

JULIANA NOVELLI CURTINHAS

OVIPOSIÇÃO DE *Tuta absoluta* (LEPIDOPTERA:GELECHIIDAE)  
EM GENÓTIPOS DE TOMATE: O PAPEL DA EXPERIÊNCIA

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Entomologia, para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

VIÇOSA  
MINAS GERAIS - BRASIL  
2011

JULIANA NOVELLI CURTINHAS

OVIPOSIÇÃO DE *Tuta absoluta* (LEPIDOPTERA:GELECHIIDAE)  
EM GENÓTIPOS DE TOMATE: O PAPEL DA EXPERIÊNCIA

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Entomologia, para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

APROVADA: 22 de Julho de 2011.

---

Prof. Eraldo R. Lima  
(Orientador)

---

Prof. Arnoldus R. M. Janssen  
(Co-orientador)

---

Prof. Simon L. Elliot

---

Prof. Derly José H. da Silva

Em primeiro lugar  
dedico esta conquista à Deus.  
À minha mãe e à meu pai por nunca  
duvidarem do meu potencial.

## AGRADECIMENTOS

À Deus, por ter me dado força e iluminado meu caminho.

À Universidade Federal de Viçosa e à coordenação do programa de pós-graduação em Entomologia, pela oportunidade e estrutura oferecida.

Ao CNPq pela concessão da bolsa de mestrado.

Ao Prof. Eraldo pela oportunidade, orientação e principalmente pela amizade que construímos ao longo desses anos.

Ao meu co-orientador Arne Jassen pela ajuda, disponibilidade e atenção ao longo desse trabalho.

Ao “Seu Manuel” pela incansável ajuda e amizade em todos os momentos da realização deste trabalho.

Aos amigos e ex-amigos do laboratório de Semioquímicos: Alejandro, Andreza, Carla, Daniel, Farah, Hernane, Livia, Mateus, Silvana, Sandra, Wendel e Zulma. Pelo ótimo convívio, pelas sessões de cafezinhos com boas discussões e ensinamentos. Muito Obrigada de todo coração!

Aos estagiários Gabriel, Natália e Thamyres pelo auxílio na condução dos experimentos e pela amizade.

À minha mãe Cibele, meu pai Arnaldo e irmãos, Rafael e Mateus, pela dedicação, força, por não me deixarem sozinha em nenhum momento, mesmo a distância. Ao Fillipe pelo companheirismo, carinho e por sempre acreditar em mim. Amo muito vocês!

Aos amigos conquistados em Viçosa, meus companheiros que apoiaram em todos os momentos, rindo ou chorando, amigos que carregarei para sempre: Camila, Rod, Paulo, Polly, Sabrina, Silvia, Ale, Cassiano e Nega, Luiza e Leitão, além de todos já citados como amigos do Laboratório. Obrigada pela alegria de ter vocês!

Às grandes e velhas amizades: Ana, André, Bolotas, Bia e Natália, companheiros de uma vida toda!

À Carla Cristina e Paulo Felipe, Chickens, que me acolheram e foram muito importantes durante minha vida em Viçosa. Estiveram ao meu lado em todos momentos importantes, me aconselhando e me orientando sempre. Muito obrigada por tudo!

À Mirian e Paula, por toda ajuda durante o mestrado.

Enfim, agradeço a todos que torceram e apoiaram durante esta etapa. Muito Obrigada!!!

