

# 1

---

## **BIOGEOGRAFIA DE ESPÉCIES DE *Diabrotica lato sensu* NEOTROPICAIS**



# 1

## **BIOGEOGRAFIA DE ESPÉCIES DE *Diabrotica lato sensu* NEOTROPICAIS**

Guillermo Cabrera Walsh  
Nora Cabrera

**A** distribuição dos seres vivos é o resultado da evolução biológica e da dispersão das estirpes, além da evolução climática e da orogênese do local. Essa distribuição não pode ser deduzida de fatores geográficos ou climáticos, pelo que devem ser examinados empiricamente. Por causa disso, os estudos de biogeografia têm um valor intrínseco outorgado pelo conhecimento que originam da distribuição de espécies. Nas palavras de R. M. McDowall (1978), a biogeografia é uma tentativa de reconstruir o sucedido no passado acima da base do que se observa na situação presente dos organismos.

No entanto, pode dar indícios também, da distribuição potencial de um organismo. Isto pode ser muito valioso, particularmente em grupos que tenham espécies-praga de importância regional.

Neste capítulo serão discutidas a biogeografia das *Diabrotica lato sensu*, assim como os avanços no conhecimento das características biológicas que determinam esta distribuição. Também será discutida a distribuição geográfica das espécies-praga de *Diabrotica* sul-americanas, com relação a sua associação com o manejo da paisagem e seus hospedeiros cultivados.

A seção *Diabroticites* (SEENO & WILCOX, 1982) forma o maior grupo na subtribo *Diabroticina* (Coleoptera: Chrysomelidae: Galerucinae: Luperini), incluindo pelo menos 17 gêneros válidos (BECHYNÉ & BECHYNÉ, 1962; 1969a; 1970; CABRERA, 1994; CABRERA, 1999a; CABRERA 1999b; CABRERA, 2001a; 2001b; CABRERA & CABRERA WALSH, 2004a; MOURA, 2011). Este grupo, amplamente distribuído no continente americano, apresenta sua maior diversidade nas áreas tropicais a temperadas da América do Sul. Formam um grupo de grande interesse taxonômico/ecológico, tanto pela sua grande diversidade, como pela estreita associação com suas plantas hospedeiras. Além do mais, varias espécies são importantes pragas de cultivos.

O gênero *Diabrotica* possui 354 espécies distribuídas em três grupos: *D. grupo fucata*, *D. grupo virgifera* e *D. grupo signifera* (SMITH & LAWRENCE, 1967). Esta divisão foi realizada a partir dos caracteres anatômicos, associada a importantes características biogeográficas e biológicas. O conjunto de espécies dentro do grupo *signifera* é pequeno (11 espécies), exclusivamente neotropical e carece de espécies praga. Este grupo não será tratado neste trabalho, pois pouco se conhece sobre a sua biologia.

O grupo *fucata* é o maior, com mais de 310 espécies (WILCOX, 1972). As espécies estudadas deste grupo são normalmente polípagas, tanto na fase larval quanto na adulta. Na América do Sul, a espécie mais comum e problemática é *Diabrotica speciosa* (Germar). Os adultos desta espécie causam importantes danos em milho (*Zea mays* L.) (Poaceae), cucurbitáceas, desfolha em soja (*Glycine max* (L.) Merrill) (Fabaceae), e danos a órgãos tenros de numerosos cultivos agrícolas e ornamentais (CHRISTENSEN, 1944; D'ARAÚJO, et al., 1968; LINK & COSTA, 1978; CABRERA WALSH & CABRERA, 2004; CABRERA WALSH, 2012). As larvas danificam severamente as raízes de milho e trigo, tubérculos de batata (*Solanum tuberosum* L.) (Solanaceae), raízes e vagens de amendoim (*Arachis hypogaea* L.) (Fabaceae) (SARASOLA et al., 1980; GASSEN, 1984). Também tem se adaptado pelo menos a uma espécie exótica, a planta daninha invasora *Sorghum halepense* (L.) Persoon (Poaceae) (CABRERA WALSH, 2007).

O grupo *virgifera* possui 37 espécies conhecidas, 13 das quais são neárticas e/ou centro-americanas (KRYSAN & SMITH, 1987; CABRERA & CABRERA WALSH, 2004b; CABRERA & CABRERA WALSH, 2010). Inclui as larvas das raízes *Diabrotica barberi* Smith & Lawrence, *Diabrotica virgifera virgifera* LeConte e *Diabrotica virgifera zae* Krysan e Smith (denominadas em inglês de Northern, Western e Mexican corn rootworms, respectivamente), que formam o complexo de pragas do milho mais importantes da América do Norte, quanto às perdas anuais de rendimentos e custos de controle (METCALF, 1986).

A única espécie deste grupo considerada praga na América do Sul é *Diabrotica viridula* (F.), freqüentemente confundida com *D. speciosa* devido a coloração e ao

tamanho semelhantes entre as espécies. *Diabrotica viridula* é responsável por causar importantes danos em milho (HARRIES, 1975; OLALQUIAGA, 1980; KRYSAN, 1986) e feijão (Fabaceae) (ROUSCHOP et al., 1999) e de transmitir o vírus do mosqueado clorótico do milho (MCMV) no Peru (REYES & CASTILLO, 1988).

*Diabrotica* é o gênero mais numeroso e complexo no contexto dos Diabroticites. A sua posição é centro de discussão, e trabalhos recentes de filogenia molecular sugerem que não se trata de um gênero monofilético, tendo sido identificadas espécies de outros gêneros mais próximos a espécies de *Diabrotica* que outras espécies do mesmo gênero (GILLESPIE et al., 2003; Eben & Espinosa de los Monteros, 2004). Estudos recentes de anatomia comparada e análises cladísticas revelam que os grupos *fucata* e *virgifera* não estão bem definidos (CABRERA et al., 2008; CABRERA & CABRERA WALSH, 2010). Da mesma forma, estudos recentes de biologia de algumas espécies de ambos os grupos, indicam que as características reprodutivas típicas das espécies neárticas do grupo *virgifera* não se repetem necessariamente nas neotropicais (EBEN, 1999; CABRERA WALSH, 2003). Por isso, será tratado o gênero *lato sensu*, por ser considerado mais adequado à apresentação dos dados. Não entanto, decidimos manter neste capítulo a distinção aceita entre os grupos *virgifera* e *fucata*, pois conserva algumas implicações importantes sobre a distribuição potencial e presente das espécies de *Diabrotica*.

