. O manuscrito intitulado “*Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) no Brasil: o grande surto monitorado por armadilhas luminosas” foi publicado em janeiro do ano 2021, na revista *Neotropical Entomology*.

O segundo aborda a hibridização entre *H. armigera* e *H. zea* considerando cruzamentos e retrocruzamentos e efeitos na progênie. O manuscrito intitulado “Hibridização de *Helicoverpa armigera* e *Helicoverpa zea*: restrições, heterose e implicações para o manejo de pragas” foi publicado em novembro do ano 2021, na revista *Pest Management Science*.

Referências

- Abbott R, Albach D, Ansell S, Arntzen JW, Baird SJ et al. 2013. Hybridization and speciation. *J. Evol. Biol.* 26(2): 229-246.
- Ali A, Choudhury RA, Ahmad Z, Rahman F, Khan FR, Ahmad SK. 2009. Some biological characteristics of *Helicoverpa armigera* on chickpea. *Tunisian Journal of Plant Protection*, 4(1), 99-106.
- Anderson CJ, Oakeshott JG, Tay WT, Gordon KHJ, Zwick A, Walsh TK. 2018. Hybridization and gene flow in the mega-pest lineage of moth, *Helicoverpa*. *Proc Natl Acad Sci U S A* 115(19):5034–5039. <https://doi.org/10.1073/pnas.1718831115>
- Ávila, C.J.; Vivan, L.M.; Tomquelski; G.V. 2013. Ocorrência, aspectos biológicos, danos e estratégias de manejo de *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) nos sistemas de produção agrícolas. Dourados: Embrapa Agropecuária Oeste. 12 p. (Embrapa Agropecuária Oeste. Circular Técnica, 23).
- Braga, I.M.S. Ocorrência e dinâmica populacional de insetos-pragas e predadores associados às culturas de nabo forrageiro e milho em sistemas de plantio direto, em Chapadão do Sul, MS. 2013. 40 p. Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista, Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias de Jaboticabal, 2013. Disponível em: <<http://hdl.handle.net/11449/91326>>.
- BRASIL, 2014. Portal Brasil. Brasil aposta em melhoramento preventivo para enfrentar pragas. Disponível em <http://www.brasil.gov.br/economia-e-emprego/2014/02/brasil-aposta-em-melhoramento-preventivo-para-enfrentar-pragas>. (last accessed 4 Jan 2019).
- BRASIL, 2013. Portaria No - 1.109, de 6 de novembro de 2013. Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento. *Diário Oficial da União*, Brasília, DF, 7 nov. 2013. Seção 1, p. 5.
- BRASIL, 2017. Portaria No - 266, de 31 de janeiro de 2017. Ministério da Agricultura, Pecuária e Abastecimento. *Diário Oficial da União*, Brasília, DF, 2 fev. 2017. Seção 1, p. 29.
- Chakroun M, Banyuls N, Walsh T, Downes S, James B, Ferré J. 2016. Characterization of the resistance to Vip3Aa in *Helicoverpa armigera* from Australia and the role of midgut processing and receptor binding. *Sci Reports* 6:1–11. doi:10.1038/srep24311
- Chapman JW, Nesbit RL, Burgin LE, Reynolds DR, Smith AD, et al. 2010. Flight orientation behaviors promote optimal migration trajectories in high-flying insects. *Science* 327:682–85

- Cohen RW, Waldbauer GP, Friedman S. 1988. Natural diets and self-selection: *Heliothis zea* larvae and maize. *Entomol. Exp. Appl.* 46:161–171.
- Cunningham JP, Zaluncki MP. 2014. Understanding Heliothine (Lepidoptera: Heliothinae) Pests: What is a Host Plant? *J Econ Entomol* 107(3). doi:10.1603/EC14036.
- Czepak, C., Albernaz, K.C., Vivan, L.M., Guimarães, H.O., Carvalhais T. 2013. First reported occurrence of *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) in Brazil. *Pesqui Agropecu Trop* 43:110–113.
- Dourado PM, Bacalhau FB, Amado D, Carvalho RA, Martinelli S, Head GP, Omoto C. 2016. High Susceptibility to Cry1Ac and low resistance allele frequency reduce the risk of resistance of *Helicoverpa armigera* to Bt soybean in Brazil. *PLoS One*, v. 11: e0161388. doi:10.1371/journal.pone.0161388.
- Drake VA, Reynolds DR. 2012. Radar Entomology: Observing Insect Flight and Migration. Wallingford, UK: CABI
- Durr P, Graham K, Freeman J, Beckett D, van Klinken RD. 2015. TAPPAS: Tool for Assessing Pest and Pathogen Aerial Spread, Version 1.0. Software. <https://tappas.csiro.au>
- EFSA 2014. Scientific opinion on the pest categorisation of *Helicoverpa armigera* (Hübner). *EFSA J* 12:1–28. doi:10.2903/j.efsa.2014.3833
- EPPO - EUROPEAN AND MEDITERRANEAN PLANT PROTECTION ORGANIZATION, 2021. *EPPO Global Database* (disponível online). <https://gd.eppo.int>
- Farrow RA, Daly JC. 1987. Long-range movements as an adaptive strategy in the genus *Heliothis* (Lepidoptera, Noctuidae): a review of its occurrence and detection in four species
- Feng HQ, Wu KM, Cheng DF, Guo YY. 2004. Northward migration of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) and other moths in early summer observed with radar in northern China. *J. Econ. Entomol.* 97:1874–83 50.
- Feng HQ, Wu KM, Ni YX, Cheng DF, Guo YY. 2005. Return migration of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) during autumn in northern China. *Bull. Entomol. Res.* 95:361–70 52.
- Feng HQ, Wu XF, Wu B, Wu KM. 2009. Seasonal migration of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) over the Bohai Sea. *J. Econ. Entomol.* 102:95–104
- Fidelis, E. G.; Barbosa, F. F. L.; Silva, M. L.; Pessoa, M. C. P. Y.; Raski, K. R.; Michereff Filho, M.; Hirose, E.; Sanches, M. M.; Mello, A. F. S.; Xaud, M. R.; SA, L. A. N. 2019. Análise de resultado para Estabelecimento e Dispersão. In: Fidelis, E. G.; Lohmann, T. R.; Silva,

- M. L. da; Parizzi, P.; Barbosa, F. F. L. (Ed.). 2019. p. 73-94. Priorização de pragas quarentenárias ausentes no Brasil. Brasília, DF: Embrapa, 2018. 510 p. il. p. 75-96. (Capítulo 8) Disponível em: <https://ainfo.cnptia.embrapa.br/digital/bitstream/item/198050/1/Cap.LivroPragasPriorizadas-1ed-2018-Ainfo.pdf>.
- Fitt, G. P. 1989. The ecology of *Heliothis* species in relation to agroecosystems. *Annual Review of Entomology*, Palo Alto, v. 34, p. 17-52.
- Gompert Z., Buerkle C. A. 2016. What, if anything, are hybrids: enduring truths and challenges associated with population structure and gene flow. *Evol. Appl.* **9**, 909–923.
- Gonçalves RM, Mastrangelo T, Rodrigues JCV, Paulo DF, Omoto C, Corrêa AS and Azeredo-Espin AML. 2019. Invasion origin, rapid population expansion, and the lack of genetic structure of cotton bollworm (*Helicoverpa armigera*) in the Americas. *Ecol Evol*, **9**:7378-7401.
- Gregg PC, Fitt GP, Zalucki MP, Murray DAH. 1995. Insect migration in an arid continent. II. *Helicoverpa* spp. in eastern Australia. See Ref. 38, pp. 151–72.
- Habel JC, Husemann M, Finger A, Danley PD, Zachos FE. 2014. The relevance of time series in molecular ecology and conservation biology. *Biological Reviews*, **89**, 484–492.
- Hardwick DF. 1965. The Corn Earworm Complex. *Mem Entomol Soc Canada*. doi:10.4039/entm9740fv.
- IBGE – Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. 2021. Lavouras permanentes e temporárias. Censo Agropecuário, disponível em <https://censoagro2017.ibge.gov.br/>.
- Kriticos DJ, et al. 2015 The potential distribution of invading *Helicoverpa armigera* in North America: Is it just a matter of time? *PLoS One* **10**(3). doi:10.1371/journal.pone.0119618.
- Lammers JW, Macleod A. 2007. Report of a pest risk analysis: *Helicoverpa armigera* (Hübner, 1808). Disponível em: <http://www.fera.defra.gov.uk/plants/plantHealth/pestsDiseases/documents/helicoverpa.pdf>. Acesso em 10 fev 2021.
- Laster ML, Hardee AD. 1995. Intermating compatibility between North American *Helicoverpa zea* and *Heliothis armigera* (Lepidoptera:Noctuidae) from Russia Available at: <http://jee.oxfordjournals.org/>.
- Laster ML, Sheng CF. 1995. Search for Hybrid Sterility for *Helicoverpa zea* in Crosses Between the North American *H. zea* and *H. armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) from China. *J Econ Entomol* **88**(5):1288–1291.
- Leite NA, Alves-Pereira A, Corrêa AS, Zucchi MI, Omoto C. 2014. Demographics and genetic

- variability of the new world bollworm (*Helicoverpa zea*) and the old world bollworm (*Helicoverpa armigera*) in Brazil. *PLoS One* 9(11). doi:10.1371/journal.pone.0113286.
- Lima, A. P. S.; Tamai, M. A.; Martins, M. C.; Silva, M. S.; Ledo, I. C.; Santos, A. P. S.; Gonçalves, I. R.; Pereira, J. M. 2015. Influência do instar larval de *Helicoverpa armigera* (Lep.: Noctuidae) no controle pelas formulações GEMSTAR® e HZ-NPV CCAB®. 1p. (trabalho 323- 2). In: 10, *Congresso Brasileiro do Algodão*, Foz do Iguaçu, PR: Associação Brasileira dos Produtores de Algodão (ABRAPA), 1 a 4 de setembro de 2015. Livro de resumos... 2015. Disponível em: [http:// congressodoalgodao.com.br/2015/livro-de-resumos2015/lista_area_03.htm](http://congressodoalgodao.com.br/2015/livro-de-resumos2015/lista_area_03.htm). Acessado em abr. 2018.
- Lin MY, Yun-Che H. 2010. Insect and mite pests on tomato: identification and management. In Srinivasan R. *Safer Tomato production techniques: A field guide for soil fertility and pest management*, AVRDC-World Vegetable Center Publication. Taiwan p. 23-61.
- Martin T, Ochoa GO, Djihinto A, Traore D, Togola M, et al. 2005. Controlling an insecticide-resistant bollworm in West Africa. *Agric Ecosyst Environ* 107: 409–411.
- Mastrangelo T, Paulo DF, Bergamo LW, Morais EGF, Silva M, Bezerra-Silva G, Azeredo-Espin AML. 2014. Detection and genetic diversity of a Heliiothine invader (Lepidoptera: Noctuidae) from north and northeast of Brazil. *J Econ Entomol* 107(3):970–980. <https://doi.org/10.1603/EC13403>
- Moral Garcia FJ. 2006. Analysis of the spatiotemporal distribution of *Helicoverpa armigera* (Hübner) in a tomato field using a stochastic approach. *Biosystems Engineering*, v. 93, p. 253-259.
- Murúa AMG, Scalora FS, Navarro FR, Cazado LE, Casmuz A. 2014. First Record of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) in Argentina. *Florida Entomol* 97(2):854–856.
- Paula-Moraes, S.V., Silva, F.M.A., Specht, A. 2017. Options and challenges for pest control in intensive cropping systems in tropical regions. In: Rapisarda, C., Cocuzza, G.E.M. (Org.) *Integrated Pest Management in Tropical Regions*. 1ed. Wallingford: CABI, p. 18-32.
- Pedgley, D. E. 1985. Windborne migration of *Heliothis armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) to the British Isles. *Entomologist's Gazette*, Wallingford, v. 36, n. 1, p. 15-20.
- Pessoa, M. C. P. Y.; SÁ, L. A. N.; Mingoti, R.; Holler, W. A.; Prado, J. S. M.; Spadotto, C. A. 2016. Avaliação do potencial migração de *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) por massas de ar para áreas produtoras de cultivos hospedeiros do Estado de São Paulo. Jaguariúna: Embrapa Meio Ambiente, 2016a. 33 p. (*Embrapa Meio Ambiente. Boletim de*

- Pesquisa e Desenvolvimento*, 66). Disponível em: <https://ainfo.cnptia.embrapa.br/digital/bitstream/item/144987/1/BP-66.pdf>
- Picanço M.C. 2000. Introdução à entomologia econômica. *Entomologia Agrícola*, Viçosa - UFMG.
- Pinto, F.A.; Mattos, M.V.V.; Silva, F.W.S.; Rocha, S.L.; Elliot, S.L. 2017. The Spread of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) and Coexistence with *Helicoverpa zea* in Southeastern Brazil. *Insects*, 8, 87. <https://doi.org/10.3390/insects8030087>
- Pogue MG. 2013. Revised status of *Chloridea* Duncan and (Westwood), 1841, for the *Heliothis virescens* species group (Lepidoptera: Noctuidae: Heliiothinae) based on morphology and three genes. *Systematic Entomology*, 38, 523–542 DOI: 10.1111/syen.12010.
- Raulston JR, Pair SD, Pedraza Martinez FA, Westbrook JK, Sparks AN, Sanchez Valdez VM. 1986. Ecological studies indicating the migration of *Heliothis zea*, *Spodoptera frugiperda* and *Heliothis virescens*, from Northeast Mexico and Texas. In *Insect Flight: Dispersal and Migration*, ed. W Danthanarayana, pp. 204–20. Berlin: Springer-Verlag
- Schneider, A.; Dutra, C. 2013. Agrônômico: A lagarta *Helicoverpa armigera*. Informativo de desenvolvimento tecnológico. *Technology development by Monsanto*. Ano 2, n.9. dez. Disponível em: http://www.roundupreadyplus.com.br/2018/wp-content/themes/rrplus/assets/boletins/artigo_01.pdf
- Shull G. H. 1948. WHAT IS “HETEROSIS”? *Genetics* **33**.
- Sosa-Gómez DR, Specht A, Paula-Moraes SV, Lopes-Lima A, Yano SAC, Micheli A, Morais EGF, Gallo P, Pereira PRVS, Salvadori JR, Botton M, Zenker MM, Azevedo-Filho WS. 2016. Timeline and geographical distribution of *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera, Noctuidae: Heliiothinae) in Brazil. *Rev Bras Entomol* 60(1):101–104. <https://doi.org/10.1016/j.rbe.2015.09.008>.
- Specht A, Sosa-Gómez DR, Paula-Moraes SV de, Yano SAC. 2013. Identificação morfológica e molecular de *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) e ampliação de seu registro de ocorrência no Brasil. *Pesqui Agropecu Bras* 48(6):689–692.
- Stein AF, Draxler RR, Rolph GD, Stunder BJB, Cohen MD, Ngan F. 2015. NOAA’s HYSPLIT atmospheric transport and dispersion modelling system. *Bull. Am. Meteor. Soc.* 96:2059–77
- Tay WT, et al. 2013 A brave new world for an old world pest: *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) in Brazil. *PLoS One* 8(11). doi:10.1371/journal.pone.0080134

- Tay WT, Walsh TK, Downes S, Anderson C, Jermin LS, et al. 2017. Mitochondrial DNA and trade data support multiple origins of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera, Noctuidae) in Brazil. *Sci. Rep.* 7:45302
- Walsh T. K., et al. 2018. Multiple recombination events between two cytochrome P450 loci contribute to global pyrethroid resistance in *Helicoverpa armigera*. *PLoS One* 13.
- Westbrook, J. K., W. W. Wolf, P. D. Lingren, J. R. Raulston, J. D. Lopez, J. H. Matis, R. Eyster S, Esquivel JF, Schleider PG. 1997. Early-season migratory flights of corn earworm (Lepidoptera: Noctuidae). *Environ. Entomol.* 26: 12–20.
- Wolf WW, Westbrook JK, Raulston J, Pair SD, Hobbs SE, Riley JR, Mason PJ, Joyce RJ V. 1990. Recent airborne radar observations of migrant pests in the United States. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 328: 619–630.
- Yang Y, Li Y, Wu Y. 2013. Current status of insecticide resistance in *Helicoverpa armigera* after 15 years of Bt cotton planting in China. *J Econ Entomol* 106: 375–381.
- Zalucki MP, Daglish G, Firempong S, Twine PH. 1986. The biology and ecology of *Heliothis armigera* (Hübner) and *H. punctigera* Wallengren (Lepidoptera: Noctuidae) in Australia: what do we know? *Australian J Zoo* 34:779–814.
- Zalucki MP, Murray DAH, Gregg PC, Fitt GP, Twine PH, Jones C. 1994. Ecology of *Helicoverpa armigera* (Hübner) and *H. punctigera* (Wallengren) in the inland of Australia: larval sampling and host plant relationships during winter and spring. *Austr, J. Zool.* 42:329–346.

CAPÍTULO 1

***Helicoverpa armigera* (HÜBNER) (LEPIDOPTERA: NOCTUIDAE) NO BRASIL: O GRANDE SURTO MONITORADO POR ARMADILHAS LUMINOSAS**

Capítulo publicado na revista *Neotropical Entomology* (Qualis B1 em Ciências Ambientais e fator de impacto (JCR): 1.33).

Helicoverpa armigera (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) in Brazil: the Big Outbreak Monitored by Light Traps. *Neotropical Entomology* (2021), 50:53-67. DOI 10.1007/s13744-020-00836-0

Resumo

A primeira detecção de *Helicoverpa armigera* (Hübner, 1808) (Lepidoptera: Noctuidae) no Brasil apontou para um futuro sombrio para a agricultura Sul Americana na safra 2012/2013, e as vendas de inseticidas aumentaram exponencialmente durante 2013 e 2014. No entanto, após esse surto, a população desse inseto voltou a níveis gerenciáveis. Este estudo documenta dados sobre a coleta de mariposas de *H. armigera* utilizando armadilhas luminosas durante o surto em dois locais: a) região oeste do Estado da Bahia, incluindo níveis populacionais de *H. armigera* e principais pragas Noctuidae durante o grande surto (fevereiro e março de 2013); b) Distrito Federal, incluindo dados mensais para cinco estações de cultivo (julho de 2012 a junho de 2017). Durante o surto, uma média de 527,3 mariposas foram coletadas por armadilha (cultura do algodão, março) na região oeste da Bahia todas as noites, enquanto a média máxima no Distrito Federal foi de 75,4 mariposas (janeiro). O número de mariposas diminuiu nas safras seguintes, e em outubro de 2016, o número máximo foi de 2,8 mariposas por armadilha. Aspectos relacionados às variações das populações *H. armigera* e *Helicoverpa zea* (Boddie, 1850), incluindo estudo de fenologia e relação com fatores climáticos e Índice Oceânico Niño, foram analisados e discutidos. Todos os aspectos são abordados para contribuir para o manejo de lepidópteros pragas, especialmente *H. armigera*, nos sistemas produtivos do Cerrado brasileiro.

Palavras-chave: Invasão biológica, fatores climáticos, ENSO, Manejo Integrado de Pragas, estudo de longa série temporal, variações populacionais

1 Introdução

Os surtos de insetos são muito bem documentados na literatura científica (Barbosa et al., 2012) e incluem vários registros fósseis, especialmente da Época do Holoceno, nos últimos 11.000 anos (Labandeira, 2012). Surtos de insetos podem ocorrer em ambientes naturais e antropogênicos, onde condições bióticas e abióticas favorecem o desenvolvimento e reprodução de insetos, ou em situações em que o controle de suas populações é limitado (Barbosa et al., 2012). Nos casos de introdução de insetos exóticos em um novo ambiente, principalmente quando oferece recursos alimentares adequados, o surto é iminente devido à falta de inimigos naturais e à falta de métodos de regulação adequados, que ocorrem em seu centro de origem, caso contrário o surto seria prolongado (Haye et al., 2010; Letourneau, 2012; Pereira et al., 2018).

Surtos de noctuídeos tem sido conhecidos e documentados em todo o mundo (Luginbill, 1928; Crumb, 1929; Haggis, 1996). Entre as espécies economicamente mais importantes com surtos frequentes está a *Helicoverpa armigera* (Hübner, 1808), que em seus locais de ocorrência natural tem sido repetidamente observada em diversas culturas, especialmente em condições climáticas favoráveis ou sob abordagens de manejo inadequadas (Farrow e McDonald, 1987; Forrester et al., 1993; Qin et al., 2003a, 2003b; Zalucki e Furlong, 2005; Chaturvedi, 2007; Keszthelyi et al., 2013; Gutierrez et al., 2015; Gutierrez 2018).

A espécie foi registrada pela primeira vez no Brasil no início de 2013 (Czepak et al., 2013). Altas infestações desse inseto praga foram observadas e registradas, especialmente na safra 2012/2013, em diferentes locais e culturas (Czepak et al., 2013; Specht et al., 2013; Tay et al., 2013; Bueno e Sosa-Gómez, 2014). No entanto, como *H. armigera* foi confundida com espécies nativas [*Chloridea virescens* (Fabricius), *Helicoverpa gelotopoeon* (Dyar) e *Helicoverpa zea* (Boddie)], sua identificação e notificação ocorreu somente quando suas populações se tornaram muito altas (Sosa-Gómez et al., 2016), apesar da aplicação maciça de pesticidas (Fig 1).

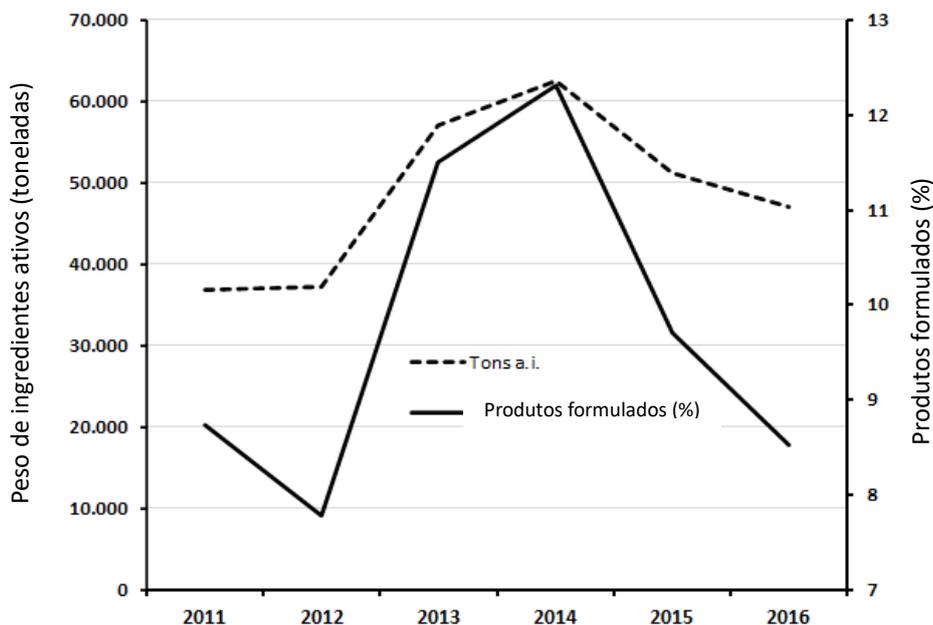


Figura 1 Peso (toneladas) de ingredientes ativos de inseticidas formalmente aplicados por ano e a proporção (%) em relação ao total formulado de produtos fitossanitários utilizados no Brasil entre 2011 e 2016 (IBAMA, 2020).

Dada a importância de *H. armigera* no oeste do Estado da Bahia, causando perdas de milhões de dólares na safra 2012/2013, um Grupo de Gestão Fitossanitária foi estabelecido, consistindo de várias instituições regionais e estaduais e o Ministério da Agricultura brasileiro, para reequilibrar o sistema (Degrande e Omoto, 2013). Devido à gravidade desse problema, projetos científicos foram desenvolvidos em diferentes instituições acadêmicas e de pesquisa para estudar a biologia do desenvolvimento (Suzana et al., 2015; Silva et al., 2018a, 2018b, 2020), interações pragas-culturas (Bentivenha et al., 2016), e caracterização molecular (Tay et al., 2013, 2017; Mastrangelo et al., 2014; Kriticos et al., 2015) de *H. armigera* para definir e diferenciar de espécies nativas (Specht et al., 2013; Murúa et al., 2016) para comparar populações geográficas e hospedeiras (Leite et al., 2014; Silva et al., 2018a, 2018b) e verificar a ocorrência de hibridização especialmente com *H. Zea* (Pinto et al., 2017; Leite et al., 2017; Valencia-Montoya et al., 2020), a espécie nativa mais amplamente distribuída do continente americano (Hardwick, 1965). Apesar da importância de *H. armigera* no continente americano e o grande esforço para conter os danos causados por esta espécie a todo o sistema agrícola, praticamente nenhuma documentação quantificando seus níveis populacionais durante e após o surto estava disponível.

Portanto, neste estudo, os níveis populacionais de *H. armigera* e *H. zea* foram quantificados nos mesmos agrossistemas durante o grande surto (safra 2012/2013) na região oeste do Estado da Bahia, onde foram registrados os maiores danos. Também são apresentados e discutidos dados sobre as variações populacionais de *H. armigera* e *H. zea* ao longo de cinco safras (julho de 2012 a junho de 2017) no Distrito Federal. Foram analisados vários aspectos relacionados às variações populacionais de *H. armigera*, incluindo sua fenologia e sua relação com fatores climáticos e o Índice Oceânico Niño (ONI).

2 Materiais e Métodos

2.1 Coleta, triagem e identificação de mariposas

Armadilhas luminosas modelo Pensilvânia (Frost 1957) foram usadas para coletar mariposas, lâmpada fluorescente preta modelo BL T8 15W (Tovalight), comprimentos de onda variando entre 290 nm e 450 nm, com um pico em torno de 340 nm. As armadilhas foram montadas em postes, com sua parte inferior aproximadamente 3,5 m acima do solo, e acesas do anoitecer até a manhã seguinte. As mariposas foram coletadas em um recipiente preenchido por etanol 96GL (Santos et al., 2017; Piovesan et al., 2018).