## SUMÁRIO

	Página
LISTA DE FIGURAS . . . . .	vii
RESUMO . . . . .	ix
ABSTRACT . . . . .	xi
1 INTRODUÇÃO . . . . .	1
2 MATERIAL & MÉTODOS . . . . .	6
2.1 Cultivo das Plantas . . . . .	6
2.2 Criação de <i>Tuta absoluta</i> . . . . .	6
2.3 Delineamento Amostral . . . . .	7
2.4 Teste de Oviposição . . . . .	8
2.5 Análise de Dados . . . . .	8
3 RESULTADOS . . . . .	10
3.1 Oviposição . . . . .	10
3.1.1 Primeira geração de <i>Tuta absoluta</i> em <i>Solanum lycopersicon</i> sub- amostra BGH 1708 e BGH 1497 . . . . .	10
3.1.2 População de <i>Tuta absoluta</i> em <i>Solanum lycopersicon</i> variedade Santa Clara . . . . .	10
3.1.3 Segunda geração de <i>Tuta absoluta</i> em <i>Solanum lycopersicon</i> subamostra BGH 1708 e BGH 1497 . . . . .	15
3.1.4 Décima quinta geração de <i>Tuta absoluta</i> em <i>Solanum lycopersicon</i> sub- amostra BGH 1708 e BGH 1497 . . . . .	15

3.1.5	Primeira geração de <i>Tuta absoluta</i> em <i>Solanum lycopersicon</i> variedade Santa Clara após passarem quinze gerações em subamostra BGH 1708 e BGH 1497 . . . . .	20
4	DISCUSSÃO . . . . .	23
	ANEXOS . . . . .	28
	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS . . . . .	30

## LISTA DE FIGURAS

		Página
1	Local de cultivo de plantas de tomate <i>Solanum lycopersicon</i> utilizadas nos experimentos. Viçosa-MG. . . . .	7
2	Delineamento amostral do teste de oviposição de <i>Tuta absoluta</i> com chance de escolha. Viçosa-MG . . . . .	9
3	Proporção dos ovos por fêmeas acasaladas de <i>T. absoluta</i> na primeira geração após criadas em <i>S. lycopersicon</i> subamostra BGH 1708, depositados em folhas de BGH 1708 e variedade Santa Clara. A porcentagem de ovos de <i>T. absoluta</i> depositados não diferiu entre os tratamentos ( $F_{1,20}=0.232$ ; $p=0.635$ ). Viçosa, MG. . . . .	11
4	Proporção dos ovos por fêmeas acasaladas de <i>T. absoluta</i> na primeira geração após criadas em <i>S. lycopersicon</i> subamostra BGH 1497, depositados em folhas de BGH 1497 e variedade Santa Clara. A porcentagem de ovos de <i>T. absoluta</i> depositados não diferiu entre os tratamentos ( $F_{1,48}=2.6056$ ; $p=0.113$ ). Viçosa, MG. . . . .	12
5	Proporção dos ovos por fêmeas acasaladas de <i>T. absoluta</i> criadas em <i>S. lycopersicon</i> variedade Santa Clara, depositados em folhas de BGH 1708 e variedade Santa Clara. A porcentagem de ovos de <i>T. absoluta</i> depositados não diferiu entre os tratamentos ( $F_{1,53}=0.2805$ ; $p=0.598$ ). Viçosa, MG. . . . .	13
6	Proporção dos ovos por fêmeas acasaladas de <i>T. absoluta</i> criadas em <i>S. lycopersicon</i> variedade Santa Clara, depositados em folhas de BGH 1497 e variedade Santa Clara. A porcentagem de ovos de <i>T. absoluta</i> depositados não diferiu entre os tratamentos ( $F_{1,36}=3.5956$ ; $p=0.065$ ). Viçosa, MG. . . . .	14
7	Proporção dos ovos por fêmeas acasaladas de <i>T. absoluta</i> na segunda geração após criadas em <i>S. lycopersicon</i> subamostra BGH 1708, depositados em folhas de BGH 1708 e variedade Santa Clara. A porcentagem de ovos de <i>T. absoluta</i> depositados diferiu entre os tratamentos ( $F_{1,48}=27.372$ ; $p<0.01$ ). Viçosa, MG . . . . .	16

