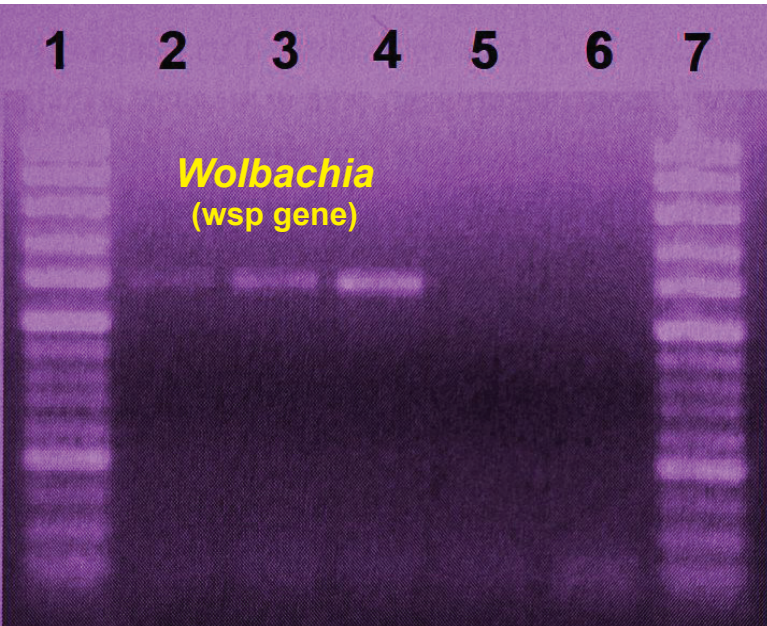


Campina Grande, PB / Junho, 2026

Alterações reprodutivas em *Trichogramma* causadas por *Wolbachia* e suas implicações para o controle biológico

OBJETIVOS DE DESENVOLVIMENTO SUSTENTÁVEL

2 FOME ZERO E AGRICULTURA SUSTENTÁVEL



**Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária
Embrapa Algodão
Ministério da Agricultura e Pecuária**

e-ISSN 2966-0343

Documentos 305

junho, 2026

**Alterações reprodutivas em *Trichogramma*
causadas por *Wolbachia* e suas
implicações para o controle biológico**

Raul Porfirio de Almeida

**Embrapa Algodão
Campina Grande, PB
2026**

Embrapa Algodão

Rua Osvaldo Cruz, 1.143, Centenário
58428-095, Campina Grande, PB
www.embrapa.br/algodao
www.embrapa.br/fale-conosco/sac

Comitê Local de Publicações

Presidente

Daniel da Silva Ferreira

Secretária-executiva

Magna Maria Macedo Nunes Costa

Membros

Joao Henrique Zonta

Lucia Vieira Hoffmann

Marcone Cesar Mendonça das Chagas

Roseane Cavalcanti dos Santos

Ziany Neiva Brandão

Edição executiva

Geraldo Fernandes de Sousa Filho

Revisão de texto

Marcela Bravo Esteves

Normalização bibliográfica

Enyomara Lourenço Silva

Projeto gráfico

Leandro Sousa Fazio

Diagramação

Geraldo Fernandes de Sousa Filho

Foto da capa

Esquerda: Raul Porfírio de Almeida

Direita: José Geraldo di Stefano

Publicação digital: PDF

Tiragem: 100 exemplares

Todos os direitos reservados

A reprodução não autorizada desta publicação, no todo ou em parte,
constitui violação dos direitos autorais (Lei nº 9.610).

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)

Embrapa Algodão

Almeida, Raul Porfírio de.

Alterações reprodutivas em *Trichogramma* causadas por *Wolbachia* e suas implicações para o controle biológico / Raul Porfírio de Almeida. – Campina Grande : Embrapa Algodão, 2026.

PDF (30 p.) : il. color.– (Documentos / Embrapa Algodão ; e-ISSN 2966-0343 ; 305).

1. Inimigo natural. 2. Inseto. 3. Controle biológico. 4. Praga. I. Título. II. Embrapa Algodão. III. Série.

CDD (21. ed.) 632.96

Enyomara Lourenço Silva (CRB-4/1569)

© 2026 Embrapa

Autor

Raul Porfirio de Almeida

Engenheiro-agrônomo, Ph.D. em Production Ecology and Resource Conservation, pesquisador da Embrapa Algodão, Campina Grande, PB

Apresentação

Os insetos reproduzem-se de forma sexuada e assexuada, desenvolvem-se nos mais diversos habitats e são capazes de se adaptar para sua sobrevivência. Além disso, exercem um papel fundamental na cadeia alimentar e, conseqüentemente, no equilíbrio ambiental dos mais variados ecossistemas.

Dentre as ordens de insetos, as pragas e os inimigos naturais têm um importante papel na manutenção da estabilidade na natureza, o que envolve sua interação com todos os organismos do reino animal e vegetal.

Entre os inimigos naturais, a família Trichogrammatidae é considerada uma das mais importantes no contexto mundial, ocupando importante posição na regulação de insetos-praga de cultivos de importância econômica em todas as regiões zoogeográficas.

Assim, a utilização das espécies do gênero *Trichogramma* (Westwood, 1833) tem aumentado nas últimas três décadas e tem sido alvo de estudo nos mais diversos ramos da pesquisa científica, constituindo-se em uma importante ferramenta do controle biológico e um alicerce na construção do manejo integrado de pragas.

No final da década de 1980, com a descoberta da simbiose entre *Trichogramma* e *Wolbachia*, alterações reprodutivas devido à infecção dessa bactéria foram detectadas. Isso abriu uma nova perspectiva para o controle biológico, pelo fato de as espécies desse parasitoide apresentarem a possibilidade de se reproduzir por telioquia, ou seja, fêmeas dão origem apenas a descendentes fêmeas.

Neste documento são discutidos os aspectos relacionados à transmissão e filogenia de *Wolbachia*, sua infecção em *Trichogramma*, assim como a utilização de espécies telítocas do parasitoide no controle biológico.

Esta publicação está relacionada aos Objetivos de Desenvolvimento Sustentável 2 (Fome Zero e Agricultura Sustentável).

Nair Helena Castro Arriel
Chefe-Geral da Embrapa Algodão

Sumário

Introdução	9
Transmissão horizontal de <i>Wolbachia</i> em <i>Trichogramma</i>	12
Filogenia de <i>Wolbachia</i>	14
Parasitoides unissexuais e custo da infecção por <i>Wolbachia</i> em <i>Trichogramma</i>	16
Utilização de espécies telítocas de <i>Trichogramma</i> no controle biológico	18
Considerações finais	20
Referências	21

Introdução

Parasitoides do gênero *Trichogramma* têm grande importância no controle de lepidópteros-praga em praticamente todos os sistemas de cultivo (Kot, 1964; Smith, 1994). São macrorganismos exclusivos de ovos, principalmente de lepidópteros, e estão distribuídos em todas as regiões zoogeográficas do mundo, com cerca de 235 espécies (Pinto, 1999, 2006).