Todos os espécimes de *Helicoverpa* foram identificadas por dissecação genital (Pogue, 2004; Specht et al., 2013), com base em caracteres morfológicos (Hardwick, 1965), como descrito por Bentivenha et al. (2016). Lâminas de genitália de 154 espécimes foram preservadas em bálsamo do Canadá e depositadas no laboratório da Coleção Entomológica da Embrapa Cerrados. A identificação molecular não foi realizada devido ao grande número de mariposas *Helicoverpa* coletadas. Os caracteres utilizados para identificar indivíduos híbridos interespecíficos (Hardwick, 1965) também foram levados em consideração durante o exame genital, uma vez que foi relatado o acasalamento natural entre *H. zea* e *H. armigera* (Leite et al., 2017; Anderson et al., 2018; Mallet 2018; Cordeiro et al., 2020; Valência- Montoya et al., 2020). Apenas 17 indivíduos (seis fêmeas e 11 machos) apresentaram atrofia genital, característica da forma anômala *Helicoverpa stombleri* (Okumura e Bauer, 1969) um sinônimo de *H. zea* (Okumura e Bauer 1969; Pogue 2004; Balbi et al., 2017). Assim, esses espécimes foram incluídos na análise como representantes de *H. zea*. Os demais insetos identificados neste estudo tinham caracteres genitais típicos de *H. armigera* ou *H. zea*.

As outras mariposas coletadas foram identificadas seguindo a literatura específica, incluindo Pogue (2002) para *Spodoptera*, Lafontaine e Poole (1991) para Plusiinae, Madruga et al. (2019) para *Mythimna*, e Lafontaine (2004) para *Agrotis*. Insetos representativos foram

processados e fixados, e os códigos foram depositados na Coleção Entomológica da Embrapa Cerrados.

2.2 Coletas na região oeste do Estado da Bahia

Durante o surto de *H. armigera*, foram realizadas 60 coletas de armadilhas luminosas no município de São Desidério, na região oeste do Estado da Bahia, localizada no Bioma Cerrado (Ab'Sáber, 2003). De acordo com a classificação climática de Köppen, tem um clima tropical úmido e seco ou cerrado, com temperaturas variando entre 17°C e 37°C. O período chuvoso começa em outubro e se estende até abril, com picos de precipitação em novembro, dezembro e janeiro, enquanto o período seco começa em maio e termina em setembro, resultando em um verão quente e chuvoso e inverno ameno e seco. A área natural é coberta pela vegetação típica do Cerrado e se limita ao oeste por uma transição para a vegetação semiárida. A precipitação anual varia de 1.000 a 1.700 mm³ (Passo et al., 2010). Durante o período pesquisado, a paisagem era principalmente de áreas agrícolas (cerca de 70%), com predominância de diversas espécies de importância agrícola, especialmente soja, milho e algodão (35%, 20% e 15% da área, respectivamente). Durante o inverno (período seco), o milho é cultivado como uma cultura de cobertura.

Armadilhas luminosas (duas por safra) foram localizadas em culturas de milho (13°18'60"S; 45°58'24"W), soja (13°17'41"S; 45°57'43"W) e algodão (13°15'53"S; 45°54'21"W). Para uma melhor comparação, todas as armadilhas luminosas foram ligadas simultaneamente, e para minimizar a luminosidade da lua sobre a atratividade das mariposas (Muirhead-Thompson, 1991), as lâmpadas foram ligadas cinco noites durante a semana da lua nova em fevereiro (dias 11 a 15) e março (dias 11 a 15) 2013. Cada noite de coleta em cada safra e mês era considerada uma réplica. Assim, as comparações dos fatores "cultura" e "mês" foram baseadas em 10 coletas/repetição.

2.3 Coletas no Distrito Federal

As coletas sistematizadas mensais foram realizadas na Estação Experimental da Embrapa Cerrados, no Distrito Federal, Brasil (15°35'30"S; 47°42'30"W; altitude de 1.007 m), também localizada no Bioma Cerrado (Ab'Sáber, 2003). De acordo com a classificação climática de Köppen, tem um clima de inverno subtropical-seco, com temperatura média no mês mais frio abaixo de 18°C e no mês mais quente acima de 22°C. A região é caracterizada por duas estações que são definidas pela diferença de chuvas acumuladas. O período chuvoso

começa em setembro e se estende até abril, e os picos de precipitações ocorrem durante novembro, dezembro e janeiro, enquanto o período seco começa em maio e termina em setembro, resultando em um verão quente e úmido e inverno ameno e seco. A precipitação anual varia de aproximadamente 800 a 2.000 mm³ (Silva et al., 2014). A área é privada de vegetação natural e coberta principalmente por diversas espécies de culturas, especialmente soja, milho e trigo (25%, 15% e 10%, respectivamente). Parte da área é coberta, em menor grau, com culturas de outras espécies como *Andropogum*, *Coffea arabica*, *Manihot esculenta*, *Crotalaria*, *Eucalyptus*, *Elaeis*, *Panicum*, *Passiflora* e *Saccharum officinarum*. O cultivo de trigo (*Triticum aestivum*) é restrito ao período seco, enquanto a soja e o milho são cultivados apenas na estação chuvosa.

Armadilhas luminosas foram ligadas durante a fase de lua nova por cinco anos (julho de 2012 a junho de 2017). As amostras coletadas em novembro de 2013 não puderam ser consideradas por causa das fortes chuvas e de um grande número de indivíduos de Coleoptera, Hymenoptera e Isoptera atraídos pela armadilha, o que impediu a identificação de espécies de mariposas. Cada evento de coleta tinha cinco amostras (noites). Para adequar os dados da coleta ao calendário mensal, em meses com duas fases da lua nova (março de 2014 e setembro de 2016) foram consideradas dez amostras em vez de cinco no mesmo mês.

Os dados meteorológicos (Fig 2) foram obtidos no banco de dados da Embrapa Cerrados por meio da fixação de sensores meteorológicos a 20 metros da armadilha luminosa. As variáveis analisadas foram média mensal de temperatura máxima e mínima, umidade relativa e precipitação mensal baseada em precipitação acumulada semanal (mensal/4). Os valores relativos ao ONI foram obtidos na Administração Nacional Oceânica e Atmosférica (NOAA, 2020). O ONI é o principal indicador para o monitoramento do El Niño e La Niña, que são fases opostas do padrão climático chamado Oscilação El Niño-Sul (ENSO). As condições do El Niño ocorrem quando o ONI é 0,5 ou superior, indicando que o Pacífico tropical centro-leste é significativamente mais quente do que o normal. As condições de La Niña existem quando o ONI é -0,5 ou menor, indicando que a região é mais fria do que o normal.

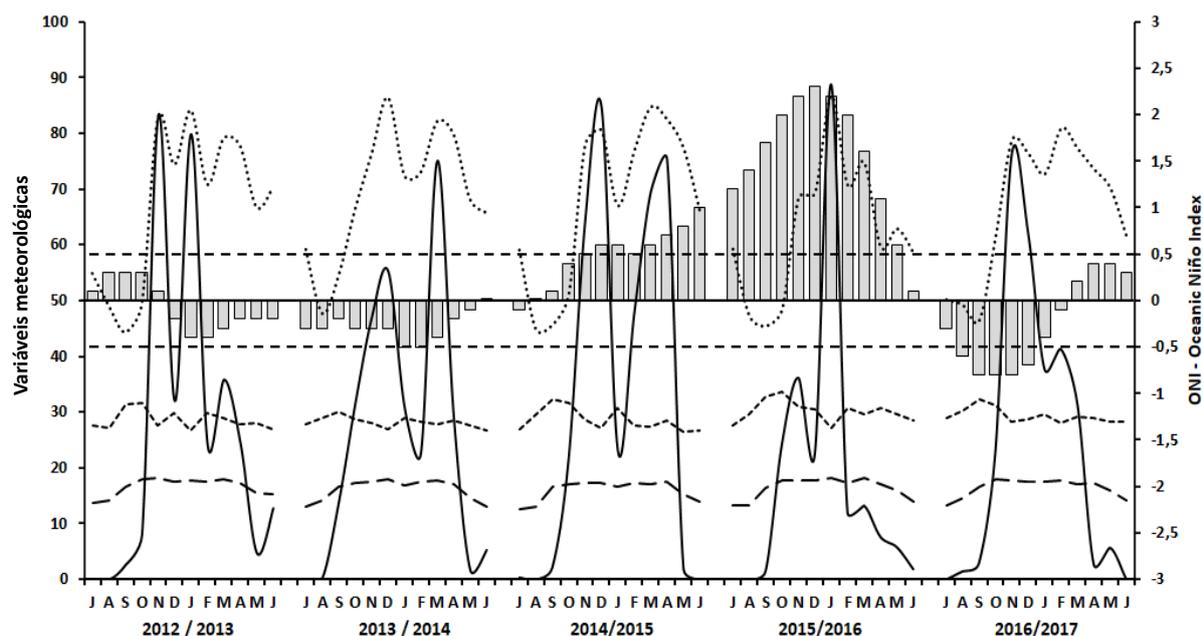


Figura 2 No eixo esquerdo, variáveis meteorológicas em cinco estações de cultivo (julho de 2012 a junho de 2017): média mensal de umidade relativa (linha pontilhada); temperatura máxima (linha tracejada); temperatura mínima (linha tracejada longa); precipitação acumulada semanal (linha contínua). No eixo direito, nas barras cinzas, o Índice Oceanic Niño (ONI). Valores acima de 0,5 correspondem ao El Niño, abaixo de -0,5 correspondem a La Niña e entre 0,5 e -0,5 são considerados neutros (NOAA 2020).

2.4 Análise estatística

Na região oeste do Estado da Bahia, foi realizada uma análise de desenho completamente aleatória, com dez repetições, dispostas em um arranjo fatorial 3 x 2 (três culturas – algodão, milho e soja, e dois meses – fevereiro e março). A variável de interesse foi o número médio de mariposas coletadas por noite. As comparações de variância para a normalidade usando o teste Shapiro-Wilk (Shapiro e Wilk, 1965) indicaram que o uso do teste Kruskal-Wallis (Kruskal e Wallis, 1952) ($p = 0,05$) foi adequado para comparar a abundância média de *H. armigera*.

No Distrito Federal, foram realizadas análises individuais dos dados de *H. armigera* e *H. zea* coletados durante cinco anos em um desenho totalmente randomizado com cinco réplicas temporais. A análise teve, dois fatores qualitativos: safras (cinco) e meses (12), com médias analisadas simultaneamente pelo teste kruskal-wallis.

A normalidade das variâncias foi testada anualmente usando o teste Shapiro-Wilk. O teste de Kruskal-Wallis foi usado para comparar as abundâncias médias de *H. armigera* e *H.*

zea entre as safras e meses. O modelo de regressão múltipla de Poisson, um modelo linear generalizado, foi utilizado para determinar como o valor médio esperado de uma variável de resposta contínua (abundância) depende de um conjunto de variáveis explicativas (fatores meteorológicos diários). Para complementar, outra análise semelhante foi realizada comparando as médias mensais das populações de cada espécie com dados ONI. O modelo de regressão de Poisson leva em conta variáveis discretas. A análise utilizando este modelo de regressão envolveu o número total de indivíduos *H. armigera* e *H. zea* coletados em cada amostragem (McCullagh e Nelder, 1989). Trabalha com distribuições de não-normalidade, modelando dados e identificando problemas com descrição de resultados (por exemplo, o "bloco" de zeros) (Vittinghoff et al., 2012). Os dados foram analisados utilizando o software estatístico R, versão 3.3.2, o módulo Action Stat e fórmulas estatísticas no Excel (Microsoft Office).

O teste de espaçamento de Rao foi utilizado para verificar a uniformidade da distribuição temporal das espécies de *Helicoverpa* em cada ano. Levando-se em consideração que este teste rejeitou a hipótese de uma distribuição uniforme das espécies de *Helicoverpa*, o ângulo de abundância médio estimado em um determinado período do ano foi utilizado para indicar o período de maior ocorrência. O comprimento do ângulo médio (r), que pode variar de 0 a 1, foi usado para indicar o quão agrupados os dados de abundância estavam em torno da média (Zar, 2010). Este valor está correlacionado com o desvio padrão angular calculado, usado para representar a amplitude de um padrão fenológico. Uma vez observadas evidências de um padrão fenológico de ocorrência de mariposas, distribuições anuais (entre safras) foram comparadas entre si para determinar se a espécie mantém seus padrões mesmo entre anos distintos. Neste caso, os ângulos médios e as distribuições de abundância foram utilizados como parâmetros estatísticos, associados aos testes Watson William (f) e Watson-U2, respectivamente. Essas métricas circulares e o teste foram todos calculados utilizando-se o software Oriana 4.0 (Kovach, 2011).

3 Resultados

3.1 Dados obtidos na região oeste do Estado da Bahia

Durante o episódio do surto de *H. armigera*, na região oeste da Bahia, em 60 noites foram coletadas 41.584 noctuídeos. As principais mariposas foram *H. armigera* ($n = 23.248$; 55,9%), *Chrysodeixis includens* (Walker) ($n = 15.159$; 36,4%) e *Spodoptera frugiperda* (J.E.

Smith) (n = 2.059; 4,9%). A espécie nativa *Helicoverpa zea* foi representada por apenas 98 mariposas (0,2%).

O número médio de mariposas amostradas entre as culturas não foi estatisticamente diferente considerando os dois meses, fevereiro e março ($\chi^2 = 3,40$, $p = 0,182$), apenas fevereiro ($\chi^2 = 0,79$, $p = 0,673$), ou apenas março ($\chi^2 = 3,44$, $p = 0,179$). Além disso, comparações de *H. armigera* coletadas em fevereiro e março indicaram diferenças significativas entre os meses em que todas as culturas foram levadas em conta ao mesmo tempo ($\chi^2 = 12,07$, $p < 0,001$), bem como quando as culturas de soja ou algodão foram consideradas separadamente (Fig 3).

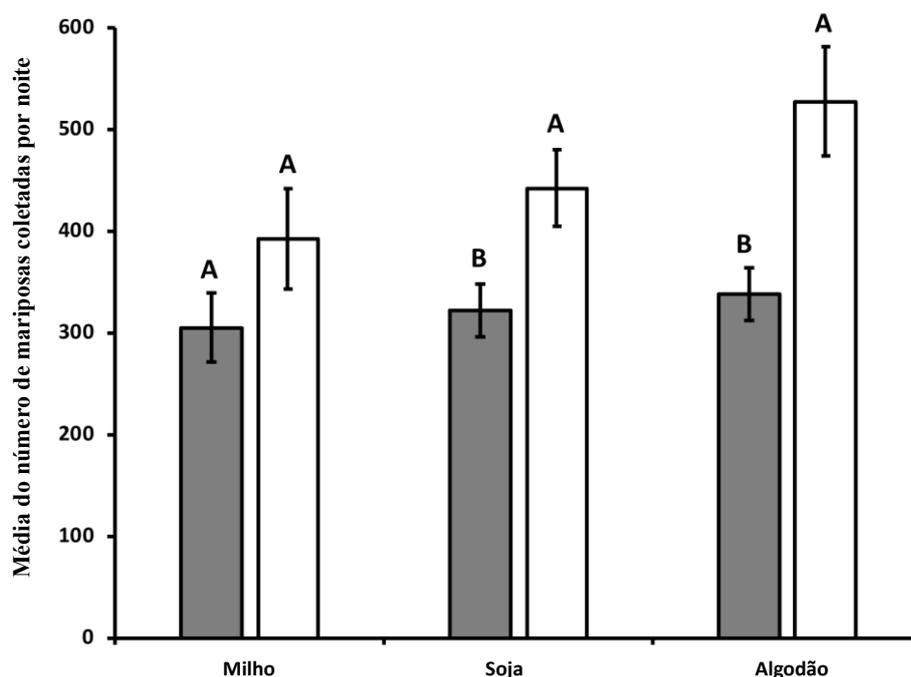


Figura 3 Número médio e erro padrão de mariposas *Helicoverpa armigera* coletadas usando armadilhas luminosas em áreas de milho (χ^2 1.200, $p = 0,257$), soja (χ^2 5.856, $p = 0,016$) e algodão (χ^2 7.417, $p = 0,006$), em São Desidério, região oeste do Estado da Bahia, em fevereiro (coluna cinza) e março (coluna branca) de 2013. As comparações entre meses por cultura foram realizadas utilizando-se o teste Kruskal-Wallis ($p = 0,05$).

3.2 Dados obtidos no Distrito Federal

Nas coletas sistematizadas no Distrito Federal (julho de 2012 a junho de 2017) foram coletadas 25.040 noctuídeos. As principais espécies foram *C. includens* (n = 12.219; 48,8%), *S. frugiperda* (n = 4.983; 19,9%), *H. armigera* (n = 1.248; 6,9%), *Spodoptera albula* (Walker) (n = 1.238; 4,9%), *Mythimna sequax* (Franclemont) (n = 1.085; 4,3%), *Agrotis ipsilon* (Hufnagel) (n = 980; 3,9%), *Spodoptera cosmioides* (Walker) (n = 891; 3,6%) e *H. zea* (n =

836; 3,3%). Assim, as espécimes de *Helicoverpa* (n = 2.577) representavam apenas 10,3% de todas as mariposas coletadas. A proporção destes, 1.741 (67,6%) mariposas foram *H. armigera* e 836 (32,4%) eram *H. zea*.

A abundância de *H. armigera* diminuiu significativamente (teste de Kruskal-Wallis; $\chi^2 = 171,42$; $p < 0,05$) ao longo das cinco safras, enquanto a abundância populacional de *H. zea* variou significativamente (teste de Kruskal-Wallis; $\chi^2 = 107,68$; $p < 0,05$), mostrando queda até a quarta safra e depois começando a crescer, no entanto, sem atingir os altos números observados entre 2012 e 2015 (Tabela 1, Fig 4). Ambas as espécies apresentaram variações fortes e significativas entre as safras em cada mês (linhas) e entre os meses em cada safra (coluna) durante as cinco safras (Tabelas 1 e 2).

Pelo menos nas duas primeiras safras (2012/2013 e 2013/2014), que apresentaram maior número de mariposas, os maiores valores de abundância específica de *H. armigera* (média 75,4 em janeiro) precederam as de *H. zea* (março e abril). A partir da terceira safra (2014/2015), com números muito baixos de mariposas (médias abaixo de 3,2), os maiores valores de abundância específica de ambas as espécies variaram mais entre os meses (Tabelas 1 e 2; Figs 4 e 5).

Tabela 1 Abundância média mensal (\pm SE) de mariposas de *Helicoverpa armigera* e de *Helicoverpa zea* capturadas usando armadilha luminosa, em cinco noites, ao longo das cinco safras (julho de 2012 a junho de 2017), na Estação Experimental da Embrapa Cerrados, Planaltina, Distrito Federal, Brasil. Comparações entre as safras e meses, por espécies de *Helicoverpa*, realizadas utilizando o teste Kruskal-Wallis ($p < 0,05$).

Mês	Safras				
	2012/2013	2013/2014	2014/2015	2015/2016	2016/2017
<i>Helicoverpa armigera</i>					
Julho	23.2 \pm 4.32A c	13.2 \pm 1,79B b	4,2 \pm 0,84C bc	0,4 \pm 0,55D bc	0.0 \pm 0.00D b
Agosto	12.2 \pm 1.79A d	4.8 \pm 0.45B d	2.2 \pm 0,45C e	0.0 \pm 0.00D c	0.0 \pm 0.00D b
Setembro	4.6 \pm 1.34B ef	3.0 \pm 0.71A e	6.8 \pm 0,84C a	0,4 \pm 0,55D bc	0.0 \pm 0.00D b
Outubro	5.8 \pm 1.48AB e	7.0 \pm 0.71A c	4.8 \pm 0,84B b	2.4 \pm 1.14C a	2.8 \pm 0,84C a
Novembro	14.4 \pm 1.34A d	–	3.4 \pm cd 1.14B	0,6 \pm 0,90C bc	0,4 \pm 0,90C b
Dezembro	31.2 \pm 2.59A b	0,8 \pm 0,45B fg	2.2 \pm 1.30B e	0,2 \pm 0,45C c	0.0 \pm 0,00C b
Janeiro	75.4 \pm 10.60A a	21.4 \pm 1.67B a	0,8 \pm 0,45C f	0,6 \pm 0,89C bc	1.4 \pm 0,89C a
Fevereiro	31,8 \pm 4.21A b	9,8 \pm 1,92B b	3.2 \pm 1.92C cde	3.0 \pm 0,71C a	0,2 \pm 0,45D b
Março	13.6 \pm 2.19A d	5.8 \pm cd 1.92B	2.8 \pm 0,84C de	3.2 \pm 0,84C a	0,4 \pm 0,55D b
Abril	5.6 \pm 1.14A e	0,4 \pm 0,55B g	0,8 \pm 0,84BC f	0.0 \pm 0.00C c	0.0 \pm 0,00C b

Maio	3.4 ± 0.89A d	0,8 ± 0,84B fg	0.0 ± 0.00C f	0,2 ± 0,45BC c	0.0 ± 0,00C b
Junho	5.4 ± 1.14A b	1.2 ± 1.10B f	4.8 ± 0,84A b	1.0 ± 0,71B b	0,2 ± 0,45C b
Total	18.9 ± 20.03A	6.2 ± 6.36B	3.0 ± 2.10C	1.0 ± 1.29D	0,5 ± 0,93E
<i>Helicoverpa zea</i>					
Julho	8.0 ± 0.71A d	0,8 ± 0,84C bc	3.4 ± 0,55B ab	0,0 ± 0,00D bc	0,2 ± 0,45CD d
Agosto	1,8 ± 1.30B fg	1.6 ± 1.14B def	6.0 ± 0.82A a	0.0 ± 0.00C c	0.2 ± 0.45C d
Setembro	1.4 ± 0,55A fg	0,8 ± 0,45AB fg	1.6 ± 1.37A c	0,2 ± 0,45B bc	0.2 ± 0.45B d
Outubro	0,8 ± 0,45A g	1.2 ± 0,84A ef	1.2 ± cd 0.45A	0,6 ± 0,55A ab	0,6 ± cd 0.90A
Novembro	1.8 ± 0.84A fg	–	0,6 ± 0,90B def	0,2 ± 0,45B bc	0.2 ± 0.45B d
Dezembro	3.2 ± 0.84A h	0.0 ± 0.00C g	1.2 ± cd 0.45B	0.0 ± 0.00C c	0.0 ± 0.00C d
Janeiro	2.4 ± 0,55A ef	3.0 ± 0,71A bc	0.0 ± 0.00B f	0,2 ± 0,45B bc	0,6 ± cd 0.90B
Fevereiro	14,0 ± 2,55A a.C.	1.8 ± 0,84B de	0,4 ± 0,55C ef	0,2 ± 0,45C bc	2.6 ± 0,55B a
Março	31.6 ± 4.93A a	16.4 ± 0,55B a	2.8 ± 0,84C b	1.2 ± 0,84D a	2.2 ± 0,84C ab
Abril	18.8 ± 1.64A ab	2.4 ± cd de 1.14C	3.8 ± 0,84B ab	0,4 ± 0,55D abc	0.4 ± 0.90D d
Maio	8.4 ± cd 0.55A	4.2 ± 1.10B ab	0.4 ± 0,55D ef	0,2 ± 0,45D bc	1,2 ± 0,84C bc
Junho	1.8 ± 0,45B fg	4.4 ± 1.14A ab	1.0 ± cd 0.71C	0,2 ± 0,45D bc	3.2 ± 0.84A a
Total	7.8 ± 9.23A	3.3 ± 4.45B	1.8 ± 1,77C	0,3 ± 0,52E	0.9 ± 1.22D

Valores seguidos por diferentes letras indicam diferença estatisticamente significativa ($p < 0,05$); letras maiúsculas nas linhas comparam safras e letras minúsculas nas colunas comparam meses.

Tabela 2 Estatística descritiva derivada da análise circular da abundância de mariposas de *Helicoverpa armigera* e *Helicoverpa zea* coletadas com armadilhas luminosas, em cinco noites em cada lua nova, em cinco safras (julho de 2012 a junho de 2017), na Estação Experimental da Embrapa Cerrados, Planaltina, Distrito Federal, Brasil.

Safras	N	μ	Csd	R	Conc	U	P	U ²	P
<i>Helicoverpa armigera</i>									
2012–2013	1133	12.162°	72.032°	0.454	1.017	340.936	**	17.465	***
2013–2014	341	11.604°	103.458°	0.196	0.400	311.616	**	2.586	***
2014–2015	180	255.573°	91.500°	0.279	0.582	298.545	**	0.922	***
2015–2016	60	38.074°	84.220°	0.339	0.722	275.342	**	0.671	***
2016–2017	27	319.695°	58.636°	0.592	1.478	269.151	**	0.706	***
<i>Helicoverpa zea</i>									
2012–2013	470	86.789°	55.678°	0.624	1.609	315.574	**	10.781	***
2013–2014	183	93.335°	59.551°	0.583	1.440	304.825	**	3.207	***
2014–2015	108	185.749°	86.013°	0.324	0.685	285.851	**	0.794	***
2015–2016	17	66.052°	85.167°	0.331	0.702	160.535	Ns	0.204	**

N, número de mariposas; μ , vetor médio; CSD, desvio padrão circular; r, comprimento do vetor médio; Conc, concentração; U, o teste de espaçamento de Rao; U^2 , Watson; ns, não significativo; **, $p < 0,01$; ***, $p < 0,001$.