## **Conhecimentos atuais da distribuição de *Diabrotica lato sensu* neotropicais**

As espécies de *Diabrotica* estão distribuídas em toda a América, embora em termos gerais as *Diabrotica lato sensu* se encontram melhor representadas nas regiões tropicais e subtropicais do Neotrópico (BLACKWELDER, 1982). Apenas 13 espécies, 6 neotropicais e 7 neárticas adaptaram-se a climas temperados (**Tabelas 1 e 2**). Por outro lado, somente as espécies neárticas do grupo *virgifera* colonizaram permanentemente as regiões temperadas de invernos rigorosos (KRYSAN et al., 1977). As espécies restantes migram a cada primavera para áreas temperadas, das áreas mais quentes.

A área completa com presença do gênero se estende desde o nível do mar no leste até as elevações andinas no oeste, até uma altura máxima de 3500 m (KRYSAN et al., 1984). Neste trabalho será discutida a distribuição geográfica das espécies de *Diabrotica lato sensu*, segundo o arranjo biogeográfico de Cabrera e Willink (1980). O limite sul dos Diabroticina esta demarcado até as províncias argentinas de Río Negro e Neuquén (aproximadamente 40° S). Desde o ponto de vista biogeográfico, inclui as regiões do Caribe, Amazônico, Andino-Patagônico e Chaquenho da região Neotropical. Em outras palavras, inclui a região Neotropical e a zona de transição Sul-americana, segundo o arranjo de Morrone (2004) para

entomofaunas americanas. Os climas implicados por estes domínios são altamente variados, incluindo regiões de maior altitude de climas semi-áridos temperados a subtropicais, e planícies temperadas, subtropicais e tropicais, com e sem invernos secos. Este gradiente fitogeográfica permite a produção de uma grande variedade de culturas, irrigadas ou não. Isto resulta significativo tratando-se das espécies associadas a cultivos, devido a que sua distribuição pode estar influenciada tanto por fatores climáticos como por atividades humanas.

As técnicas mais comuns das análises biogeográficas, como a biogeografia filogenética e cladística, a filogeografia, e as pistas generalizadas (“generalized tracks”), precisam de um bom conhecimento das relações filogenéticas dentro do grupo de estudo, no caso das duas primeiras técnicas (COX & MOORE, 2005; DOMÍNGUEZ DOMÍNGUEZ & VÁZQUEZ DOMÍNGUEZ, 2009) e a distribuição detalhada de grupos de táxons na terceira, além de elementos cladísticos (MORRONE, 2006). Outra fonte de dados biogeográficos são os estudos de endemismo, que requerem de dados comparativos da mesma e similitude de táxons das diferentes regiões comparadas (COX & MOORE, 2005).

Na América do Norte, com menos espécies, e mais espécies-praga, estes estudos são possíveis, pois a distribuição do gênero *Diabrotica* é bem conhecida. Na região Neotropical, porém ainda faltam informações. Sabe-se muito pouco da distribuição atual, menos ainda da passada, da biologia e hospedeiros da maioria dos diabroticinos sul-americanos, a exceção de algumas espécies-praga de cultivos ou muito comuns. De fato, para a grande maioria delas não têm sido publicados comentários posteriores as suas descrições originais. Tradicionalmente se descreviam anatomicamente as novas espécies, porém se proviam poucos dados biológicos ou de distribuição, limitados aos sítios de coleta dos espécimes tipos (BALY, 1886, 1890; GAHAN 1891), e em muitas oportunidades com informação confusa. Na excelente revisão de Araujo Marquez (1941) sobre os *Diabrotica* do Brasil, observa-se um ponto de inflexão nesta tendência, de modo que os exemplares registrados nas coleções entomológicas brasileiras a partir de 1932 registram dados mais precisos de distribuição geográfica. Isto tem permitido determinar a distribuição *grosso modo* das espécies mais comuns (**Tabela 2**). Posteriormente, Bechyné (1956, 1958, 1997) e Bechyné & Bechyné (1962, 1965 a,b, 1967, 1969 a,b, 1971) num exaustivo estudo do gênero *Diabrotica* na América do Sul, especialmente no Brasil e na Venezuela, realizaram profundas mudanças na sistemática dos Diabroticites, descreveram numerosas espécies e incorporaram novos dados de distribuição. Permanecem, no entanto, áreas seguramente muito ricas em biodiversidade e do ponto de vista biogeográfico praticamente inexploradas, como é o caso da fauna da Bolívia, revisada parcialmente por Bechyné & Bechyné (1970).

Poderia se dizer que as espécies sem impacto na agricultura, pelo geral não têm sido estudadas além das descrições taxonômicas, por isso quando existem

poucos exemplares estudados e catalogados é impossível saber se são espécies de distribuição limitada, ou se simplesmente tem sido ignoradas. Mais recentemente Bechyné (1997); Cabrera & Roig-Juñent (1998); Cabrera Walsh (2003); Cabrera Walsh & Cabrera (2004); Cabrera & Cabrera Walsh 2004b e Moura (2011) contribuíram com observações e listas mais completas.

**Tabela 1.** Espécies de *Diabrotica* de distribuição temperada na América do Norte.

Espécie	Distribuição
<i>D. balteata</i>	USA, México e Mesoamérica
<i>D. barberi</i>	Canadá e USA
<i>D. cristata</i>	USA e México
<i>D. lemniscata</i>	USA e México
<i>D. longicornis</i>	USA e México
<i>D. undecimpunctata</i>	Canadá, USA, México e Mesoamérica
<i>D. virgifera</i>	Canadá, USA, México e Mesoamérica

**Tabela 2.** Distribuição conhecida das espécies sul-americanas de *Diabrotica lato sensu* com dados fidedignos de distribuição.

Espécie	Trópicos	Sub-tropico	Temperado
<i>Diabrotica amoena</i> Dalman ***	x	x	
<i>D. aequifacta</i> Bechyné & Bechyné	x	x	x
<i>D. alegrensis</i> Bechyné ***		x	
<i>D. alexia</i> Bechyné ***	x		
<i>D. allomorpha</i> Bechyné ***		x	
<i>D. antonietta</i> Bechyné ***		x	
<i>D. amoenula</i> Boheman	x	x	
<i>D. aracatuba</i> Bechyné ***		x	
<i>D. atomaria</i> Jacoby ***	x		
<i>D. atrilineata</i> Baly ***		x	x
<i>D. bertonii</i> Bowditch	x	x	
<i>D. biannularis</i>	x		
<i>D. bipustulata</i> Baly	x		
<i>D. boggiani</i> Bowditch	x	x	
<i>D. boliviana</i> Harold	x	x	
<i>D. bordoni</i> Bechyné & Bechyné ***	x		
<i>D. brachyzga</i> Bechyné ***		x	
<i>D. calchaqui</i> Cabrera & Cabrera Walsh*		x	
<i>D. carolae</i> Kryan & Smith	x		
<i>D. chromophora</i> Bechyné ***	x	x	
<i>D. chloropus</i> Harold ***	x	x	
<i>D. circulata</i>	x		
<i>D. clarki</i> Weise ***	x	x	
<i>D. centralis</i> Jacoby	x		
<i>D. cinctella</i> Bowditch		x	
<i>D. collicola</i> Cabrera & Cabrera Walsh*		x	