Esses inimigos naturais se reproduzem normalmente por arrenotoquia, sendo as fêmeas diploides e os machos haploides, originados de ovos fertilizados e não fertilizados, respectivamente. Fêmeas que se originam de ovos não fertilizados reproduzem-se por telitoquia, devido à infecção causada pela bactéria do gênero *Wolbachia* (Luck et al., 1992).

Essa bactéria pertence a família Rickettsiaceae (α -Proteobacteria) e foi descrita pela primeira vez por Hertig (1936) em simbiose com seu hospedeiro *Culex pipiens* Linnaeus, 1758 (Diptera: Culicidae). Atualmente, sabe-se que esses endossimbiontes infectam praticamente todas as ordens de insetos, incluindo parasitoides do gênero *Trichogramma*, além de outros organismos como colêmbolos, alguns nematoides e crustáceos (Werren, 1997; Werren; Windsor, 2000).

A infecção por essa bactéria está associada a diversas modificações reprodutivas como incompatibilidade citoplasmática, telitoquia, feminização, fecundidade aumentada e mortalidade de machos (Breeuwer; Werren, 1990; Stouthamer et al., 1990b; Rousset et al., 1992; Juchault et al., 1994; Giordano et al., 1995; Girin; Boulétreau, 1995; Vavre et al., 1999a; Dyson et al., 2002; Almeida; Stouthamer, 2018; Goryacheva; Andrianov, 2021).

Nas espécies de *Trichogramma*, existem apenas dois tipos de alterações reprodutivas induzidas pela infecção de *Wolbachia*: a telitoquia e fecundidade aumentada. A telitoquia é o tipo de alteração mais comum e é o resultado de simbiose com as espécies de *Trichogramma* (Almeida; Stouthamer, 2015). Uma única espécie, *T. cacoeciae*, não está associada ao simbionte, porém se reproduz por telitoquia, que, por sua vez, não é reversível (Stouthamer et al., 1990b; Almeida; Stouthamer, 2003) (Tabela 1).

Tabela 1. Casos de telitoquia e fecundidade aumentada em espécies de *Trichogramma*.

Espécies de <i>Trichogramma</i>	Alteração reprodutiva	Referências
<i>T. atopovirilia</i>	+	Ciociola Junior et al. (2001)
<i>T. bourarachae</i>	•	Girin e Boulétreau (1995) Vavre et al. (1999a)
<i>T. brevicapillum</i>	+	Stouthamer et al. (1990a, 1990b) Werren et al. (1995) Almeida e Stouthamer (2015)
<i>T. cacoeciae</i>	-	Stouthamer et al. (1990b) Almeida e Stouthamer (2003)
<i>T. chilonis</i>	+	Stouthamer et al. (1990a, b) Chen et al. (1992) Schilthuisen e Stouthamer (1997)
<i>T. cordubensis</i>	+	Cabello e Vargas (1985) Stouthamer et al. (1990b, 1993) Silva e Stouthamer (1996, 1997)
<i>T. deion</i>	+	Stouthamer et al. (1990a, 1990b, 1993) Schilthuisen e Stouthamer (1997) Zhou et al. (1998) Meer et al. (1999)
<i>T. embryophagum</i>	+	Birova (1970) Stouthamer et al. (1990b) Pintureau et al. (2000) Almeida e Stouthamer (2015)
<i>T. evanescens (rhenana)</i>	+	Pintureau (1987, 2000) Stouthamer et al. (1990b)
<i>T. kaykai</i>	+	Stouthamer e Kazmer (1994) Schilthuisen e Stouthamer (1997) Schilthuisen et al. (1998)
<i>T. oleae</i>	+	Voegelé e Pointel (1979) Stouthamer et al. (1990b) Rousset et al. (1992) Louis et al. (1993)

Continua...

Tabela 1. Continuação.

Espécies de <i>Trichogramma</i>	Alteração reprodutiva	Referências
<i>T. nubilale</i>	+	Schilthuisen e Stouthamer (1997) Meer et al. (1999)
<i>T. pintoi</i>	+	Wang e Zhang (1990)
<i>T. platneri</i>	+	Stouthamer et al. (1990a, 1990b) Schilthuisen e Stouthamer (1997)
<i>T. pretiosum</i>	+	Orphanides e Gonzáles (1970) Stouthamer et al. (1990a, 1990b) Pintureau et al. (2000) Almeida et al. (2001)
<i>T. sibericum</i>	+	Schilthuisen e Stouthamer (1997) Meer et al. (1999)
<i>T. semblidis</i>	+	Pintureau et al. (2000)
<i>T. telengai</i>	+	Sorokina (1987)

(+) Telitoquia = Infecção por *Wolbachia*; (-) Telitoquia = Sem infecção por *Wolbachia*;
 (●) Fecundidade aumentada = Infecção por *Wolbachia*.

Fonte: Almeida (2004).

A infecção com a bactéria é causada devido à transmissão vertical de *Wolbachia* para as gerações futuras, isto é, de mães para filhas (Huigens et al., 2000). A bactéria suprime a formação do fuso durante a anáfase na primeira divisão mitótica e restaura a diploidia pela fusão dos dois núcleos mitóticos (Stouthamer, 1997). Os machos não são reproduzidos quando as bactérias são herdadas citoplasmaticamente e não passam para geração seguinte (Huigens et al., 2000). Entretanto, a infecção por *Wolbachia* pode ser interrompida por meio de tratamento com antibiótico e aumento da temperatura (Stouthamer et al., 1990a; Almeida et al., 2010).

A maioria das espécies de *Trichogramma* infectadas são conhecidas por estar completa ou parcialmente infectadas por *Wolbachia* (Poorjavad et al., 2012). Portanto, o conhecimento sobre o impacto

da simbiose *Trichogramma-Wolbachia* no desempenho bioecológico do parasitoide é de grande importância devido às possíveis implicações na utilização do parasitoide em programas de controle biológico (Aeschlimann, 1990; Stouthamer; Luck, 1993; Stouthamer et al., 1994; Almeida et al., 2010).

As informações apresentadas neste documento são de aplicação direta para a área técnico-científica, incluindo pesquisadores, professores, estudantes de graduação e pós-graduação e extensionistas.

Transmissão horizontal de *Wolbachia* em *Trichogramma*

A transmissão horizontal de *Wolbachia* tem sido sugerida em artrópodes em decorrência do fato de que bactérias similares são encontradas em espécies de insetos não relacionadas (O'Neill et al., 1992).

Em *Nasonia giraulti* Darling, 1990 (Hymenoptera: Pteromalidae) e em seu hospedeiro *Protocalliphora* sp. (Diptera: Calliphoridae), a transmissão horizontal tem sido relatada devido às linhagens de *Wolbachia* se agruparem. A baixa variação relativa entre linhagens de *Wolbachia* dentro do grupo A também sugere extensiva transmissão horizontal (Werren et al., 1995). Entretanto, a situação é diferente em espécies partenogenéticas de *Trichogramma* induzidas por *Wolbachia*.

