

BIOECOLOGIA DOS BESOUROS-DE-AMBRÓSIA (COLEOPTERA: SCOLYTIDAE E PLATYPODIDAE)

ALBERTO FÁBIO CARRANO-MOREIRA

Prof. Adjunto do Depto. de Ciência Florestal da
UFRPE. Bolsista do CNPq.

Besouros-de-ambrósia são insetos comuns em árvores injuriadas, enfraquecidas ou recém cortadas. Embora as perdas para a indústria madeireira não tenham sido quantificadas, sua importância econômica é reconhecida. Durante o ciclo de vida, estes besouros escavam galerias profundas na madeira alcançando o xilema. Sua associação com os fungos-de-ambrósia, com os quais vivem em completo mutualismo, faz deste grupo de coleopteros o mais evoluído da ordem. Os fungos são transportados para o novo hospedeiro em estruturas ectodérmicas especiais dos insetos. Ao encontrar um hospedeiro apropriado, o besouro constroee galerias com um padrão definido de acordo com a espécie. O fungo simblonte germina e cresce nas paredes das galerias, produzindo esporos, os quais são consumidos por adultos e larvas. Os insetos encontram nos esporos ergosterol e Nitrogênio necessários para oviposição, desenvolvimento e reprodução. O excesso de Nitrogênio é excretado na forma de Ácido úrico e usado pelo fungo.

Palavras-chave: Besouros-de-ambrósia, fungos-de-ambrósia, simbiose, mutualismo, interação Inseto/fungo, micofagia.

INTRODUÇÃO

Besouros-de-ambrósia compreendem os membros micófagos da Família Scolytidae (50% dos escolítídeos tropicais) e toda a Família Platypodidae (Wood, 1982). São insetos de importância econômica quando escavam galerias no tronco de árvores recém-cortadas ou em árvores aparentemente vigorosas. Entretanto, os besouros-de-ambrósia são muitas vezes considerados secundários por atacarem árvores injuriadas, doentes ou estressadas por causas diversas (Beaver, 1976; Roeper e French, 1981; Weber e McPherson, 1984; Atkinson e Equihua-Martinez, 1986a; Atkinson e Equihua-Martinez, 1986b; Equihua-Martinez e Atkinson, 1987; Rocha, 1993). Apesar de amplamente distribuídos, são mais encontrados próximo ao pátio das serrarias, em áreas de exploração e desbaste ou em plantios

não higienizados (Borden e MacLean, 1981; Roeper and French, 1981; Marques, 1984; Carrano-Moreira et al, 1993) Os levantamentos realizados no Brasil tem revelado que um grande número de espécies ocorre em povoamentos equilâneos que contêm resíduos de exploração e desbaste ou que crescem sob estresse fisiológico (Pedrosa-Macedo, 1984; Marques, 1989; Carrano-Moreira et al, 1993; Carrano-Moreira e Pedrosa-Macedo, 1994) enquanto que um número significativamente menor tem sido coletado em florestas nativas (Abreu, 1992; Carrano-Moreira e Pedrosa-Macedo, 1994).

A presença de alguns furos na madeira ocasionados por besouros-de-ambrósia é suficiente para torná-la imprópria para fins nobres, diminuindo o seu preço de mercado (Kabir e Glese, 1966b; Madrid et al, 1972). Quando a madeira é requerida para o propósito de ornamentação, confecção de placas, faqueados, laminados, compensados e móveis, a presença de furos é intolerável. Em países como Canadá e Estados Unidos, durante os meses mais quentes, as árvores derrubadas devem ser removidas das áreas de corte o mais breve possível e processadas em poucas semanas, evitando danos severos às toras (Borden and McLean, 1981). Nesses países, os besouros-de-ambrósia são considerados os piores agentes causadores de danos às árvores cortadas. Sessenta por cento do dano às toras, ocorre ainda na mata ou nas áreas de estocagem (Phero Tech Inc, 1989). No Brasil, Marques (1989) observou toras de *Pinus taeda* L. sendo atacados durante a estocagem na floresta 30 dias após o corte da árvore.

Besouros-de-ambrósia, apesar de perfurarem galerias no tronco, não se alimentam de madeira, mas de fungos, que crescem nas paredes destas galerias (Rooper e French, 1981; Weber, 1984; Atkinson e Equihua-Martinez, 1986b; Nakashima, 1989). Estes fungos são responsáveis pelo manchamento característico observado na madeira atacada, inutilizando-a inclusive para a produção de polpa (Nakashima, 1971; Nord e McManus, 1972). Portanto, o dano na madeira não se caracteriza apenas pelos pequenos furos na superfície serrada, como um tiro de espingarda, mas por manchas ou linhas pretas (Nord e McManus, 1972; Chandra, 1981).