8	Proporção dos ovos por fêmeas acasaladas de <i>T. absoluta</i> na segunda geração após criadas em <i>S. lycopersicon</i> subamostra BGH 1497, depositados em folhas de BGH 1497 e variedade Santa Clara. A porcentagem de ovos de <i>T. absoluta</i> depositados não diferiu entre os tratamentos ( $F_{1,56}=0.0239$ ; $p=0.877$ ). Viçosa, MG. . . . .	17
9	Proporção dos ovos por fêmeas acasaladas de <i>T. absoluta</i> após a décima quinta geração criadas em <i>S. lycopersicon</i> subamostra BGH 1708, depositados em folhas de BGH 1708 e variedade Santa Clara. A porcentagem de ovos de <i>T. absoluta</i> depositados não diferiu entre os tratamentos ( $F_{1,66}=0.0944$ ; $p=0.759$ ). Viçosa, MG. . . . .	18
10	Proporção dos ovos por fêmeas acasaladas de <i>T. absoluta</i> após a décima quinta geração criadas em <i>S. lycopersicon</i> subamostra BGH 1497, depositados em folhas de BGH 1497 e variedade Santa Clara. A porcentagem de ovos de <i>T. absoluta</i> depositados não diferiu entre os tratamentos ( $F_{1,78}=0.3119$ ; $p=0.578$ ). Viçosa, MG. . . . .	19
11	Proporção dos ovos por fêmeas acasaladas de <i>T. absoluta</i> depositados em folhas de <i>S. lycopersicon</i> subamostra BGH 1708 e variedade Santa Clara. Fêmeas foram utilizadas após uma geração criadas em variedade Santa Clara, provindas de uma população estabelecida em tomates da subamostra BGH 1708. A porcentagem de ovos de <i>T. absoluta</i> depositados diferiu entre os tratamentos ( $F_{1,26}=8.878$ ; $p=0.006$ ). Viçosa, MG. . . . .	21
12	Proporção dos ovos por fêmeas acasaladas de <i>T. absoluta</i> depositados em folhas de <i>S. lycopersicon</i> subamostra BGH 1497 e variedade Santa Clara. Fêmeas foram utilizadas após uma geração criadas em variedade Santa Clara, provindas de uma população estabelecida em tomates da subamostra BGH 1497. A porcentagem de ovos de <i>T. absoluta</i> depositados não diferiu entre os tratamentos ( $F_{1,42}=0.022$ ; $p=0.882$ ). Viçosa, MG. . . . .	22

## RESUMO

CURTINHAS, Juliana Novelli, M. Sc., Universidade Federal de Viçosa, julho de 2011. **Oviposição de *Tuta absoluta* (LEPIDOPTERA:GELECHIIDAE) em genótipos de tomate: o papel da experiência** Orientador: Eraldo Rodrigues de Lima. Co-orientador: Arnoldus Rudolf Maria Janssen.

Na escolha de uma planta para oviposição, insetos frequentemente preferem espécies de planta das quais se desenvolveram. Essas preferências mostram um forte componente herdável, mas podem ser modificadas pela experiência. Várias teorias, como o Princípio de Seleção de Hospedeiro de Hopkins (PSHH), o Novo-PSHH e a Hipótese do Legado Químico tentam explicar como essa preferência de hospedeiro pode ser induzida, através de um condicionamento. Partindo do fato de que experimentos visando avaliar a atratividade a diferentes genótipos de tomate, *Tuta absoluta* foi criada em *Solanum lycopersicon* variedade Santa Clara, conhecido como padrão de suscetibilidade, sendo este o que se encontrou maior atratividade. E levando em consideração que a preferência por uma planta hospedeira pode ser moldada através de uma experiência prévia. Testou-se a hipótese de que *T. absoluta* prefere ovipositar na planta hospedeira onde se desenvolveu. Para isso foram estabelecidas duas criações de *T. absoluta* em genótipos resistentes de *S. lycopersicon* do Banco de Germoplasma da UFV, as subamostras BGH 1497 e BGH 1708, e uma criação em variedade Santa Clara. Para avaliar a preferência e o resultado de um possível condicionamento, foram realizados testes de oviposição com chance de escolha na primeira, segunda e décima quinta geração, onde fêmeas grávidas confinadas individualmente tinham como sítio de oviposição dois folíolos de tomate dos tratamentos estudados, após 24 horas o número de ovos foram contados. Para avaliar se o padrão de preferência se mantinha após a décima quinta geração os ovos de indivíduos desta geração das populações de BGH 1708 e BGH 1497 foram transferidos para tomates Santa Clara, e ao final desta geração realizou-se novamente testes de oviposição. Independente dos genótipos em que as larvas foram criadas não foram encontrados efeito do condicionamento na primeira geração, ou seja, esses resultados não dão