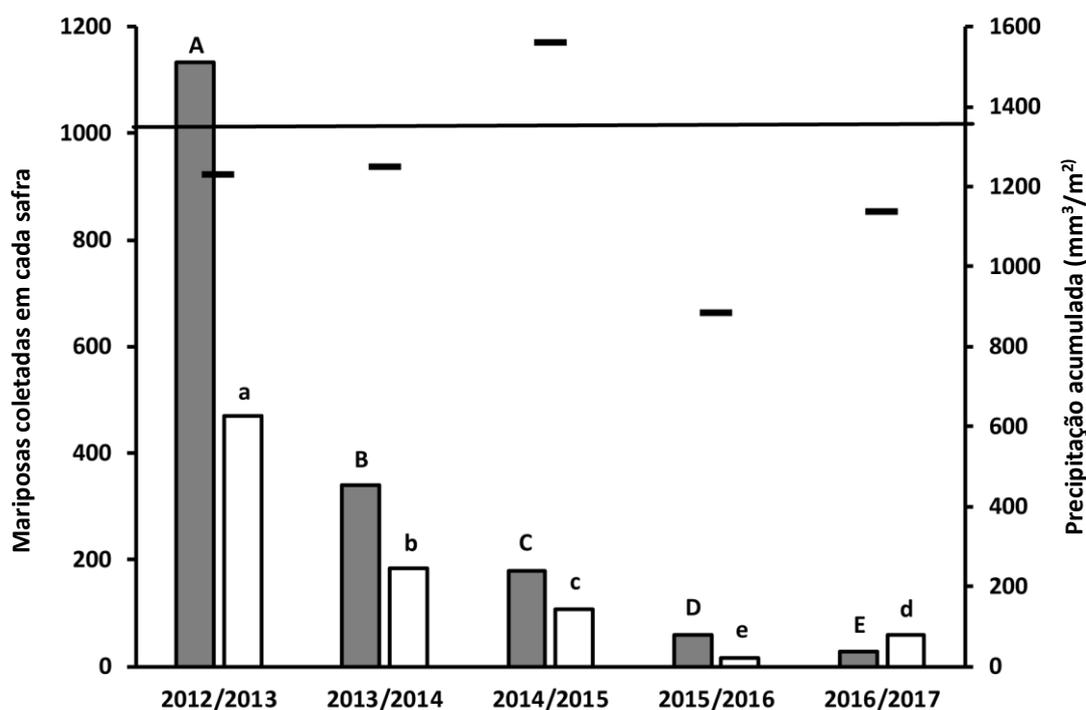


Figura 4 Abundância específica de *Helicoverpa armigera* (colunas cinzas; letras maiúsculas) e *Helicoverpa zea* (colunas brancas; letras minúsculas), precipitação acumulada (mm³/m²; linhas horizontais pretas) em cinco safras (julho de 2012-junho de 2017), e precipitação esperada de acordo com a Normal Climatológica 1974-2004 (linha tracejada) (Silva et al., 2014). Comparações entre as safras, por espécies de *Helicoverpa*, realizadas utilizando o teste Kruskal-Wallis ($p = 0,05$), e o número médio de mariposas capturadas utilizando armadilhas luminosas em cinco noites, na Estação Experimental da Embrapa Cerrados, Planaltina, Distrito Federal, Brasil.

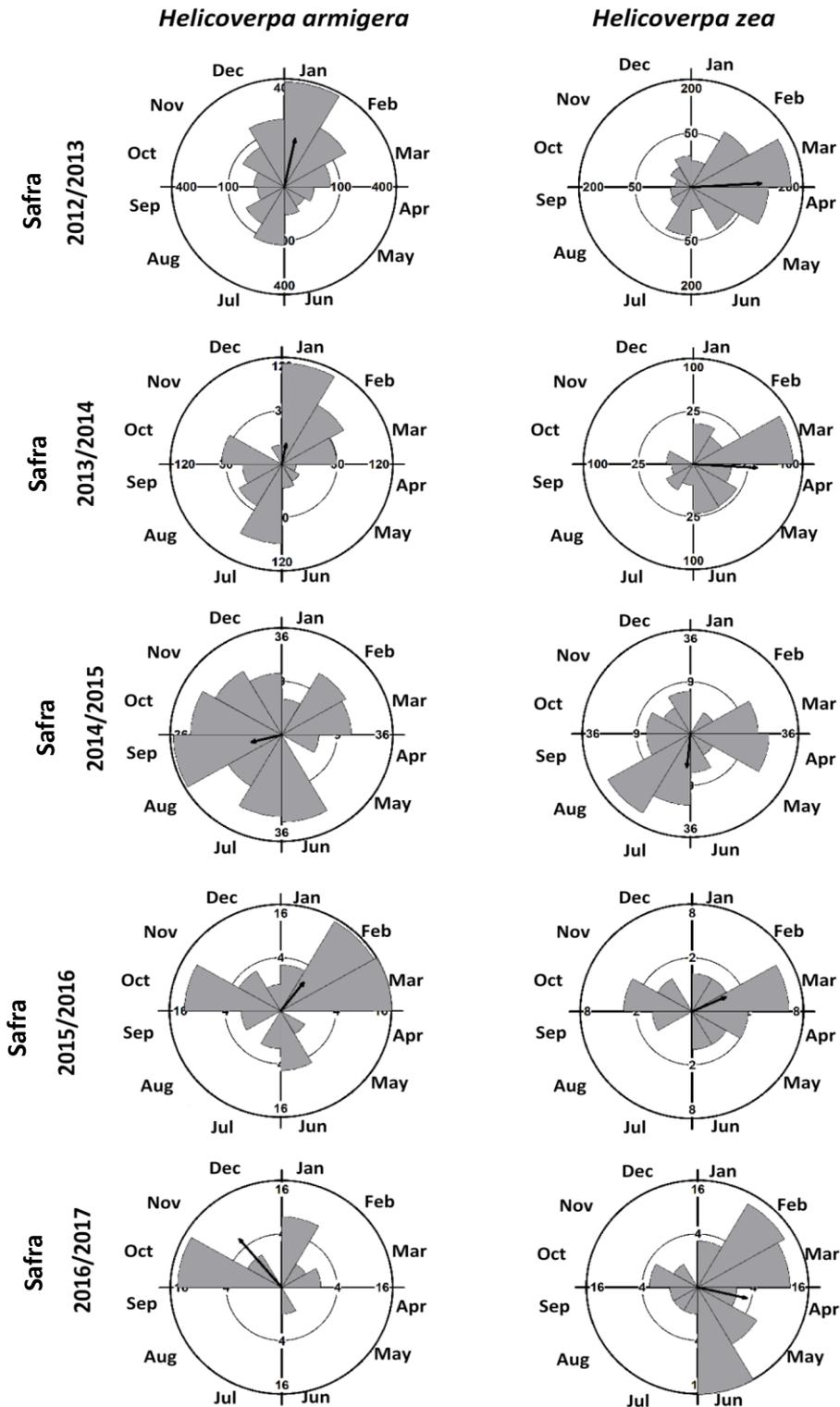


Figura 5 Circular plot da abundância de *Helicoverpa armigera* e *Helicoverpa zea*. Mariposas coletadas em armadilhas luminosas em cinco safras (julho de 2012 a junho de 2017), na Estação Experimental da Embrapa Cerrados, Planaltina, Distrito Federal, Brasil. Cada triângulo representa a abundância observada de cada mês e a seta indica a tendência para a maior abundância.

A precipitação (e outros dados meteorológicos) variou fortemente com chuvas anormais na terceira (1.560,3 mm³) e na quarta safra (885,2 mm³) (Fig 2). Essas anormalidades foram atribuídas às variações do ONI, com um ENSO mais forte durante as cinco safras analisadas (Fig 2). Além dessas anormalidades no volume de chuvas em cada safra, grandes variações foram detectadas para o mesmo mês em diferentes safras. Por exemplo, em dezembro, as chuvas acumuladas semanais variaram de 84,6 mm³ a 22,5 mm³ na terceira e quarta safra, respectivamente. Além disso, os picos de precipitação variaram muito entre diferentes safras (Fig 2).

Os resultados da análise de regressão múltipla indicaram uma influência negativa significativa da temperatura máxima média e da umidade relativa sobre a abundância de *H. armigera* (Tabela 3), enquanto o aumento médio da temperatura mínima foi positivamente correlacionado com ela, e não foi encontrada correlação entre o número de mariposas coletadas e a precipitação mensal. A abundância de *H. zea* teve uma influência negativa significativa da umidade relativa média, enquanto as chuvas foram positivamente correlacionadas com ela. Além dos fatores meteorológicos, foi encontrada correlação negativa significativa entre a abundância específica e os valores ONI para ambas as espécies.

Tabela 3 Coeficientes do modelo de regressão múltipla de Poisson calculados para as variações mensais no número médio de mariposas coletadas em cinco safras (julho de 2012 a junho de 2017), na Estação Experimental da Embrapa Cerrados, Planaltina, Distrito Federal, Brasil, consideradas variáveis preditoras para fatores climáticos e o Índice Oceânico Niño (ONI).

Variável preditor	<i>Helicoverpa armigera</i>			<i>Helicoverpa zea</i>		
	Est	SE	P	Est	SE	P
Interceptar	15.894	1.874	< 0.000	-0.299	3.010	0.921
Temperatura máxima	-0.654	0.078	< 0.000	-0.114	0.122	0.348
Temperatura mínima	0.577	0.084	< 0.000	0.112	0.131	0.390
Umidade relativa do ar	-0.073	0.011	< 0.000	0.045	0.019	0.019
Precipitação	0.001	0.001	0.167	-0.003	0.001	0.002
Interceptar	1.830	0.055	< 0.000	1.099	0.079	< 0.000
Oni	-0.913	0.099	< 0.000	-0.892	0.142	< 0.000

Est, estimativa; SE, erro padrão.

4 Discussão

4.1 Dados obtidos na região oeste do Estado da Bahia

O número de noctuídeos coletados durante o surto de *H. armigera* foi extremamente elevado. O número médio de 527,3 mariposas capturadas por noite em algodão (Fig 3) foi substancialmente maior do que as capturas com armadilhas luminosas relatadas durante surtos na província de Xinjiang do Sul, China (Lu e Baker, 2013), na Tanzânia (Nyambo, 1988a), e na Austrália (Baker et al., 2010). É importante ressaltar que a infestação de Noctuidae imaturo poderia ter sido muito maior, uma vez que a mortalidade de insetos imaturos poderia ser muito alta devido as variáveis meteorológicas, os inimigos naturais (Klapwijk et al., 2012; Woltz et al., 2012; Pereira et al., 2018), e especialmente a pressão de inseticidas e tecnologia de cultura *bt* usada na época (Gutierrez, 2018).

A desproporção entre os números de *H. armigera* (99,6%) e *H. zea* (0,4%) não era esperado devido ao cultivo de milho no sistema produtivo. No entanto, estudos realizados antes da introdução de *H. armigera* no Brasil relataram a presença de outras mariposas no cultivo do milho (estigmas e grãos leitosos) como *S. frugiperda* e *H. zea*, entre outras (Matrangolo et al., 1997). Um aspecto não considerado é a competição interespecífica entre *H. armigera* e *H. zea*. Embora *H. zea* tenha uma melhor sobrevivência na competição intraguilda, seu sucesso depende de estar em um estágio de desenvolvimento mais avançado (Bentivenha et al., 2016). Assim, o maior número de mariposas de *H. armigera* nas áreas de produção e a ocupação antecipada de nichos sobrepostos podem ter levado a uma prevalência dessa espécie em milho, mesmo na presença de *H. zea* e *S. frugiperda* no agrossistema. Embora a soja e o milho sejam cultivados simultaneamente na região oeste do Estado da Bahia, desde o início de seu desenvolvimento a soja favorece a ocorrência de *H. armigera*, enquanto o milho está disponível como planta hospedeira apenas durante a fase reprodutiva. Portanto, a *H. armigera* pode usar soja com antecedência, o que favorece a ocorrência de populações maiores desta espécie em comparação com *H. zea*. O algodão também é um hospedeiro preferencial para a *H. armigera*, que geralmente é semeado um mês ou dois após a soja e o milho na região oeste do Estado da Bahia. Embora a maior proliferação de *H. armigera* ocorra a partir do estágio reprodutivo do algodão, da mesma forma que tanto algodão como soja permitem o desenvolvimento larval de *H. armigera* desde o período vegetativo (Reigada et al., 2016; Silva et al., 2020).

A alta incidência de *H. armigera* esteve associada ao agroecossistema, que além de proporcionar uma sucessão de plantas preferenciais (Cunningham e Zalucki., 2014), foi

bastante simplificada devido à grande extensão das culturas e ao uso intensivo de inseticidas (Degrande e Omoto, 2013). Esse antigo fator tem sido mencionado como promotor de altos níveis de infestação nessas mesmas culturas (Lu e Baker, 2013). Naquela época, esses surtos de *H. armigera* estavam relacionados a causas como mudanças climáticas, cultivo sucessivo de plantas hospedeiras (soja, milho e algodão), mudanças nos perfis de inseticidas (inseticidas com grande espectro) utilizados para controle de pragas, e uma suposta melhor aptidão da lagarta de tabaco (*H. armigera* foi identificada erroneamente como *C. virescens*) para soja (Sosa-Gómez et al., 2016).

De fato, vários estudos associaram surtos de noctuídeos, incluindo *H. armigera*, com variações climáticas (Farrow e McDonald 1987; Qin et al., 2003a, 2003b; Zalucki e Furlong 2005; Klapwijk et al., 2012). Além disso, surtos populacionais de várias espécies de Noctuídeos tem sido atribuídos ao aumento da densidade de insetos em certos locais e à migração de longa distância subsequente (Tucker, 1984; Par et al., 1991), regimes de chuva (Zalucki e Furlong, 2005), regimes de temperatura (Nelson et al., 2013), e presença de néctar adequado para melhor oviposição (Guo et al., 2018). Embora o Brasil seja um novo ambiente e, portanto, teoricamente próprio de surtos de insetos invasores, no caso de *H. armigera*, registros de sua presença desde 2008 (Sosa-Gómez et al., 2016) e vários relatos (Santos, 2012; Soria et al., 2012) indicam que as populações têm aumentado gradualmente nos ciclos agrícolas anteriores. Esse aumento populacional, juntamente com fatores climáticos adequados e padrões locais de cultivo múltiplo, culminou em um enorme surto de *H. armigera*, causando perdas que atingiram 100% em alguns pomares cítricos no Estado de São Paulo em outubro de 2012 (Czepak et al., 2013; Bueno et al., 2014), até 50% em áreas de soja, e 100% em algumas áreas de algodão na região oeste do Estado da Bahia entre 2012 e 2013 (Specht et al., 2013). A maioria dos produtores de algodão realizou a colheita, apesar de suas perdas devido ao alto uso de inseticidas, pois tiveram que honrar os contratos com as indústrias de processamento. Dado o impacto negativo da praga nas lavouras e a alta cobertura da mídia, agricultores, empresas e cooperativas compraram estoques de inseticidas, prevendo que o problema com a *H. armigera* se repetiria na safra 2013/2014 (Fig 1), mas isso não aconteceu. Atualmente, devido a todo o quadro de conhecimento relacionado à gestão da *H. armigera* adquirida pela mídia, instituições acadêmicas e de pesquisa, e pelo próprio setor produtivo, suas populações estão sob controle adequado, com poucos episódios de surtos restritos.

4.2 Dados obtidos no Distrito Federal

Dados obtidos na primeira estação de cultivo aqui analisados corroboram a ideia de que ambas as espécies (*H. armigera* e *H. zea*) tiveram um surto simultâneo no Distrito Federal neste momento (Tabela 1). Da mesma forma, após o surto na primeira safra, a diminuição das populações de *H. armigera* e *H. zea* nas próximas safras (Tabela 1, Fig 4) seguiu um padrão semelhante ao observado para outros noctuídeos na mesma área (Santos et al., 2017; Piovesan et al., 2018; Dias et al., 2019; Fonseca-Medrano et al., 2019). No entanto, na última safra, observou-se um leve, mas significativo aumento no número de mariposas *H. zea*, enquanto *H. armigera* continuou a diminuir (Fig 4), indicando uma diferença no comportamento populacional.

Em relação às amostras mensais, o maior número de mariposas de *H. armigera* no Distrito Federal em cinco estações de cultivo foi coletado em janeiro de 2013 (75,4) (Tabela 1), correspondendo a menos de um quarto do número médio coletado na região oeste do Estado da Bahia em fevereiro ou março do mesmo ano (Fig 3). Isso significa que o surto de *H. armigera* na área experimental da Embrapa Cerrados foi menos intenso do que o observado na região oeste do Estado da Bahia. Apesar das extensas áreas cultivadas com soja, milho e algodão dentro e ao redor do Distrito Federal, a cultura do algodão (uma das plantas hospedeiras favoritas da *H. armigera*) representa apenas 2% da área plantada (CONAB 2018), enquanto na região oeste do Estado da Bahia, essa safra corresponde a 7% da área. No entanto, o uso de sistemas de cultivo múltiplo, incluindo soja, feijão e vegetais, como tomate, quiabo e grão-de-bico, pode ter contribuído para o aumento da população de *H. armigera*. Além disso, a abundância da população de *H. armigera* no Distrito Federal pode ter sido aumentada pela migração de outros locais, incluindo a região oeste do Estado da Bahia, onde as infestações foram muito altas. Esta região está localizada a aproximadamente 500 km do Distrito Federal, metade da distância percorrida por *H. armigera* segundo estudos migratórios (Fitt, 1989; Jones et al., 2019), e o vento predominante no Distrito Federal vem daquela região (Nagoshi et al., 2017). Além disso, parte dessa população poderia ter se originado em culturas de menores locais, como grão-de-bico, tomate, feijão e outras áreas irrigadas com vegetais.

Levando-se em conta o número total de mariposas coletadas durante cinco safras no Distrito Federal, embora aproximadamente dois terços tenham sido representados por *H. armigera* nas quatro primeiras safras (Tabela 1), variações populacionais mensais significativas e não simultâneas ocorreram em ambas as espécies. Durante o surto de janeiro de 2013, uma média de 75,4 *H. armigera* (96,9%) e 2,4 *H. zea* (3,1%) indivíduos foram coletados. Em

contrapartida, em março de 2013, observou-se um pico populacional de *H. zea*, com um número médio (31,6) de indivíduos mais que o dobro de *H. armigera* (13,6). Esses resultados demonstram uma interdependência entre as populações dessas duas espécies, certamente relacionadas ao uso de diferentes plantas hospedeiras (Cunningham e Zalucki, 2014), especialmente devido à maior associação de *H. armigera* com a soja plantada no início da safra e de *H. zea* com o milho semeado tardiamente, de modo que a fase leitosa dos grãos ocorra em fevereiro.

Vale ressaltar que devido à diminuição da *H. armigera* (Tabela 1, Fig 4) e outras populações de noctuídeos das safras 2013/2014 até safras 2015/2016 (Santos et al., 2017; Piovesan et al., 2018; Dias et al., 2019; Fonseca-Medrano et al., 2019), na mesma área (soja *bt* e *não-bt*), sprays de inseticida não foram necessários porque as densidades das populações de larvas não atingiram o limiar de ação (Luz et al., 2019). Este fato em associação com uma redução repentina na compra de inseticidas (Fig 1) indicam que na safra 2012/2013, e possivelmente na safra anterior também (Czepak et al., 2013; Specht et al., 2013; Bueno e Sosa-Gómez, 2014; Mastrangelo et al., 2014; Sosa-Gómez et al., 2016), condições ambientais favoráveis às lepidópteras pragas levaram a grandes aumentos populacionais em várias regiões do Brasil e, nos anos subsequentes, essas populações voltaram a níveis mais baixos (Santos et al., 2017; Piovesan et al., 2018; Dias et al., 2019; Fonseca-Medrano et al., 2019).

É possível associar a diminuição das populações de insetos-alvo [como *a Anticarsia gemmatalis*, *H. armigera* e *C. includi*] com o grande aumento na área plantada com a soja Cry1Ac, que rapidamente atingiu entre 62% e 65% da área cultivada (Rally da Safra, 2018; Céleres, 2018) desde a safra 2013/2014 (Fig 6). No entanto, também foi observada uma grande diminuição nas populações de outras pragas não-alvo, como *Spodoptera* ou outros noctuídeos representativos dos gêneros *Anicla* e *Elaphria* (Piovesan et al., 2018; Fonseca-Medrano et al., 2019). Além disso, o declínio dos insetos também pode ser atribuído às alterações nas paisagens (Seibold et al., 2019), ao impacto fisiológico do aumento das temperaturas no desempenho reprodutivo (Sales et al., 2018) e à ecotoxicidade de inseticidas (Müller, 2018).

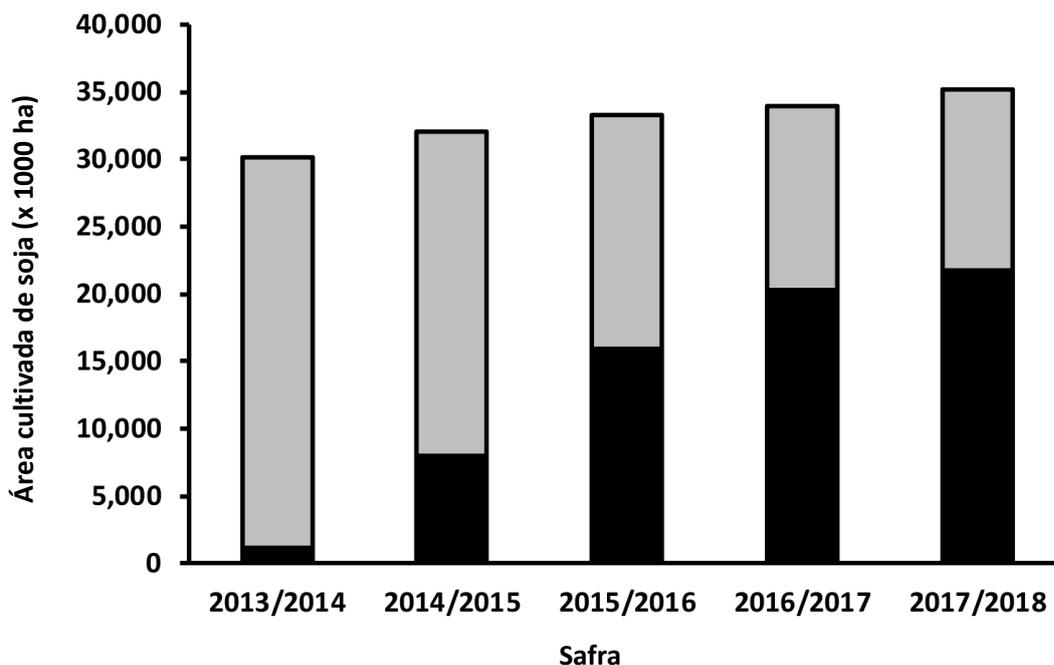


Figura 6 Área cultivada de soja no Brasil em cada safra (CONAB, 2018). Cada coluna representa a área total cultivada em soja e a área sombreada em cada coluna representa a área cultivada com soja *Bt* (Rally da Safra, 2018).

Além da diminuição das populações de *H. armigera* ao longo do tempo, o aumento progressivo dos inimigos naturais associados ao seu controle natural (Corrêa-Ferreira et al., 2014; Guerra et al., 2014; Luz et al., 2018) desempenha um papel especialmente importante no controle de pragas nativas e até mesmo na extinção de espécies de pragas introduzidas (Hoddle, 2006; Pereira et al., 2018; Erazo-Moreno et al., 2019). Situações semelhantes foram observadas em relação a uma série de lepidópteras pragas introduzidas, incluindo no Brasil [*Grapholita molesta* (Busck, 1916) (Tortricidae), *Hyblaea puera* (Cramer, 1777) (Hyblaeidae), *Phyllocnistis citrella* (Stainton, 1856) (Gracillariidae), *Opogona sacchari* (Bojer, 1856) (Tineidae), *Plutella xylostella* (Linnaeus, 1758) (Plutellidae) e *Tuta absoluta* (Meyrick, 1917) (Gelechiidae)], que ocorreu com altas densidades e impacto inicial impressionante após sua introdução, mas teve uma adaptação gradual às condições bióticas e abióticas, com novos surtos circunscritos esporádicos, principalmente sob manejo inadequado (Vilela e Zucchi, 2015), extinção espontânea (Hoddle, 2006; Erazo-Moreno et al., 2019), ou devido a programas governamentais (Kovaleski, 2014).

A relação entre a dinâmica populacional de *H. armigera* e *H. zea* com fatores meteorológicos (especialmente temperatura e umidade) e os valores ONI relatados neste estudo

(Tabela 2) já foi registrada para espécies de *Helicoverpa* em outros países (Maelzer et al., 1996; Maelzer e Zalucki, 1999, 2000; Qin et al., 2003a, 2003b; Zalucki e Furlong, 2005). Essa relação também tem sido utilizada na previsão de estudos de áreas de alta ocorrência (Zalucki e Furlong, 2005; Kriticos et al., 2015), e possivelmente períodos favoráveis para episódios de surtos, incluindo variações de intensidade. Para previsões, é claramente necessário incorporar informações sobre o manejo prático das culturas (Nyambo, 1988b; Pessoa et al., 2016).

4.3 Discussão geral

Resultados deste estudo, sua relação com o conhecimento de que a hibridização entre *H. armigera* e *H. zea* ocorre no campo (Leite et al., 2017; Anderson et al., 2018; Cordeiro et al., 2020; Valencia-Montoya et al., 2020), e implicações no fluxo genético (Anderson et al., 2018; Cordeiro et al., 2020; Valencia-Montoya et al., 2020) sugerem que, além da influência das variáveis paisagísticas e climáticas (Cordeiro et al., 2020), a abundância e a prevalência de ambas as espécies podem afetar os níveis de introgressão. Consequentemente, características consideradas importantes para o manejo de pragas como a aptidão ambiental (baixa suscetibilidade a doenças, resistência a inseticidas, altas taxas de sobrevivência, entre outros) também podem ser afetadas.