**Tabela 2.** Distribuição conhecida das espécies sul-americanas de *Diabrotica lato sensu* com dados fidedignos de distribuição. (continuação)

<b>Espécie</b>	<b>Trópicos</b>	<b>Sub-tropical</b>	<b>Temperado</b>
<i>D. confusa</i> Bowditch	x	x	
<i>D. chrysochlora</i> Bechyné ***	x		
<i>D. curvipustulata</i> Baly	x		
<i>D. decempunctata</i> Bowditch	x	x	x
<i>D. decolor</i> Erichson	x		
<i>D. delrio</i> Bowditch ***		x	
<i>D. deliqua</i> Weise	x	x	
<i>D. dissimilis</i>	x		
<i>D. distincta</i> Jacoby	x		
<i>D. donckieri</i> Bechyné	x	x	
<i>D. eglei</i> Bechyné ***	x		
<i>D. enae</i> Marques		x	
<i>D. emorsitans</i> Baly	x	x	x
<i>D. extensa</i> Baly ***	x	x	
<i>D. eustolia</i> Bechyné ***	x		
<i>D. fallenia</i> Bechyné ***		x	
<i>D. fidelia</i> Bechyné	x		
<i>D. formosa</i> Baly ***	x		
<i>D. fulfoscata</i> Jacoby ***	x		
<i>D. freudei</i> Bechyné	x		
<i>D. funerea</i> Bowditch ***	x		
<i>D. fusibilis</i> Bechyné	x	x	
<i>D. gracilentata</i> Erichson	x		
<i>D. gratiosa</i>	x		
<i>D. grayella</i> Baly ***		x	
<i>D. guaira</i> Bechyné	x	x	
<i>D. hathawayi</i> Marques ***	x		
<i>D. helga</i> Bechyné ***	x		
<i>D. hypolampra</i> Bechyné ***	x		
<i>D. isohaeta</i> Bechyné & Bechyné ***	x		
<i>D. iparana</i> Bechyné	x		
<i>D. kirbyi</i> Baly	x	x	x
<i>D. lamiina</i> Bechyné		x	
<i>D. liciens</i> Fabricius	x	x	x
<i>D. limitata quindecimpunctata</i> (Germar)	x	x	x
<i>D. lutescens</i> Baly ***		x	
<i>D. macrina</i> Bechyné	x		
<i>D. mapiriensis</i> Bechyné ***	x		
<i>D. marginata</i> Harold	x	x	
<i>D. mauliki</i> Barber *	x	x	
<i>D. melanocephala</i> F.	x	x	x
<i>D. minuta</i> Jacoby*	x		
<i>D. moseri</i> Weise			x
<i>D. mutabilis</i> Baly	x		
<i>D. myrna</i> Bechyné ***	x		
<i>D. nigromaculata</i> Jacoby*	x		
<i>D. nitidicollis</i> Baly	x	x	
<i>D. nummularis</i>	x		
<i>D. olivacea</i> Jacoby	x		



**Tabela 2.** Distribuição conhecida das espécies sul-americanas de *Diabrotica lato sensu* com dados fidedignos de distribuição. (continuação)

Espécie	Trópicos	Sub-tropical	Temperado
<i>D. orthocosta</i> Bechyné		X	
<i>D. panchroma</i> Bechyné	X	X	
<i>D. paranaensis</i> Marques ***	X	X	
<i>D. pentazyga</i> Bechyné ***		X	
<i>D. peruensis</i> Bowditch ***	X		
<i>D. piceicornis</i> Baly	X	X	X
<i>D. piceosignata</i> Baly	X	X	
<i>D. platysoma</i> Bechyné ***		X	
<i>D. porracea</i> Harold	X	X	
<i>D. prolongata</i> Jacoby		X	,
<i>D. propylaea</i> Bechyné ***		X	
<i>D. prostigmata</i> Bechyné		X	
<i>D. pulchella</i>	X		
<i>D. ramona</i> Bechyné***		X	
<i>D. recki</i> Marques ***	X	X	
<i>D. regalis</i>	X,		
<i>D. rufolimbata</i> Baly	X	X	X
<i>D. rufopustulata</i> Bowditch	X	X	
<i>D. samouella</i> Bechyné ***		X	
<i>D. sebaldia</i> Bechyné ***	X		
<i>D. secundaria</i> Bechyné	X		
<i>D. septemplagiata</i> Bowditch	X	X	X
<i>D. serroazulensis</i> Bechyné ***	X	X	
<i>D. sharpi</i> Bechyné	X	X	
<i>D. sicuanica</i> Bechyné*, **	X		
<i>D. silvai</i> Marques ***	X	X	
<i>D. sinuata</i> Olivier	X	X	X
<i>D. speciosa</i> (germar)**	X	X	X
<i>D. spilota</i>	X		
<i>D. sublimbata</i> Baly	X		
<i>D. synoptica</i> Bechyné		X	
<i>D. tijuquensis</i> Marques ***	X	X	X
<i>D. trifasciata</i>	X		
<i>D. tripunctata</i> (F.)	X	X	
<i>D. tumidicornis</i> Erichson	X	X	
<i>D. varicornis</i> Jacoby ***	X		
<i>D. virescens</i>	X		
<i>D. viridana</i> *			X
<i>D. viridula</i> (F.) **	X	X	
<i>D. wartensis</i> Cabrera & Sosa-Gómez***		X	
<i>D. zisckai</i> Bechyné	X	X	

Espécies com um dado só de coleção não foram incluídas, por desconhecer-se se é devido a endemismos ou baixo esforço de coleção.

Espécies seguidas de asterisco (\*) são reconhecidamente endêmicas.

Espécies seguidas de dois asteriscos (\*\*) são reconhecidas como pragas de cultivos.

Existem indícios, graças a estudos mais atuais, de que endemismos poderiam ser comuns no grupo. As descrições mais recentes de espécies novas tem sido em geral, o resultado de coleções mais sistemáticas e extensas, nas quais se busca determinar tanto os hospedeiros como a distribuição das espécies estudadas. Entretanto, não se pode afirmar que o endemismo é uma qualidade emergente do gênero, e as espécies consideradas endêmicas se encontram em zonas montanhosas, associadas a altitudes e/ou regiões fitogeográficas isoladas (**Tabela 3**). Por outro lado, a grande maioria das espécies de *Diabrotica* habita os trópicos e subtropicais da região Neotropical. A dispersão e especiação das espécies da região temperada da região Neártica parecem estar associadas às adaptações a invernos intensos e/ou secos. Não há, aparentemente, espécies com distribuições disjuntas, embora existam espécies com distribuições muito amplas, notavelmente, a maioria das consideradas pragas.