suporte ao PSHH, ao Novo-PSHH e a Hipótese do Legado Químico. Na população da subamostra BGH 1497 nos testes de segunda e décima quinta geração também não foram encontrados nenhum condicionamento em *T. absoluta*. Na população da subamostra BGH 1708 nos testes de segunda geração foi encontrada uma maior porcentagem de ovos nesse genótipo comparado com a variedade Santa Clara. Quando essa população após quize gerações passou a ser criada novamente em Santa Clara, fêmeas preferiram ovipositar em BGH 1708. Enquanto fêmeas advindas da população de BGH 1497 mantiveram o padrão de ovipositar indiscriminadamente. A partir desses resultados não foi possível verificar um aprendizado em *T. absoluta*. Estudos futuros avaliando diferenças no perfil químico entre os genótipos, e utilizando outro modelo experimental poderia elucidar melhor a escolha e preferência na oviposição de *T. absoluta*.

## ABSTRACT

CURTINHAS, Juliana Novelli, M. Sc., Universidade Federal de Viçosa, July, 2011. **Oviposition of *Tuta absoluta* (LEPIDOPTERA:GELECHIIDAE) in genotype of tomato: the role of experience** Adviser: Eraldo Rodrigues de Lima. Co-Adviser: Arnoldus Rudolf Maria Janssen.

During the choose for oviposition, insects often prefer plants species which they developed. These preferences show a strong heritable component, but can be modified by experience. Several theories such as Hopkins host-selection principle (HHSP), the Neo-HHSP and the chemical legacy hypothesis, try to explain how these host preferences can be induced through conditioning. Based on the fact that experiments to evaluate the attractiveness of different tomato genotypes, *Tuta absoluta* was established in *Solanun lycopersicon* variety Santa Clara, known as pattern of susceptibility, which is what it found most attractive. Considering that the preference for a host plant can be shaped by previous experience. We tested the hypothesis that *T. absoluta* prefers to lay eggs on host plants where they developed. For this, three *T. absoluta* reared in *S. lycopersicon* obtained from the genebank at UFV, the sub-samples BGH 1497, BGH 1708 (resistant genotypes) and a variety Santa Clara. To evaluate the preference and a possible conditioning, oviposition-choice tests were performed, in the first, second and the fifteenth generation where mated females were confined individually as a site of oviposition of the two leaflets of tomato treatments studied after 24 hours the number of eggs were counted. To verified whether the pattern of preferences remained after the fifteenth generation, BGH 1708 and BGH 1497 eggs of this generation were transferred to Santa Clara and in the end of this generation were performed again the oviposition tests. Regardless of the genotypes in which larvae were reared were not found effects of conditioning in the first generation, therefore, these results do not support HHSP, the Neo-HHSP and chemical legacy hypothesis. In population BGH 1497 subsample, the oviposition tests in the second and fifteenth generation also were not found in any preference. In BGH 1708 subsample population, oviposition test in the second generation was found

a higher percentage of eggs in this genotype compared with the variety Santa Clara. When these populations came to be reared again in Santa Clara, females preferred to lay eggs on BGH 1708. While females coming from the BGH 1497 population maintained the standard oviposit indiscriminately. From these results we could not verify an learning in *T. absoluta*. Future studies evaluating differences in the chemical profile between genotypes, and using another experimental model could explain better the oviposition preference in *T. absoluta*.