No Canadá, estima-se que 11% de toda a madeira produzida em British Columbia é perdida devido ao ataque dos besouros-de-ambrósia (Bletchly, 1961). Levantamentos de perdas efetuadas pelas indústrias do Oeste Norte-Americano alcançam a cifra dos \$200 milhões de dólares (Phero Tech Inc, 1989), elevando estes insetos a categoria de praga primária. Os prejuízos causadas incluem, ainda: perda de mercado para exportação; aumento do tempo de manuseio na serraria, devido ao aumento da quantidade de cortes para remover os danos (e consequente

aumento dos custos) e a redução da produção de madeira serrada (aumentando o volume de madeira de pequenas dimensões) (Borden e McLean, 1981; Phero Tech Inc, 1989).

Na América Central, a espécie *Xyleborus ferrugineus* (F) é apontada como vetor de doenças fúngicas em plantios de cacau (Sauders e Knoke, 1967). No Brasil estes insetos são considerados secundários, por isto, pouca pesquisa tem sido dedicada à avaliação ou quantificação da sua importância nas perdas de qualidade da madeira e na degradação das toras na floresta.

O objetivo deste trabalho foi reunir informações sobre a biologia e ecologia dos besouros-de-ambrósia, com base em uma ampla revisão literária existente sobre o assunto

DISCUSSÃO

1. Bionomia e hábitos dos besouros-de-ambrósia

Embora escollídeos (besouros-de-ambrósia) e platipodídeos difiram bastante em aparência, compartilham um hábito peculiar: a micofagia. Isto valeu aos besouros a denominação "de ambrósia", termo que significa "alimento dos deuses" (Chamberlin, 1939; Rudinsky, 1962).

As características do ataque à madeira, variam de acordo com a espécie, com o clima e com as características do hospedeiro. A galeria inicial pode ser escavada por ambos os sexos, em espécies monogâmicas (*Platypus*), sendo que o macho, após a cópula, acompanha a fêmea executando as funções de limpeza das galerias, expelindo a serragem oriunda das escavações e bloqueando a entrada principal com o próprio corpo (Nord, 1972a; Wood, 1982). Nas espécies poligínicas consanguíneas (*Xyleborus*), a galeria inicial é construída somente pela fêmea. Nestas espécies, as fêmeas constroem também a galeria de postura e cuida da prole (Wood, 1982; Kirkendall, 1983; Atkinson e Equihua-Martinez, 1986a; Atkinson and Equihua-Martinez, 1986b). Os machos são haplóides, incapazes de voar e por isto, não deixam o ninho materno. Nestas espécies, cada macho pode copular com 3 a 50 fêmeas diferentes. Fêmeas não fertilizadas produzem machos haplóides por partenogênese arrenótoca facultativa. Estes machos acasalam com suas mães e irmãs produzindo fêmeas diplóides (Wood, 1982).

O padrão das galerias difere daquele produzido pelos besouros-da-casca por apresentarem um sistema tri-dimensional, geralmente incluindo: a galeria de entrada, seguida por um ou vários ramos (galerias de postura) e em muitos casos, as câmaras pupais. Ao contrário dos besouros-da-casca, as larvas dos besouros-de-ambrósia não necessitam escavar

longas galerias, pois o alimento é encontrado nas galerias de postura e servido às larvas pelos pais. A galeria de entrada penetra por uma curta distância mais ou menos perpendicularmente na casca. Depois, ela é elaborada em galerias de postura que podem alcançar o xilema, formando padrões variados. Em muitos casos, a fêmea escava na parede das galerias, pequenos berços em forma de cula, nos quais os ovos são colocados. A larva expande este berço, paralelamente às fibras da madeira, à medida que se desenvolve, formando os berços larvais (Nord, 1972a; Nakashima, 1989). Este padrão de galeria é denominado composto por Francke-Grosmann (1967) e Bright (1973). Em alguns gêneros as larvas permanecem livres no interior das galerias de postura, participando do trabalho de ampliação das mesmas (Bright, 1968; Wood, 1982). Em outros, as larvas se agrupam em largas câmaras triangulares, como extensão tabular das galerias de oviposição, padrão este denominado de "caverna" por Francke-Grosmann (1967) e Bright (1973).

Em *Platypus flavicornis* (F.), o macho inicia o sistema de galerias no novo hospedeiro. A fêmea junta-se a ele e a cópula ocorre na superfície da casca, com a fêmea parcialmente no interior da galeria (Madrid et al., 1972). Em seguida, ela estende a galeria, passando pelo floema e, ao atingir o xilema, acompanha o sentido dos anéis de crescimento. A fêmea é responsável pela inoculação do fungo; o macho, por sua vez, remove a serragem das galerias. As larvas vivem livres no interior das galerias, na maior parte do seu desenvolvimento. Por ocasião da pupação, elas escavam células pupais perpendiculares à galeria principal, paralelamente ao sentido das fibras. Neste local elas pupam e se transformam em adultos (Browne, 1961). Este padrão de galeria constitui um tipo intermediário entre o simples e o composto.