Todas as espécies de *Trichogramma* associadas à *Wolbachia* formam um grupo monofilético (Schilthuisen; Stouthamer, 1997), sendo causado possivelmente pela coespeciação entre *Trichogramma* e o simbiote *Wolbachia*. Contudo, dentro do clado – agrupamento que inclui um ancestral comum e todos os descendentes – de *Trichogramma-Wolbachia*, extensiva transmissão horizontal pode acontecer entre diferentes espécies de *Trichogramma*. Conforme Almeida e Stouthamer (2018), *Trichogramma* partenogenético induzido por *Wolbachia* ainda forma um clado depois da adição de novas espécies e linhagens de *Trichogramma*. Similaridades de

sequências de *Wolbachia*, isto é, 18 linhagens de *Wolbachia* encontradas no grupo “Sib”, sugerem a possibilidade de transmissão horizontal entre diferentes espécies de *Trichogramma*.

A transmissão horizontal de *Wolbachia* tem sido prevista com base na filogenia de *Wolbachia* e de seus hospedeiros trichogramatídeos (Schilthuisen; Stouthamer, 1997) e parasitoides detectados com a presença dessa bactéria podem ter a linhagem caracterizada pelo sistema de tipagem de sequência multilocus (MLST) (Baldo et al., 2006).

O primeiro caso bem-sucedido de transferência horizontal de *Wolbachia* foi relatado por Grenier et al. (1998). De acordo com esses autores, *Wolbachia* foi purificada de uma espécie infectada (*T. pretiosum*) e transferida por microinjeção em pupa *in vitro* de uma espécie não infectada (*T. dendrolimi*). Em condições naturais, a transmissão horizontal ocorre quando larvas não infectadas de *Trichogramma* adquirem *Wolbachia* ao compartilharem um mesmo ovo hospedeiro com larvas infectadas, apesar de os processos pelos quais as larvas de *Trichogramma* não infectadas adquirem *Wolbachia* não serem claros (Huigens et al., 2000).

A transmissão horizontal inter- e intraespecífica foi demonstrada por Huigens et al. (2004). Segundo os autores, esses fenômenos naturais acontecem entre duas espécies relativamente próximas (*T. kaykai* e *T. deion*). Entretanto, nem todas as fêmeas recém-infectadas exibem partenogêneses. A transmissão horizontal não foi bem-sucedida quando fêmeas infectadas e não infectadas de *T. atopovirilia* compartilharam o mesmo hospedeiro. A transmissão interespecífica também não foi bem-sucedida entre duas espécies infectadas de *Trichogramma* (*T. atopovirilia* e *T. pretiosum*). Essas espécies podem ser originárias de populações fixas para infecção.

Em populações fixas esperam-se oportunidades limitadas para transmissão horizontal, conduzindo para uma perda dessa adaptação de *Wolbachia*. Além disso, a incompatibilidade entre linhagens de *Wolbachia* e as características nucleares/citoplasmáticas do hospedeiro podem levar à transmissão horizontal mal-sucedida, limitando a propagação da infecção do hospedeiro (Heath et al., 1999; Vavre et al., 1999b).

Filogenia de *Wolbachia*

Estudos filogenéticos têm distinguido vários supergrupos. Os grupos A e B de *Wolbachia* foram inicialmente criados e divergiram 58–67 milhões de anos atrás (Werren et al., 1995). Outros dois, C e D, foram encontrados em nematoides (Bandi et al., 1998), e o supergrupo E foi detectado em Collembola (Vandekerckhove et al., 1999).

Em *Trichogramma*, os grupos de *Wolbachia* “Dei, Sib e Kay” estão relacionados ao supergrupo B (Meer et al., 1999). Posteriormente, um novo grupo “Sem” foi criado, havendo a fusão dos grupos “Sib e Kay”, sob o nome de “Sib” (Pintureau et al., 2000). A proposição de criação de um novo grupo denominado “Ato” aumentou o número de grupos de *Trichogramma-Wolbachia* de três (Pintureau et al., 2000) para quatro (Almeida; Stouthamer, 2018), em função da sequência da espécie *T. atopovirilia*, em comparação a outras sequências obtidas da base de dados GenBank (Figure 1).

Wolbachia faz parte de um grupo de bactérias encontrado no tecido reprodutivo de artrópodes (Werren, 1977). Uma grande variedade de alterações é causada por diferentes linhagens de *Wolbachia* em uma ampla diversidade de artrópodes. Entretanto, há uma diferença de 3% no DNAr 16S (O’Neill et al., 1992; Stouthamer et al., 1993). Outros genes dessa bactéria, tais como o 23S, o *ftsZ* do ciclo celular bacteriano, a região espaço-2 (SR2), o gene 5S (rDNA) e o gene *wsp* foram utilizados em estudos filogenéticos (Rousset et al., 1992; Fialho; Stevens, 1997; Meer et al., 1998; Almeida; Stouthamer, 2018).

Um total de 808 sequências de DNA de 71 espécies de *Trichogramma* foi depositado no GenBank, representando 30,21% das espécies descritas. No sequenciamento dessas espécies são utilizadas as regiões ITS1, ITS2, 5.8S do rRNA e 28S do rRNA, 26S r-RNA gene (Almeida, 2024).

Nas sequências do gene *frsZ*, os supergrupos detectados responderam aos grupos A e B (Werren et al., 1995) e aos subgrupos I e II em relação às sequências do gene 16S (Stouthamer et al., 1993). O gene *wsp* codifica uma proteína da membrana externa de *Wolbachia* (Braig et al., 1998) e apresenta maior variação que o gene *fsZ* (Zhou et al., 1998).