Os dados moleculares obtidos para espécimes coletados nas mesmas áreas e datas (Valencia-Montoya et al., 2020) deste estudo indicam que, devido aos altos níveis populacionais, e diferenças entre o número de indivíduos de cada espécie na mesma área, os surtos constituem eventos que maximizam a possibilidade de cruzamentos entre *H. armigera* e *H. zea*. Assim, considerando os sistemas de cultivo especialmente em sistemas intensivos de cultivo, onde as plantas preferenciais são cultivadas na maior parte do ano (Paula-Moraes et al., 2017), deve-se recomendar o uso de todas as táticas possíveis relacionadas ao Manejo Integrado de Pragas (IPM) para manter as populações desses insetos pelo menos no nível de equilíbrio, reduzindo as chances de cruzamentos interespecíficos.

Resultados recentes do estudo sugerem que o surto de *H. armigera*, registrado nas safras de 2011/2012 e 2012/2013, em grandes regiões do Brasil, ocorreu principalmente devido às condições ambientais favoráveis ao desenvolvimento da *H. armigera*, bem como de outras mariposas polífagas (Santos et al., 2017; Piovesan et al., 2018; Dias et al., 2019; Fonseca-Medrano et al., 2019); registro tardio da ocorrência da espécie levando a medidas de manejo errôneas, incluindo o uso de inseticidas sintéticos e bioracionais com eficácia reduzida, manejo

inadequado e até mesmo indisponibilidade de produtos eficientes. Complementarmente, o surto foi intensificado em áreas com sucessão e abundância de plantas hospedeiras.

O surto de *H. armigera* no Brasil descrito neste estudo reforça a necessidade de esforços governamentais para promover a adoção de programas de MIP (Pomari-Fernandes et al., 2015), incluindo a formação a longo prazo de um taxonomista treinado para identificar de forma confiável espécies nativas e invasoras, a base de quaisquer programas de MIP. Equipe devidamente treinada, programas de monitoramento sistemático e implementação de técnicas que possibilitem a identificação rápida de espécies exóticas, especialmente nos portos de entrada de produtos vegetais preferenciais e/ou hospedeiros alternativos para essas espécies (Gilligan et al., 2015, 2019) estão entre as medidas necessárias.

Apesar de todos os problemas associados a esse surto, vários aspectos relacionados ao MIP foram atualizados, repensados e incorporados à rotina dos produtores brasileiros. A primeira e fundamental foi conscientizar sobre a necessidade de uso do MIP para a sustentabilidade econômica, ambiental e social do agronegócio brasileiro. O surto de *H. armigera* e suas consequências promoveram mudanças nas agências governamentais e em praticamente todos os atores das cadeias produtivas impactadas. Em relação à vigilância em quarentena, destaca-se o aumento da importância dada pelo governo às pragas que tem alto impacto sobre as principais commodities brasileiras.

Além disso, a principal preocupação para o registro de produtos é oferecer inseticidas seletivos mais eficientes e diversos (o registro de produtos para lepidópteros à base de baculovírus no Ministério da Agricultura brasileiro tem aumentado nos últimos anos) aos produtores, a fim de permitir a alternância de ingredientes ativos com diferentes modos de ação. Isso visa minimizar a seleção de indivíduos resistentes, uma vez que uma alta frequência de genes que conferem resistência a piretróides já foi detectada em populações geográficas brasileiras (Durigan et al., 2017). Planejamento deve envolver rotação com várias culturas para quebrar ciclos de pragas, manutenção de campos sem cultivos por um certo tempo com o mesmo propósito, consórcio vegetal, alternância de culturas *bt* com proteínas com diferentes modos de ação, monitoramento de pragas (especialmente em estágios fenológicos mais suscetíveis), prevenção de aplicações programadas, preferência por inseticidas seletivos como microrganismos entomopatogênicos (nucleopoliedrovírus, bactérias) ou reguladores de crescimento, uso de inimigos naturais (parasitoides de ovos), e aumento da eficácia da aplicação de pesticidas. Também é essencial oferecer cursos e disseminar essas práticas através dos meios de comunicação de massa.

Referências

- Ab'Sáber NA. 2003. Os domínios de natureza no Brasil: potencialidades paisagísticas. Ateliê Editorial, São Paulo, p 159.
- Anderson CJ, Oakeshott JG, Tay WT, Gordon KHJ, Zwick A, Walsh TK. 2018. Hybridization and gene flow in the mega-pest lineage of moth, *Helicoverpa*. Proc Natl Acad Sci U S A 115(19):5034–5039. <https://doi.org/10.1073/pnas.1718831115>.
- Baker GH, Tann CR, Fitt GP. 2010. A tale of two trapping methods: *Helicoverpa* spp. (Lepidoptera, Noctuidae) in pheromone and light traps in Australian cotton production systems. Bull Entomol Res 101(1):9–23. <https://doi.org/10.1017/S0007485310000106>.
- Balbi EI, Flores FM, Tosto DS, Arneodo JD. 2017. Further description of *Helicoverpa zea* (Lepidoptera: Noctuidae) male genitalia and new genetic evidence of synonymy with respect to the anomalous form, “*Heliothis stombleri*”. J Insect Sci 17(3):74. <https://doi.org/10.1093/jisesa/iex049>.
- Barbosa P, Letourneau DK, Agrawal AA. 2012. Insect outbreaks revisited. Wiley-Blackwell, Chichester, p 480.
- Bentivenha JPF, Paula-Moraes SV, Baldin ELL, Specht A, Silva IF, Hunt TE. 2016. Battle in the New World: *Helicoverpa armigera* versus *Helicoverpa zea* (Lepidoptera: Noctuidae). PLoS ONE 11(12):e0167182. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0167182>.
- Bueno AF, Sosa-Gómez DR. 2014a. The Old World bollworm in the Neotropical region: The experience of Brazilian growers with *Helicoverpa armigera*. Outlooks Pest Manag 25:261–264. https://doi.org/10.1564/v25_aug_04.
- Bueno RCOF, Yamamoto PT, Carvalho MM, Bueno NM. 2014b. Occurrence of *Helicoverpa armigera* (Hübner, 1808) on citrus in the state of São Paulo, Brazil. Rev Bras Frutic 36:520–523. <https://doi.org/10.1590/0100-2945-357/13>.
- Céleres. 2018. 20 anos da adoção da biotecnologia agrícola no Brasil: lições aprendidas e novos desafios. Available at <http://www.celeres.com.br/ic18-06-projecao-de-safra-soja-junho-2018/> Accessed 21 Sept 2020.
- Chaturvedi I. 2007. Status of insecticide resistance in the cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* (Hubner). J Cent Eur Agric 8(2):171–182.
- CONAB, 2018. Produção Agrícola Municipal: Tabela 1612 - Área plantada, área colhida, quantidade produzida, rendimento médio e valor da produção das lavouras temporárias. <https://sidra.ibge.gov.br/tabela/1612/> Accessed 21 Sept 2020.

- Cordeiro EMG, Pantoja-Gomez LM, Paiva JB, Nascimento ARB, Omoto C, Michel AP, Correa AS. 2020. Hybridization and introgression between *Helicoverpa armigera* and *H. zea*: an adaptational bridge. *BMC Evol Biol* 20(1):61. <https://doi.org/10.1186/s12862-020-01621>.
- Corrêa-Ferreira BS, Hoffmann-Campo CB, Sosa-Gómez DR. 2014. Inimigos naturais de *Helicoverpa armigera* em soja. Embrapa Soja, Londrina, p 11. (Comunicado Técnico, 80). <https://ainfo.cnptia.embrapa.br/digital/bitstream/item/107296/1/Inimigos-naturais-de-Helicoverpa-armigera-em-soja.pdf> Accessed 21 Sept 2020.
- Crumb SE. 1929. Tobacco cutworms. *USDA Tech Bull* 88:1–180.
- Cunningham JP, Zalucki MP. 2014. Understanding Heliiothine (Lepidoptera: Heliiothinae) pests: what is a host plant? *J Econ Entomol* 107(3):881–896. <https://doi.org/10.1603/EC14036>.
- Czepak C, Albernaz KC, Vivian LM, Guimarães HO, Carvalhais T. 2013. First reported occurrence of *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) in Brazil. *Pesq Agropec Trop* 43(1):110–113. <https://doi.org/10.1590/S1983-40632013000100015>.
- Degrande PE, Omoto C. 2013. Estancar prejuízos. *Cultivar Grandes Culturas* 15:32–35.
- Dias FMS, Specht A, Roque-Specht VF, San Blas G, Casagrande MM, Mielke OHH. 2019. *Feltia submontana* (Noctuidae, Noctuinae): redescription, taxonomy, life cycle, and spatial distribution of a neglected South American potential pest species. *Neotrop Entomol* 48:98–110. <https://doi.org/10.1007/s13744-018-0611-x>.
- Durigan MR, Corrêa AS, Pereira RM, Leite NA, Amado D, Sousa DR, Omoto C. 2017. High frequency of CYP337B3 gene associated with control failures of *Helicoverpa armigera* with pyrethroid insecticides in Brazil. *Pestic Biochem Phys* 143:73–80. <https://doi.org/10.1016/j.pestbp.2017.09.005>.
- Erazo-Moreno MC, Carneiro E, Specht A. 2019. Was the silver Y moth *Autographa gamma* (Lepidoptera: Noctuidae: Plusiinae) in South America? *J Agric Sci* 11(2):132–138. <https://doi.org/10.5539/jas.v11n2p132>.
- Farrow RA, McDonald G. 1987. Migration strategies and outbreaks of noctuid pests in Australia. *Int J Trop Insect Sci* 8(4–6):531–542. <https://doi.org/10.1017/S174275840002258X>
- Fitt GP. 1989. The ecology of *Heliothis* species in relation to agroecosystems. *Ann Rev Entomol* 34:17–52. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.34.010189.000313>.
- Fonseca-Medrano M, Specht A, Silva FAM, Otanásio PN, Malaquias JV. 2019. The population dynamics of three polyphagous owlet moths (Lepidoptera: Noctuidae) and the influence of

- meteorological factors and ENSO on them. *Rev Bras Entomol* 63(4):308–315. <https://doi.org/10.1016/j.rbe.2019.07.004>.
- Forrester NW, Cahill M, Bird LJD, Layland JK. 1993. Management of pyrethroid and endosulfan resistance in *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) in Australia. *Bull Entomol Res Suppl Series* 1:1–132.
- Frost SW. 1957. The Pennsylvania insect light trap. *J Econ Entomol* 50(3):287–292. <https://doi.org/10.1093/jee/50.3.287>.
- Gilligan TM, Goldstein PZ, Timm AE, Farris R, Ledezma L, Cunningham AP. 2019. Identification of Heliiothine (Lepidoptera: Noctuidae) larvae intercepted at U.S. ports of entry from the New World. *J Econ Entomol* 112(2):603–615. <https://doi.org/10.1093/jee/toy402>.
- Gilligan TM, Tembrock LR, Farris RE, Barr NB, van der Straten MJ, van de Vossenbergh BTLH, Metz-Verschure E. 2015. A multiplex realtime PCR assay to diagnose and separate *Helicoverpa armigera* and *H. zea* (Lepidoptera: Noctuidae) in the New World. *PLoS ONE* 10(11):e0142912. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0142912>.
- Guerra WD, Guerra ALLD, Ribas LN, Gonçalves RM, Mastrangelo T. 2014. Molecular identification of a parasitic fly (Diptera: Tachinidae) from the introduced *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) in Brazil. *Entomol Ornithol Herpetol* 3(3):1000131.
- Guo P, Wang GP, Jin LJ, Fan XQ, He HL, Zhou PW, Guo XR, Li WZ, Yuan GH. 2018. Identification of summer nectar plants contributing to outbreaks of *Mythimna separata* (Walker) (Lepidoptera: Noctuidae) in North China. *J Integr Agric* 17(7):1516–1526. [https://doi.org/10.1016/S2095-3119\(17\)61840-9](https://doi.org/10.1016/S2095-3119(17)61840-9).
- Gutierrez AP. 2018. Hybrid *Bt* cotton: a stranglehold on subsistence farmers in India. *Curr Sci* 115(12):2206–2210. <https://doi.org/10.18520/CS/V115/I12/2206-2210>.
- Gutierrez AP, Ponti L, Herren HR, Baumgärtner J, Kenmore PE. 2015. Deconstructing Indian cotton: weather, yields, and suicides. *Environ Sci Eur* 27:12. <https://doi.org/10.1186/s12302-015-0043-8>.
- Haggis MJ. 1996. Forecasting the severity of seasonal outbreaks of African armyworm, *Spodoptera exempta* (Lepidoptera: Noctuidae) in Kenya from the previous year's rainfall. *Bull Entomol Res* 86(2):129–136. <https://doi.org/10.1017/S0007485300052366>.
- Hardwick DF. 1965. The corn earworm complex. *Mem Ent Soc Can* 97(suppl S40):5–247. <https://doi.org/10.4039/entm9740fv>.

- Haye T, Mason PG, Dosdall LM, Kuhlmann U. 2010. Mortality factors affecting the cabbage seedpod weevil, *Ceutorhynchus obstrictus* (Marsham), in its area of origin: A life table analysis. *Biol Control* 54(3):331–341. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2010.06.004>.
- Hoddle MS. 2006. Historical review of control programs for *Levuana iridescens* (Lepidoptera: Zygaenidae) in Fiji and examination of possible extinction of this moth by *Bessa remota* (Diptera: Tachinidae). *Pac Sci* 60(4):439–453. <https://doi.org/10.1353/psc.2006.0030>.
- IBAMA 2020. Relatórios de comercialização de agrotóxicos. Boletim 2011 to Boletim 2016. <https://www.ibama.gov.br/agrotoxicos/relatorios-de-comercializacao-de-agrotoxicos#sobreosrelatorios> Accessed 21 Sept 2020.
- Jones CM, Parry H, Tay WT, Reynolds DR, Chapman JW. 2019. Movement ecology of pest *Helicoverpa*: implications for ongoing spread. *Annu Rev Entomol* 64:277–295. <https://doi.org/10.1146/annurev-ento-011118-111959>.
- Keszthelyi S, Nowinszky L, Puskás J. 2013. The growing abundance of *Helicoverpa armigera* in Hungary and its areal shift estimation. *Cent Eur J Biol* 8(8):756–764. <https://doi.org/10.2478/s11535-013-0195-0>.
- Klapwijk MJ, Ayres MP, Battisti A, Larsson S. 2012. Assessing the impact of climate change on outbreak potential. In: Barbosa P, Letourneau DK, Agrawal AA (eds) *Insect outbreaks revisited*. Wiley-Blackwell, Chichester, pp 429–450.
- Kovach WL. 2011. Oriana: circular statistics for Windows, version 4. Kovach Computing Services, Pentraeth. <https://kovcomp.co.uk/oriana/> Accessed 21 Sept 2020.
- Kovaleski A. 2014. *Cydia pomonella*: o primeiro inseto-praga a ser erradicado no Brasil. Bento Gonçalves, Embrapa Uva e Vinho, p 4. <https://ainfo.cnptia.embrapa.br/digital/bitstream/item/140046/1/cydia-pomonella-o-primeiro-inseto-praga-erradicado.pdf> Accessed 21 Sept 2020.
- Kriticos DJ, Ota N, Hutchison WD, Beddow J, Walsh T, Tay WT, Borchert DM, Paula-Moraes SV, Czepak C, Zalucki MP. 2015. The potential distribution of invading *Helicoverpa armigera* in North America: Is it just a matter of time? *PLoS One* 10(3):e0119618. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0119618>.
- Kruskal WH, Wallis WA. 1952. Use of ranks in one-criterion variance analysis. *J Am Stat Assoc* 47(260):583–621. <https://doi.org/10.1080/01621459.1952.10483441>.
- Labandeira CC. 2012. Evidence for outbreaks from the fossil record of insect herbivory in *Insect outbreaks revisited*. In: Barbosa P, Letourneau DK, Agrawal AA (eds). *Insect outbreaks revisited*. Wiley-Blackwell, Chichester, pp 267–290.

- Lafontaine JD. 2004. The Moths of America North of Mexico. Fascicle 27.1: Noctuidae (part) - Agrotini. The Wedge Entomological Research Foundation, Washington, D.C., p 385.
- Lafontaine JD, Poole RW. 1991. The Moths of America North of Mexico. Fascicle 25.1 - Noctuoidea, Noctuidae (Part) Plusiinae. The Wedge Entomological Research Foundation, Lawrence, p 182.
- Leite NA, Alves-Pereira A, Corrêa AS, Zucchi MI, Omoto C. 2014. Demographics and genetic variability of the New World bollworm (*Helicoverpa zea*) and the Old World bollworm (*Helicoverpa armigera*) in Brazil. PLoS ONE 9(11):e113286. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0113286>.
- Leite NA, Correa AS, Michel AP, Alves-Pereira A, Pavinato VAC, Zucchi MI, Omoto C. 2017. Pan-American similarities in genetic structures of *Helicoverpa armigera* and *Helicoverpa zea* (Lepidoptera: Noctuidae) with implications for hybridization. Environm Entomol 46(4):1024–1034. <https://doi.org/10.1093/ee/nvx088>.
- Letourneau DK. 2012. Integrated pest management – outbreaks prevented, delayed, or facilitated? In: Barbosa P, Letourneau DK, Agrawal AA (eds) Insect outbreaks revisited. Wiley-Blackwell, Chichester, pp 371–394.
- Lu ZZ, Baker G. 2013. Spatial and temporal dynamics of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera, Noctuidae) in contrasting agricultural landscapes in northwestern China. Int J Pest Manag 59(1):25–34. <https://doi.org/10.1080/09670874.2012.742936>.
- Luginbill P. 1928. The fall armyworm. USDA Tech Bull 34:1–92.
- Luz PMC, Paula-Moraes SV, López JMP, Pujol-Luz JR, Pentead-Dias AM, Specht A, Diniz IR. 2018. Parasitoid associated with *Helicoverpa armigera* in refuge areas of cotton, in Western Bahia, Brazil. Ciênc Rural 48(1):e20170250. <https://doi.org/10.1590/0103-8478cr20170250>.
- Luz PMC, Specht A, Paula-Moraes SV, Malaquias JV, Ferreira LFM, Otanásio PN, Diniz IR. 2019. Owlet moths (Lepidoptera: Noctuoidea) associated with *Bt* and non-*Bt* soybean in the Brazilian Savanna. Braz J Biol 79(2):248–256. <https://doi.org/10.1590/1519-6984.179759>.
- Madrugá J, Specht A, Salik LMG, Casagrande MM. 2019. The external morphology of *Mythimna (Pseudaletia) sequax* (Lepidoptera: Noctuidae). Neotrop Entomol 48: 834–852. <https://doi.org/10.1007/s13744-019-00703-7>.

- Maelzer DA, Zalucki MP. 1999. Analysis of long-term light-trap data for *Helicoverpa* spp. (Lepidoptera: Noctuidae) in Australia: the effect of climate and crop host plants. *Bull Entomol Res* 89(5):455–463. <https://doi.org/10.1017/S0007485399000590>.
- Maelzer DA, Zalucki MP. 2000. Long range forecasts of the numbers of *Helicoverpa punctigera* and *H. armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) in Australia using the Southern Oscillation Index and the Sea Surface Temperature. *Bull Entomol Res* 90(2):133–146. <https://doi.org/10.1017/S0007485300000249>.
- Maelzer D, Zalucki MP, Laughlin R. 1996. Analysis and interpretation of long term light trap data for *Helicoverpa punctigera* (Lepidoptera, Noctuidae) in Australia: population changes and forecasting pest pressure. *Bull Entomol Res* 86(5):547–557. <https://doi.org/10.1017/S0007485300039341>.
- Mallet J. 2018. Invasive insect hybridizes with local pests. *Proc Natl Acad Sci U S A* 115(19):4819–4821. <https://doi.org/10.1073/pnas.1804081115>.
- Mastrangelo T, Paulo DF, Bergamo LW, Morais EGF, Silva M, Bezerra-Silva G, Azeredo-Espin AML. 2014. Detection and genetic diversity of a Heliiothine invader (Lepidoptera: Noctuidae) from north and northeast of Brazil. *J Econ Entomol* 107(3):970–980. <https://doi.org/10.1603/EC13403>.
- Matrangolo WJR, Cruz I, Della Lucia TM. 1997. Insetos fitófagos presentes em estilos-estigma e espigas de milho e avaliação de dano. *Pesq Agropec Bras* 32(8):773–779.
- McCullagh P, Nelder JA. 1989. *Generalized linear models*. 2nd ed. Chapman & Hall, London, p 511.
- Muirhead-Thompson RC..1991. *Trap responses of flying insects: the influence of trap design on capture efficiency*. Academic Press, London, p 304.
- Müller C. 2018. Impacts of sublethal insecticide exposure on insects — Facts and knowledge gaps. *Basic Appl Ecol* 30:1–10. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2018.05.001>.
- Murúa MG, Cazado LE, Casmuz A, Herrero MI, Villagrán ME, Vera A, Sosa-Gómez DR, Gastaminza G. 2016. Species from the Heliiothinae complex (Lepidoptera: Noctuidae) in Tucuman, Argentina, an update of geographical distribution of *Helicoverpa armigera*. *J Insect Sci* 16(1):61. <https://doi.org/10.1093/jisesa/iew052>.
- Nagoshi RN, Fleischer S, Meagher RL, Hay-Roe M, Khan A, Murúa MG, Silvie P, Vergara C, Westbrook J. 2017. Fall armyworm migration across the Lesser Antilles and the potential for genetic exchanges between north and south American populations. *PLoS ONE* 12(3):e0175076. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0171743>.

- Nelson WA, Bjørnstad ON, Yamanaka T. 2013. Recurrent insect outbreaks caused by temperature-driven changes in system stability. *Science* 341(6147):796–799. <https://doi.org/10.1126/science.1238477>.
- NOAA 2020. ENSO: Recent evolution, current status and predictions in national oceanic and atmospheric administration. <https://www.cpc.ncep.noaa.gov/> Accessed 21 Sept 2020.
- Nyambo BT. 1988a. A comparative assessment of pheromone and light traps as tools for monitoring *Heliothis armigera* in Tanzania. *Trop Pest Manag* 34(4):448–454. <https://doi.org/10.1080/09670878809371300>.
- Nyambo BT. 1988b. Significance of host-plant phenology in the dynamics and pest incidence of the cotton bollworm, *Heliothis armigera* Hübner (Lepidoptera: Noctuidae), in Western Tanzania. *Crop Prot* 7(3):161–167. [https://doi.org/10.1016/0261-2194\(88\)90064-6](https://doi.org/10.1016/0261-2194(88)90064-6).
- Okumura GT, Bauer WR. 1969. A new species of *Heliothis* resembling *Heliothis zea* (Boddie), corn earworm (Lepidoptera: Noctuidae). Occasional Papers N° 18. Bureau of Entomology, California Department of Agriculture, Sacramento. p 8.
- Pair SD, Raulston JR, Westbrook JK, Wolf WW, Adams SD. 1991. Fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) outbreak originating in the Lower Rio Grande Valley, 1989. *Fla Entomol* 74(2):200–213. <https://doi.org/10.2307/3495298>.
- Passo DP, Martins ES, Gomes MP, Braga ARS, Castro KB, Lima LAS, Carvalho Jr. OA, Gomes RAT. 2010. Caracterização geomorfológica do município de Barreiras, oeste baiano, escala 1:100.000. Embrapa Cerrados, Planaltina, DF, p 30. (Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento, 294).
- Paula-Moraes SV, Silva FMA, Specht A. 2017. Options and challenges for pest control in intensive cropping systems in Tropical Regions. In: Rapisarda C, Cocuzza GEM (orgs) *Integrated Pest Management in Tropical Regions*. 1st ed. CABI, Wallingford, pp 18–32.
- Pereira RR, Neves DVC, Campos JN, Santana Jr PA, Hunt TE, Picanço MC. 2018. Natural biological control of *Chrysodeixis includens*. *Bull Entomol Res* 108(6):831–842. <https://doi.org/10.1017/S000748531800007X>.
- Pessoa MCPY, Marinho-Prado JS, Sá LAN, Mingoti R, Holler WA, Spadotto CA. 2016. Priorização de regiões do Cerrado brasileiro para o monitoramento de *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae). *Pesq Agropec Bras* 51(5):697–701. <https://doi.org/10.1590/S0100-204X2016000500036>.