No gênero *Xyleborus* a larva, quando no seu último estágio de desenvolvimento, escava berços pupais ao longo das galerias (Bright, 1968) ou a pupação pode ocorrer na extremidade da galeria de oviposição (Wood, 1982). Como os machos são incapazes de voar, as fêmeas recém-emergidas são copuladas no ninho paterno.

Besouros-de-ambrósia não constroem galerias de emergência e a prole emerge pela mesma galeria de entrada. A procura por hospedeiros favoráveis ocorre durante o curto período de tempo de duração do vôo, única fase do ciclo de vida gasto fora do hospedeiro. O vôo termina em um novo hospedeiro com o besouro pioneiro escolhendo para o ataque um tronco com teor de umidade superior a 40%. Logo é iniciada a escavação da galeria, escolhendo um ferimento recente ou uma clivagem natural da casca. A árvore atacada é facilmente identificada pela presença de serragem branca acumulada externamente à galeria (Kaneko, 1965; Batra e Batra, 1979).

ECTOSIMBIOSE

1. O fungo-de-ambrósia

O primeiro relato sobre as relações mutualísticas entre um inseto (*X. dispar*) e um fungo (*Monilia candida*) foi feito por Schmidberg em 1836. Ele descreveu a ocorrência de "ambrosia" forrando as galerias ocupadas pelo inseto. A natureza de ambrósia como fungo foi reconhecida em 1844 por Hartig. Desde então, um grande número de trabalhos tem sido publicados por entomólogos e microbiologistas, atraídos por esta forma tão avançada e complexa de interdependência. O fungo depende do inseto para alcançar o interior do hospedeiro favorável, enquanto que o inseto deriva nutrientes sintetizados pelo fungo (Kok, 1979).

O conteúdo nutricional da madeira não é adequado para a sobrevivência e desenvolvimento dos insetos, porque nela faltam esteróides e vitaminas. Portanto, insetos que exploram celulose e lignina mostram uma extrema obrigatoriedade de associação com microorganismos. No caso dos besouros-de-ambrósia esta associação é caracterizada por uma ectossimbiose onde o microssimbionte é independente do inseto, mas fica temporariamente armazenado nas micângias com o propósito de disseminação (Batra, 1966; Francke-Grossmann, 1975; Batra e Batra, 1979).

Na galeria, o fungo desenvolve um crescimento paliádico contínuo (esporodóquia) mostrando um aspecto aveludado que reveste o seu interior. Ele se expande na madeira, penetrando nos tecidos ao longo do eixo longitudinal. A esporulação ocorre somente no interior das galerias e berços larvais (Batra, 1966; Batra e Batra, 1979; Nakashima et al, 1987; Nakashima, 1989).

Todos os fungos-de-ambrósia são pleomórficos, isto é, apresentam-se em diferentes formas de acordo com o substrato e as condições do meio ambiente. Na presença dos besouros e no interior das micângias a forma de levedura ou ambrosial é prevalente (Batra e Michie, 1963; Batra, 1967; Cooke, 1977; Batra e Batra, 1979). Colônias crescendo em laboratório, na ausência dos besouros, desenvolvem a forma micelial pela germinação de conídios. French (1972) confirmaram que fêmeas pós-diapausa e pupas de *X. dispar* podem induzir a conversão do fungo da forma micelial para forma de levedura. Batra (1963) trabalhando com cinco espécies em cultura, observaram que a presença de insetos adultos causou a mudança da forma micelial para a forma ambrosial. Esses autores também demonstraram que ovos, larvas e pupas sozinhos nas galerias foram sufocados pelo crescimento do micélio. Portanto, a presença dos adultos é fundamental na manutenção da forma

de levedura, fato este confirmado também para o gênero *Corthylus* (Farris, 1963; Nord, 1972a; Francke-Grosmann, 1967; Haanstad e Norris, 1985).