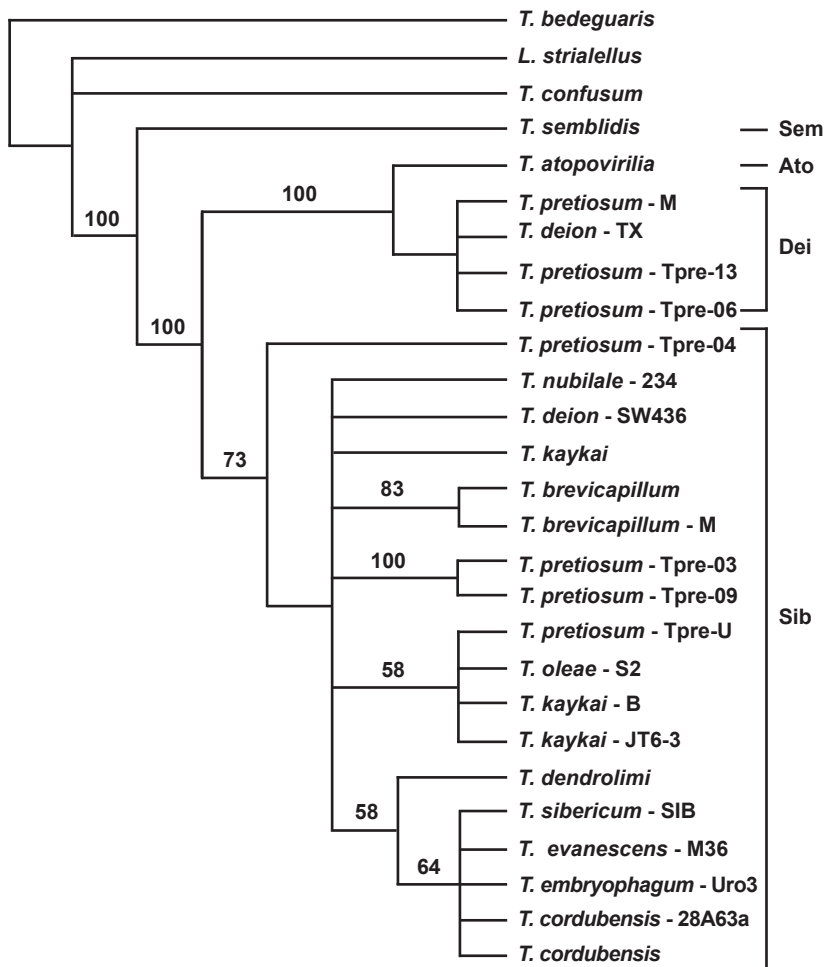


Figura 1. Relações filogenéticas entre cepas de *Wolbachia* de diferentes hospedeiros de *Trichogramma* com base no gene *wsp*. Foram realizadas buscas heurísticas – 300 buscas replicadas aleatoriamente – e os valores de Bootstrap foram baseados em 1.000 buscas replicadas com duas réplicas aleatórias por busca.

Fonte: Almeida; Stouthamer (2018).

Muitos genes de *Wolbachia* são utilizados para determinar a filogenia de diferentes linhagens de *Wolbachia*. Sequências com o gene *wsp* têm apresentado uma melhor resolução em estudos filogenéticos (Meer et al., 1999; Almeida; Stouthamer, 2018).

Parasitoides unissexuais e custo da infecção por *Wolbachia* em *Trichogramma*

No controle biológico de pragas, as formas unissexuais podem ser altamente favoráveis devido ao total aproveitamento do potencial reprodutivo, uma vez que todos os descendentes são fêmeas (Aeschlimann, 1990). Vantagens são listadas para os parasitoides infectados com *Wolbachia*, com base nos seguintes fatos: 1 - a taxa de crescimento populacional de *Trichogramma* é maior porque os indivíduos machos não são produzidos; 2 - há otimização dos custos com a produção de 100% de indivíduos fêmeas, que exercem efetivamente o controle das pragas; 3 - não há desperdício de tempo à procura dos machos para acasalamento, resultando em um rápido parasitismo; e 4 - formas assexuadas são capazes de reduzir a população do hospedeiro com baixa densidade de parasitoides (Stouthamer, 1993). Adicionalmente, parasitoides telítocos podem produzir mais fêmeas do que os parasitoides com reprodução sexuada.

Diferentes grupos de *Wolbachia* podem afetar de forma diferente os hospedeiros, de maneira que os simbiossitos são favorecidos pela seleção natural, isto é, são beneficiados por causarem menos prejuízo ao desempenho de seu hospedeiro (Bull et al., 1991). Por sua vez, espécies de *Trichogramma* podem ou não ser beneficiadas em função da linhagem do simbiossito com a qual foi infectada. As espécies telítocas *T. pretiosum* e *T. cordubensis* têm a mortalidade reduzida e

a longevidade aumentada quando comparadas com linhagens sexuais (Pintureau; Bolland, 2001).

Quando populações de fêmeas infectadas coexistem ao mesmo tempo que os indivíduos não infectados, geralmente produzem uma menor quantidade de descendentes (Stouthamer; Luck, 1993). Já a tolerância a temperaturas altas pode ser uma vantagem, especialmente em um contexto de mudanças climáticas (Wu et al., 2016a). Em temperaturas entre 30–50 °C, a espécie telítica *Trichogramma ostrinia* tende a permanecer ativa por mais tempo do que populações não infectadas (Wu et al., 2016b).

A infecção por *Wolbachia* pode causar um custo fisiológico no hospedeiro devido à presença de um grande número de bactérias dentro do tecido do hospedeiro (Stouthamer et al., 1999). Entretanto, os casos de infecção de *Wolbachia* podem ter efeitos positivos, negativos ou neutros no desempenho do hospedeiro (Girin; Bouletreau, 1995; Bordenstein; Werren, 2000; Almeida et al., 2010; Farrokhi et al., 2010; Rahimi-Kaldehy et al., 2017; Liu et al., 2018).

No Brasil, espécies telíticas foram encontrados pela primeira vez em *T. atopovirilia* e em *T. pretiosum* (Almeida et al., 2001; Ciociola et al., 2001), e no Peru, em *T. cacoeciae* (Almeida; Stouthamer, 2003). Os dois primeiros casos são de parasitoides infectados e a detecção da bactéria *Wolbachia* foi possível devido ao uso de PCR com primers específicos para *Wolbachia*. A terceira espécie foi registrada pela primeira vez na América do Sul e a telitoquia não é causada por *Wolbachia*, e sim por um fator genético molecular ainda não conhecido (Stouthamer et al., 1990b; Almeida; Stouthamer, 2003).

Almeida et al. (2010) não detectaram interferência no desempenho de *T. atopoviria* infectada com a bactéria *Wolbachia* sobre ovos de *Ephestia kuehniella* Zeller 1879 (Lepidoptera: Pyralidae). Conforme esses autores, estratégias de controle biológico de pragas por espécies de *Trichogramma* telíticas ou arrenótocas devem ser elaboradas com base nos aspectos bioecológicos dos parasitoides para se obter a melhor resposta no controle de pragas.

Utilização de espécies telítocas de *Trichogramma* no controle biológico

A telitoquia em *Trichogramma*, causada por *Wolbachia*, tem sido sugerida como uma forma de reprodução apropriada para que parasitoides possam ser utilizados como agentes de controle biológico. A compreensão das consequências de sua infecção sobre os parasitoides, facilitará a seleção de linhagens mais adequadas para o controle de seus hospedeiros (Silva, 1999). Essa forma de reprodução pode ter um resultado relevante no desempenho de *Trichogramma* sobre as pragas agrícolas (Timberlake; Clausen, 1924; Aeschlimann, 1990; Stouthamer, 1993).

Dois grupos de *Trichogramma* com infecção por *Wolbachia* são reconhecidos por apresentarem populações fixas e populações mistas. Em populações fixas, há apenas fêmeas telítocas presentes, e a infecção é totalmente estabelecida. Em populações mistas, fêmeas telítocas e arrenótocas coexistem. Fêmeas telítocas são ainda capazes de acasalar e podem produzir filhas de forma sexuada ou partenogênica. Um conflito potencial nuclear citoplasmático existe em populações mistas, sendo ausente em populações fixas. A fixação da infecção resulta em uma infecção de impacto negativo do simbiote em seu hospedeiro (Meer, 1999).