- Pinto FA, Mattos MVV, Silva FWS, Rocha SL, Elliot SL. 2017. The spread of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) and coexistence with *Helicoverpa zea* in Southeastern Brazil. *Insects* 8(3):87. <https://doi.org/10.3390/insects8030087>.
- Piovesan M, Specht A, Carneiro E, Paula-Moraes SV, Casagrande MM. 2018. Phenological patterns of *Spodoptera* Guenée, 1852 (Lepidoptera: Noctuidae) is more affected by ENSO than seasonal factors and host plant availability in a Brazilian Savanna. *Int J Biometeorol* 62:413–422. <https://doi.org/10.1007/s00484-017-1450-x>.
- Pogue MG. 2002. A world revision of the genus *Spodoptera* Guenée (Lepidoptera: Noctuidae). *Mem Am Entomol Soc* 43: 1–202.
- Pogue MG. 2004. A new synonym of *Helicoverpa zea* (Boddie) and differentiation of adult males of *H. zea* and *H. armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae: Heliiothinae). *Ann Entomol Soc Am* 97(6):1222–1226. [https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2004\)097\[1222:ANSOHZ\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2004)097[1222:ANSOHZ]2.0.CO;2).
- Pomari-Fernandes A, Bueno AF, Sosa-Gómez DR. 2015. *Helicoverpa armigera*: current status and future perspectives in Brazil. *Curr Agric Sci Tech* 21(1):1–7. <https://doi.org/10.18539/CAST.V21I1.4234>.
- Qin SL, Zhai BP, Zhang XX, Zhao ZG, Jiang YY, Qu XF. 2003a. Using advance ENSO indices to forecast outbreaks of *Helicoverpa armigera*. *Acta Ecol Sin* 23(9):1695–1711.
- Qin SL, Zhai BP, Zhang XX, Qu XF, Jiang YY. 2003b. Teleconnection between sea surface temperature in North Pacific and outbreaks of the cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* (Hübner) in Northern and Eastern China: An approach for long-term forecast. *Acta Ecol Sin* 46(4):479–488.
- Rally da Safra, 2018. Resultados safra de soja: Rally da Safra. <http://form.rallydasafra.com.br/safra-soja-2018> Accessed 21 Sept 2020.
- Reigada C, Guimarães KF, Parra JRP. 2016. Relative fitness of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) on seven host plants: A perspective for IPM in Brazil. *J Insect Sci* 16(1): 1–5. <https://doi.org/10.1093/jisesa/iev158>.
- Sales K, Vasudeva R, Dickinson ME, Godwin JL, Lumley AJ, Michalczyk Ł, Hebberecht L, Thomas P, Franco A, Gage MJG. 2018. Experimental heatwaves compromise sperm function and cause transgenerational damage in a model insect. *Nat Commun* 9:4771. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-07273-z>.
- Santos SR, Specht A, Carneiro E, Paula-Moraes SV, Casagrande MM. 2017. Interseasonal variation of *Chrysodeixis includens* (Walker, [1858]) (Lepidoptera: Noctuidae) populations

- in the Brazilian Savanna. *Rev Bras Entomol* 61(4):294–299.
<https://doi.org/10.1016/j.rbe.2017.06.006>.
- Santos WJ. 2012. Comuns e nocivas. *Cultivar Grandes Culturas* 152:8–10.
- Seibold S, Gossner MM, Simons NK, Blüthgen N, Müller J, Ambarlı D, Ammer C, Bauhus J, Fischer M, Habel JC, Linsenmair KE, Nauss T, Penone C, Prati D, Schall P, Ernst-Detlef S, Vogt J, Wöllauer S, Weisser WW. 2019. Arthropod decline in grasslands and forests is associated with landscape-level drivers. *Nature* 574, 671–674.
<https://doi.org/10.1038/s41586-019-1684-3>.
- Shapiro SS, Wilk MB. 1965. An analysis of variance test for normality (complete samples). *Biometrika* 52(3–4):591–611. <https://doi.org/10.1093/biomet/52.3-4.591>.
- Silva FAM, Evangelista BA, Malaquias JV. 2014. Normal climatológica de 1974 a 2003 da Estação Principal da Embrapa Cerrados. Embrapa Cerrados, Planaltina, DF, p 98. (Documentos, 321). <https://ainfo.cnptia.embrapa.br/digital/bitstream/item/111651/1/doc-321.pdf> Accessed 21 Sept 2020.
- Silva IF, Baldin ELL, Specht A, Roque-Specht VF, Morando R, Malaquias, JV, Paula-Moraes SV. 2020. Role of nutritional composition in the development and survival of *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) on artificial diet and natural hosts. *Bull Entomol Res* 110:1–13. <https://doi.org/10.1017/S0007485320000449>.
- Silva IF, Baldin ELL, Specht A, Sósá-Gomez DR, Roque-Specht VF, Morando R, Paula-Moraes SV. 2018a. Biological and molecular characterization of the postinvasion immature stages of *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae). *Fla Entomol* 101(1):25–32. <https://doi.org/10.1653/024.101.0106>.
- Silva IF, Baldin ELL, Specht A, Sósá-Gomez DR, Roque-Specht VF, Morando R, Paula-Moraes SV. 2018b. Biotic potential and life table of *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) from three Brazilian regions. *Neotrop Entomol* 47:344–351. <https://doi.org/10.1007/s13744-017-0529-8>.
- Soria MF, Thomazoni D, Degrande PE. 2012. Mobilidade surpreendente. *Cultivar Grandes Culturas* 160:18–22.
- Sosa-Gómez DR, Specht A, Paula-Moraes SV, Lopes-Lima A, Yano SAC, Micheli A, Morais EGF, Gallo P, Pereira PRVS, Salvadori JR, Botton M, Zenker MM, Azevedo-Filho WS. 2016. Timeline and geographical distribution of *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera, Noctuidae: Heliiothinae) in Brazil. *Rev Bras Entomol* 60(1):101–104. <https://doi.org/10.1016/j.rbe.2015.09.008>.

- Specht A, Sosa-Gómez DR, Paula-Moraes SV, Yano SAC. 2013. Identificação morfológica e molecular de *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) e ampliação de seu registro de ocorrência no Brasil. *Pesq Agropec Bras* 48(6):689–692. <https://doi.org/10.1590/S0100-204X2013000600015>.
- Suzana CS, Damiani R, Fortuna LS, Salvadori JR. 2015. Desempenho de larvas de *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) em diferentes fontes alimentares. *Pesq Agropec Trop* 45(4):480–485. <https://doi.org/10.1590/1983-40632015v4536733>.
- Tay WT, Soria MF, Walsh T, Thomazoni D, Silvie P, Behere GT, Anderson C, Downes S. 2013. A brave new world for an Old World pest: *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) in Brazil. *PLoS ONE* 8(11):e80134. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0080134>
- Tay WT, Walsh TK, Downes S, Anderson C, Jermin LS, Wong TKF, Piper MC, Chang ES, Macedo IB, Czapak C, Behere GT, Silvie P, Soria MF, Frayssinet M, Gordon KHJ. 2017. Mitochondrial DNA and trade data support multiple origins of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera, Noctuidae) in Brazil. *Sci Rep* 7:45302. <https://doi.org/10.1038/srep45302>.
- Tucker MR. 1984. Possible sources of outbreaks of the armyworm, *Spodoptera exempta* (Walker) (Lepidoptera: Noctuidae), in East Africa at the beginning of the season. *Bull Entomol Res* 74(4):599–607. <https://doi.org/10.1017/S0007485300013973>.
- Valencia-Montoya WA, Elfekih S, North HL, Meier JI, Warren IA, Tay WT, Gordon KHJ, Specht A, Paula-Moraes SV, Rane R, Walsh TK, Jiggins CD. 2020. Adaptive introgression across semipermeable species boundaries between local *Helicoverpa zea* and invasive *Helicoverpa armigera* moths. *Mol Biol Evol* 37(9):2568–2583. <https://doi.org/10.1093/molbev/msaa108>.
- Vilela EF, Zucchi RA. 2015. Pragas introduzidas no Brasil: insetos e ácaros. FEALQ, Piracicaba, p 908.
- Vittinghoff E, Glidden DV, Shiboski SC, McCulloch CE. 2012. Regression methods in biostatistics: Linear, logistic, survival, and repeated measures models (statistics for biology and health). Springer-Verlag, New York, p 512.
- Woltz JM, Werling BP, Landis DA. 2012. Natural enemies and insect outbreaks in agriculture: A landscape perspective. In: Barbosa P, Letourneau DK, Agrawal AA (eds) *Insect outbreaks revisited*. Wiley-Blackwell, Chichester, pp 355–370.

- Zalucki MP, Furlong MJ. 2005. Forecasting *Helicoverpa* populations in Australia: A comparison of regression based models and a bio-climatic based modelling approach. *Insect Sci* 12(1):45–56. <https://doi.org/10.1111/j.1672-9609.2005.00007.x>.
- Zar JH. 2010. *Biostatistical analysis*. Prentice Hall, New Jersey, p 944.

CAPÍTULO 2

HIBRIDIZAÇÃO DE *Helicoverpa armigera* E *Helicoverpa zea*: RESTRIÇÕES, HETEROSE E IMPLICAÇÕES PARA O MANEJO DE PRAGAS

Capítulo publicado na revista Pest Management Science (Qualis A1 em Ciências Ambientais e Fator de impacto (JCR): 3,75)

Helicoverpa armigera and *Helicoverpa zea* hybridization: constraints, heterosis, and implications for pest management. *Pest Management Science* (2021). DOI 10.1002/ps.6705.

Resumo

A invasão de *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) para o Novo Mundo possibilitou a hibridização desta praga com uma espécie nativa americana, *Helicoverpa zea* (Boddie), sob condições naturais. Investigamos a viabilidade e o desenvolvimento de híbridos dessas duas espécies de *Helicoverpa*. Além da criação das espécies parentais, avaliamos cruzamentos entre os machos de *H. armigera* e as fêmeas *H. zea* e vice-versa, dois cruzamentos entre híbridos e oito cruzamentos entre híbridos e espécies parentais. Estimamos a duração de estágios imaturos, fecundidade, sobrevivência, razão sexual e heterose. Embora a hibridização tenha sido realizada, com heterose durante o desenvolvimento de imaturos, também apareceram incompatibilidades reprodutivas entre as espécies parentais e entre híbridos de cruzamentos subsequentes. Os cruzamentos interespecíficos entre híbridos e retrocruzamentos confirmam a possibilidade de eventos de introgressão e sua perpetuação nas populações de campo. Os resultados indicaram que os eventos de hibridização são favorecidos em altos níveis populacionais, enquanto em baixos níveis populacionais as "identidades das espécies" serão mantidas. A possibilidade de fluxo genético interespecífico e sua perpetuação através de sucessivos cruzamentos e retrocruzamentos sugerem várias recomendações para o manejo. Populações de ambas as espécies devem ser mantidas em um nível de equilíbrio para reduzir a chance de cruzamentos interespecíficos, que são presumivelmente mais propensos a ocorrer durante surtos de pragas. A existência de hibridização e resistência a diferentes ingredientes ativos de pesticidas deve ser monitorada. Todas as práticas relacionadas ao manejo da

resistência dessas pragas a inseticidas químicos e biológicos devem ser sistematizadas para reduzir a chance de seleção de indivíduos resistentes.

Palavras-chave: pragas agrícolas; espécies invasoras; heterose; hibridização; introgressão; parâmetros reprodutivos

1 Introdução

O gênero *Helicoverpa* faz parte de um recente clado monofilético que é bem sucedido em todos os ambientes terrestres, exceto nas regiões polares (Fitt, 1989; Mitter e Matthews, 1993; Fang et al., 1997; Mitchell et al., 2006; Cho et al., 2008). Devido à recente origem das linhagens correspondentes, especialmente este gênero, as espécies compartilham semelhanças a ponto de permitir cruzamentos interespecíficos com a formação de híbridos férteis (Hardwick, 1965; Laster e Harder, 1995; Laster e Sheng, 1995; Wang e Dong, 2001; Zhao et al., 2005; Zhao et al., 2006). A hipótese de uma recente especiação de *H. zea* nas Américas de uma população de *H. armigera* que migrou no passado distante está relacionada à proximidade genética dessas espécies (Behere et al., 2007) e é apoiada pela ocorrência de hibridização interespecífica sob condições laboratoriais (Hardwick, 1965; Laster e Harder, 1995; Laster e Sheng, 1995). A recente introdução de *H. armigera* nas Américas (Czepak, 2013; Specht et al., 2013; Sosa-Gómez et al., 2016), possivelmente em diferentes eventos independentes (Tay et al., 2013; Tay et al., 2017; Arnemann et al., 2019), proporcionou uma oportunidade para o acasalamento interespecífico em condições naturais (Anderson et al., 2016; Anderson et al., 2018; Mallet, 2018; Gonaçalves et al., 2019; Valencia-Montoya et al., 2020).

A importância econômica de ambas as espécies, especialmente seus atributos particulares, como a resistência aos inseticidas (Joußen et al., 2012; Durigan et al., 2017; Walsh et al., 2018) e toxinas *Bt* (Reisig e Kurtz, 2018) sugere a hibridização entre *H. armigera* e *H. zea* em áreas sobrepostas aumenta a oportunidade para o surgimento e disseminação de novos ecótipos problemáticos para a agrícolas através das Américas (Anderson et al., 2018). O sucesso reprodutivo associado à introgressão e heterose, bem como a perpetuação genética em híbridos em comparação com as espécies parentais, são atributos importantes que não foram examinados em *Helicoverpa*.

Neste estudo, abordamos a viabilidade e o desenvolvimento de híbridos interespecíficos entre *H. armigera* e *H. zea* e seus retrocruzamentos. Uma avaliação comparativa dos parâmetros

biológicos, incluindo a duração do estágio imaturo, fecundidade, sobrevivência e razão sexual de descendentes das duas espécies parentais (cruzamentos) e descendentes híbridos (retrocruzamentos) nos permitiu inferir a existência de heterose. Discutimos os resultados no contexto do manejo integrado de pragas e sugerimos ações necessárias para reduzir ou prevenir a possibilidade de cruzamentos interespecíficos entre *H. armigera* e *H. zea*. As ações são sugeridas principalmente para retardar a seleção de possíveis fenótipos híbridos com diversos graus de adaptação a diferentes agrossistemas ou resistência a inseticidas químicos ou biológicos, ou ambos.

2 Materiais e Métodos

2.1 Criação de insetos e condições ambientais

Lagartas de *H. zea* (n = 87) foram coletadas de espigas de milho (*Zea mays*) em 14 de março de 2017 na Estação Experimental Embrapa Cerrados (15°35'30" S e 47°42'30" W). Uma colônia de *H. armigera* foi obtida da empresa Pragas.com®, Piracicaba, São Paulo, Brasil. As colônias foram mantidas em salas de criação isoladas sob condições controladas (25 ± 1 °C, 70 ± 10% RH e um regime de luz de L:D = 14:10 h). Observações e coleta de dados foram realizadas entre 08:00 e 12:00 h.

Para determinar a identidade específica dos pais, dois pares de *H. armigera* e dois de *H. zea* foram identificados pela morfologia genital (Pogue, 2004), complementada pela amplificação de microsátélites utilizando primers projetados para cada espécie (Ji et al., 2003; Leite et al., 2017).

2.2.1 Estágio adulto

As mariposas foram mantidas em gaiolas de plástico cilíndrico (15 cm de diâmetro e 15 cm de altura). As gaiolas foram fechadas no topo com voile marrom e na parte inferior com placas de Petri de polipropileno. A parede da gaiola e o fundo eram forrados com papel Kraft. Os adultos foram alimentados com uma dieta líquida (Pogue, 2004). Mortalidade e oviposição foram registradas diariamente e mariposas vivas foram transferidas para uma nova gaiola, preparada como acima.

Os experimentos iniciais de cruzamentos foram realizados com 100 gaiolas com um único par cada: 50 gaiolas com *H. armigera* machos e *H. zea* fêmeas e 50 com *H. zea* machos e *H. armigera* fêmeas. No entanto, nenhum desses casais produziu híbridos. Por isso, optamos por fazer gaiolas contendo cinco casais cada, a fim de aumentar a probabilidade de

acasalamento (Ji et al., 2003; Leite et al., 2017). Para cada cruzamento usamos cinco gaiolas, colocando dez mariposas (cinco casais por gaiola) que emergiram no mesmo dia em cada gaiola.

2.2.2 Estágio de ovo

Os ovos produzidos foram contados. Em seguida, o voile e o papel kraft com ovos foram colocados em sacos plásticos transparentes de 2 µm (30 cm de largura e 60 cm de comprimento).

2.2.3 Estágio larval

As lagartas neonatas foram transferidas para recipientes plásticos transparentes individuais (30 mL, Int: Ø 38×27 mm; G695®, Galvanotek) com tampa destacável. As lagartas foram alimentadas com uma dieta artificial modificada (Greene, 1976), sem substâncias conservantes, que foi substituída a cada 48 h. Observações foram realizadas diariamente para verificar a sobrevivência e o desenvolvimento de lagartas.

Depois que as larvas deixaram de se alimentar e iniciaram o período pré-pupal, elas foram transferidas para recipientes plásticos transparentes (Copobras® pote cilíndrico com tampa, base Ø 5,6 cm; Abertura ø 6,6 cm; altura 6 cm; 140 mL) contendo vermiculita expandida umedecida. A pré-pupa construiu a câmara pupal na parte inferior da parede do recipiente, o que nos permitiu observar a metamorfose e determinar o fim do período pré-pupal.

2.2.4 Estágio pupal

Pupas foram mantidas no mesmo recipiente e condições do período pré-pupal. A umidade era fornecida diariamente adicionando 1 mL de água destilada. Os sexos foram identificados 48 h após a metamorfose (Queiroz-Santos et al., 2018).

2.3 Manutenção da colônia

Colônias de *H. armigera* e *H. zea* foram mantidas através de todos os ensaios de cruzamento e retrocruzamento. Essas colônias foram estabelecidas com pelo menos dez gaiolas, cada uma contendo de 5 a 10 casais (o mesmo usado nos cruzamentos, como descrito acima). Para minimizar a endogamia, machos e fêmeas de diferentes gaiolas foram combinados em uma gaiola de acasalamento. Para obter progênie e reduzir a consanguinidade, pelo menos 200 imaturos de cada gaiola foram criados individualmente para uso posterior.

2.4 Comparações entre espécies parentais e seus híbridos

Para comparar traços biológicos entre *H. armigera*, *H. zea* e seus híbridos, foram realizados bioensaios para as seguintes combinações: as duas espécies parentais, *H. armigera* e *H. zea*; cruzamentos (chamados Cruzamentos – C) entre machos de *H. armigera* × fêmeas de *H. zea* (C1); e machos de *H. zea* × fêmeas de *H. armigera* (C2). A partir desses cruzamentos iniciais, foram realizados dois cruzamentos entre híbridos (Intercruzamentos – IC): IC1 – machos de C1 × fêmeas de C1 e IC2 – machos de C2 × fêmeas de C2; e oito retrocruzamentos (Retrocruzamentos – BC), cruzando ambos os sexos de C1 e C2 com ambos os sexos de *H. armigera* e *H. zea* (Tabela 1).

Os bioensaios incluíram a observação de todos os ovos e o monitoramento do desenvolvimento de pelo menos 100 larvas obtidas de cada espécie parental e cruzamento. Cada larva foi considerada como uma réplica e observada até o adulto emergir.

Cada bioensaio utilizou três gaiolas com cinco casais por gaiola, usando mariposas que emergiram no mesmo dia. O número total de ovos por gaiola (de cinco fêmeas) foi contado diariamente até que todas as fêmeas da gaiola morressem. Para os estágios de imaturos, avaliamos a viabilidade, duração e sobrevivência dos óvulos e dos estágios larval e pupal. O período pré-pupal, ou seja, período larval de alimentação inativa, foi registrado separadamente.

Tabela 1 Cruzamentos intraespecíficos e interespecíficos entre *Helicoverpa armigera* e *Helicoverpa zea* para comparar parâmetros biológicos e reprodutivos

	identificação	cruzamentos
Espécies parentais	<i>H. armigera</i>	♀ <i>H. armigera</i> × ♂ <i>H. armigera</i>
	<i>H. zea</i>	♀ <i>H. zea</i> × ♂ <i>H. zea</i>
Cruzamentos	C1	♀ <i>H. zea</i> × ♂ <i>H. armigera</i>
	C2	♀ <i>H. armigera</i> × ♂ <i>H. zea</i>
Intercruzamentos	IC1	♂ C1 × ♀ C1
	IC2	♂ C2 × ♀ C2
Retrocruzamentos	BC1	♂ C1 × ♀ <i>H. armigera</i>
	BC2	♂ C1 × ♀ <i>H. zea</i>
	BC3	♀ C1 × ♂ <i>H. armigera</i>
	BC4	♀ C1 × ♂ <i>H. zea</i>
	BC5	♂ C2 × ♀ <i>H. armigera</i>
	BC6	♂ C2 × ♀ <i>H. zea</i>
	BC7	♀ C2 × ♂ <i>H. armigera</i>
	BC8	♀ C2 × ♂ <i>H. zea</i>

2.5 Parâmetros biológicos

2.5.1 Fecundidade

O número médio de ovos colocados por cada fêmea foi calculado levando-se em conta o número total de ovos registrados de cada gaiola, que foi dividido por cinco (número de fêmeas) em cada dia até a última fêmea morrer.

2.5.2 Sobrevivência e tempo de desenvolvimento

A sobrevivência de cada indivíduo (espécie parental ou híbrida) em cada estágio imaturo (ovo, larva, pré-pupa, pupa) foi determinada a partir das observações diárias de cada indivíduo ao longo de seu ciclo de vida. Na fase dos ovos, todos os ovos produzidos nas cinco gaiolas foram incluídos. Os dados das demais etapas foram baseados em pelo menos 100 indivíduos. A porcentagem de sobrevivência (PS) para cada fase foi reduzida do número de sobreviventes multiplicado por 100, dividido pelo número inicial de indivíduos:

$$PS = (\text{sobreviventes} * 100) / (\text{número inicial})$$

A sobrevida total (TS) foi calculada multiplicando-se os percentuais de sobrevivência de cada fase e dividindo-se em 1.000.000:

$$TS = (PS \text{ ovos} * PS \text{ Lagarta} * PS \text{ Pré-pupa e} * PS \text{ Pupa}) / 1.000.000$$

O tempo de desenvolvimento dos imaturos foi avaliado diariamente, considerando as lagartas (com período pré-pupal separado) e as pupas separadamente. A duração total da fase dos imaturos foi calculada como a soma dessas três fases.

2.5.3 Razão sexual (SR)

A razão sexual foi calculada com base nos indivíduos que chegaram ao estágio pupal, quando a morfologia externa da região anal permite determinar o sexo (Queiroz-Santos et al., 2018). A razão sexual (RS) foi calculada como:

$$SR = (\text{no. de fêmeas}) / (\text{no. de fêmeas} + \text{no. de machos})$$

2.5.4 Estimativa do número de fêmeas produzidas por cada fêmea

Com base nos dados de fecundidade, razão sexual e sobrevida total de imaturos à fase adulta, estimamos o número de fêmeas produzidas por cada fêmea em cada geração das espécies parentais ou cruzamentos como:

$$NFG = f * SR * d$$

onde f = fecundidade, RS = razão sexual e d = número de indivíduos viáveis por fêmea, ou seja, o número de ovos por fêmea (ou fecundidade) multiplicado pela sobrevivência total.

2.5.5 Heterose

Para determinar a relação das variáveis biológicas (sobrevivência e períodos larval, pré-pupal e pupal) para o efeito da heterose nos traços de aptidão, a heterose em cruzamentos, intercruzamentos e retrocruzamentos foi estimada (Lynch e Walsh, 1998). A heterose foi definida como a diferença entre f_1 e a média das duas populações parentais [H (porcentagem) = $F_1 - ((P_1 + P_2) / 2)$]. Heterose ou vigor híbrido (Shull, 1908; Shull, 1914; Shull, 1948) é uma diferença no desempenho dos híbridos de qualquer espécie parental. Neste estudo, considerou-se a heterose de cada estágio de desenvolvimento (ovo, larvas, pré-pupa, pupa e adultos), sempre comparando os valores para a descendência (de cada cruzamento) com os de seus pais.

2.6 Análise estatística

Para determinar se a duração (em dias) dos estágios imaturos (larvas, pré-pupas e pupas) diferenciava entre os pais (*H. armigera* e *H. zea*) e seus cruzamentos, testamos primeiramente se os dados para os pais e cruzamentos eram normalmente distribuídos, com o teste Shapiro-Wilk para confirmar a não-normalidade dos dados, e o teste Levene para avaliar a igualdade de variâncias. Em seguida, realizamos uma análise de variância de Kruskal-Wallis por classificação (Kruskal e Wallis, 1952). O teste de Kruskal-Wallis foi seguido por uma comparação múltipla em pares usando o teste de Dunn para múltiplas comparações de amostras independentes, corrigidas para os conjuntos de pares (Pohlert, 2018). As análises foram realizadas com o programa R (R Core Team, 2018). Foram considerados os níveis de significância $P \leq 0,05$, $P \leq 0,01$ e $P \leq 0,001$.

3 Resultados

3.1 Fecundidade

A fecundidade média da espécie parental foi pelo menos o dobro da observada para os cruzamentos híbridos. As fêmeas C2 não conseguiram colocar ovos; da mesma forma, não ocorreu oviposição em IC2, BC7 ou BC8 (Tabela 2). A comparação dos dados de fecundidade revelou heterose negativa em todos os híbridos em comparação com *H. armigera* e *H. zea*. Como as fêmeas de C2 não depositaram ovos, os valores da heterose para todas as variáveis

onde os cruzamentos empregavam essas fêmeas (IC2, BC7 e BC8) não puderam ser calculados (Tabela 2).

3.2 Sobrevivência e tempo de desenvolvimento

A viabilidade dos ovos diferenciou muito entre as espécies parentais e seus híbridos. Nos pais, a sobrevivência ultrapassou 85%, enquanto nos cruzamentos a sobrevivência foi no máximo 13,67%. Nos cruzamentos onde ocorreu a oviposição, os percentuais de eclosão foram muito baixos em C2 (0,45%) ou mesmo nulo em BC1 (Tabela 2). Nesta fase, os valores negativos da heterose foram evidentes nos cruzamentos iniciais (C1 = -73,05% e C2 = -86,25%). No retrocruzamento 1 (BC1), nenhuma larva eclodiu e os valores de heterose adicionais para este cruzamento não puderam ser calculados (Tabela 2).

Nas fases larval, pupal e pré-pupal (exceto para indivíduos do intercruzamento IC1 e retrocruzamento BC2), a sobrevivência dos híbridos foi igual ou superior à do tipo parental (Tabela 2).

No estágio larval foram observados valores de heterose negativa, nula e positiva. BC2 (-67,50) foi o mais negativo. Entre os positivos, os maiores valores foram para C2 (17,00) e BC4 (18,00).

No período pré-pupal, também houve valores positivos e negativos. Os mais negativos foram IC1 (-30,30) e BC2 (-39,25). Entre os valores positivos, os cruzamentos C1 e C2 foram os mais altos com 16,50. Na fase pupal, os cruzamentos BC2 (-34,60) e BC3 (-15,20) apresentaram os valores de heterose negativos.