## 1 INTRODUÇÃO

Em função da diversidade de plantas há a necessidade de escolha adequada de um hospedeiro. No curso da evolução, os insetos fitófagos apresentaram hábitos especializados de alimentação, e tornaram-se adaptados a táxons específicos ou a grupos de famílias de plantas relacionadas, juntamente com a exclusão de outras (Panda & Kush, 1995). A seleção de hospedeiro por insetos fitófagos é um intrincado processo, envolvendo um complexo conjunto de variáveis bióticas e abióticas os quais devem ser interpretados *a priori* na decisão pelos insetos (West & Cunningham, 2002). A seleção da planta hospedeira envolve a localização, o reconhecimento e a aceitação do hospedeiro. Um inseto inicialmente detecta e localiza o habitat de seu hospedeiro, para depois escolher uma espécie e dentro desta, um indivíduo (Ramaswamy, 1988; Fenimore, 1988). A cor e a forma da planta provavelmente desempenham um papel de menor importância nessa localização por lepidópteros noturnos, apesar de existirem exceções (Renwick & Chew, 1994). Após localizar um hospedeiro à distância e chegar até ele, um inseto precisa confirmar a adequabilidade do mesmo e decidir se aceitará ou não aquela planta (Dethier, 1982; Bernays & Chapman, 1994).

A percepção via contato de características físicas e químicas da folha determina a adequabilidade da mesma para oviposição (Renwick & Chew, 1994). Fatores como estado fisiológico da fêmea grávida, experiência prévia ou presença de ovos conspecíficos podem alterar o balanço a favor ou contra a aceitação de um sítio de oviposição em particular (Bernays & Chapman, 1994).

Mudanças induzidas por experiência na preferência de uma planta hospedeira são frequentemente influenciadas pela química de defesa e qualidade nutricional da planta, que podem moldar ambos fitness do herbívoro e a seleção de hospedeiro (Bernays & Chapman, 1994). Em particular, uma experiência anterior com plantas hospedeiras tem sido ligada a aprendizagem associativa e não associativa (Papaj & Prokopy, 1989; Schoonhoven *et al.*, 2005). Aprendizagem associativa é quando um herbívoro relaciona um estímulo particular (por exemplo, choque elétrico) com outro estímulo (por exemplo, odor), condicionando a um comportamento como comportamento aversivo (Blackiston *et al.*, 2008). A aprendizagem não associativa envolve habituação, a um deterrente por exemplo, sensitização, ou indução de preferência baseada em experiências anteriores com o hospedeiro (Schoonhoven *et al.*, 2005).

Em insetos holometábolos a aprendizagem tem sido demonstrada para ocorrer em ambos estágios larval e adulto (Papaj & Prokopy, 1989; Bernays, 1995). Por exemplo, larvas de Lepidoptera, Diptera e Coleoptera frequentemente mostram preferência induzida pela experiência e habituação (Jermy, 1987), enquanto adultos mostram mudanças induzidas por experiência na preferência por oviposição (Jermy, 1987; Li & Liu, 2004).

Na escolha de uma planta para alimentação ou oviposição, insetos frequentemente preferem aquelas espécies de planta em que se desenvolveram (Schoonhoven *et al.*, 1998). Essas preferências mostram um forte componente herdável, mas podem ser modificadas pela experiência e outros fatores (Barron, 2001). Várias teorias, como o Princípio de Seleção de Hospedeiro de Hopkins (Barron, 2001), o Novo-princípio de seleção de hospedeiro de Hopkins (Jaenike, 1983), e a Hipótese do Legado Químico (Corbet, 1985), tentam explicar como essa preferência de hospedeiro pode ser induzida.

O princípio de seleção de hospedeiro de Hopkins foi desenvolvido baseado na suposição de Hopkins (1917), de que herbívoros ovipositam nas mesmas plantas que se alimentaram quando larvas (Barron, 2001). Assume-se que a memória do substrato de alimentação é formada durante o estágio larval, estocado no sistema nervoso central e transferido através da metamorfose para o estágio adulto (Dethier, 1954; Corbet, 1985). Estudos com dípteros demonstraram que a transferência da memória do estágio larval para adulto realmente ocorre (Tully *et al.*, 1994; Ray, 1999). Entretanto, vários autores relatam que a preferência de hospedeiro é determinada somente pela experiência adquirida pelo imago antes, durante ou rapidamente após a emergência da pupa (Jaenike, 1988; Caubet & Jaisson, 1991; van Emden *et al.*, 1996; Barron & Corbet, 1999). Esse processo foi nomeado como Novo-Princípio de Seleção de Hospedeiro de Hopkins (Jaenike, 1983). Para distinguir entre o princípio de seleção de hospedeiro de Hopkins e o Novo-princípio de Hopkins, é essencial controlar a experiência do início da fase adulta, isto é, evitar o contato potencial do imago com o substrato de larva antes, durante ou rapidamente após a emergência.