Antes de o besouro deixar a planta hospedeira, o fungo é introduzido em órgãos tegumentais especiais chamados micângias ou micetângias. Estes órgãos internos para armazenamento do fungo foram observados pela primeira vez em 1956 por Francke-Grosmann. Desde então, a sua ocorrência vem sendo reportada em diversos besouros-de-ambrósia (Farris e Funk, 1965; Abrahamson e Norris, 1966; Abrahamson et al., 1967; Francke-Grosmann, 1967; Giese, 1967; Furniss et al., 1987). As micângias são de origem ectodérmica e sempre encontradas aos pares. Abrahamson (1966) e Furniss (1987) definem as micângias como sendo qualquer estrutura destinada ao armazenamento e transporte de fungos. Embora elas possam situar-se em diferentes posições na cabeça, tórax ou abdome dos adultos, são substancialmente semelhantes nos diversos gêneros de besouros-de-ambrósia. Estes repostórios são caracterizados por bolsas ou tubos contendo tecido glandular secretor proporcionando nutrientes e umidade para o fungo. Há um sincronismo entre o desenvolvimento do fungo e o desenvolvimento de epitélio glandular na micângia. Segundo Schneider (1969) as células glandulares são muito ativas durante o período de vôo, sendo gradualmente desintegradas durante a escavação das galerias de postura. O órgão é sustentado indiretamente pela ação de músculos e fechado por mechas de pêlos chamados setas micângiais. Estas setas são também responsáveis pela introdução dos esporos do fungo na micângia, auxiliadas pelo movimento de vai-e-vem do inseto sobre os esporos soltos no interior das galerias (Farris e Funk, 1965; Batra, 1966; Furniss et al., 1987).

Uma vez no interior da micângia, os esporos são nutridos com amino-ácidos livres pelo tecido glandular, de forma que o fungo pode se multiplicar. Abrahamson e Norris (1970) encontraram uma alta concentração de prolina em fêmeas adultas de *X. ferrugineus*. Este amino-ácido livre é a maior fonte de nitrogênio para o crescimento do fungo. French (1973) encontraram uma concentração de proteína solúvel no período de emergência, vôo e ataque maior do que o dobro daquela encontrada em fêmeas de *X. dispar* no restante do ano. French e Roeper (1973) determinaram que a maior concentração de proteína na hemolinfa de besouros-de-ambrósia ocorreu em fêmeas pós-diapausa, quando a micângia estava repleta com fungos-de-ambrósia.

Batra (1963) e Wood (1982) classificam as micângias de acordo com sua localização a qual varia em função da espécie. No gênero *Gnathotrichus*, elas estão localizadas no macho e consistem de uma dilatação das cavidades coxais (Farris, 1963). Em *Platypus* elas são

representadas por finas pontuações ou pequenas depressões no pronoto das fêmeas (Farris e Funk, 1965). Em *Pityoborus* elas aparecem como depressões pró-notais pubescentes (Furniss et al., 1987). No gênero *Xyleborus* as micângias são muito variáveis. E muitas espécies elas são representadas por bolsas membranosas na fase das mandíbulas, em outras, por bolsas esclerosadas na base dos élitros e, finalmente em outras, por bolsas intersegmentais entre o pronoto e o mesonoto (Francke-Grosmann, 1967; Norris, 1977). Em qualquer dos casos, o fungo fica protegido no interior do órgão durante o voo e durante a escavação das novas galerias.

Uma vez no interior da galeria úmida, o fungo é expelido por movimentos do inseto. Em *Gnathotrichus* a ejeção é produzida pelo movimento da coxa (Farris, 1963) e em *Pityoborus* pelos movimentos do inseto (Furniss et al., 1987) durante a escavação das galerias. É provável que existam substâncias químicas voláteis na árvore hospedeira, que agissem como solventes e lubrificantes durante a expulsão das leveduras (Furniss et al., 1987).

3. Nutrição dos besouros-de-ambrósia

Em toda a tribo Xyleborini e em vários gêneros de Scolytidae, o fungo é o único alimento das larvas. O micélio do fungo penetra as células da madeira em todas as direções retirando nutrientes localizados a grandes distâncias das galerias, convertendo-os em uma rica dieta para os insetos. Existe um modelo cíclico de utilização de nitrogênio entre insetos e fungos. Os clamidoporos monilióides terminais produzidos pelas hifas contêm amino-ácidos requeridos pelos insetos. O Ácido Úrico, principal produto de excreção dos insetos, é uma fonte de nitrogênio para o crescimento do fungo.

A ação do fungo sobre a madeira é demonstrada pela determinação do Nitrogênio total em tecido de floema infectado por *Ambrosiella hartigii* Batra. Roeper (1980a) mostrou que houve uma redução de 50% no conteúdo de Nitrogênio, em comparação com floema não atacado. Além disso, há um benefício indireto obtido pelo inseto em associação com o fungo. Segundo Nakashima (1989), a deterioração da madeira facilita a expansão dos berços larvais e a construção das galerias de postura.