**Tabela 3.** Espécies endêmicas de *Diabrotica lato sensu* e suas plantas hospedeiras conhecidas.

<b>Espécie</b>	<b>Distribuição</b>	<b>Plantas hospedeiras</b>
<i>D. amecameca</i>	Valle de México, México	cucurbitáceas, milho
<i>D. calchaqui</i> Cabrera & Cabrera Walsh	Valles Calchaquíes, Argentina	cucurbitáceas, milho, asteráceas
<i>D. carolae</i>	Depto. Cuzco, Peru	cucurbitáceas
<i>D. collicola</i>	Sierras de Aconquija, Argentina	cucurbitáceas, milho
<i>D. mapiriensis</i>	Depto. Cuzco, Peru	cucurbitáceas
<i>D. mauliki</i>	Depto. Cuzco, Peru	?
<i>D. minuta</i>	Alto Mayo, Peru	?
<i>D. nigromaculata</i>	Depto. Cuzco, Peru	?
<i>D. peruensis</i>	Depto. Cuzco, Peru	?
<i>D. sicuanica</i>	Depto. Cuzco, Peru	milho
<i>D. viridana</i>	Chile	

Na América do Sul, apenas *D. speciosa* parece estar completamente adaptada a climas temperados, sendo de longe a espécie com área de distribuição de espectro ambiental e climático mais variado (CHRISTENSEN, 1944; KRYSAN et al., 1984; CABRERA WALSH, 2012). Sobrevive em zonas com temperaturas mínimas médias inverniais, máximas estivais e médias anuais entre -3,4 a 11°C, 24 a 33,4°C, y 12 a 21,2°C, respectivamente, e altitudes entre 0 e 3500 m. A maioria destas zonas apresentam temperatura abaixo de zero no inverno, e ainda nevadas ocasionais. As precipitações nesta região vão de 134 a 2200 mm anuais (Estadísticas climatológicas, 1985; Cartas de precipitação e temperatura mensais, 1990). Não é conhecido ainda se *D. speciosa* inverna nas regiões mais altas, frias e secas da sua distribuição. Pode-se especular que, da mesma forma que *D. u. howardi*, que alcança até o sul do Canadá durante suas migrações primaverais (KRYSAN, 1986; ELSEY, 1988b),

*D. speciosa* poderia recolonizar essas regiões durante a temporada amena. No entanto, sabe-se que se desenvolve ao longo de toda sua distribuição, pelo menos do verão até o outono (CABRERA WALSH, 2012). As outras 16 *Diabrotica lato sensu* coletadas na região temperada da América do Sul são bastante raras nas áreas mais ao sul (norte da província de Buenos Aires), e estão provavelmente associadas às selvas em galeria subtropicais relictuais do delta do Paraná e do Uruguai.

## **Biologia reprodutiva e filogenia de *Diabrotica lato sensu* e suas implicações biogeográficas**

Há certas estratégias reprodutivas e mecanismos de hibernação das diferentes espécies de *Diabrotica*, que na literatura têm sido consideradas como apomórficas de cada grupo (*virgifera* e *fucata*). As espécies do grupo *virgifera* estudadas até recentemente estavam geralmente associadas a climas temperados com invernos rigorosos, climas com secas estacionais ou grandes alturas, e apresentavam adaptações a condições desfavoráveis, e/ou hospedeiros efêmeros através da diapausa do ovo, que podem ser uni ou semivoltinos. A diapausa embrionária é uma característica genética de expressão independente da temperatura, que evita que as larvas eclodam até o final da estação desfavorável. Isto tem permitido às espécies que possuem diapausa embrionária se estabelecerem em zonas neárticas de invernos rigorosos (KRYSAN, 1982; KRYSAN & SMITH, 1987).

Entretanto, pelo menos quatro espécies do grupo *virgifera*, *D. scutellata* Jacoby, de distribuição tropical e subtropical em América Central e do Norte, e as sul-americanas *D. panchroma*, *D. viridula* (também distribuída na América Central) e *D. emorsitans*, passam o inverno como adultos, sendo quase com certeza multivoltinas (EBEN, 1999; CABRERA WALSH, 2003). De fato, *D. viridula* é claramente multivoltina, tem adultos hibernantes e seus embriões não apresentam diapausa, nem capacidade nenhuma de sobreviver quiescentemente em condições frias, por mais de quatro ou cinco semanas (CABRERA WALSH, 2003).

As espécies do grupo *fucata*, por outro lado, são consideradas multivoltinas e não se conhece nenhuma espécie com embriões diapáusicos, senão adultos hibernantes (KRYSAN & SMITH, 1987; MEINKE & GOULD, 1987). Mesmo assim, pelo menos *Diabrotica undecimpunctata howardi* Barber, da América do Norte e *D. speciosa* apresentam uma diapausa reprodutiva mediada pelo fotoperíodo por volta do final do verão (LONG, 1954; ELSEY, 1988a; CABRERA WALSH & CABRERA, 2004). Essa diapausa assegura que as fêmeas emergidas no final da temporada quente cheguem virgens ao inverno, estando prontas para ovipositar na primavera seguinte. A biologia hibernante das espécies de *Diabrotica* tem uma incidência direta na sua distribuição. Da mesma forma como a distribuição temperada neártica das espécies-praga do grupo *virgifera* dependem da diapausa embrionária, é razo-

ável supor que a diapausa reprodutiva de *D. speciosa* e *D. undecimpunctata* é uma característica adaptativa às regiões temperadas da América do Norte e do Sul.

O fator altitude tem sido sinalizado como um fator limitante para a distribuição das espécies do gênero *Diabrotica* (KRYSAN et al., 1984). Não são muitos os locais onde isto pode ser estudado objetivamente, já que para que possam ser diferenciados fatores de altitude dos estritamente climáticos, como por exemplo, a aridez e sua consequente escassez de plantas hospedeiras, devem ser feitas comparações em locais onde os cultivos não estejam limitados pelos fatores de altura. As regiões de Yungas, Altiplano e Vales Andinos no norte da Argentina e Bolívia e a região Quéchuas no Peru são alguns dos poucos locais onde existem cultivos até altitudes de 3000 m, ou mais. No entanto, só as espécies *Diabrotica sicuanica* Bechyné e *D. speciosa* (ssp. *vigens*) tem sido encontradas a mais de 2800 m (KRYSAN et al., 1984). De fato, *D. sicuanica*, uma espécie do Peru, tem sido relatada apenas entre altitudes de 3000 e 3500 m, onde é considerada uma praga do milho, e tanto as larvas como os adultos são somente conhecidos nesse hospedeiro.