Populações fixas de *Wolbachia* podem ter coevoluido com seus hospedeiros até certo ponto, podendo levar à perda de genes responsáveis para atuar em outros hospedeiros (Huigens et al., 2004). Outro aspecto é que a seleção de linhagens infectadas do parasitoide origina populações fixas com reduzido efeito sobre seu desempenho bioecológico (Meer, 1999).

As infecções “mistas” parecem ser bastante comuns em espécies de *Trichogramma*. A sequência de DNA do gene de *Wolbachia* está intimamente relacionada a uma cepa associada à partenogênese do parasitoide e, considerando-se seu potencial de incorporação em um

programa de criação em massa, justifica uma investigação mais aprofundada (Huigens; Stouthamer, 2003).

O fato de linhagens telitóquicas produzirem uma proporção maior de fêmeas tem sido reconhecido como vantajoso para o controle biológico, apesar de evidências, em *T. brassicae*, terem se mostrado conflitantes. Utilizando ovos de *Ephestia kuehniella* Zeller (1879), o parasitoide apesar de não ser afetado pela infecção de *Wolbachia*, detectou efeito negativo sobre a fecundidade individual (Nazeri et al., 2015).

Níveis reduzidos semelhantes de fecundidade entre linhagens infectadas por *Wolbachia* também foram relatados para outras espécies de *Trichogramma*, (Stouthamer; Luck, 1993; Hohmann et al., 2001). Porém, a infecção da bactéria provavelmente não trará benefícios para o controle biológico, quando analisada individualmente. Por sua vez, ao ser analisada em nível populacional, verifica-se que a redução da fecundidade individual é melhor compensada em função da maior proporção de fêmeas infectadas, quando criadas em grande escala.

Para o sucesso de *Trichogramma* em programas de biocontrole, requisitos na sua escolha e aplicação têm sido propostos, visando avaliar e prever o desempenho de parasitoides. Nesse contexto, o controle de qualidade de inimigos naturais se fundamenta em características medidas no laboratório (Lenteren, 2000; Almeida, 2020, 2025). Contudo, esses procedimentos de avaliação não asseguram a eficácia do inimigo natural na lavoura (Lenteren, 1991). Componentes de qualidade para produção e uso de *Trichogramma* têm sido discutidos (Bigler, 1994; Almeida, 2020), e inimigos naturais eficientes podem ser selecionados ao se utilizar critérios de avaliação pré-introdutórios (Lenteren; Manzaroli, 1999).

Os componentes de comportamento de *T. atopovirilia* infectadas e não infectadas com *Wolbachia*, relacionados ao caminhar, foram estudados (Almeida et al., 2010). A atividade de caminhar foi afetada pela temperatura (15, 20 e 25 °C), sendo maior a uma temperatura de 25 °C. Entretanto, nenhum efeito negativo do simbionte foi verificado sobre *T. atopovirilia*. A velocidade e os componentes de comportamento – total de contatos com o hospedeiro; contato por

hospedeiro; oviposição total; oviposição por hospedeiro; total de contatos durante o caminhar –, o número de ovos parasitados e o número de descendentes não foram afetados. Em função de apresentarem comportamento similar, a linhagem infectada foi preferencialmente indicada para uso no controle biológico de pragas.

Protocolos para avaliação da qualidade de *Trichogramma* são de grande importância para seleção de espécie e/ou linhagens para liberação e controle de insetos-praga. A metodologia de avaliação de *T. pretiosum* foi elaborada em função das características bioecológicas do parasitoide e dividida em três etapas: 1 - avaliação do parasitismo, emergência (sobrevivência), razão sexual e deformidade dos insetos adultos; 2 - avaliação da longevidade, fecundidade e do ciclo biológico; e 3 - avaliação da capacidade de voo (Almeida, 2025).

Além dessas variáveis bioecológicas, é importante que as espécies destinadas à liberação sejam monitoradas para detectar eventos de contaminação, particularmente quando uma determinada espécie de *Trichogramma* está restrita a determinada região geográfica, ou seja, são endêmicos, e estão sendo criados para o controle de pragas em culturas específicas (Wang et al., 2014).

Considerações finais

Esta publicação discute a viabilidade do uso de formas telítocas de *Trichogramma* infectadas por *Wolbachia* para o controle de insetos-praga. São apresentadas informações científicas sobre a transmissão horizontal da bactéria, a filogenia, as alterações reprodutivas e o custo da infecção no desempenho do parasitoide. Esses dados visam subsidiar a identificação das espécies mais adequadas para programas de controle biológico.

Como principais vantagens de utilização das formas assexuadas em comparação às de reprodução sexuada, são relatadas: (1) a taxa de crescimento populacional; (2) a otimização dos custos de

produção; e (3) o parasitismo eficaz; e (4) a redução eficiente do hospedeiro em baixa densidade do parasitoide.

Na seleção desses parasitoides associados ao simbiote *Wolbachia*, o controle da qualidade dos parasitoides, com base em características bioecológicas, deve ser levado em consideração, para que seja feita uma avaliação do real potencial desses organismos como agente de controle biológico. Com isso, a predição do desempenho de *Trichogramma*, com base na avaliação de sua qualidade em testes de laboratório, poderá ser viabilizada e possibilitará a escolha de espécies adaptadas às condições de campo.

Referências

AESCHLIMANN, J. P. Simultaneous occurrence of thelytoky and bisexuality in Hymenopteran species, and its implications for the biological control of pests. **Entomophaga**, v. 35, p. 3-5, 1990.

ALMEIDA, R. P. de. **Trichogramma and its relationship with Wolbachia: Identification of Trichogramma species, phylogeny, transfer and costs of Wolbachia symbionts**. 2004. 150 f. Thesis (Doctor of Philosophy - Entomology) - Wageningen University, [Wageningen].

ALMEIDA, R. P. de. **Avaliação da qualidade de *Trichogramma pretiosum* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) em laboratório**. Campina Grande: Embrapa Algodão, 2025. 9 p. (Embrapa Algodão, Circular técnica, 146).

ALMEIDA, R. P. de. **Controle de qualidade na produção massal de *Trichogramma pretiosum*, 1879 (Hymenoptera: Trichogrammatidae)**. Campina Grande: Embrapa Algodão, 2020. 48 p. (Embrapa Algodão. Documentos, 282).

ALMEIDA, R. P. de. **Utilização da biologia molecular na identificação de espécies de *Trichogramma* (Hymenoptera: Trichogrammatidae)**. Campina Grande: Embrapa Algodão, 2024. 39 p. (Embrapa Algodão. Documentos, 299).