O papel dos conídios na alimentação dos besouros está ligada à presença de ácidos graxos, lipídios e esteróides (Norris e Baker, 1967; Kok, 1979) de vitaminas (French e Roeper, 1973) e de amino-ácidos como: lisina, metionina, arginina e histidina (Abrahamson e Norris, 1970). Os insetos dependem dos nutritivos esporos produzidos na extremidade de

hifas especiais, sendo que a remoção periódica desses conídios, parece estimular nova esporulação.

Segundo Frech (1972) e French (1975) em *X. dispar* o desenvolvimento do oócito, a oviposição "in vitro" e a pupação, estão condicionados, respectivamente, a alimentação da fêmea adulta e da larva sobre o fungo-de-ambrósia. Borja (1971) reporta que em quatro espécies de *Xyleborus* a reprodução só ocorreu normalmente, após a troca artificial de diferentes raças de *Fusarium solani*. Segundo Glese (1967) o fungo *Pichia* sp. é a única fonte de alimento necessária para o desenvolvimento da larva de *Corthylus columbianus* Hopkins.

Norris (1967) criando *X. ferrugineus* a partir de ovos assépticos em um meio de ágar, obteve somente ovos inviáveis, quando *F. solani* foi inoculado, ovos normais foram produzidos. É provável que o ergosterol produzido pelo fungo seja para o crescimento, desenvolvimento e reprodução do inseto. Os autores observaram que a segunda geração de larvas de *X. ferrugineus* foi incapaz de pupar quando o colesterol foi usado como fonte de esteroi, porém a pupação ocorreu normalmente em dietas que continham simultaneamente colesterol e o fungo. Em 1970, Chu (1970) confirmou o ergosterol como o único esteroi capaz de satisfazer requisitos para a pupação de *X. ferrugineus* por muitas gerações. Kok (1979) destacou a importância do ergosterol como precursores de hormônios de crescimento essenciais e como componente das células. A análise mostrou os ácidos graxos como componentes mais comuns, seguidos por lipídeos polares. A co-evolução de Xyleborini com seus simbiossantes levou a uma total dependência do fungo, onde a maturação e oócitos está ligada a uma dieta rica em esporos.

CONCLUSÕES

- a) Cada espécie de besouro-de-ambrósia apresenta um tipo característico de ninho, sendo que as larvas apenas escavam berços formando um padrão tridimensional.
- b) Todas as espécies de besouro-de-ambrósia apresentam um tipo de micângia para armazenamento e transporte do fungo.
- c) Besouros-de-ambrósia não apresentam especificidade quanto a associação simbiótica, porém o fungo é indispensável aos processos de maturação dos ovários e produção de hormônios.
- d) Os fungos-de-ambrósia são pleomórficos, sendo que, em geral, na presença de adultos e larvas o fungo encontr-se na forma de levedura.

- e) Os conídios são a única fonte de ergosterol, lipídios e aminoácidos para Muitos gêneros de besouros-de-ambrósia.

BIOECOLOGY OF AMBROSIA BEETLES (COLEOPTERA:

SCOLYTIDAE and PLATYPODIDAE)

ABSTRACT

Ambrosia beetles are common insects present in the butt log of injured, weakened, dead or recently felled trees. Although losses have not been quantified, their economic importance is well recognized. In their life cycle, the beetles excavate deep galleries in the wood, usually reaching the heartwood. Their association with ambrosia fungi is a dependent mutualism making of this group of beetles the most highly evolved within the order. The symbiosis is made possible due to special ectodermal structures that preserve and nourish the spores during the transportation to new hosts. Upon finding a suitable host, the ambrosia beetles excavate a complex gallery system. The fungi sprout and grow in the gallery walls producing nutritive spores eaten by adults and larvae. The insects need ergosterol and Nitrogen present in the diet for oviposition, development, and reproduction. The excretion of Uric Acid by the insect is used by the fungi.

Key Words: Ambrosia beetles, ambrosia fungi, symbiosis, mutualism, interaction insect/fungus

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

1. ABRAHAMSON, L. P. ; CHU, H. M. ; NORRIS, D. M. Symbiotic interrelationship between microbes and ambrosia beetles. II. The organs of microbial transport and perpetuation in *Trypodendron betulae* and *T. retusum* (Coleoptera: Scolytidae). *Ann. Entom. Soc. Am.*, Lanham, v. 60, p. 1107-1110, 1967.
2. ____ ; NORRIS, D. M. Symbiotic interrelationships between microbes and ambrosia beetles. I. The organs of microbial transport and perpetuation of *Xyloterinus politus* *Ann. Entomol. Soc. Am.*, Lanham, v. 59, p. 867-880, 1966.
3. ____ ; NORRIS, D. M. Symbiotic interrelationships between microbes and ambrosia beetles IV. Ambrosia with *Xyloterinus politus* *J. Invert. Pathol.*, v. 14, p. 381-385, 1969.
4. ____ ; NORRIS, D. M. Symbiotic interrelationships between microbes and ambrosia beetles. V. amino acids as a source of nitrogen to the fungi in the beetle. v. 63, p. 177-180, 1970.
5. ABREU, R. L. S. 1992. Estudo da ocorrência de Scolytidae e Platypodidae em madeiras da Amazônia. *Acta Amazonica*, v. 22, n. 3, p. 413-420.
6. ATKINSON, T. H. ; EQUIHUA-MARTINEZ, A. Biology of the Scolytidae and Platypodidae (Coleoptera) in tropical deciduous forest at Chamela, Jalisco, Mexico. *Florida Entomol.*, v. 69, p. 303-310, 1986a.