Resultados de um estudo filogenético com algumas espécies neárticas e neotropicais de *Diabrotica*, utilizando genes mitocondriais (CO1) e ARN ribossômico (ITS-2) permitiram a construção de uma filogenia parcial do grupo (CLARK et al., 2001a). Os cladogramas obtidos foram consistentes na separação dos grupos *fucata* e *virgifera*. Além disso, obtiveram-se vários resultados significativos para nosso estudo: a espécie *D. speciosa* ficou definida em um clado juntamente com a espécie praga norte-americana *D. balteata* LeConte. Logo a espécie *D. viridula* ficou no mesmo grupo que as espécies neárticas *Diabrotica barberi* Smith & Lawrence e *Diabrotica longicornis* (Say), precisamente duas das espécies de distribuição mais boreais, chegando até o Canadá. Os autores destacam o fato de que a posição filogenética obtida não apresenta nenhum padrão geográfico discernível. Tanto *D. barberi* como *D. longicornis* apresentam univoltinismo (e até semivoltinismo) através de diapausa embrionária, enquanto, como já foi dito, *D. viridula* não apresenta nenhum tipo de diapausa e inverte como adulto.

Krysan & Smith (1987) sugerem que o univoltinismo seria uma apomorfia do grupo *virgifera*, que teria definido sua diferenciação. No entanto, experimental há evidências de que as espécies do grupo *virgifera* neotropicais, notoriamente a espécie praga *D. viridula* não apresenta uma diapausa embrionária nem univoltinismo. Também não tem sido observada diapausa reprodutiva em *D. viridula*. Ambos os fatores poderiam ser centrais em limitar sua distribuição a zonas tropicais e neotropicais (CABRERA WALSH & CABRERA, 2004). Ficaria por definir se a ausência de univoltinismo é um caráter derivado nas espécies neotropicais. No entanto, as espécies argentinas *Diabrotica collicola* Cabrera & Cabrera Walsh e *Diabrotica calchaqui* Cabrera & Cabrera Walsh parecem apresentar diapausa embrionária, seguramente uma adaptação útil para espécies endêmicas de vales

altos, isolados e áridos (CABRERA & CABRERA WALSH, 2004b; 2010; CABRERA WALSH, 2012). Ainda não existem critérios para determinar qual é a plesiomorfia do grupo, se a diapausa embrionária ou a sua ausência, porém não modificaria a importância biogeográfica deste caráter adaptativo.

## Conclusões: mais perguntas que respostas

A biodiversidade de animais é diretamente proporcional à diversidade de plantas e à ordem da mesma, em termos de estrutura e número de estratos da parte aérea. Além disso, em termos gerais, nos trópicos se observam taxas evolutivas e de diversificação maiores do que em maiores latitudes, pela combinação de certa estabilidade em tempos geológicos e complexidade de habitat, com muitos eventos de distribuições disjuntas relacionados com a fragmentação do ambiente durante períodos glaciais (COX & MOORE, 2005). Por isso, não surpreende que um grupo de herbívoros de origem tropical seja mais diverso entre os trópicos que a latitudes maiores. Os dados disponíveis sugerem que poucas espécies de *Diabroticites*, em sua maioria as espécies adaptadas a cultivos, não tem preferido regiões tropicais e vales.

Por outra parte, as espécies de *Diabrotica lato sensu* que não ficaram confinadas aos trópicos, mostram distribuições muito mais amplas do que as espécies estritamente tropicais. Este efeito está predito pela chamada “regra de Rapoport” (RAPOPORT, 1982; STEVENS, 1989), sendo evidente na distribuição das espécies-praga do Norte e Sul da América. A pergunta que persiste é: Quem veio primeira, a distribuição ampla, a associação com plantas cultivadas ou a polifagia?

Até onde sabemos as espécies de *Diabrotica lato sensu* endêmicas não são necessariamente especialistas de apenas um táxon de plantas e menos ainda de plantas endêmicas (**Tabela 3**), o que permite supor que seu endemismo não está relacionado com endemismos da sua flora hospedeira, senão com adaptações climáticas e/ou isolamento geográfico. Pela sua vez, também não pode ser descartado que muitas espécies de *Diabroticites* sejam neoendêmicas, ou seja, táxons de recente especiação que não tenham se dispersado ainda dos seus centros de origem (COX & MOORE, 2005).

As formas mais comuns de dispersão natural entre diferentes regiões geográficas são por corredores ou “filtros”. As primeiras são zonas de grande riqueza de ambientes, que permitem o passo de uma ampla variedade de organismos. Os filtros, pelo contrário são rotas que apresentam menor variedade ambiental, possibilitando, desta forma, somente a travessia dos organismos adaptados a gradientes ambientais mais restringidos (COX & MOORE, 2005). O conceito de corredor no movimento de espécies está normalmente relacionado a estratégias de conservação de espécies e habitats e descreve um canal de habitat natural que conecta os

habitats fragmentados de uma determinada espécie. Essa configuração permitiria a sobrevivência desta espécie mesmo ante a falta de grandes áreas naturais, tipicamente causadas pela agricultura e outras atividades antrópicas (WILSON & WILLIS, 1975; HADDAD, 2000). Em nosso caso, pelo contrário, estes corredores seriam precisamente os ambientes antropizados. O efeito corredor operaria em vários sentidos na distribuição dos Diabroticites. Por um lado, lhes permitiria a colonização de áreas climaticamente incompatíveis ao passar de uma unidade agrícola à outra. Especificamente, as condições microclimáticas das unidades hortícolas sob irrigação, com frequência radicalmente diferentes do ambiente circundante, permitiriam temporalmente a sobrevivência e reprodução de *D. speciosa* e a migração para ambientes aptos através de habitats de outra maneira hostis. A agricultura nas Américas originou-se nos trópicos de Meso e Sul América há uns 10000 a 9000 anos e a expansão a latitudes maiores aconteceu entre 6000 a 2000 anos AP (PRICE & BAR-YOSEF, 2011). O processo de expansão dos ambientes agrícolas poderia ter servido como corredores filtros para todas as Diabroticites pré-adaptadas a alguns cultivos primitivos.