- ALMEIDA, R. P.; STOUTHAMER, R. Phylogeny of the *Trichogramma* endosymbiont *Wolbachia*, an alpha-proteobacteria (Rickettsiae). **Brazilian Journal of Biology**, v. 78, n. 3, p. 421-428, 2018.
- ALMEIDA, R. P. de; LENTEREN, J. C. VAN; STOUTHAMER, R. Does *Wolbachia* infection affect *Trichogramma atopovirilia* behaviour? **Brazilian Journal of Biology**, v. 70, n. 2, p. 435-442, 2010.
- ALMEIDA, R. P. de; CIOCIOLA JUNIOR, A. I.; STOUTHAMER, R. *Wolbachia*-induced parthenogenesis: the first report in a Brazilian *Trichogramma pretiosum* population. **Proceedings of the Secion Experimental and Applied Entomology**, v. 12, p. 41-44, 2001.
- ALMEIDA, R. P. de; STOUTHAMER, R. ITS-2 sequences-based identification of *Trichogramma* species in South America. **Brazilian Journal of Biology**, v. 75, n. 4, p. 974-982, 2015.
- ALMEIDA, R. P. de; STOUTHAMER, R. Molecular identification of *Trichogramma cacoeciae* Marchal (Hymenoptera: Trichogrammatidae): A new record for Peru. **Neotropical Entomology**, v. 32, n. 2, p. 269-272, 2003.
- BALDO, L.; DUNNING, H. J. C.; JOLLEY, K. A.; BORDENSTEIN, S. R.; BIBER, S. A.; CHOUDHURY, R. R.; HAYASHI, C.; MAIDEN, M. C. J.; TETTELIN, H.; WERREN, J. H. Multilocus sequence typing system for the endosymbiont *Wolbachia pipientis*. **Applied and Environmental Microbiology**, v. 72, n. 11, p. 7098-7110, 2006.
- BANDI, C.; ANDERSON, T. J. C.; GENCHI, C.; BLAXTER, M. L. Phylogeny of *Wolbachia* in filarial nematodes. **Proceedings of the Royal Society**, v. 265, p. 2407-2413, 1998.
- BIGLER, F. Quality control in *Trichogramma* production. In: WAJNBERG, E.; HASSAN, S. A. (ed.). **Biological Control with Egg Parasitoids**. Wallingford: CAB International, 1994. p. 93-111.
- BIROVA, H. A contribution to the knowledge of the reproduction of *Trichogramma embryophagum*. **Acta Entomologica Bohemoslovaca**, n. 67, p. 70-72, 1970.
- BORDENSTEIN, S. R.; WERREN, J. H. Do *Wolbachia* influence fecundity in *Nasonia vitripennis*? **Heredity**, v. 84, p. 54-62, 2000.

BRAIG, H. R.; ZHOU, W.; DOBSON, S.; O'NEILL, S. L. Cloning and characterization of a gene coding the major surface protein of the bacterial endosymbiont *Wolbachia*. **Journal of Bacteriology**, v. 180, p. 2373-2378, 1998.

BREEUWER, J. A. J.; WERREN, J. H. Microorganism associated with chromosome destruction and reproductive isolation between two insect species. **Nature**, n. 346, p. 558-560, 1990.

BULL, J. J.; MOLINEUX, I. J.; RICE, W. R. Selection of benevolence in a host-parasite system. **Evolution**, n. 45, p. 875-882, 1991.

CABELLO, T.; VARGAS, P. Temperature as a factor influencing the form of reproduction of *Trichogramma cordubensis*. **Zeitschrift für Angewandte Entomologie**, n. 100, p. 434-441, 1985.

CHEN, B.; KFIR, R.; CHEN, C. N. The thelytokous *Trichogramma chilonis* in Taiwan. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, n. 65, p. 187-194, 1992.

CIOCIOLA JUNIOR, A. C.; ALMEIDA, R. P. de; ZUCCHI, R. A.; STOUTHAMER, R. Detecção de *Wolbachia* em uma população telitóca de *Trichogramma atopovirilia* Oatman and Platner (Hymenoptera: Trichogrammatidae) via PCR com o primer específico *wsp*. **Neotropical Entomology**, v. 30, 489-491, 2001.

DYSON, E. A.; KAMATH, M. K.; HURST, G. D. D. *Wolbachia* infection associated with all female broods in *Hypolimna bolina* (Lepidoptera: Nymphalidae): evidence for horizontal transmission of a butterfly male killer. **Heredity**, v. 88, p. 166-171, 2002.

FARROKHI, S.; ASHOURI, A.; SHIRAZI, J.; ALLAHYARI, H.; HUIGRNS, M. E. A comparative study on the functional response of *Wolbachia*-infected and uninfected forms of the parasitoid wasp *Trichogramma brassicae*. **Journal of Insect Science**, v. 10, n. 167, p. 2-11, 2010.

FIALHO, R. F.; STEVENS, L. Molecular evidence for single *Wolbachia* infections among geographic strains of the flour beetle *Tribolium confusum*. **Proceedings of the Royal Society of London**, v. 264, p. 1065-1068, 1997.

GIORDANO R.; O'NEILL, S. L.; ROBERTSON, H. M. *Wolbachia* infections and the expression of cytoplasmic incompatibility in *Drosophila sechellia* and *D. mauritiana*. **Genetics**, v. 40, p. 1307-1317, 1995.

GIRIN, C.; BOULÉTREAU, M. Microorganism-associated variation in host infestation efficiency in a parasitoid wasp *Trichogramma bourarachae* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). **Experientia**, v. 52, p. 398-401, 1995.

GORYACHEVA, I.; ANDRIANOV, B. Reproductive parasitism in insects. The interaction of host and bacteria. **Biological Communications**, v. 66, n. 1, p. 17-27, 2021.

GRENIER, S.; PINTUREAU, B.; HEDDI, A.; LASSABLIÈRE, F.; LAGER, C.; LOUIS, C.; KHATCHADOURIAN, C. Successful horizontal transfer of *Wolbachia* symbionts between *Trichogramma* wasps. **Proceedings of the Royal Society of London**, v. 265, p. 1441-1445, 1998.

HEATH, B. D.; BUTCHER, R. J.; WHITFIELD, W. G. F.; HUBBARD, S. F. Horizontal transfer of *Wolbachia* between phylogenetically distant insect species by a natural occurring mechanism. **Current Biology**, v. 9, p. 313-316, 1999.

HERTIG, M. The Rickettsia *Wolbachia pipientis* (gen. Et sp. n.) and associated inclusions of the mosquito *Culex pipiens*. **Parasitology**, v. 28, p. 453-490, 1936.

HOHMANN, C. L.; LUCK, R. F.; STOUTHAMER, R. Effect of *Wolbachia* on the survival and reproduction of *Trichogramma kaykai* Pinto & Stouthamer (Hymenoptera: Trichogrammatidae). **Neotropical Entomology**, n. 30, v. 4, p. 607-612, 2001.