7. ____ ; EQUIHUA-MARTINEZ, A. Biology of bark and ambrosia beetle (Coleoptera: Scolytidae and Platypodidae) of a tropical rain forest in Southeastern Mexico with an annotated checklist of species. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, Lanham, v. 79, p 414-423, 1986b.
8. BAKER, J. M. ; NORRIS, D. M. A complex of fungi mutualistically involved in the nutrition of the ambrosia beetle *Xyleborus ferrugineus* *J. Invet. Pathol.*, v. 11, p 246-250, 1968.
9. BATRA, L. R. Ecology of ambrosia fungi and their dissemination by beetle. *Trans. Kans. Acad. Sci.*, v. 66, p. 213-236, 1963.
10. ____ . Ambrosia fungi: extent of specificity to ambrosia beetles. *Science*, Washington, v. 153, p. 193-195, 1966.
11. ____ 8. Ambrosia fungi: A taxonomic revision, and nutritional studies of some species. *Mycology*, v. 599, p. 76-1017, 1967.
12. ____ ; MICHIE, M. D. Pleomorphism in some ambrosia and related fungi. *Trans. Kans. Acad. Sci.*, v. 66, p. 470-481, 1963.
13. BATRA, S. W. T. ; BATRA, L. R. The fungus garden of insects. *Scient. Amer.*, v. 217, p. 112-120, 1979.
14. BEAVER, R. A. Biological studies of brazilian Scolytidae and Platypodidae (Coleoptera). V. The tribe Xyleborini. *Z. Ang. Entomol.*, v. 80, p. 15-30, 1976.
15. BLETCHLY, J. D. A review of factors affecting ambrosia beetle attack in trees and felled logs. *Emp. For. Rev.*, v. 40, p. 13-17, 96.
16. BORDEN, J. H. ; McLEAN, J. A. Pheromone-based supression of ambrosia beetle in industrial timber processing areas. In: Michell, E. R. (Ed.) *Management of insect pests with semiochemicals: concepts and practice*. New York: Plenum Press, 1981. p. 133-154.
17. BORJA, G. E. M. Some aspects of the biology and nutrition of four species of *Xyleborus* ambrosia beetles. Ph.D. dissertation, Diss. Abstr. 31:7350, University of Wisconsin, Madison. 1971.
18. BRIGHT, D. E. Review of the tribe Xyleborini in America North of Mexico (Coleoptera: Scolytidae). *Can. Ent.*, v. 100, p. 1288-1323, 1968.
19. ____ ; STARK, R. W. The bark and ambrosia-beetles of California, Coleoptera: Scolytidae and Platypodidae. *Bull. California Ins. Surv.*, v. 16, p. 1-167, 1973.
20. BROWNE, F. G. The biology of malayan Scolytidae and Platypodidae. *Malayan For. Rec.*, v. 22, p. 1-255, 1961.
21. CARRANO-MOREIRA, A. F. ; BERISFORD, C. W. ; DALUSKI, M. Vertical distribution and flight periodicity of ambrosia-beetles (Coleoptera :Scolytidae) associated with southern pine beetle. In: Soc. Bras. Silv. Assoc. Bras. Eng. Florestais Congresso Florestal Brasileiro VII, Congresso Florestal Panamericano I. Curitiba, PR: 1993. p. 214-216