A sobrevivência total, fortemente influenciada pela viabilidade dos ovos, foi muito maior nas espécies parentais (mais de 50%) do que nos cruzamentos, onde o valor máximo foi de 12,02% (Tabela 2). Para a sobrevivência total, todos os cruzamentos, especialmente os cruzamentos iniciais, apresentaram valores de heterose negativa (Tabela 2). O tempo médio de desenvolvimento dos imaturos difere significativamente para larvas, pré-pupas e pupas entre as espécies parentais, cruzamentos, intercruzamentos e retrocruzamentos (Fig 1).

O tempo total de desenvolvimento dos imaturos difere significativamente entre espécies parentais e cruzamentos (χ^2 395,18, $p < 0,001$) (Fig 2). O tempo de desenvolvimento de *H. armigera* foi significativamente menor que o de *H. zea*, e seus híbridos (cruzamentos C1 e C2) tinham valores intermediários. O desenvolvimento médio do intercruzamento IC1 foi estatisticamente igual ao de *H. armigera*. Todos os retrocruzamentos, exceto B5, tiveram tempos de desenvolvimento mais curtos do que as espécies parentais (Fig 2). Esses dados

fizeram com que a heterose da maioria dos híbridos (exceto C2) fosse negativa, ou seja, eles se desenvolveram mais rapidamente do que a espécie parental (Tabela 3).

3.3 Razão sexual

Em ambas as espécies parentais e na maioria dos cruzamentos, a proporção de sexo foi de aproximadamente 50%. No entanto, em indivíduos do cruzamento C1 a razão de sexo foi inferior a 0,40, enquanto no retrocruzamento BC3 foi superior a 0,60, ambos significativamente diferentes pelo teste χ^2 do esperado 1: 1 razão sexual (Tabela 2).

3.4 Estimativa do número de fêmeas produzidas por cada fêmea

O número estimado de fêmeas produzidas em cada geração ou cruzamento mostrou grandes diferenças entre o número de fêmeas produzidas por cada fêmea em uma geração dos pais (*H. armigera* 502.62 e *H. zea* 446.30 indivíduos) em comparação com os híbridos (0.00 a 55.95 indivíduos). A menor diferença entre pais (*H. zea*) e híbridos (retrocruzamento 5) foi de aproximadamente oito vezes (Tabela 2).

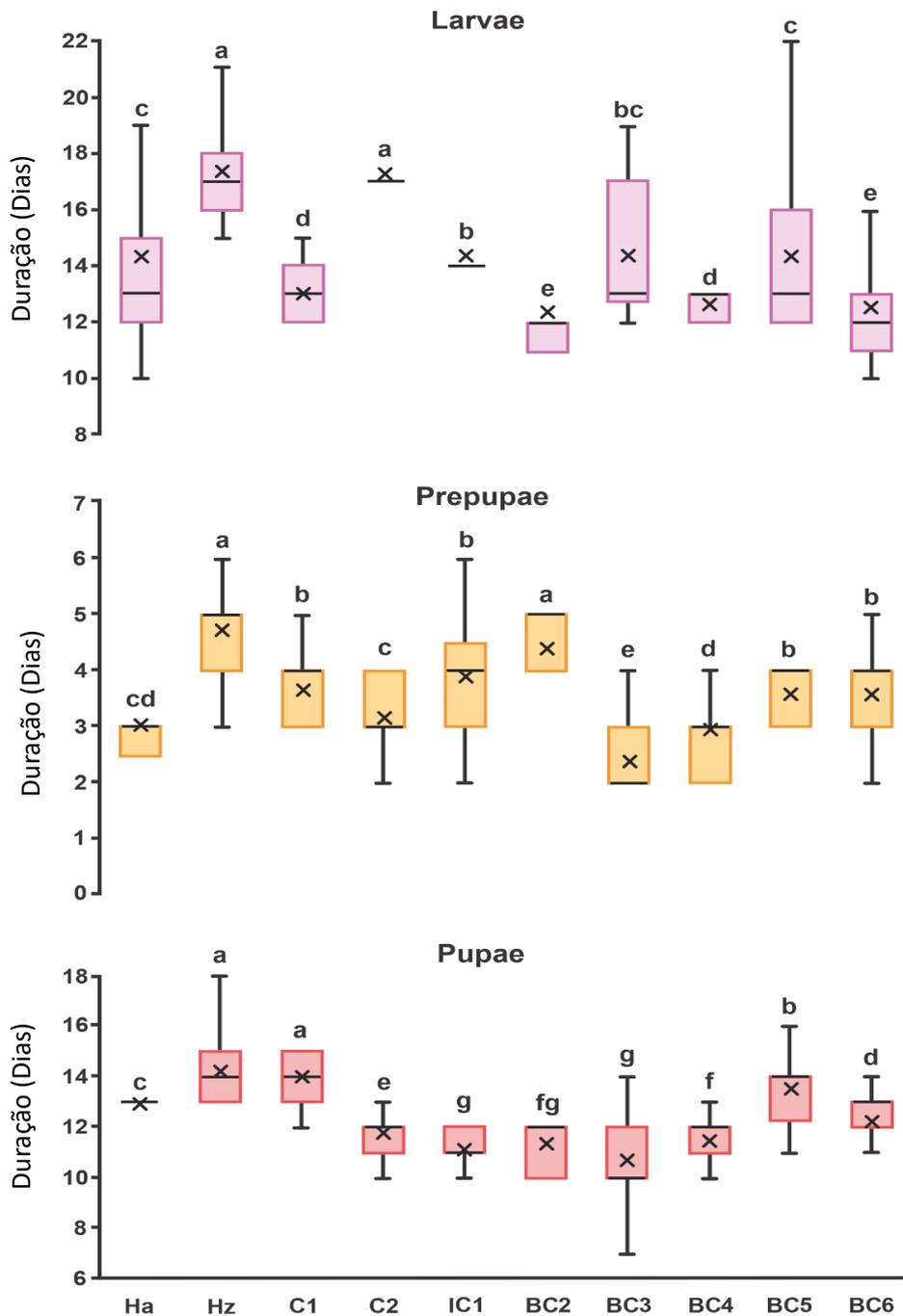


Figura 1. Box plots mostrando a duração (dias) para **Ha** – *Helicoverpa armigera*, **Hz** – *H. zea* e seus cruzamentos (**C1** – ♀ *H. zea* × ♂ *H. armigera*, **C2** – ♀ *H. armigera* × ♂ *H. zea*); intercruzamentos (**IC1** – ♂ C1 × ♀ C1) e retrocruzamentos (**BC2** – ♂ C1 × ♀ *H. zea*, **BC3** – ♀ C1 × ♂ *H. armigera*, **BC4** – ♀ C1 × ♂ *H. zea*, **BC5** – ♂ C2 × ♀ *H. armigera*, **BC6** – ♂ C2 × ♀ *H. zea*) para larvas – χ^2 407,87, $p < 0.0001$; pré-pupa χ^2 213,30, $p < 0,001$ e pupa χ^2 353,52, $p < 0,001$. Diferentes letras minúsculas acima das caixas indicam diferenças significativas (teste de Kruskal-Wallis seguido pelo teste de comparação múltipla de Dunn; consulte texto para detalhes). Barras superiores e inferiores indicam percentis 90 e 10,

respectivamente. Os topos e as bases das caixas indicam percentis 75 e 25, respectivamente. A barra horizontal dentro de uma caixa indica a mediana e × em uma caixa indica o tempo médio de desenvolvimento.

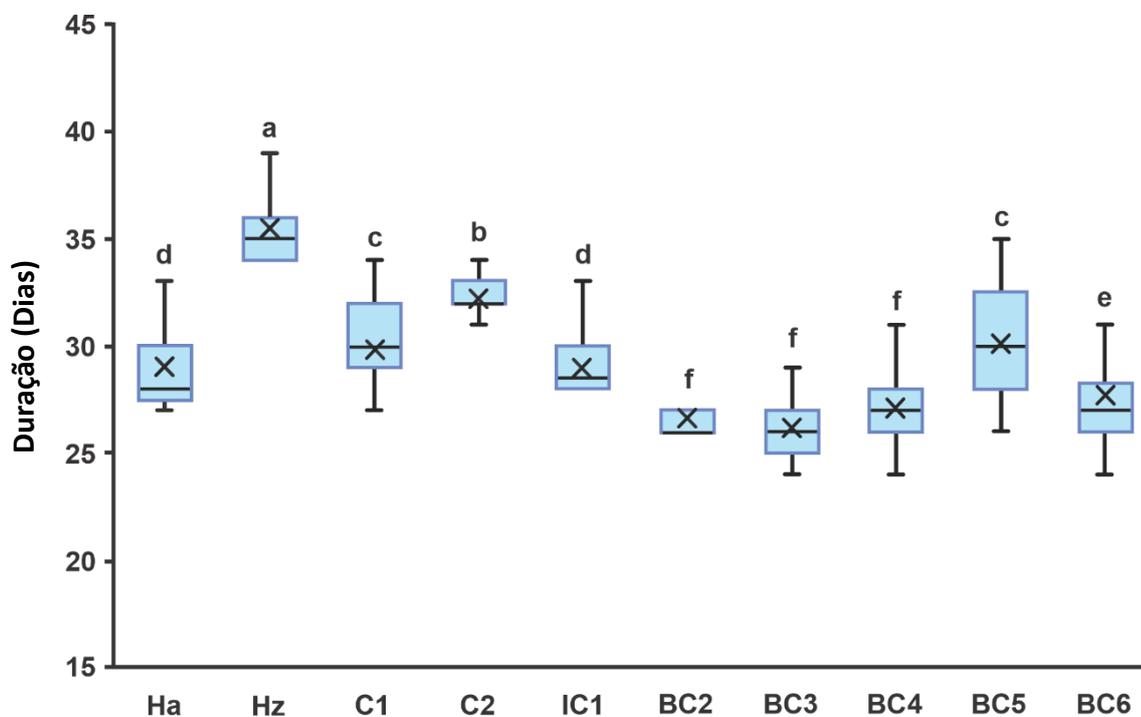


Figura 2. Box plots mostrando a duração (dias) para **Ha** – *Helicoverpa armigera*, **Hz** – *H. zea* e seus cruzamentos (**C1** – ♀ *H. zea* × ♂ *H. armigera*, **C2** – ♀ *H. armigera* × ♂ *H. zea*); intercruzamentos (**IC1** – ♂ C1 × ♀ C1) e retrocruzamentos (**BC2** – ♂ C1 × ♀ *H. zea*, **BC3** – ♀ C1 × ♂ *H. armigera*, **BC4** – ♀ C1 × ♂ *H. zea*, **BC5** – ♂ C2 × ♀ *H. armigera*, **BC6** – ♂ C2 × ♀ *H. zea*) de estágios imaturos de desenvolvimento (larvas, pré-pupas e pupas). Diferentes letras minúsculas acima das caixas indicam diferenças significativas (teste de Kruskal-Wallis seguido pelo teste de comparação múltipla de Dunn; consulte texto para detalhes). As barras superiores e inferiores indicam percentis 90 e 10, respectivamente. Os topos e as bases das caixas indicam percentis 75 e 25, respectivamente. A barra horizontal dentro de uma caixa indica a mediana e × dentro de uma caixa indica o tempo médio de desenvolvimento.

Tabela 2. Fecundidade e sobrevivência dos estágios de desenvolvimento e heterose (entre parênteses), razão sexual e número de fêmeas produzidas por geração (NFG) de *Helicoverpa armigera*, *Helicoverpa zea*, e híbridos cruzamentos (C), intercruzamentos (IC) e retrocruzamentos (BC) criados em condições controladas (25 ± 1 °C, 70 ± 10% RH, fotoperíodo L:D 14:10 h), Planaltina, Distrito Federal, Brasil

	Fecundidade ⁺	Sobrevivência dos estágios imaturos (%)					SR ⁺⁺	NFG
		ovo	Larvas	Pré-pupa	Pupas	total		
Ha – <i>H. armigera</i>	1,745.84 (---)	85.67 (---)	87.00 (---)	88.51 (---)	84.42 (---)	55.69 (---)	0.517 ^{ns}	502.62
Hz – <i>H. zea</i>	1,678.52 (---)	87.85 (---)	79.00 (---)	78.48 (---)	95.16 (---)	51.83 (---)	0.513 ^{ns}	446.30
Cruzamentos								
C1 – Ha♂ × Hz♀	816.15 (–896.05)	13.67 (–73.05)	83.00 (0.00)	100.00 (16.50)	93.98 (4.20)	10.66 (–43.15)	0,383 ^{**}	33.32
C2 – Ha♀ × Hz♂	742.16 (–970.05)	0.45 (–86.25)	100.00 (17.00)	100.00 (16.50)	97.00 (7.20)	0.437 (–53.35)	0.500 ^{ns}	1.62
Intercruzamentos								
IC1 – C1♂ × C1♀	508.36 (–307.80)	1.63 (–12.10)	82.00 (–1.00)	69.51 (–30.30)	87.72 (–6.30)	0.815 (–9.80)	0,556 ^{ns}	2.30
IC2 – C2♂ × C2♀	0	---	---	---	---	---		
Retrocruzamentos								
BC1 – C1♂ × Ha♀	608.96 (–672.05)	0.00 (–49.70)	---	---	---	---		
BC2 – C1♂ × Hz♀	519.12 (–728.20)	10.42 (–40.35)	13.51 (–67.50)	50.00 (–39.25)	60.00 (–34.60)	0.422 (–30.78)	0.500 ^{ns}	2.19
BC3 – C1♀ × Ha♂	805.60 (–475.35)	5.82 (–43.90)	89.66 (4.60)	88.46 (–5.75)	73.91 (–15.20)	3.412 (–29.74)	0,636 [*]	17.48
BC4 – C1♀ × Hz♂	895.12 (–352.20)	12.40 (–38.35)	99.00 (18.00)	98.99 (9.75)	98.98 (4.40)	12.02 (–19.20)	0.520 ^{ns}	55.95
BC5 – C2♂ × Ha♀	987.68 (–256.35)	5.38 (–37.70)	83.72 (–9.80)	94.44 (0.25)	82.35 (–8.40)	3.503 (–24.55)	0.500 ^{ns}	17.30
BC6 – C2♂ × Hz♀	873.96 (–336.40)	11.30 (–32.85)	92.00 (2.50)	90.22 (0.95)	89.16 (–7.00)	8.362 (–17.70)	0,568 ^{ns}	41.51
BC7 – C2♀ × Ha♂	0 (---)	---	---	---	---	---	---	---
BC8 – C2♀ × Hz♂	0 (---)	---	---	---	---	---	---	---

⁺ Número médio de ovos por fêmea (cinco gaiolas com cinco casais cada, totalizando 25 casais).

⁺⁺Desvio da razão sexual observada a partir de 1:1 por Teste do Qui-Quadrado (χ^2) onde: ns = não significativo, * p ≤ 0,05 e ** p ≤ 0,01.

Tabela 3. Média e heterose (entre parênteses) do tempo de desenvolvimento de espécies parentais e híbridos de *Helicoverpa armigera* e *Helicoverpa zea* criados em condições controladas (25 ± 1 °C, $70 \pm 10\%$ RH, fotoperíodo L:D 14:10 h), Planaltina, Distrito Federal, Brasil

	Tempo de desenvolvimento (dias)			
	Larvas	Pré-pupae	Pupas	total
Ha – <i>H. armigera</i>	13.19	2.94	12.91	29.03
Hz – <i>H. zea</i>	16.66	4.68	14.19	35.53
Cruzamentos				
C1 – Ha♂ × Hz♀	13.04 (–1.89)	3.58 (–0.23)	13.99 (0.44)	28.49 (–3.79)
C2 – Ha♀ × Hz♂	17.27 (2.35)	3.18 (–0.63)	11.78 (–1.76)	33.94 (1.66)
Intercruzamentos				
IC1 – C1♂ × C1♀	14.14 (1.10)	3.74 (0.16)	11.10 (–2.89)	30.25 (1.76)
IC2 – C2♂ × C2♀	–	–	–	–
Retrocruzamentos				
BC1 – C1♂ × Ha♀	–			
BC2 – C1♂ × Hz♀	11.33 (–3.52)	4.00 (–0.13)	11.33 (–2.75)	23.02 (–8.98)
BC3 – C1♀ × Ha♂	13.12 (0.01)	2.35 (–0.91)	10.71 (–2.74)	25.28 (–3.48)
BC4 – C1♀ × Hz♂	12.70 (–2.15)	2.91 (–1.22)	11.46 (–2.62)	23.70 (–8.30)
BC5 – C2♂ × Ha♀	13.07 (–2.16)	3.50 (0.44)	13.50 (1.15)	28.36 (–3.13)
BC6 – C2♂ × Hz♀	11.87 (–5.10)	3.57 (–0.36)	12.26 (–0.73)	22.23 (–12.50)
BC7 – C2♀ × Ha♂	–	–	–	–
BC8 – C2♀ × Hz♂	–	–	–	–

4 Discussão

A não obtenção de híbridos utilizando apenas um par por gaiola indicou que era mais difícil obter hibridização em nossos experimentos do que relatado em estudos anteriores (Laster e Sheng, 1995; Wang e Dong, 2001; Zhao et al., 2005). Por outro lado, a média de fecundidade dos pais encontrada nesse estudo (Tabela 2), utilizando cinco casais por gaiola, foi maior do que o relatado em estudos com condições de reprodução semelhantes, mas utilizando apenas um casal por gaiola, tanto para *H. armigera* (Silva et al., 2018) quanto *H. zea* (Giolo et al., 2006). Isso sugere que, como observado para outros noctuídeos (Specht et al., 2016), o uso de múltiplos pares por gaiola aumenta a fertilidade, em particular aumentando o número de acasalamentos (Milano et al., 2008). No entanto, os híbridos eram aproximadamente metade mais férteis que seus pais (Tabela 2). Essa fecundidade inferior pode estar relacionada, pelo menos em parte, à dificuldade do acasalamento interespecífico, uma vez que entre os noctuídeos, a ausência de copula reduz o número médio de ovos colocados por fêmea (Kehat e Gordon, 1975; Etman e Hooper, 1979; Ellis e Steele, 1982; Rogers e Marti, 1997; Milano et al., 2008; Montezano et al., 2013; 2014; 2015; 2019; Specht e Roque-Specht, 2019).

A viabilidade do ovo parece ser o fator crítico relacionado à hibridização de *H. armigera* e *H. zea*, com um máximo de 14% de viabilidade em híbridos em comparação com mais de 85% na espécie parental (Tabela 2). Embora estudos anteriores também tenham relatado menor viabilidade de ovos em híbridos de *H. armigera* e *H. zea* (Laster e Hardee, 1995; Laster e Sheng, 1995), nenhum relatou a formação de híbridos estéreis, como observado neste estudo para as fêmeas IC2 (Tabela 2) originadas do cruzamento entre híbridos C2 (fêmeas de *H. armigera* com machos de *H. zea*). Outros estudos, com cruzamentos entre *H. armigera* e *H. assulta*, produziram pupas deformadas, adultos estéreis, ou simplesmente não houve formação do sexo feminino (Wang e Dong, 2001; Zhao et al., 2005).

Embora não sejam levados em conta aqui, presumimos que as baixas taxas de viabilidade dos ovos encontradas neste estudo estão relacionadas à falta de inseminação juntamente com os diferentes mecanismos de isolamento das duas espécies, incluindo comunicação química por feromônios (Cardé, 1986; Wicker-Thomas, 2011), comportamento de acasalamento (Arbuthnott, 2009), não complementaridade de suas genitálias (Shapiro e Porter, 1989; Sirot, 2003; Mikkola, 2008; Masly, 2012) e genótipos

(Nosil et al., 2012). Podemos inferir que a baixa sobrevivência no estágio dos óvulos nesses casos foi devido à infertilidade decorrente da falta de fertilização. Não houve indicação de que a ausência de deposição de vitelo, outra causa de infertilidade, foi importante nesses casos.

Durante o desenvolvimento das larvas, pré-pupas e pupas, foi evidenciado vigor híbrido ou heterose positiva (cruzamentos 1 e 2 e retrocruzamentos 3, 4, 5 e 6) onde a maioria dos descendentes dos cruzamentos (exceto BC2) apresentava taxas de sobrevivência iguais ou superiores aos tipos parentais (Tabela 2). As taxas de sobrevivência relativamente mais altas de larvas, pré-pupas e pupas compensaram a diferença de mais de seis vezes na fertilidade, de modo que a sobrevida total foi pelo menos quatro vezes menor do que na espécie parental (Tabela 2). Isso é especialmente importante em cenários onde os híbridos podem ter vantagens adicionais, como transportar vários genes ligados à resistência a determinados produtos químicos ou biológicos, aumento de tamanho ou agressividade, ou menor tempo de desenvolvimento, entre outros aspectos (Gunning et al., 1984; Laster e Hardee, 1995; Laster e Sheng, 1995; McCaffery, 1998; Wang e Dong, 2001; Zhao et al., 2005; Anderson et al., 2018; Leite et al., 2017; Gonçalves et al., 2019; Valencia-Montoya et al., 2020).

O tempo de desenvolvimento significativamente menor de cada etapa na maioria dos cruzamentos, especialmente em relação à *H. zea*, aqui reconhecida como heterose negativa (Tabela 3), é consistente com outros estudos de hibridização de *H. armigera* e *H. zea* (Laster e Hardee, 1995; Laster e Sheng, 1995). O tempo de desenvolvimento nos retrocruzamentos BC2, BC3, BC4 e BC6 foi significativamente menor do que em ambas as espécies parentais (Fig 2). Tempos de desenvolvimento reduzidos de estágios imaturos são altamente importantes para aspectos como exposições mais curtas a condições abióticas adversas e inimigos naturais. Em particular, a redução do tempo de geração (T) está associada a outros parâmetros reprodutivos e aumenta a taxa de crescimento intrínseco (r), ou seja, o número de indivíduos produzidos em um determinado período na mesma planta hospedeira ou condição (Reigada et al., 2016; Specht et al., 2019).

Devido a estudos anteriores relatarem proporções sexuais diferentes de 1:1 para membros de Heliothinae, incluindo *Helicoverpa* (Laster, 1972; Proshold et al., 1983; Laster e Hardee, 1995; Laster e Sheng, 1995; Wang e Dong, 2001; Zhao et al., 2005), esperávamos encontrar diferenças entre o número de fêmeas e machos, como na prole do cruzamento C1, onde a razão sexual foi de 0,383, e o retrocruzamento B3, onde a razão

sexual foi de 0,636 (Tabela 2). No entanto, na maioria dos outros cruzamentos, a razão não difere de 1:1. Embora a prole de C2, mesmo com a razão sexual fortemente distorcida, produzisse indivíduos bem desenvolvidos sem anormalidades aparentes, nenhuma fêmea deste cruzamento colocava ovos. A falha de reprodução das fêmeas pode estar relacionada aos encontrados (Wang e Dong, 2001; Zhao et al., 2005) para um cruzamento entre fêmeas de *H. armigera* e machos de *H. assulta*, onde nenhuma pupa fêmea foi obtida. Nem a pupa nem os adultos que criamos tinham anomalias aparentes; pelo contrário, a pupa parecia estar bem formada, consistente com as de ambas as espécies parentais. Nossos resultados diferem dos encontrados por Laster e Sheng (1995) e Laster e Hardee (1995), que não encontraram nenhuma evidência de esterilidade nos cruzamentos de *H. armigera* e *H. zea* através de quatro gerações.

A estimativa do número de fêmeas produzidas por fêmea em cada geração/cruzamento mostra mais claramente o efeito combinado dos diferentes parâmetros (fecundidade, sobrevivência em diferentes estágios e razão sexual) na capacidade reprodutiva de cada cruzamento em comparação com os tipos parentais (Tabela 2). Embora a menor diferença entre o tipo parental (*H. zea*) e híbridos (retrocruzamento 5) foram aproximadamente oito vezes (Tabela 2), em condições naturais outros parâmetros que podem conferir vantagens aos híbridos, como menor tempo de desenvolvimento, adaptabilidade e resistência ou tolerância aos agentes de controle (inseticidas, toxinas) e a inimigos naturais (vírus, bactérias e fungos) ainda devem ser considerados (Joußen et al., 2012; Ardisson-Araújo, 2015; Durigan et al., 2017; Leite et al., 2017; Walsh et al., 2018). A possibilidade de troca e fixação de genes nas gerações futuras indica que, apesar do menor número de indivíduos produzidos, a hibridização aumenta a variação do material genético no qual as forças de seleção natural ou artificial podem atuar.

Neste estudo, inicialmente tivemos dificuldade em obter os primeiros cruzamentos interespecíficos. Outros estudos encontraram dificuldade na fertilização interespecífica entre *H. armigera* da China e *H. zea* de EUA (Laster e Sheng, 1995) e entre *H. armigera* e *H. assulta*, mesmo usando 20 casais por gaiola (Wang e Dong, 2001; Zhao et al., 2005). Em uma exceção, Laster e Hardee (1995) obtiveram 100% de sucesso em acasalamentos entre fêmeas de *H. armigera* da Rússia, com machos de *H. zea* dos EUA em duas gaiolas, cada uma com um casal. No entanto, a incompatibilidade reprodutiva observada no presente estudo não pode ser claramente atribuída à origem

geográfica de *H. armigera*, especialmente porque autores de estudos usando marcadores mitocondriais especularam que as populações de *H. armigera* no sul da América do Sul (Brasil, Argentina, Uruguai e Paraguai) têm origens diferentes por causa de múltiplas incursões, provavelmente de países africanos (Senegal, Gana), França, Índia e China (Tay et al., 2017).

Estudos de hibridização de representantes de *Helicoverpa* no laboratório (Laster e Hardee, 1995; Laster e Sheng, 1995; Wang e Dong, 2001; Zhao et al., 2005), incluindo os aqui realizados, representam uma condição particular na qual o número limitado de duas espécies está artificialmente confinado sem escolha. No entanto, a ocorrência de muitos haplótipos em ambas as espécies na natureza (Behere et al, 2007; Tembrock et al., 2019) mostra que a diversidade genotípica é muito maior e mais variável no tempo e no espaço, permitindo milhares de diferentes cruzamentos interespecíficos nos quais híbridos com características genéticas distintas podem se formar.