HUIGENS, M. E.; STOUTHAMER, R. Parthenogenesis associated with *Wolbachia*. In: BOURTZIS, K.; MILLER, T. A. (ed.). **Insect symbiosis**. Boca Raton: CRC, 2003. p. 247-66.

HUIGENS, M. E.; ALMEIDA, R. P. de; BOONS, P. A. H.; LUCK, R. F.; STOUTHAMER, R. Natural interspecific and intraspecific horizontal transfer of parthenogenesis-inducing *Wolbachia* in *Trichogramma* wasps. **Proceedings of the Royal Society of London**, n. 271, p. 509-515, 2004.

HUIGENS, M. E.; LUCK, R. F.; KLAASSEN, R. H. G.; MAAS, M. F. P. M.; TIMMERMANS, M. J. T. N.; STOUTHAMER, R. Infectious parthenogenesis. **Nature**, v. 405, p. 178-179, 2000.

JUCHAULT, P.; FRELON, M.; BOUCHON, D.; RIGAUD, T. New evidence for feminizing bacteria in terrestrial isopods. **Comptes Rendus de l'Académie des Sciences**, n. 317, p. 225-230, 1994.

KOT, J. Experiments in the biology and ecology of species of the genus *Trichogramma* Westw. and their use in plant protection. **Ekologia Polska**, v. 12, p. 243-303. 1964.

LENTEREN, J. C. van. Measures of success in biological control of arthropods by augmentation of natural enemies. In: GURR, G.; WRATTEN, S. (ed.). **Measures of Success in Biological Control**. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2000. p. 77-103.

LENTEREN, J. C. van. Quality control of natural enemies: hope or illusion. In: Bigler, F. (ed.). **Quality control of mass reared arthropods**. [Wageningen]: Fifth IOBC Global Working Group, 1991. p. 1-15. (Proceedings of the Fifth IOBC Global Working Group Wageningen).

LENTEREN, J. C. van; MANZAROLI, G. Evaluation and use of predators and parasitoids for biological control of pests in greenhouses. In: ALBAJES, R.; GULLINO, M. L.; LENTEREN, J. C. VAN; ELAD, Y. (ed.). **Integrated Pest and Disease Management in Greenhouse Crops**. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1999. p. 183-201.

LIU, Q. Q.; ZHANG, T. S.; LI, C. X.; GU, J. W.; HOU, J. B.; DONG, H. Decision-making in a bisexual line and a thelytokous *Wolbachia*-infected line of *Trichogramma dendrolimi* Matsumura (Hymenoptera: Trichogrammatidae) regarding behavior toward their hosts. **Pest Management Science**, v. 74, n. 7, p. 1720-1727, 2018.

LOUIS, C.; PINTUREAU, B.; CHAPELLE, L. Recherches sur l'origine de l'unisexualité: la thérothérapie élimine à la fois rickettsies et parthénogenèse thélytoque chez un *Trichogramme* (Hym., Trichogrammatidae). **Comptes rendus de l'Académie des sciences**, n. 316, p. 27-33, 1993.

LUCK, R. F.; STOUTHARNER, R.; NUNNEY, L. Sex determination and sex ratio patterns in parasitic hymenoptera. In: WRENCH, D. L.; EBBERT, M. A. (ed.). **Evolution and diversity of sex ratio in haplodiploid insects and mites**. New York: Chapman and Hall, 1992. p. 442-476.

MEER, M. M. M. van; KAN, F. J. M. P. van; STOUTHAMER, R. Space 2 region and 5S rDNA variation of *Wolbachia* strains involved in cytoplasmic incompatibility or sex-ratio distortion in arthropods. **Letters in Applied Microbiology**, v. 28, p. 17-22, 1998.

MEER, M. M. M. van; WITTEVELDT, J.; STOUTHAMER, R. Phylogeny of the arthropod endosymbiont *Wolbachia* based on the *wsp* gene. **Insect Molecular Biology**, v. 8, p. 399-408, 1999.

NAZERI, M.; ASHOURI, A.; HOSSEINI, M. Can *Wolbachia* infection improve qualitative characteristics of *Trichogramma brassicae* reared on cold stored eggs of the host? **International Journal of Pest Management**, v. 61, n. 3, p. 243-249, 2015.

O'NEILL, S. L.; GIORDANO, R.; COLBERT, A. M. E.; KARR, T. L.; ROBERTSON, H.M. 16S RNA phylogenetic analysis of bacterial endosymbionts associated with cytoplasmic incompatibility in insects. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 89, p. 2699-2702, 1992.

ORPHANIDES, G. M.; GONZALES, D. Identity of a uniparental race of *Trichogramma pretiosum*. **Annals of the Entomological Society of America**, v. 63, p. 1784-1786, 1970.

PINTO, J. D. A review of the New World genera of Trichogrammatidae (Hymenoptera). **Journal of Hymenoptera Research**, v. 15, p. 38-163, 2006.

PINTO, J. D. The systematics of the North American species of *Trichogramma* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). **Memoirs of the Entomological Society of Washington**, v. 22, p. 1-287, 1999.

PINTUREAU, B. **Systématique évolutive du genre *Trichogramma* Westwood (Hymenoptera, Trichogrammatidae) en Europe**. 1987. 311 f. These (Doctorat d'État) – Université de Paris VII, [Paris].

PINTUREAU, B.; BOLLAND, P. A *Trichogramma* species showing a better adaptation to high temperature than its symbionts. **Biocontrol Science and Technology**, n. 11, p. 37-41, 2001.

PINTUREAU, B.; CHAUDIER, S.; LASSABLIÈRE, F.; CHARLES, H.; GRENIER, S. Addition of *wsp* sequences to the *Wolbachia* phylogenetic tree and stability of the classification. **Journal of Molecular Evolution**, v. 51, p. 374-377, 2000.

POORJAVAD, N.; GOLDANSAZ, S. H.; MACHTELINCKX, T.; TIRRY, L.; STOUTHAMER, R.; LEEUWEN, T. van. Iranian *Trichogramma*: ITS2 DNA characterization and natural *Wolbachia* infection. **BioControl**, n. 57, p. 361-374, 2012.

RAHIMI-KALDEH, S.; ASHOURI, A.; BANDANI, A.; TOMIOKA, K. The effect of *Wolbachia* on diapause, fecundity, and clock gene expression in *Trichogramma brassicae* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). **Development Genes and Evolution**, v. 227, p. 401-410, 2017.

ROUSSET, F.; BOUCHON, D.; PINTUREAU, B.; JUCHAULT, P.; SOLIGNAC, M. *Wolbachia* endosymbionts responsible for various sexual alterations of sexuality in arthropods. **Proceedings of the Royal Society of London**, v. 250, p. 91-98, 1992.

SCHILTHUIZEN, M.; STOUTHAMER, R. Horizontal transmission of parthenogenesis inducing microbes in *Trichogramma* wasps. **Proceedings of the Royal Society of London**, v. 264, p. 361-366, 1997.