22. ____ ; PEDROSA-MACEDO, J. H. Levantamento e análise faunística da família Scolytidae (Coleoptera) no Estado do Paraná. *An. Soc. Entomol. Brasil*, v. 23, p. 115-126, 1994.
23. CHAMBERLIN, W. J. *The bark and timber beetles of North America, North Mexico*. Corvallis: Oregon St. Coll. Coop. Ass. 1939. 513 p.
24. CHANDRA, A. Bioecology of wood destroying *Xyleborus* and their control (Insecta: Scolytidae). *India J. For.*, v. 4, p. 286-289, 1981.
25. CHU, H. M. ; NORRIS, D. L. ; KOK, L. T. Pupation requirement of the beetle, *Xyleborus ferrugineus* : sterols other other than cholesterol. *J. Insect Physiol.*, v. 16, p. 1379-1387, 1970.
26. COOKE, R. *The biology of symbiotic fungi*. London: John Wiley. 1977. 282 p.
27. EQUIHUA-MARTINEZ, A. E. ; ATKINSON, T. H. Catalogo de Platypodidae (Coleoptera) de Norte y Centroamerica. *Fol. Entomol. Mex.* v. 72, p. 5-31, 1987.
28. FARRIS, S. H. Ambrosia fungus storage in two species of *Gnathotrichus* Eichhoff (Coleoptera : Scolytidae). *Can. Ent.*, v. 95, p. 257-259, 1963.
29. ____ ; FUNK, A. Repositories of symbiotic fungus in the ambrosia beetle *Platypus wilsoni* Swaine (Coleoptera: Platypodidae). *Can. Ent.*, v. 97, p. 527-532, 1965.
30. FRANCKE-GROSMANN, H. Ectosymbiosis in wood-inhabiting insects. In: Ed. Henry, S. m. *Symbiosis Association of invertebrates, birds, ruminants, and other biota*. New York : academic Press, 1967. p. 142-205.
31. FRENCH, J. R. J. ; ROEPER, R. A. Interactions of the ambrosia beetle *Xyleborus dispar* (Coleoptera : Scolytidae), with its symbiotic fungus *Ambrosiella hartigii* (Fungi Imperfecti). *Can. Ent.*, v. 104, p. 1635-1641, 1972.
32. ____ ; ROEPER, R. A. Patterns of nitrogen utilization between the ambrosia beetle *Xyleborus dispar* and its symbiotic fungus. *J. Insect Physiol.*, v. 19, p. 593-605, 1973.
33. ____ ; ROEPER, R. A. Studies on the biology of the ambrosia beetle *Xyleborus dispar* (F) (Coleoptera: scolytidae). *Z. Ang. Entomol.*, v. 78, p. 241-247, 1975.
34. FURNISS, M. M. ; WOOD, J. Y. ; DEYTRUP, M. A. et al. Prothoracic mycangium on the pine-infesting *Pityoborus* spp. (Coleoptera: Scolytydae). *Ann. Entomol. Soc. Ann.*, Lanham, v. 80, p. 692-696, 1987.
35. GIESE, R. L. The Columbian timber beetle, *Corthylus columbianus* (Coleoptera : Scolytidae). V. A description of the mycetangia. *Can. En.*, v. 99, p. 54-58, 1967.
36. HAANSTAD, J. D. ; NORRIS, D. M. Microbial symbiontes of the ambrosia beetle *Xyloterinus politus* *Microb. Ecol.*, v. 11, p. 267-276, 1985.
37. KABIR, A. K. M. F. ; GIESE, R. L. The Columbian timber beetle, *Corthylus columbianus* (Coleoptera : Scolytidae). II. Fungi and staining associated with the beetle in soft maple. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, Lanham, v. 59, p. 894-902.