Nos híbridos, espera-se que ocorram combinações que conferem vantagens ecológicas em ambientes naturais ou modificados pelo homem, incluindo tolerância ou resistência a fatores bióticos ou abióticos. A hibridização de *H. armigera* com *H. zea* e a perpetuação de retrocruzamentos (Laster e Hardee, 1995; Laster e Sheng, 1995) podem, a longo prazo, formar indivíduos cada vez mais competitivos e bem adaptados. A troca genética permite que os híbridos herdem diferentes genes associados à tolerância ou resistência aos pesticidas, por meio da introgressão gênica (Mallet, 2018; Walsh et al., 2018).

Nossos resultados sugerem que, mesmo após a introdução de *H. armigera* nas Américas, em áreas onde *H. zea* ocorre, as restrições reprodutivas entre as duas espécies fazem com que suas identidades específicas sejam mantidas ao longo do tempo. Essa hipótese ainda considera que a *H. armigera* também ocorre em grandes áreas compartilhadas com *H. assulta*, com a qual também forma híbridos interespecíficos (Wang e Dong, 2001; Zhao et al., 2005; 2006), mas cada uma mantém sua identidade ao longo do tempo. No entanto, informações sobre distâncias genéticas entre *H. armigera* e *H. assulta* não estão disponíveis para permitir inferências mais precisas.

O resultado positivo obtido apenas por uso múltiplo (Cinco) de casais por gaiola sugerem que a hibridização bem sucedida é consistente com as observadas em campo, em que a hibridização aumenta sobre condições de surto (Valencia-Montoya et al., 2020; Specht et al., 2021). Isso indica que ações de manejo adequadas que mantêm populações

naturais das duas espécies em equilíbrio reduzem a chance de cruzamentos interespecíficos, podendo diminuir a probabilidade de encontros entre genes compatíveis ou aqueles associados à aptidão em condições ambientais variáveis (Corrêa et al., 2019; Cordeiro et al., 2020), variação no uso do hospedeiro (Pearce, 2017) e resistência aos inseticidas (Duringa et al., 2017; Leite et al., 2018).

Embora os dados aqui apresentados sugiram que cada evento de hibridização reduz o potencial reprodutivo de ambas as espécies, a hibridização deve ser desencorajada. Essa afirmação é apoiada por estudos que fornecem dados quantitativos para hibridização entre *H. zea* e *H. armigera* (Leite et al., 2017; Cordeiro et al., 2020), com a ocorrência de híbridos putativos com valores de frequência variando de 18 a 40%. Mais precisamente, Cordeiro et al. (2020) mencionaram que os híbridos continham 10% de linhagem mista. Portanto, apesar da hibridização parcialmente bem sucedida em um ambiente restrito, os múltiplos eventos de acasalamento no campo e um período de tempo mais longo oferecem mais oportunidades para selecionar fenótipos bem-sucedidos e bem adaptados. Embora nossos resultados indiquem que cada evento de hibridização reduz o potencial reprodutivo de ambas as espécies, a seleção de um único ecotipo altamente adaptado às culturas expressando alguma proteína *Bt* ou resistente a uma molécula química amplamente utilizada pode desencadear um grande problema fitossanitário para toda a área de cobertura.

Apesar das restrições reprodutivas da hibridização, é necessário retardar ou prevenir a possível ocorrência e seleção de ecotipos altamente adaptados aos agrossistemas (Anderson et al., 2018) ou introgressão de genes para resistência a inseticidas às espécies nativas (Valencia-Montoya et al., 2020). Especialmente em áreas onde as duas espécies coexistem, o manejo deve visar reduzir ou prevenir a troca de genes associados à tolerância ou resistência a inseticidas químicos e biológicos. Devido às limitações na reprodução interespecie, as áreas cultivadas devem ser gerenciadas para garantir que as populações de ambas as espécies sejam mantidas nos níveis mais baixos possíveis, utilizando estratégias de MIP de acordo com o sistema de cultura e/ou cultivo.

Embora a *H. armigera* tenha sido relatada no Brasil desde 2008 (Sosa-Gómez et al., 2016), os primeiros surtos foram notificados em 2012 e 2013, em várias regiões, com maior frequência em algodão, soja e milho, o que explica a ocorrência de híbridos entre as duas espécies desde 2013 (Anderson et al., 2018; Valencia-Montoya et al., 2020). Portanto, pelo menos no Brasil, os agricultores convivem com esses híbridos (embora os

dados sugiram uma proporção baixa) há algum tempo, sem mudanças substanciais no manejo de pragas. De fato, desde a detecção de *H. armigera* no Brasil, em 2013 (mesmo com a presença de híbridos), ações emergenciais para seu controle têm priorizado a disseminação e o uso de métodos associados ao MIP, para que os produtores possam gerenciar as culturas de forma sustentável, mesmo nas culturas mais seriamente atacadas, como algodão, soja e milho. Em grande parte, essa estratégia tem se mostrado altamente positiva, com reduções populacionais mesmo com o declínio do uso de inseticidas (Specht et al., 2021).

Nossos resultados laboratoriais, considerando condições de restrições reprodutivas para cruzamentos interespecíficos, com maior sucesso para múltiplos casais, explicam as evidências de uma explosão de hibridização e introgressão generalizada entre *H. zea* e *H. armigera* durante o surto de *H. armigera* em 2012-2013, e seu declínio subsequente até 2017 (Valencia-Montoya et al., 2020), com o retorno das populações de ambas as espécies para baixos níveis populacionais (Specht et al., 2021). Neste ponto, voltamos nossa atenção para a necessidade de ações de MIP que permitam a redução de populações de ambas as espécies, reduzindo a probabilidade de cruzamentos interespecíficos, para prevenir ou retardar o surgimento e disseminação de novos ecotipos agrícolas problemáticos (Anderson et al., 2018), bem como a possibilidade de introgressão de genes de resistência a inseticidas desde espécies exóticas até espécies nativas (Valencia-Montoya et al., 2020).

Considerando que um agrossistema deve ser gerenciado de acordo com os princípios do MIP para manter o equilíbrio natural, muitos aspectos da pesquisa básica e aplicada sobre *H. armigera* e *H. zea* devem ser investigados, considerando cada espécie de mariposa separadamente e sua interação em cada cultura ou sistema de cultura. São necessárias pesquisas sobre a ação de inimigos naturais, incluindo predadores, parasitoides e microrganismos (Alavo, 2006; Corrêa-Ferreira et al., 2014; Luz et al., 2018; Pereira et al., 2018) e seu potencial para repor as populações dessas lepidópteras pragas. Os estudos devem incluir estratégias de controle biológico aumentado utilizando a liberação inundativa ou inoculativa de espécies de controle de eficiência comprovada (Manandhar e Wright, 2015; Olmstead et al., 2016), levando em consideração a viabilidade econômica de seu uso em determinada cultura ou sistema de cultivo.

Também é necessária a avaliação do uso em larga escala de armadilhas de feromônio para reduzir as densidades de *Helicoverpa* spp. interrompendo o acasalamento

(Quero et al., 2001; Berg et al., 2014; Benelli et al., 2019; Burgio et al., 2020), especialmente em culturas de alto valor. No entanto, a recente detecção de diferenças geográficas na comunicação sexual em *H. armigera* indica a necessidade de avaliações locais de feromônios de mariposas fêmeas e respostas masculinas para garantir o monitoramento efetivo dessas espécies (Gao et al., 2020) e seus híbridos (wang et al., 2005).

É necessário desenvolver estudos que permitam que imaturos (especialmente ovos e larvas) sejam distinguidos morfológicamente, para permitir o monitoramento contínuo dos níveis populacionais de imaturos, e minimizar ou, se possível, evitar inteiramente o uso de ingredientes ativos para os quais a resistência já foi detectada anteriormente em qualquer uma das duas espécies, e usar apenas inseticidas que visam uma praga específica. Por exemplo, foram relatadas falhas no controle da *H. armigera* devido à resistência a piretróides e diamidas. Estes inseticidas mostraram que devem ser usados apenas contra infestações de *H. zea*.

Dada a história de tolerância e resistência dos representantes de *Helicoverpa*, especialmente *H. armigera* aos xenobióticos, é extremamente importante estudar a evolução das respostas dos híbridos e seus pais a diferentes inseticidas e toxinas disponíveis nas culturas transgênicas. Isso permitirá um manejo adequado das populações e sua resistência.

É importante entender o efeito dos cultivos (incluindo cultivos de cobertura) que podem formar uma "ponte verde" para uma ou ambas as espécies na entressafra e não devem ser plantadas (Favetti et al., 2017). No caso de culturas irrigadas ou de inverno, variedades que não expressam toxinas *Bt* poderiam ser usadas entre as estações de cultivo.

Considerando a ampla gama latitudinal das Américas, com os ecossistemas mais diversos, muitos dos quais foram modificados para apoiar a agricultura, incluindo o cultivo de plantas hospedeiras de ambas as espécies, estudos sobre diapausa são essenciais para as espécies durante o inverno (Phillips e Newsom, 1966; Souza et al., 1995; Liu et al., 2010; Mironidis et al., 2010; Morey et al., 2012) e verão (Liu et al., 2006). Programas mensais de monitoramento com feromônios ou armadilhas de luz ultravioleta (Specht et al., 2021; Olmstead et al., 2016) devem ser avaliados em áreas com diferentes condições climáticas e em diferentes latitudes, principalmente nas Américas onde as duas espécies coexistem. Se ocorrer diapausa, ações de manejo devem ser iniciadas para

reduzir o número de pupas em diapausas no solo e evitar que um grande número de mariposas surja na primavera seguinte.

Estudos de estratégias de manejo com o objetivo de minimizar ou prevenir o acasalamento entre essas duas espécies devem levar em conta sua alta mobilidade e a possibilidade de migração na primavera e outono em áreas com condições climáticas desfavoráveis, especialmente em latitudes mais elevadas (Hendrix et al., 1987; Westbrook et al., 1997; Olmstead et al., 2016; Leite et al., 2017; Gonçalves et al., 2019; Jones et al., 2019; Dourado et al., 2021; Haile et al., 2021). A capacidade dessas mariposas de viajar longas distâncias dentro de alguns dias torna especialmente difícil usar estratégias de manejo local e regional para manter seus níveis populacionais em equilíbrio e minimizar a possibilidade de cruzamentos interespecíficos. No Brasil, por exemplo, o frio de inverno e a alta umidade no sul praticamente excluem essas mariposas, e a estação seca de aproximadamente seis meses no centro-oeste também as dificulta. No entanto, nessas mesmas áreas há "ilhas verdes" ou pontes verdes caracterizadas especialmente por áreas irrigadas onde culturas de alto valor comercial e altamente atraentes para uma ou ambas as espécies são cultivadas, como milho, trigo, grão-de-bico, feijão e todos os tipos de vegetais.

Os estudos devem focar no desenvolvimento de estratégias onde as plantas hospedeiras preferidas de *H. armigera* e *H. zea* são cultivadas em diferentes épocas do ano para escalonar os períodos reprodutivos das duas espécies e reduzir a probabilidade de hibridização. No Brasil (Gao et al., 2020; Wang et al., 2005) como em outros locais como o sul dos EUA, o milho (especificamente o estágio de milho fresco ou enchimento de grãos) é um hospedeiro preferencial de *H. zea* (Hardwick, 1965; Martin et al., 1976; Rhino et al., 2014; Haile et al., 2021), embora na fase de maturação do milho, as mariposas se dispersem para outras culturas, incluindo soja e algodão (Hardwick, 1965; Terry et al., 1987a; Terry et al., 1987b; Head et al., 2010). Esse comportamento pode diferir em locais ou condições específicas, como observado nos campos de algodão e soja nos EUA, onde populações de *H. zea* foram relatadas como pragas graves (Tipping et al., 2005; Luttrell e Jackson, 2012; Swenson et al., 2013). Outro fator é que as populações de *H. armigera* tendem a ser muito frequentes em soja e algodão (Sosa-Gómez, 2016) e menos comuns no milho (Arnemann et al., 2019). Essas informações podem ser úteis para gerenciar a prevalência de cada espécie, especialmente em sistemas intensivos de cultivo, onde plantas hospedeiras preferidas podem ser cultivadas simultaneamente ou

alternadamente. Este último cronograma poderia servir para alternar o ciclo de vida das mariposas para que ambas as espécies não estejam ativas ao mesmo tempo. Entre as estratégias mais eficazes estão a desocupação, alternância ou reagendamento de datas de semeadura de acordo com o contexto paisagístico total, e o uso de diferentes culturas para interromper o desenvolvimento da resistência, dependendo da sazonalidade das populações (Paula-Moraes et al., 2017; Specht et al., 2021). Essas estratégias poderiam minimizar a possibilidade de encontros entre as espécies, apesar de sua alta mobilidade. Da mesma forma, deve-se tomar cuidado em áreas onde plantas hospedeiras, como o tomate, a hospedeira preferida da *H. armigera* (Michereff-Filho et al., 2021), e o milho, o hospedeiro preferido de *H. zea* (Dourado et al., 2021; Haile et al., 2021), são cultivados continuamente ao longo do ano, como visto em áreas que abastecem grandes centros urbanos no Brasil com tomate fresco e milho doce para consumo humano.

Os resultados deste estudo, juntamente com informações de outras publicações, demonstram a complexidade das interações e possibilidades a partir da hibridização de duas espécies, tanto biologicamente quanto aplicadas à agricultura. Os resultados deste estudo representam as possibilidades para apenas uma população de *H. armigera* e uma de *H. zea*. Portanto, é possível que em todas as Américas, onde há populações de *H. armigera* com múltiplas origens encontrando populações de *H. zea* com alta diversidade genética, essas interações sejam expandidas e intensificadas. Diante disso, para adiar ou reduzir as chances de hibridização, devem ser feitos esforços para manter as populações das duas espécies em equilíbrio.

Referências

- Alavo TBC. 2006. Biological control agents and environmentally-friendly compounds for the integrated management of *Helicoverpa armigera* Hübner (Lepidoptera: Noctuidae) on cotton: Perspectives for pyrethroid resistance management in West Africa? *Arch Phytopathol Plant Protect* **39**:105-111.
- Anderson CJ, Oakeshott JG, Tay WT, Gordon KHJ, Zwick A and Walsh TK. 2018. Hybridization and gene flow in the mega-pest lineage of moth, *Helicoverpa*. *Proc Natl Acad Sci U S A* **115**:5034-5039.
- Anderson CJ, Tay WT, McGaughran A, Gordon, K and Walsh, TK. 2016. Population structure and gene flow in the global pest, *Helicoverpa armigera*. *Mol Ecol*

25:5296-5311.

- Arbuthnott D. 2009. The genetic architecture of insect courtship behavior and premating isolation. *Heredity* **103**:15-22.
- Ardisson-Araújo D, Sosa-Gómez D, Melo F, Bão S and Ribeiro B. 2015. Characterization of *Helicoverpa zea* single nucleopolyhedrovirus isolated in Brazil during the first old world bollworm (Noctuidae: *Helicoverpa armigera*) nationwide outbreak. *Virus Rev Res* **20**:1-4.
- Arnemann JA, Roxburgh S, Walsh T, Guedes J, Gordon K, Smagghe G and Tay WT. 2019. Multiple incursion pathways for *Helicoverpa armigera* in Brazil show its genetic diversity spreading in a connected World. *Sci Rep* **9**:19380.
- Behere GT, Tay WT, Russell DA, Heckel DG, Appleton BR, Kranthi KR and Batterham. 2007. Mitochondrial DNA analysis of field populations of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) and of its relationship to *H. zea*. *BMC Evol Biol* **7**:117.
- Benelli G, Lucchi A, Thomson D and Loriatti C. 2019. Sex pheromone aerosol devices for mating disruption: Challenges for a brighter future. *Insects* **10**:1-16.
- Bentivenha JPF, Paula-Moraes SV, Baldin ELL, Specht A, Silva IF and Hunt TE. 2016. Battle in the New World: *Helicoverpa armigera* versus *Helicoverpa zea* (Lepidoptera: Noctuidae). *PLoS One* **11**:1-15.
- Berg BG, Zhao X-C and Wang G. 2014. Processing of pheromone information in related species of Heliothine moths. *Insects* **5**:742-76.
- Burgio G, Ravaglia F, Maini S, Bazzocchi GG, Masetti A, and Lanzoni A. 2020. Mating disruption of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) on processing tomato: First applications in northern Italy. *Insects* **11**:1-11.
- Cardé RT. 1986. The Role of Pheromones in Reproductive Isolation and Speciation of Insects. In Huettel M.D. (eds), *Evolutionary Genetics of Invertebrate Behavior*. Springer, Boston, MA, pp. 303-317.
- Cho S, Mitchell A, Mitter C, Regier J, Matthews M and Robertson R. 2008. Molecular phylogenetics of Heliothine moths (Lepidoptera: Noctuidae: Heliothinae), with comments on the evolution of host range and pest status. *Syst Entomol* **33**:581-594.
- Cordeiro EMG, Pantoja-Gomez LM, Paiva JB, Nascimento ARB, Omoto C, Michel AP

- and Correa AS. 2020. Hybridization and introgression between *Helicoverpa armigera* and *H. zea*: An adaptational bridge. *BMC Evol Biol* **20**: 1-12.
- Corrêa AS, Cordeiro EMG and Omoto C. 2019. Agricultural insect hybridization and implications for pest management. *Pest Manag Sci* **75**: 2857-2864.
- Corrêa-Ferreira BS, Hoffmann-Campo CB, Sosa-Gómez DR. 2014. Inimigos naturais de *Helicoverpa armigera* em soja. Comunicado Técnico 80, 1-11. Embrapa Soja, Londrina.
- Czepak C, Albernaz KC, Vivian LM, Guimarães HO and Carvalhais T. 2013. Primeiro registro de ocorrência de *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) no Brasil. *Pesq Agropecu Trop* **43**:110-113.
- Dourado PM, Pantoja-Gomez LM, Horikoshi RJ, Carvalho RA, Omoto C, Corrêa AS, Kim JH, Martinelli S, Head GP. 2021. Host plant use of *Helicoverpa* spp. (Lepidoptera: Noctuidae) in the Brazilian agricultural landscape. *Pest Manag Sci* **77**:780-794.
- Durigan MR, Corrêa AS, Pereira RM, Leite NA, Amado D, Sousa DR and Omoto C. 2017. High frequency of CYP337B3 gene associated with control failures of *Helicoverpa armigera* with pyrethroid insecticides in Brazil. *Pestic Biochem Physiol* **143**:73-80.
- Ellis PE and Steele G. 1982. The Effects of delayed mating on the fecundity of females of *Spodoptera littoralis* (Boisduval) (Lepidoptera: Noctuidae). *Bull Entomol Res* **72**:295–302.
- Etman AAM and Hooper GHS. 1979. Sperm precedence of the last mating in *Spodoptera litura*. *An Entomol Soc Am* **72**:119-120.
- Fang QQ, Cho S, Regier JC, Mitter C, Matthews M, Poole RW *et al.* 1997. A new nuclear gene for insect phylogenetics: Dopa decarboxylase is informative of relationships within heliothinae (Lepidoptera: Noctuidae). *Syst Biol* **46**:269–283.
- Favetti BM, Braga-Santos TL, Massarolli A, Specht A, Butnariu AR. 2017. Pearl Millet: A Green Bridge for Lepidopteran Pests. *J Agric Sci* **9**:92-97.
- Fitt G. 1989. The ecology of *Heliothis* species in relation to agroecosystems. *Annu Rev Entomol* **34**:17-53.

- Gao K, Torres-Vila LM, Zalucki MP, Li Y, Griepink F, Heckel DG and Groot AT. 2020. Geographic variation in sexual communication in the cotton bollworm, *Helicoverpa armigera*. *Pest Manag Sci* **76**:3596-3605.
- Giolo FP, Busato GR, Garcia MS, Manzoni CG, Bernardi O, Zart M. 2006. Biologia de *Helicoverpa zea* (Boddie, 1850) (Lepidoptera: Noctuidae) em duas dietas artificiais. *Rev Bras Agrociênc* **12**:167-171.
- Gonçalves RM, Mastrangelo T, Rodrigues JCV, Paulo DF, Omoto C, Corrêa AS and Azeredo-Espin AML. 2019. Invasion origin, rapid population expansion, and the lack of genetic structure of cotton bollworm (*Helicoverpa armigera*) in the Americas. *Ecol Evol* **9**:7378-7401.
- Greene GL, Leppla NC and Dickerson WA. 1976. Velvetbean caterpillar: A rearing procedure and artificial médium. *J Econ Entomol* **69**: 487-488.
- Gunning RV, Easton CS, Greenup LR and Edge VE. 1984. Pyrethroid resistance in *Heliothis armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) in Australia. *J Econ Entomol* **77**:1283-1287.
- Haile F, Nowatzki T, Storer N. 2021. Overview of pest status, potential risk, and management considerations of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) for U.S. soybean production. *J Integr Pest Manag* **12**:1–10.
- Hardwick DF. 1965. The corn earworm complex. *Mem Ent Soc Can* **97**:5-247.
- Head G, Jackson RE, Adamczyk J, Bradley JR, Van Duyn J, Gore J, Hardee DD, Leonard BR, Luttrell R, Ruberson J, Mullins JW, Orth RG, Sivasupramaniam S and Voth R. 2010. Spatial and temporal variability in host use by *Helicoverpa zea* as measured by analyses of stable carbon isotope ratios and gossypol residues. *J Appl Ecol* **47**:583–592.
- Hendrix WH, Mueller TF, Phillips JR and Davis OK. 1987. Pollen as an indicator of long-distance movement of *Heliothis zea* (Lepidoptera: Noctuidae). *Environ Entomol* **16**:1148–1151.
- Hoffmann-Campo CL, Oliveira EB and Moscardi F. 1985. *Criação massal da lagarta da soja (Anticarsia gemmatalis)*. Série EMBRAPA-CNPSO. Documentos **10**. Londrina: Embrapa.
- Ji YJ, Zhang DX, Hewitt GM, Kang L, Li DM. 2003. Polymorphic microsatellite loci for

the cotton bollworm *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) and some remarks on their isolation. *Molecular Ecology Notes* **3**: 102–104.

Jones CM, Parry H, Tay WT, Reynolds DR and Chapman JW. 2019. Movement ecology of pest *Helicoverpa*: Implications for ongoing spread. *Ann Rev Entomol* **64**:277–295.

Joußen N, Agnolet S, Lorenz S, Schöne SE, Ellinger R, Schneider B and Heckel DG. 2012. Resistance of Australian *Helicoverpa armigera* to Fenvalerate is due to the chimeric P450 Enzyme CYP337B3. *Proc Natl Acad Sci U S A* **109**:15206–15211.

Kehat M and Gordon D. 1975. Mating, longevity, fertility and fecundity of the cotton leaf-worm, *Spodoptera littoralis* (Boisd.) (Lepidoptera: Noctuidae). *Phytoparasitica* **3**:87–102.

Kruskal WH and Wallis WA. 1952. Use of ranks in one-criterion variance analysis. *J Am Stat Assoc* **47**:583–621.

Laster ML and Hardee D. 1995. Intermating compatibility between North American *Helicoverpa zea* and *Heliothis armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) from Russia. *J Econ Entomol* **88**:77–80.

Laster ML and Sheng CF. 1995. Search for hybrid sterility for *Helicoverpa zea* in crosses between the North American *H. zea* and *H. armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) from China. *J Econ Entomol* **88**:1288–1291.

Laster ML. 1972. Interspecific hybridization of *Heliothis virescens* and *H. subflexa*. *Environ Entomol* **1**:682–687.

Leite NA, Correa AS, Michel AP, Alves-Pereira A, Pavinato VAC, Zucchi M I and Omoto C. 2017. Pan-American similarities in genetic structures of *Helicoverpa armigera* and *Helicoverpa zea* (Lepidoptera: Noctuidae) with Implications for Hybridization. *Environ Entomol* **46**:1024–1034.

Leite NA, Pereira RM, Durigan MR, Amado D, Fatoresso J, Medeiros FCL and Omoto C. 2018. Susceptibility of Brazilian populations of *Helicoverpa armigera* and *Helicoverpa zea* (Lepidoptera: Noctuidae) to Vip3Aa20. *J Econ Entomol* **111**:399–404.

Liu Z, Gong P, Li D, Wei W. 2010. Pupal diapause of *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) mediated by larval host plants: pupal weight is important.

J Insect Physiol **56**:1863-1870.