SCHILTHUIZEN, M.; HONDA, J.; STOUTHAMER, R. Parthenogenesis-Inducing *Wolbachia* in *Trichogramma kaykai* (Hymenoptera: Trichogrammatidae) originates from a single infection. **Annals of the Entomological Society of America**, v. 91, p. 410-414, 1998.

SILVA, I. M. M. S. **Identification and evaluation of *Trichogramma* parasitoids for biological pest control**. 1999. 151 f. Thesis (Doctor of Philosophy) - Wageningen University, [Wageningen].

SILVA, I. M. M. S.; STOUTHAMER, R. Can the parthenogenesis-*Wolbachia* lead to unusual courtship behaviour in *Trichogramma*? **Proceedings of the Section Experimental and Applied Entomology**, n 7, p. 27-31, 1996.

SILVA, I. M. M. S.; STOUTHAMER, R. To mate or not to mate, can sex pheromones be used as a taxonomic tool in *Trichogramma* spp.? **Proceedings of the Section Experimental and Applied Entomology**, n. 8, p. 41- 46, 1997.

SMITH, S. M. Methods and timing of releases of *Trichogramma* to control lepidopterous pest. In: WAJNBERG, E.; HASSAN, S. A. (ed.). **Biological Control with Egg Parasitoids**. Wallingford: CAB International, 1994. p. 113-144.

SOROKINA, A. P. Biological and morphological substantiation of the specific distinctness of *Trichogramma telengai* sp. n. **Entomological Review**, n. 66, p. 20-34, 1987.

- STOUTHAMER, R.; LUCK, R. F.; HAMILTON, W. D. Antibiotics cause parthenogenetic *Trichogramma* to revert to sex. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 87, n. 7, p. 2424-2427, 1990a.
- STOUTHAMER, R. The use of sexual versus asexual wasps in biological control. **Entomophaga**, v. 38, p. 3-6, 1993.
- STOUTHAMER, R. *Wolbachia*-induced parthenogenesis. In: O'NEILL, S.; WERREN, J. H.; HOFFMANN, A. A. (ed.). **Influential Passengers: Inherited Microorganisms and Arthropod Reproduction**. New York: Oxford University, 1997. p. 102-124.
- STOUTHAMER, R.; BREEUWER, J. A. J.; HURST, G. D. D. *Wolbachia pipientis*: microbial manipulator of arthropod reproduction. **Annual Review of Microbiology**, v. 53, p. 71-102, 1999.
- STOUTHAMER, R.; PINTO, J. D.; PLATNER, G. R.; LUCK, R. F. Taxonomic status of thelytokous forms of *Trichogramma*. **Annals of the Entomological Society of America**, v. 83, p. 475-581, 1990b.
- STOUTHAMER, R.; KAZMER, D. J. Cytogenetics of microbe-associated parthenogenesis and its consequences for gene flow in *Trichogramma* wasps. **Heredity**, v. 73, p. 317-327, 1994.
- STOUTHAMER, R.; LUCK, R. F. Influence of microbe-associated parthenogenesis on the fecundity of *Trichogramma deion* and *T. pretiosum*. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, n. 67, p. 183-192, 1993.
- STOUTHAMER, R.; LUKO, S.; MAK, F. Influence of parthenogenesis *Wolbachia* on host fitness. **Norwegian Journal of Agricultural Sciences**, n. 16, p. 117-122, 1994.
- STOUTHAMER, R.; BREEUWER, J. A. J.; LUCK, R. F.; WERREN, J. H. Molecular identification of microorganisms associated with parthenogenesis. **Nature**, n. 361, p. 66-68, 1993.
- TIMBERLAKE, P. H.; CLAUSEN, C. P. The parasites of *Pseudococcus maritimus* in California. University of California Publications. **Technical Bulletins**, v. 3, n. 2, p. 223-292, 1924.
- VANDEKERCKHOVE, T. T. M.; WATTEYNE, S.; WILLEMS, A.; SWING, J. G.; MERTENS, J.; GILLIS, M. Phylogenetic analysis of the 16S rDNA of the

cytoplasmic bacterium *Wolbachia* from the novel host *Folsomia candida* (Hexapoda, Collembola) and its implications for wolbachial taxonomy. **FEMS Microbiology Letters**, v. 180, p. 279-286, 1999.

VAVRE, F.; FLEURY, F.; LEPETIT, D.; FOUILLET, P.; BOULETREAU, M. Phylogenetic evidence for horizontal transmission of *Wolbachia* in host-parasitoid associations. **Molecular Biology and Evolution**, v. 16, p. 1711-1723, 1999b.

VAVRE, F.; GIRIN, C.; BOULÉTREAU, M. Phylogenetic status of a fecundity-enhancing *Wolbachia* that does not induce thelytoky in *Trichogramma*. **Insect Molecular Biology**, v. 8, p. 67-72, 1999a.

VOEGELÉ, J.; POINTEL, J. *Trichogramma oleae*, n.sp. espèce de *Trichogramma evanescens* Westwood (Hym., Trichogrammatidae). **Annales de la Société entomologique de France**, n. 15, p. 643-648, 1979.

WANG, F.; ZHANG, S. *Trichogramma pintoii* (Hym.: Trichogrammatidae): deuterotoky, laboratory multiplication and field releases. **Les Colloques de l'INRA**, n. 56, p. 155-157, 1990.

WANG, Z. Y.; HE, K. L.; ZHANG, F.; LU, X.; BABENDREIER, D. Mass rearing and release of *Trichogramma* for biological control of insect pests of corn in China. **Biological Control**, v. 68, p. 136-144, 2014.

WERREN, J. H. Biology of *Wolbachia*. **Annual Review of Entomology**, v. 42, p. 587-609, 1997.

WERREN, J. H.; ZHANG, W.; GUO, L. R. Evolution and phylogeny of *Wolbachia*: reproductive parasites of arthropods. **Proceedings of the Royal Society of London**, v. 261, p. 55-63, 1995.

WERREN, J. H.; WINDSOR, D. M. *Wolbachia* infection frequencies in insects: evidence of a global equilibrium? **Proceedings of the Royal Society of London**, v. 267, p. 1277-1285, 2000.

WU, L. H.; HOFFMANN, A. A.; THOMSON, L. J. Taiwanese *Trichogramma* of Asian Corn Borer: Morphology, ITS-2 rDNA Characterization, and Natural *Wolbachia* Infection. **Journal of Insect Science**, v. 16, n. 1, p. 1-7, 2016a.

WU, L. H.; HOFFMANN, A. A.; THOMSON, L. J. *Trichogramma* parasitoids for control of Lepidopteran borers in Taiwan: species, life-history traits and *Wolbachia* infections. **Journal of Applied Entomology**, n. 140, p. 353-363 2016b.

ZHOU, W.; ROUSSET, F.; O'NEILL, S. L. Phylogeny and PCR-based classification of *Wolbachia* strains using *wsp* gene sequences. **Proceedings of the Royal Society of London**, v. 265, p. 509-515, 1998.