Mais ainda, poderia ser que estejamos sendo testemunhas desse processo na atualidade com *D. viridula*. Esta espécie se considerava eminentemente andina, sendo raramente coletada nas zonas subtropicais orientais da América do Sul (BECHYNÉ & BECHYNÉ, 1962; KRYSAN & SMITH, 1987). Na atualidade, no entanto, *D. viridula* é uma das Diabroticites mais abundantes da província Paranense (sudeste do Brasil e Paraguai, e nordeste da Argentina), superada em abundância apenas por *D. speciosa*. De fato, nos últimos 10 anos tem adquirido status de praga do milho em Misiones (Argentina), nos estados de Rio Grande do Sul e Santa Catarina (Brasil) e no leste do Paraguai. Poderíamos especular que esse aumento abrupto na abundância desta espécie esteja relacionado com a recente introdução da agricultura extensiva, principalmente milho e soja nos subtrópicos, entre os Andes e o Atlântico, o que criou um corredor de hospedeiros para *D. viridula* onde até pouco tempo a paisagem comportava um contínuo de bosques e monte subtropical, e uma moderada produção algodoeira (CABRERA & WILLINK, 1980), que podia atuar como barreira para esta espécie.

Krysan (1982) chegou a conclusões semelhantes a respeito da espécie neártica praga do milho, *D. virgifera virgifera* em particular e do grupo *virgifera* em geral. O autor supõe que originalmente eram de distribuição neártica subtropical e tropical e que o univoltinismo evoluiu como uma adaptação a climas com estações secas, durante as quais desapareciam seus hospedeiros larvais. Esta situação teria permitido a dispersão das espécies a climas temperados em função da ação antrópica, seguindo o avanço do cultivo de milho. De acordo com o autor, a adaptação ao clima seco funcionaria essencialmente igual, para se adaptar a invernos frios.

Apesar da escassa informação biogeográfica existente para as *Diabrotica* neotropicais, com os dados compilados neste trabalho, podem ser propostos alguns fatores biogeográficos significativos, tais como:

- A diversidade dentro do gênero *Diabrotica lato sensu* no Neotrópico poderia explicar-se pela combinação de distribuições disjuntas e riqueza específica vegetal na região.

- Por sua vez, a rápida expansão geográfica de *D. viridula*, *D. virgifera*, *D. speciosa*, etc. em tempos recentes, indica que este grupo pode mostrar uma velocidade notável de dispersão.

- Existe forte evidência de uma íntima associação entre a expansão geográfica de algumas espécies de *Diabrotica* com a expansão das fronteiras agrícolas em toda a América.

- A adoção por *D. speciosa* do capim Massambará como hospedeiro larval, planta que está há mais de 100 anos na região, ilustra a alta adaptabilidade de pelo menos algumas espécies do gênero.

- Todos estes fatores sugerem que a dispersão latitudinal das espécies de *Diabrotica* poderia ser bastante recente.

- Finalmente, essas movimentações entre ambientes, da mão da agricultura, também poderiam ter contribuído para a especiação do grupo, quando as culturas agrícolas pré-colombianas serviram com os seus cultivos de “vetores” a espécies de *Diabrotica*, levando-as até áreas sem comunicação, onde se isolaram reprodutivamente das populações originais.

Tudo indica que se trata de um grupo diverso e adaptável, em pleno processo de especiação e expansão. Por isso, podemos esperar em várias espécies mudanças biogeográficas e alimentares em curto prazo, e de consequências imprevisíveis.

## Referências Bibliográficas

- Araujo Marques, M. 1941. Contribuição ao estudo dos crisomelídeos do gênero *Diabrotica*. Boletim da Escola Nacional de Agronomia 2: 61-143.
- Baly, J.S. 1886. XVI. Descriptions of uncharacterized species of *Diabrotica*. Transactions of the Royal Entomological Society of London 34: 443-455.
- Baly, J.S. 1890. I. On the South American species of *Diabrotica*. Part I. Transactions of the Royal Entomological Society of London 38: 1-86.
- Bechyné, J. 1956. Reise des Herrn G. Frey in Südamerika: Galerucidae (Col. Phytophaga). Entomologische Arbeiten aus dem Museum G Frey 7: 577-598.
- Bechyné, J. 1958. Notizen zu den neotropischen Chrysomeloidea (Col. Phytophaga). Entomologische Arbeiten aus dem Museum G Frey 9: 478-706.
- Bechyné, J. 1997. Evaluación de los datos sobre los *Phytophaga* dañinos en Venezuela (Coleoptera). Boletín de Entomología Venezolana. Parte I y II. Serie Monografía N°1, 457pp.
- Bechyné, J.; Bechyné, B. 1962. Liste der bisher in Rio Grande do Sul gefundenen Galeruciden. Pesquisas (Zoologia) 6: 5-63.
- Bechyné, J.; Bechyné B. 1965a. Notes sur les Chrysomelidae s. str. de Venezuela et des pays limitrophes. Revista de la Facultad de Agronomía 3: 44-110.
- Bechyné, J.; Bechyné B. 1965b. Notes sur les Chrysomeloidea capturés par le Dr. W. A. Egler au Rio Jari (Brésil: Pará/Amapá) en 1961 (Col. Phytophaga). Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi (Zoologia) 53: 1-44.
- Bechyné, J.; Bechyné B. 1967. Notes sur les Phytophaga néotropicaux (Coleoptera). Revista de la Facultad de Agronomía (Maracay) 2: 5-47.
- Bechyné, J.; Bechyné, B. 1969a. Die Galerucidengattungen in Sudbrasilien. Iheringia (Zoologia) 36: 1-110.
- Bechyné, J.; Bechyné, B. 1969b. Notas sobre *Phytophaga amaricanos* (Coleoptera). Revista de la Facultad de Agronomía 5: 5-64.
- Bechyné, J.; Bechyné, B. 1970. Beiträge zur Kenntnis der Insektenfauna Boliviens XX. Coleoptera XV. Beiträge zur Galeruciden fauna Boliviens. (Col. Phytophaga). Veröffentlichungen Zoologischen der Staatssammlung München 14: 121-190.
- Bechyné, J.; Bechyné B. 1971. *Diabrotica* nouveaux ou peu connus (Col. Phytophaga, Galerucidae). Bulletin Mensuel de la Societe Linneenne de Lyon 40: 288-292.
- Blackwelder, R. E. 1982. Checklist of the coleopterous insects of Mexico, Central América, The West Indies, and South América. Parts 1 - 6. Smithsonian Institution, United States National Museum, Bulletin 185. U.S. Government Printing Office, Washington.
- Cabrera, A.L.; Willink, A. 1980. Biogeografía de América Latina. OEA, Serie de Biología 13. Washington.
- Cabrera, N. 1994. Sobre tres especies argentinas del género *Paranapiacaba* Bechyné (Coleoptera, Chrysomelidae, Galerucinae). Neotropica 40: 19-27.
- Cabrera, N. 1999a. Redescrición de *Cochabamba polychroma* Bechyné y *Cochabamba chacoensis* (Bowditch) (Coleoptera, Chrysomelidae, Galerucinae). Neotropica 45: 69-75.
- Cabrera, N. 1999b. Aporte al conocimiento del género *Acalymma* Barber en Argentina (Coleoptera, Chrysomelidae, Galerucinae). Revista de la Sociedad Entomológica Argentina 58: 91-105.
- Cabrera, N. 2001a. Estudio sistemático de las especies de *Diabrotica* grupo *fuscata* I. (Coleoptera, Chrysomelidae, Galerucinae). Physis, Sección C 58: 47-56.
- Cabrera, N. 2001b. Estudio sistemático de las especies de *Diabrotica* grupo *fuscata* II. (Coleoptera, Chrysomelidae, Galerucinae). Physis, Sección C 58: 57-66.
- Cabrera, N.; Cabrera Walsh, G. 2004a. *Platybrotica misionensis* a new genus and species of Luperini (Coleoptera: Chrysomelidae: Galerucinae) from Argentina. Annals of the Entomological Society of America 97: 6-14.
- Cabrera, N.; Cabrera Walsh, G. 2004b. *Diabrotica calchaqui* a new species of Luperini (Coleoptera: Chrysomelidae: Galerucinae) from Argentina. Annals of the Entomological Society of America 97: 889-897.
- Cabrera, N.; Cabrera Walsh, G. 2010. *Diabrotica collicola* (Coleoptera: Chrysomelidae), a new species of leaf beetle from Argentina and key to species of the *Diabrotica virgifera* group and relatives. Zootaxa 2683: 45-55.
- Cabrera, N.; Roig-Juñent, S. 1998. Chrysomelidae. En: Morrone, J. J. & Coscarón, S. (Eds). Biodiversidad de Artrópodos Argentinos. La Plata, Argentina, Ediciones Sur. pp. 244-256.
- Cabrera, N.; Sosa Gómez, D.; Micheli, A. 2008. Morphological and molecular characterization of a new species of *Diabrotica* (Coleoptera, Chrysomelidae, Galerucinae). Zootaxa 1922:



- 33-46.
- Cabrera Walsh, G. 2003. Host range and reproductive traits of *Diabrotica speciosa* (Germar) and *Diabrotica viridula* (F.) (Coleoptera: Chrysomelidae), two species of South American pest rootworms, with notes on other species of Diabroticina. *Environmental Entomology* 32: 276-285.
- Cabrera Walsh, G. 2007. *Sorghum halepense* (L.) Persoon (Poaceae), a new larval host for the South American corn rootworm *Diabrotica speciosa* (Germar) (Coleoptera: Chrysomelidae). *Coleopterists Bulletin* 61: 83-84.
- Cabrera Walsh, G. 2012. Crisomélidos Diabroticinos Americanos: hospederos y enemigos naturales. *Biología y factibilidad de manejo de las especies plaga*. Editorial Académica Española, Lap Lambert Academic publishing GmbH & Co., Saarbrücken, Alemania. 143 pp.
- Cabrera Walsh, G.; Cabrera, N. 2004. Distribution and hosts of the pestiferous and other common Diabroticites from Argentina and Southern South América: a geographic and systematic View. Pp. 333-350. En: Pierre H. Jolivet, P. H.; Santiago-Blay, J. A. & Schmitt, M. (Eds.). *New contributions to the biology of Chrysomelidae*. SPB Academic Publishers, The Hague, Netherlands. 804 pp.
- Cartas de precipitação e temperatura mensais. 1990. Instituto Nacional de Pesquisas Espaciais, Centro de Previsão de Tempo e Estudos Climáticos, Cachoeira Paulista, SP, Brasil.
- Christensen, J. R. 1944. Estudio sobre el género *Diabrotica* Chev. en la Argentina. *Revista de la Facultad de Agronomía y Veterinaria* 10: 464-516.
- Clark, T.L.; Meinke L.J.; Foster, J.E. 2001a. Molecular phylogeny of *Diabrotica* beetles (Coleoptera: Chrysomelidae) inferred from analysis of combined mitochondrial and nuclear DNA sequences. *Insect Molecular Biology* 10: 303-314.
- Clark, T.L.; Meinke L.J.; Foster, J.E. 2001b. PCR-RFLP of the mitochondrial cytochrome oxidase (subunit I) gene provides diagnostic markers for selected *Diabrotica* species (Coleoptera: Chrysomelidae). *Bulletin of Entomological Research* 91: 419-427.
- Cox, C.B.; Moore, P.D. 2005. *Biogeography: an ecological and evolutionary approach – 7<sup>th</sup> edition*. Blackwell publishing, Oxford, UK. 435 pp.
- DÁraujo e Silva, A.G.; Goncalves, C. R.; Monteiro, G.D. 1968. Quarto catálogo dos insetos que vivem nas plantas do Brasil, seus parasitos e predadores. *Min. Agric. vol 1, Part 2*. Rio de Janeiro, Brasil.
- Domínguez Domínguez, O.; Vázquez Domínguez E. 2009. Filogeografía: aplicaciones en taxonomía y conservación. *Animal biodiversity and Conservation* 32: 59-70.
- Eben, A. 1999. New information on the natural history of *Diabrotica scutellata* Jacoby (Chrysomelidae: Luperini). *Coleopterists Bulletin* 53: 186.
- Eben, A. 2002. *Diabrotica amecameca* Kryan and Smith (Chrysomelidae): notes on host plants and parasitoids in Puebla, Mexico. *The Coleopterists Bulletin* 56: 69-70.
- Eben, A. & Espinosa de los Monteros, A. 2004. Ideas on the systematics of the genus *Diabrotica* Chevrolat and other related leaf beetles. In: *New Developments in the Biology of Chrysomelidae*, Jolivet, P., Santiago-Blay, J. & M. Schmitt (eds.). SPB Academic Publishers, The Hague, The Netherlands. Pp. 59-71.
- Eelsey, K. D. 1988a. Reproductive diapause in the spotted cucumber beetle, *Diabrotica undecimpunctata howardi* (Coleoptera: Chrysomelidae). *Florida Entomologist* 71: 78-83.
- Eelsey, K. D. 1988b. Cucumber beetle seasonality in coastal South Carolina. *Environmental Entomology* 17: 495-502.
- Estadísticas Climatológicas. 1985. Fuerza Aérea Argentina, Servicio Meteorológico Nacional, Buenos Aires.
- Gahan, C.J. 1891. XVIII. On the South American species of *Diabrotica*. Part II. *Transactions of the Royal Entomological Society of London* 39: 415-472.
- Gassen, D.N. 1984. Insetos associados a cultura do trigo no Brasil. EMBRAPA-CNPT. Circular técnica, 3. Passo Fundo, RS.
- Gillespie, J. J., Kjer, K. M., Duckett, C. N. & Tallamy, D. W. 2003. Convergent evolution of cucurbitacin feeding in spatially isolated rootworm taxa (Coleoptera: Chrysomelidae; Galerucinae: Luperini). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 29: 161-175.
- Haddad, N. 2000. Corridor length and patch colonization by a butterfly, *Junonia coenia*. *Conservation Biology* 14: 738-745.
- Harries, V. 1975. Zur innerartlichen variabilität, wirtspflanzen-präferenz und schadendeutung von blatkäfern der U. F. Galerucinae (Col., Chrysomelidae) in feldkulturen des Cauca-Flußtals Columbien. *Zeitschrift fur Angewandte Zoologie* 6: 491-497.
- Kryan, J.L. 1982. Diapause in the nearctic species of the *virgifera* group of *Diabrotica*: evidence for tropical