- Liu Z, Gong P, Wu K, Sun J, Li D. 2006. A true summer diapause induced by high temperatures in the cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae). *J Insect Physiol* **52**:1012-1020.
- Luttrell RG and Jackson RE. 2012. *Helicoverpa zea* and Bt Cotton in the United States, *GM Crops & Food* **3**:213-227.
- Luz PMC, Paula-Moraes SV, López JMP, Pujol-Luz JR, Penteado-Dias AM, Specht A, Diniz IR. 2018. Parasitoids associated with *Helicoverpa armigera* in refuge areas of cotton, in Western Bahia, Brazil. *Ciênc Rural* **48**:1-4.
- Lynch M and Walsh B. 1998. *Genetics and analysis of quantitative traits*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland.
- Mallet J. 2018. Invasive insect hybridizes with local pests. *Proc Natl Acad Sci U S A* **115**:4819–4821.
- Manandhar R, Wright MG. 2015. Enhancing biological control of corn earworm, *Helicoverpa zea* and thrips through habitat management and inundative release of *Trichogramma pretiosum* in corn cropping systems. *Biol Control* **89**:84-90.
- Martin PB, Lingren PD, Greene GL. 1976. Relative abundance and host preferences of cabbage looper, soybean looper, tobacco budworm, and corn earworm on crops grown in northern Florida. *Environ Entomol* **5**: 878–882.
- Masly JP. 2012. 170 Years of ‘lock-and-key’: Genital morphology and reproductive isolation. *Int J Evol Biol* **2012**:1–10.
- McCaffery AR. 1998. Resistance to insecticides in heliothine Lepidoptera: a global view. *Philos Trans R Soc B*, **353**:1735-1750.
- Michereff-Filho M, Fonseca MEN, Boiteux LS, Torres JB, Silva KFAS, Specht A. 2021. *Helicoverpa armigera* Harm 1 haplotype predominates in the Heliothinae (Lepidoptera: Noctuidae) complex infesting tomato crops in Brazil. *Neotrop Entomol* **50**:1-11.
- Mikkola K. 2008. The lock-and-key mechanisms of the internal genitalia of the Noctuidae (Lepidoptera): How are they selected for? *Eur J Entomol* **105**:13–25.
- Milano P, Berti Filho E, Parra JRP and Cônsoli FL. 2008. Influência da temperatura na

- freqüência de cópula de *Anticarsia gemmatalis* Hübner e *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae). *Neotrop Entomol* **37**:528–535.
- Mironidis GK, Stamopoulos DC, Savopoulou-Soultani M. 2010. Overwintering Survival and Spring Emergence of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) in Northern Greece, *Environ Entomol* **39**:1068–1084.
- Mitchell A, Mitter C and Regier JC. 2006. Systematics and evolution of the cutworm moths (Lepidoptera: Noctuidae): evidence from two nuclear protein-coding genes. *Syst Entomol* **31**:21–46.
- Mitter C, Poole RW and Matthews M. 1993. Biosystematics of the Heliothinae (Lepidoptera: Noctuidae). *Annu Rev Entomol* **38**:207– 225.
- Montezano DG, Sosa-Gómez DR, Paula-Moraes SV, Roque-Specht VF, Fronza E, Barros NM and Specht A. 2015. Biotic potential and reproductive parameters of *Spodoptera dolichos* (Lepidoptera: Noctuidae) in the laboratory. *Zoologia* **32**:485–491.
- Montezano DG, Specht A, Sosa-Gómez DR, Roque-Specht VF and Barros NM. 2013. Biotic potential and reproductive parameters of *Spodoptera eridania* (Stoll) (Lepidoptera, Noctuidae) in the laboratory. *Rev Bras Entomol* **57**:340–346.
- Montezano DG, Specht A, Sosa-Gómez DR, Roque-Specht VF, Bortolin TM, Fronza E, Pezzi P, Luz PC and Barros NM. 2014, Biotic potential, fertility and life table of *Spodoptera albula* (Walker) (Lepidoptera: Noctuidae), under controlled conditions. *An Acad Bras Cienc* **86**:723–732.
- Montezano DG, Specht A, Sosa-Gómez DR, Roque-Specht VF, Malaquias JV, Paula-Moraes SV, Peterson JA and Hunt TE. 2019. Biotic potential and reproductive parameters of *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith, 1797) (Lepidoptera: Noctuidae). *J Agric Sci* **11**:240–252.
- Morey AC, Hutchison WD, Venette RC, Burkness EC. 2012. Cold hardiness of *Helicoverpa zea* (Lepidoptera: Noctuidae) pupae. *Environ Entomol* **41**:172–179.
- Nosil P, Gompert Z, Farkas TE, Comeault AA, Feder JL, Buerkle CA and Parchman TL. 2012. Genomic consequences of multiple speciation processes in a stick insect. *Proc. Royal Soc. B -Biol Sci* **279**: 5058–5065.
- Olmstead DL, Nault BA, Shelton AM. 2016. Biology, ecology, and evolving

- management of *Helicoverpa zea* (Lepidoptera: Noctuidae) in sweet corn in the United States. *J Econ Entomol* **109**:1667–1676.
- Paula-Moraes SV, Silva FMA, Specht A. 2017. 3 - Options and challenges for pest control in intensive cropping systems in tropical regions. In: Rapisarda C, Cocuzza GEM (Org.) *Integrated Pest Management in Tropical Regions*. 1ed. Wallingford: CABI, pp. 18-32.
- Pearce SL, Clarke DF, East PD, Elfekih S, Gordon KHJ, Jermin LS *et al.* 2017. Genomic innovations, transcriptional plasticity and gene loss underlying the evolution and divergence of two highly polyphagous and invasive *Helicoverpa* pest species. *BMC Biol* **15**:1-30.
- Pereira RM, Abbade Neto D, Amado D, Durigan MR, Franciscatti RA, Mocheti M, Omoto C. 2020. Baseline susceptibility and frequency of resistance to diamide insecticides in *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) populations in Brazil. *Crop Prot* **137**:1-9.
- Pereira RR, Neves DVC, Campos JN, Santana Júnior PA, Hunt TE, Picanço MC. 2018. Natural biological control of *Chrysodeixis includens*. *Bull Entomol Res* **108**:831–842.
- Phillips JR and Newsom LD. 1966. Diapause in *Heliothis zea* and *Heliothis virescens* (Lepidoptera: Noctuidae). *Ann Entomol Soc Am* **59**:154-159.
- Pogue MG. 2004. A new synonym of *Helicoverpa zea* (Boddie) and differentiation of adult males of *H. zea* and *H. armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae: Heliothinae). *An Entomol Soc Am* 97: 1222-1226.
- Pohlert T. 2018. *PMCMR plus: calculate pairwise multiple comparisons of mean rank sums extended*. R package version 1.0.1. (). Available: <https://CRAN.R-project.org/package=PMCMRplus> [20 January 2021].
- Proshold F, Martin DF, Laster ML, Raulston JR and Sparks AN. 1983. Release of backcross insects on St. Croix to suppress the tobacco budworm (Lepidoptera: Noctuidae): Methodology and dispersal of backcross insects. *J Econ Entomol* **76**:885-891.
- Queiroz-Santos L, Casagrande MM and Specht A. 2018. Morphological characterization of *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae: Heliothinae). *Neotrop*

Entomol **47**:517-542.

- Quero C, Fadimir HY and Baker TC. 2001. Responses of male *Helicoverpa zea* to single pulses of sex pheromone and behavioural antagonist. *Physiol Entomol* **26**:106-115.
- R Core Team. 2018. *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available: <https://www.R-project.org/> (20 January 2021)
- Reigada C, Guimarães KF and Parra JRP. 2016. Relative fitness of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) on seven host plants: A perspective for IPM in Brazil. *J Insect Sci* **16**:1–5.
- Reisig DD and Kurtz R. 2018. *Bt* resistance implications for *Helicoverpa zea* (Lepidoptera: Noctuidae) insecticide resistance management in the United States. *Environ Entomol* **47**:1357–1364.
- Rhino B, Grechi I, Marliac G, Trebeau M, Thibaut C and Ratnadass A. 2014. Corn as trap crop to control *Helicoverpa zea* in tomato fields: importance of phenological synchronization and choice of cultivar, *Int J Pest Manag* **60**:73-81.
- Rogers CE and Marti Jr OG. 1997. Once-mated beet armyworm (Lepidoptera: Noctuidae): effects of age at mating on fecundity, fertility, and longevity. *Environ Entomol* **26**:585–590.
- Shapiro AM and Porter AH. 1989. The lock-and-key hypothesis: Evolutionary and biosystematic interpretation of insect genitalia. *Annu Rev Entomol* **34**:231–245.
- Shull GH. 1914. Duplicate genes for capsule-form in *Bursa bursa-pastoris*. *Z Indukt Abstammungs- Vererbungsl* **12**:97-149.
- Shull GH. 1908. The composition of a field of maize. *J Hered* **4**:296–301.
- Shull GH. 1948. What is ‘heterosis’? *Genetics* **33**:439-446.
- Silva IF, Baldin ELL, Specht A, Sosa-Gómez DR, Roque-Specht VF, Morando R and Paula-Moraes SV. 2018. Biotic potential and life table of *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) from three Brazilian regions. *Neotrop Entomol* **47**:344–351.
- Sirot LK. 2003. The evolution of insect mating structures through sexual selection. *Fla Entomol*, 86:124–133.

- Sosa-Gómez DR, Specht A, Paula-Moraes SV, Lopes-Lima A, Yano SAC, Micheli, A *et al.* 2016. Timeline and geographical distribution of *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae: Heliiothinae) in Brazil. *Rev Bras Entomol* **60**:101–104.
- Souza K, Holt J, Colvin J. 1995. Diapause, migration and pyrethroid-resistance dynamics in the cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae). *Ecol Entomol* **20**:333-342.
- Specht A and Roque-Specht VF. 2019. Biotic potential and reproductive parameters of *Spodoptera cosmioides* (Walker) (Lepidoptera: Noctuidae) in the laboratory. *Braz J Biol* **79**:488-494.
- Specht A, Montezano DG, Sosa-Gómez DR, Paula-Moraes SV, Roque-Specht VF and Barros NM. 2016. Reproductive potential of *Spodoptera eridania* (Stoll) (Lepidoptera: Noctuidae) in the laboratory: Effect of multiple couples and the size. *Braz J Biol* **76**:526–530.
- Specht A, Sosa-Gómez DR, Paula-Moraes SV and Yano SAC. 2013. Identificação morfológica e molecular de *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) e ampliação de seu registro de ocorrência no Brasil. *Pesq Agropec Bras* **48**:689–692.
- Specht A, Sosa-Gómez DR, Rios DAM, Claudino VCM, Paula-Moraes SV, Malaquias JV *et al.* 2021. *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) in Brazil: the big outbreak monitored by light traps. *Neotrop Entomol* **50**:53–67.
- Specht A, Sosa-Gómez DR, Roque-Specht VF, Valduga E, Gonzatti F, Schuh SM and Carneiro E. 2019. Biotic potential and life tables of *Chrysodeixis includens* (Lepidoptera: Noctuidae), *Rachiplusia nu*, and *Trichoplusia ni* on soybean and forage turnip. *J Insect Sci* **19**:1–8.
- Swenson SJ, Prischmann-Voldseth DA, Musser FR. 2013. Corn earworms (Lepidoptera: Noctuidae) as pests of soybean, *J Integr Pest Manag* **4**:D1–D8.
- Tay WT, Soria MF, Walsh T, Thomazoni D, Silvie P, Behere GT *et al.* 2013. A brave new world for an Old World pest: *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) in Brazil. *PLoS One* **8**:1-7.
- Tay WT, Walsh TK, Downes S, Anderson C, Jermin LS, Wong TKF *et al.* 2017. Mitochondrial DNA and trade data support multiple origins of *Helicoverpa*

- armigera* (Lepidoptera, Noctuidae) in Brazil. *Sci Rep* **7**:1-10.
- Tembrock LR, Timm AE, Zink FA, Gilligan TM. 2019. Phylogeography of the recent expansion of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) in South America and the Caribbean Basin. *Ann Entomol Soc Am* **112**:388–401.
- Terry I, Bradley Jr JR, Van Duyn JW. 1987a. Survival and development of *Heliothis zea* (Lepidoptera: Noctuidae) larvae on selected soybean growth stages. *Environ Entomol* **16**:441–445.
- Terry I, Bradley Jr JR, Van Duyn JW. 1987b. Within-plant distribution of *Heliothis zea* (Boddie) (Lepidoptera: Noctuidae) eggs on soybeans. *Environ Entomol* **16**:625–629.
- Tipping PW, Holko CA and Bean RA. 2005. *Helicoverpa zea* (Lepidoptera: Noctuidae) dynamics and parasitism in Maryland soybeans. *Fla Entomol* **88**:55–60.
- Valencia-Montoya WA, Elfekih S, North HL, Meier JI, Warren IA, Tay WT et al. 2020. Adaptive introgression across semipermeable species boundaries between local *Helicoverpa zea* and invasive *Helicoverpa armigera* moths. *Mol Biol Evol* **37**:2568–2583.
- Walsh TK, Jousen N, Tian K, McGaughran A, Anderson CJ, Qiu X *et al.* 2018. Multiple recombination events between two cytochrome P450 loci contribute to global pyrethroid resistance in *Helicoverpa armigera*. *PLoS ONE* **13**:1-19.
- Wang C and Dong J. 2001. Interspecific hybridization of *Helicoverpa armigera* and *H. assulta* (Lepidoptera: Noctuidae). *Chi Sci Bull* **46**:489–491.
- Wang H-L, Zhao C-H, and Wang C-Z. 2005. Comparative study of sex pheromone composition and biosynthesis in *Helicoverpa armigera*, *H. assulta* and their hybrid. *Insect Biochem Mol Biol* **35**:575–583.
- Westbrook JK, Wolf WW, Lingren PD, Raulston JR, Lopez JD, Matis JH, Eyster RS, Esquivel JF, Schleider PG. 1997. Early-season migratory flights of corn earworm (Lepidoptera: Noctuidae). *Environ Entomol* **26**:12–20.
- Wicker-Thomas C. 2011. Evolution of insect pheromones and their role in reproductive isolation and speciation. *Ann Soc Entomol Fr (N.S.)* **47**:55-62.
- Zhao X-C, Dong J-F, Tang Q-B, Yan Y-H, Gelbic I, Van Loon JJA and Wang C-Z. 2005.

Hybridization between *Helicoverpa armigera* and *Helicoverpa assulta* (Lepidoptera: Noctuidae): Development and morphological characterization of F₁ hybrids. *Bull Entomol Res* **95**:409-416.

Zhao XC, Yan YH and Wang CZ. 2006. Behavioral and electrophysiological responses of *Helicoverpa assulta*, *H. armigera* (Lepidoptera: Noctuidae), their F₁ hybrids and backcross progenies to sex pheromone component blends. *J Comp Physiol A* **192**:1037–1047.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

A partir das repostas obtidas nas investigações presentes nos capítulos, observou-se que, de fato, o cruzamento entre as espécies *H. armigera* e *H. zea* produzem descendentes férteis, e que apesar da hibridização ser um assunto relevante para a agroeconomia apresenta ainda tópicos pouco investigados. Esse estudo apresentou a distribuição das espécies durante um surto populacional, confirmando sua interação e possibilidade de hibridização, que foi confirmada em cruzamentos sob condições controladas, sendo os híbridos dos cruzamentos, intercruzamentos e retrocruzamentos caracterizados com relação ao seu desenvolvimento.

No primeiro capítulo, a quantificação dos níveis populacionais de *H. armigera* e *H. zea* durante o grande surto (safra 2012/2013) na região oeste do Estado da Bahia e a pesquisa sobre as variações populacionais de *H. armigera* e *H. zea* ao longo de cinco safras (2012/2017) no Distrito Federal, nos permitiu observar que os surtos constituem eventos que maximizam os cruzamentos entre *H. armigera* e *H. zea*, possibilitando a hibridização no campo, que a possibilidade de fluxo genético sugere diante da abundância e prevalência de ambas as espécies possíveis interferência nos níveis de introgressão nos híbridos. Esses fatos levam a crer que características importantes para o manejo de pragas, como a aptidão ambiental (baixa suscetibilidade a doenças, resistência a inseticidas, altas taxas de sobrevivência, entre outros), também podem ser afetadas. Nesse contexto, deve-se recomendar a necessidade da adoção de programas de Manejo Integrado de Pragas (MIP) para manter as populações desses insetos pelo menos no nível de equilíbrio, reduzindo as chances de cruzamentos interespecíficos.

No segundo capítulo foi abordada a viabilidade e o desenvolvimento dos híbridos interespecíficos e seus retrocruzamentos, através de uma avaliação comparativa dos parâmetros biológicos. Observou-se que os híbridos apresentaram aproximadamente metade da fertilidade de seus pais e o surgimento de fêmeas estéreis originadas do cruzamento fêmeas de *H. armigera* com machos de *H. zea*. Porém, durante o desenvolvimento dos imaturos foi constatada a existência de heterose e evidenciado vigor híbrido onde a maioria dos descendentes dos cruzamentos apresentava taxas de sobrevivência iguais ou superiores aos tipos parentais. As taxas de sobrevivência relativamente mais altas é particularmente importante em cenários onde os híbridos podem ter vantagens adicionais como maior resistência, agressividade, precocidade no

desenvolvimento, dentre outros aspectos. Os resultados do nosso estudo estabelecem que a introgressão gênica entre *H. armigera* e *H. zea* e sua perpetuação em cruzamentos e retrocruzamentos ocorrem de fato, assim a hibridização de *H. armigera* com *H. zea* pode, a longo prazo, formar indivíduos cada vez mais competitivos e bem adaptados.

Assim, em relação as pesquisas que envolvem a existência e desenvolvimento de híbridos de *H. armigera* e *H. zea*, evidenciou-se a ocorrência de híbridos com características de heterose positiva apesar de terem taxa de fertilidade inferior às espécies parentais, apresentando indícios de desenvolvimento larval mais rápido que os parentais, dados de sobrevivência, fecundidade, desenvolvimento larval e outros caracteres de análise com importância para os estudos da biologia e da ecologia das espécies *H. armigera*, *H. zea* e seus híbridos. Estudos de identificação dos híbridos e estratégias de manejo adequado nas populações naturais devem ser otimizados para lidar com os riscos fitossanitários, uma vez que mesmo mantendo sua identidade específica no decorrer do tempo, os híbridos ao longo das gerações podem sofrer introgressões adaptativas tornando-se insetos praga com maior aptidão e vigor do que seus parentais *H. armigera* e *H. zea*.

Como desdobramentos e estudos futuros, sobretudo com os materiais e novas perguntas geradas durante o desenvolvimento dessa tese, avalia-se a possibilidade, especialmente de estudos complementares envolvendo aspectos da morfologia e genética.

Com relação à morfologia destacam-se perguntas relacionadas a diferenciação do desenvolvimento imaturo onde pretende-se detalhar aspectos relacionados à sobrevivência, número de instares, duração dos estádios, peso pupal e características larvais e pupais comparando parentais e híbridos de ambos os sexos.

Com relação aos adultos destacam-se possibilidades relacionadas à diferenciação morfológica de mariposa, comparando-se os parentais e híbridos por meio de morfometria geométrica. Se for possível diferenciar mariposas de *H. armigera*, *H. zea* e seus híbridos produzidos em laboratório, comparando com indivíduos em campo, possivelmente seja viável o desenvolvimento de algoritmos para a diferenciação dos adultos, sem a necessidade de análises de genitália e/ou molecular que são onerosas com relação a recursos financeiros, humanos e de tempo.

Também, de posse de todo o material biológico ressalta-se a grande oportunidade de realizar estudos moleculares para caracterizar os parentais e híbridos, especialmente com relação às informações ou grupos de informações que são

compartilhadas/transmitidas nos cruzamentos, intercruzamentos e retrocruzamentos. Estas informações poderão subsidiar respostas quali-quantitativas de como as características são herdadas durante os processos de hibridização. Desses resultados poderão ser avaliados mecanismos de introgressão e perpetuação de genes relacionados à diferentes características como a resistência a determinados produtos químicos ou biológicos, subsidiando ações para o Manejo Integrado de Pragas e Manejo Integrado de Resistência.



Helicoverpa armigera (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) in Brazil: the Big Outbreak Monitored by Light Traps

Alexandre Specht¹ · Daniel Ricardo Sosa-Gómez² · Danielly Albuquerque Medeiros Rios³ · Vander Célio Matos Claudino³ · Silvana Vieira Paula-Moraes⁴ · Juaci Vitória Malaquias¹ · Fernando Antônio Macena Silva¹ · Vânia Ferreira Roque-Specht³

Received: 23 September 2020 / Accepted: 30 November 2020 / Published online: 26 January 2021
© Sociedade Entomológica do Brasil 2021

Abstract

The first detection of *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) in Brazil pointed to a gloomy future for South American agriculture in the 2012/2013 harvest, and insecticide sales increased exponentially during 2013 and 2014. However, after this outbreak, the population of this insect returned to manageable levels. This study documents data on *H. armigera* moth collection using light traps during the outbreak in two locations: (a) western region of the state of Bahia, including population levels of *H. armigera* and main noctuid pests during the big outbreak (February and March 2013); (b) Federal District, including monthly data for five growing seasons (July 2012–June 2017). During the outbreak, an average of 527.3 moths were collected per trap (cotton crop, March) in the western region of Bahia each night, while the maximum average in the Federal District was 75.4 moths (January). The number of moths decreased in the following growing seasons, and in October 2016, the maximum number was 2.8 moths per trap. Aspects related to the variations of *H. armigera* and *Helicoverpa zea* (Boddie) populations, including the study of phenology and relationship with climatic factors and Oceanic Niño Index, were analyzed and discussed. All aspects are approached to contribute to the management of lepidopteran pests, especially *H. armigera*, in the productive systems of the Brazilian Cerrado.

Keywords Biological invasion · climatic factors · ENSO · integrated pest management · long time-series study · population variations

Introduction

Insect outbreaks are very well documented in scientific literature (Barbosa et al. 2012) and include several fossil records, especially from the Holocene Epoch, within the last 11,000 years (Labandeira 2012). Insect outbreaks may occur in both natural and anthropogenic environments, where biotic

and abiotic conditions favor insect development and reproduction, or in situations where the control of their populations is limited (Barbosa et al. 2012). In cases of introduction of exotic insects into a new environment, mainly when it offers appropriate food resources, the outbreak is imminent due to a lack of natural enemies and a lack of proper regulation methods, which occur in their center of origin; otherwise, the outbreak would be prolonged (Haye et al. 2010; Letourneau 2012; Pereira et al. 2018).

Outbreaks of owlet moths have been well known and documented worldwide (Luginbill 1928; Crumb 1929; Haggis 1996). Among the most economically important species with frequent outbreaks is *Helicoverpa armigera* (Hübner), which in its natural occurrence sites has been repeatedly observed in several crops, especially in favorable climatic conditions or under inappropriate management approaches (Farrow and McDonald 1987; Forrester et al. 1993; Qin et al. 2003a; 2003b; Zalucki and Furlong 2005; Chaturvedi 2007; Keszthelyi et al. 2013; Gutierrez et al. 2015; Gutierrez 2018).

Edited by Jorge Braz Torres

✉ Alexandre Specht
alexandre.specht@embrapa.br

¹ Embrapa Cerrados, Planaltina, Distrito Federal, Brazil

² Embrapa Soja, Londrina, Paraná, Brazil

³ Universidade de Brasília, Faculdade UnB Planaltina, Planaltina, Distrito Federal, Brazil

⁴ West Florida Research and Education Center, University of Florida, Jay, FL, USA

Helicoverpa armigera and *Helicoverpa zea* hybridization: constraints, heterosis, and implications for pest management

Danielly AM Rios,^a Alexandre Specht,^{b*} Vânia F Roque-Specht,^a Daniel R Sosa-Gómez,^c Júlia Fochezato,^d Juaci V Malaquias,^b Gislene L Gonçalves^e and Gilson RP Moreira^d

Abstract

BACKGROUND: The invasion of *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) into the New World has made it possible for this pest to hybridize with a native American species, *H. zea* (Boddie), under natural conditions. We investigated the viability and development of hybrids of these two *Helicoverpa* species. We reared the parental species and evaluated crosses between *H. armigera* males and *H. zea* females and *vice versa*, two intercrosses between hybrids, and eight backcrosses between hybrids and parental species. We estimated the length of immature stages, fecundity, survival, sex ratio, and heterosis.

RESULTS: Although hybridization occurred, with heterosis during the development of immatures, reproductive incompatibilities also were observed between the parental species and between hybrids from subsequent crosses. The interspecific crosses between hybrids and backcrosses confirmed the possibility of introgression events and their perpetuation in field populations. The results indicate that hybridization events are favored at high population levels, while at low population levels the 'species identities' will be maintained.

CONCLUSIONS: The possibility of interspecific gene flow and its perpetuation through successive crosses and backcrosses suggests several recommendations for management. Populations of both species should be maintained at an equilibrium level to reduce the chance of interspecific crosses, which are presumably more likely to occur during pest outbreaks. The existence of hybridization and resistance to different active pesticide ingredients should be monitored. All practices related to managing the resistance of these pests to chemical and biological insecticides should be systematized to reduce the chance of selecting for resistant individuals.

© 2021 Society of Chemical Industry.

Keywords: agricultural pests; alien species; heterosis; hybridization; introgression; reproductive parameters

1 INTRODUCTION

The genus *Helicoverpa* is part of a recent monophyletic clade that is successful in all terrestrial environments except the polar regions.^{1–5} Because of the recent origin of the corresponding lineages, especially this genus, the species share similarities to the point of allowing interspecific crosses, with the formation of fertile hybrids.^{6–11} The hypothesis of a recent speciation of *H. zea* in the Americas from a population of *H. armigera* that migrated in the distant past is related to the genetic proximity of these species¹² and is supported by the occurrence of interspecific hybridization under laboratory conditions.^{6–8} The recent introduction of *H. armigera* into the Americas,^{13–15} possibly in different independent events,^{16–18} has afforded an opportunity for interspecific mating in natural conditions.^{19–23}

The economic importance of both species, especially particular attributes such as resistance to insecticides^{24–26} and Bt toxins,²⁷ suggests that hybridization between *H. armigera* and *H. zea* in overlapping areas increases the opportunity for the emergence and spread of novel, agriculturally problematic ecotypes through the Americas.²⁰ The reproductive success associated with

introgression and heterosis, as well as gene perpetuation in hybrids compared to the parental species, are important attributes that have not been examined in *Helicoverpa*.

In this study, we addressed the viability and development of interspecific hybrids between *H. armigera* and *H. zea* and their

* Correspondence to: A Specht, Embrapa Cerrados, Planaltina, Distrito Federal, Brazil. E-mail: alexandre.specht@embrapa.br

a Faculdade UnB Planaltina, Universidade de Brasília, Planaltina, Brazil

b Embrapa Cerrados, Planaltina, Brazil

c Embrapa Soja, Londrina, Brazil

d Departamento de Zoologia, Instituto de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brazil

e Departamento de Recursos Ambientales, Facultad de Ciencias Agronómicas, Universidad de Tarapacá, Arica, Chile