38. KANEKO, T. Biology of some scolytid ambrosia beetle attacking tea plants. I. Growth and development of two species of scolytid beetle reared on sterilized tea plants. *Japan. J. App. Entomol. Zool.*, v. 9, p. 211-216, 1965.
39. ____ ; TAKAGI, K. Biology of some scolytid ambrosia beetles attacking tea plants. VI. A comparative study of two ambrosia fungi associated with *Xylebours compactus* Eichhoff and
39. ____ ; TAKAGI, K. Biology of some scolytid ambrosia beetles attacking tea plants. VI. A comparative study of two ambrosia fungi associated with *Xylebours compactus* Eichhoff and *Xyleborus germanus* Blandford (Coleoptera: scolytidae). *Appl. Entomol. Zool.*, v. 1, p. 173-176, 1966.
40. KIRKENDALL, L. R. The evolution of matting system in bark and ambrosia beetles (Coleoptera: Scolytidae and Platypodidae). *Zool. J. Linn. Soc.*, v. 77, p. 293-352, 1983.
41. KOK, L. T. Lipids of ambrosia fungi and the life of mutualistic beetles. In: Batra, L. R. (Ed) *Insect fungus symbiosis, nutrition, mutualism, and commensalism*. New York : John Wiley, 1979. p. 33-52.
42. MADRID, F. ; VITÉ, J. P. ; RENWICK, A. A. Evidence of aggregation pheromones in the ambrosia beetle *Platypus flavicornis* (F.). *Z. Ang. Entomol.*, v. 72, p. 73-79, 1972.
43. MARQUES, E. N. 1989. Índices faunísticos e grau de infestação por Scolytidae em madeira de *Pinus* spp. Doutorado, Universidade Federal do Panamá. 103 p.
44. NAKASHIMA, T. Notes on the associated fungi and the mycetangia of the ambrosia beetle, *Crossotarsus niponicus* Blandford (Coleoptera: Scolytidae). *Appl. Entomol. Zool.*, v. , p. 131-137, 1971.
45. ____ . Observations on the ambrosia fungus, *Ambrosiella* sp., growing in the gallery of *Scolytoplatus shogun* Brandford (Coleoptera : Scolytidae) and on the concurrent damage of wood tissue. *J. Fac. Agr. Hokkaido University*, v. 64, p. 99-105, 1989.
46. ____ ; GOTO, C. ; LIZUKA, T. The primary and auxiliary ambrosia fungi isolated from the ambrosia beetles, *Scolytoplatus shogun* Bladford (Coleoptera: Scolytidae) and *Crossotarsus niponicus* Blandford (Coleoptera: Scolytidae). *J. Fac. Agr. Hokkaido University*, v. 63, p. 185-208, 1987.
47. ____ ; LIZUKA, T. ; OGURA, K. et al. Isolation of some microorganisms associated with five species of ambrosia beetles and two kinds of antibiotics produced by Xv-3 strain in these isolates. *J. Fac. Agr. Hokkaido University*, v. 61, p. 60-72, 1982.
48. NORD, J. C. Biology of the columbian timber beetle *Corthylus columbianus* (Coleoptera : Scolytidae), in Georgia. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, Lanham, v. 65, p. 350-358, 1972a.
49. ____ ; McMANUS, M. L. *The Columbian timber beetle*. USDA For. Serv. For. Pest Leaflet. 132. 1972. 6 p.
50. NORRIS, D. M. The mutualistic fungi of Xyleborini beetles. In : Batra, L. R. (Ed.) *Insect-fungus symbiosis: nutrition, mutualism, and commensalism*, New York : John Wiley, 1977. 278 p.

51. ____ ; BAKER, J. K. Symbiosis : Effects of a mutualistic fungus upon the growth and reproduction of *Xyleborus ferrugineus* Science, Washington, v. 156, p. 1120-1122, 1967.
52. PEDROSA-MACEDO, J. H. Riscos da não utilização de resíduos florestais. *Curso de atualização sobre sistemas de exploração e transporte florestal*. 5. Curitiba: Fundação de Pesquisa e Estudos Florestais, 1984. p. 40-49.
53. PHERO TECH INC. Managing ambrosia beetls with semiochemicals. Techn. Bull. 4 p. 1989.
54. ROCHA, M. P. Os escolitídeos e a qualidade de sítio em povoamentos de *Eucalyptus grandis* W. Hill ex Maiden. Universidade Federal do Paraná. Mestrado. 79 p. 1993.
55. ROEPER, R. A. ; FRENCH, J. R. J. Ambrosia fungi of the Western United States Canada - Beetle associations (Coleoptera : Scolytidae), tree hosts, and distributions. *Northwest Sci.*, v. 55, p. 305-309, 1981.
56. ____ ; HAZEN, C. R. ; HELSEI, D. K. et al. Studies on Michigan ambrosia fungi. *Michigan Bot.*, v. 19, p. 69-73, 1980a.
57. RUDINSKY, J. A. Ecology of Scolytidae. *Ann. Rev. Entomol.*, Palo Alto, v. 7, p.327-348, 1962.
58. SAUDERS, J. L. ; KNOKE, J. K. Diurnal emergence of *Xyleborus ferrugineus* (Coleoptera : Scolytidae) from cacao trunks in Ecuador and Costa Rica. *Ann. Rev. Entomol.* Palho Alto, v. 8, n. 5, p. 1094-1096, 1967.
59. SCHNEIDER, I. A. ; RUDINSKY, J. A. Mycetangial glands and their seasonal changes in *Gnathotrichus retusus* and *G. sulcatus*. *Ann. Ent. Soc. Am.*, Lanham, v. 62, p. 39-43, 1969.
60. WEBER, B. C. The ambrosia fungus of *Xylosandrus germanus* (Coleoptera : Scolytidae). *Can. Ent.*, v. 16, p. 281-283, 1984.
61. ____ ; McPHERSON, J. E. Attack on black walnut trees by the ambrosia *Xylosandrus germanus* (Coleoptera: Scolytidae). *For. Sci.*, v. 30, p. 864-870, 1984.
62. WOOD, S. L. *The bark and ambrosia beetles of North and Central America (Coleoptera: Scolytidae). A taxonomic monograph. Great Basin Naturalist Memoirs, Number 6.* Provo, Utah: Brigham Young University. 1982. 1359 p.

Recebido para publicação em 19/10/95