- origin and temperate adaptations. *Annals of the Entomological Society of América* 75: 136-142.
- Krysan, J.L. 1986. Introduction: biology, distribution, and identification of pest *Diabrotica*. En: Krysan, J.L. & Miller, T.A. (Eds.). *Methods for the study of pest Diabrotica*. New York, Springer. pp. 1-23.
- Krysan, J.L.; Branson, T.F.; Diaz Castro, G. 1977. Diapause in *Diabrotica virgifera* (Coleoptera: Chrysomelidae): a comparison of eggs from temperate and subtropical climates. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 22: 81-89.
- Krysan, J.L.; Branson, T.F.; Schroder, R.F.W.; Steiner, W.E. 1984. Elevation of *Diabrotica sicuanica* (Coleoptera: Chrysomelidae) to the species level with notes on the altitudinal distribution of *Diabrotica* species in the Cuzco Department of Peru. *Entomological News* 95: 91-98.
- Krysan, J.L.; Smith, R.F. 1987. Systematics of the *virgifera* species group of *Diabrotica* (Coleoptera: Chrysomelidae: Galerucinae). *Entomography* 5: 375-484.
- Link, D.; Costa, E.C. 1978. Danos causados por crisomelídeos em soja. *Revista do Centro de Ciências Rurais* 8: 245-250.
- Long, W. H. 1954. The biology of the southern corn root worm, *Diabrotica undecimpunctata howardi* Barber, and its relation to peanut culture in North Carolina. M.S. Thesis, N. C. State Univ., Raleigh, NC.
- McDowall, R.M. 1978. Generalized tracks and dispersal in biogeography. *Systematic Zoology* 27: 88-104.
- Meinke, L.J.; Gould, F. 1987. Thermoregulation by *Diabrotica undecimpunctata howardi* and potential effect on overwintering biology. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 45: 115-122.
- Metcalfe, R.L. 1986. Foreword. En: Krysan, J.L. & Miller, T.A. (Eds.). *Methods for the study of pest Diabrotica*. New York, Springer. pp. vii-xv
- Morrone, J.J. 2004. Panbiogeografía, componentes bióticos y zonas de transición. *Revista Brasileira de Entomologia* 48: 149-162.
- Morrone, J.J. 2006. Biogeographic areas and transition zones of Latin América and the Caribbean islands based on panbiogeographic and cladistic analyses of the entomofauna. *Annual Reviews of Entomology* 51: 467-494.
- Moura, L. de A. 2011. A new species of *Aristobrotica* Bechyné and a checklist of the genus (Coleoptera, Chrysomelidae, Galerucinae). *Revista Brasileira de Entomologia* 55: 27-30.
- Olalquiaga, F.G. 1980. Aspectos fitosanitarios de la isla de Pascua. *Revista Chilena de Entomología* 10: 101-102.
- Price, T.D.; Bar-Yosef, O. 2011. The Origins of Agriculture: New Data, New Ideas. An Introduction to Supplement 4. *Current Anthropology* 52, Supplement 4: 163-174.
- Rapoport, E.H. 1982. Areography: geographical strategies of species. Pergamon press, Oxford, UK. 269 pp.
- Reyes, H.E.; Castillo, L.J. 1988. Transmisión del virus del moteado clorótico del maíz (maize chlorotic mottle virus -MCMV-) por dos especies del género *Diabrotica*, familia Chrysomelidae. *Fitopatología* 23: 65-73.
- Rosen, D.E. 1975. A vicariance model of Caribbean biogeography, *Systematic Zoology* 24: 431-464.
- Rouschop, P.; Baudoin, J.P.; Camarena Mayta, F.; Drion, A.; Mergeai, G. 1999. Analyse préliminaire de la situation et des perspectives de la culture du haricot de Lima (*Phaseolus lunatus* L.) sur la côte péruvienne (vallées d'Ica, Pisco et Casma). *Biotechnology, Agronomy Society & Environment* 3: 115-126.
- Sarasola, A.A.; Rocca de Sarasola, M.A.; Montero, J.C.; Ferrando, J.C. 1980. Influencia de sistemas de labranza sobre la predisposición del maíz y girasol a los daños causados por *Diabrotica speciosa*: falta de efectos en girasol. *Fitopatología* 15: 29-32.
- Seeno, T.; Wilcox, J. 1982. Leaf Beetle Genera (Coleoptera, Chrysomelidae). *Entomography* 1: 1-221.
- Smith, R.F.; Lawrence, J.F. 1967. Clarification of the status of the type specimens of *Diabrotica* (Coleoptera, Chrysomelidae, Galerucinae). *University of California Publications on Entomology* 45: 174 pp.
- Stevens, G.C. 1989. The latitudinal gradients in geographical range: how so many species co-exist in the tropics. *American Naturalist* 133: 240-256.
- Szalanski, A.I.; Roehrdanz, R.L.; Taylor, D.B. 2000. Genetic relationship among *Diabrotica* species (Coleoptera: Chrysomelidae) based on rDNA and mtDNA sequences. *Florida Entomologist* 83: 262-267.
- Wilcox, J.A. 1972. Chrysomelidae: Galerucinae: Luperini: Diabroticina. Pars. 78. Fasc. 2. In: Wilcox, J. A. (Ed.). *Coleopterum Catalogus. Supplementa*. s'Gravenhage, The Netherlands, Uitgeverij Dr W. Junk. pp. 296-343.
- Wilson, E.O.; Willis, E.O. 1975. Applied biogeography. En: Cody, M. L. & Diamond, J. M. (Eds.). *Ecology & Evolution of Communities*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. pp. 522-534.