Até o momento, uma das hipóteses mais compreendidas sobre indução de preferência na escolha da planta hospedeira é a Hipótese do Legado Químico (Corbet, 1985). Quantidades mínimas de substâncias químicas dentro do corpo do inseto ou na superfície são suficientes para se assumir a influência na preferência do inseto. A indução pode acontecer em qualquer estágio de desenvolvimento devido ao contato com químicas transferidas de um estágio anterior, influenciando o sistema nervoso central.

O tomateiro *Solanum lycopersicon* L. (Solanaceae) é uma das mais importantes hortaliças cultivadas no mundo, podendo ser utilizada como hospedeira para cerca de 200 espécies de artrópodes. Dentre os insetos associados a essa cultura, merece destaque a traça-do-tomateiro, *Tuta absoluta* M. (Lepidoptera: Gelechiidae)

que ataca folhas, flores e frutos, podendo ocasionar a morte da planta, motivos pelos quais passou a ser considerada uma praga chave desta cultura no Brasil.

Atualmente muitos trabalhos têm focado o estudo com genótipos resistentes à *Tuta absoluta* com finalidade de controle alternativo para diminuição desta praga em campo, já que o principal método de controle é químico. Variedades resistentes são aquelas geneticamente melhoradas que possuem algum mecanismo que impede ou inibe o estabelecimento do fitófago na planta, reduzindo o nível de dano provocado pelo mesmo (Cooper, 2004).

Oliveira (2004) caracterizou 57 subamostras de *Solanum lycopersicon* do Banco de Germoplasma da UFV (BGH-UFV) quanto às possíveis causas químicas responsáveis pela resistência a *T. absoluta*. Através da liberação de adultos em estufa e da observação do ciclo de vida deste inseto, concluiu que a subamostra BGH-1497 não foi escolhida ou atacada por esse inseto e que a subamostra BGH-1708 também foi pouco preferida. Posteriormente, Castro Antônio (2006) identificou utilizando experimentos de oviposição, que entre as 15 subamostras mais resistentes identificadas por Oliveira (2004), a BGH-1497 foi também a menos preferida. A variedade Santa Clara tem sido apontada como padrão de suscetibilidade na resistência de plantas de tomate as fêmeas de *T. absoluta* (Ecole *et al.*, 1999, 2000; Giustolin *et al.*, 2002; Leite *et al.*, 2001; Thomazini *et al.*, 2001; Suinaga *et al.*, 1999, 2004; Oliveira, 2004). Observa-se, portanto, que fêmeas de *T. absoluta* respondem diferentemente as subamostras de tomate do BGH-UFV. Ataíde (2009) testando resposta de fêmeas em túnel de vento a diferentes genótipos de *S. lycopersicon* do BGH-UFV, encontrou que os genótipos BHG 1497 e BHG 1708 são resistentes por antixenose e que a variedade Santa Clara foi a mais preferida por fêmeas grávidas.

Para testar os objetivos propostos por este trabalho, *T. absoluta* parece ser um bom sistema de estudo. Já que existem variações de sua planta hospedeira

que podem ser classificadas como suscetível e resistentes para sua escolha de sítio de oviposição. Além disso, trabalhos realizados não levaram em consideração as induções de preferências que podem ocorrer durante o desenvolvimento de *T. absoluta*, o que pode ter mascarado a real preferência de cada genótipo.

A pergunta que molda esta tese é se a escolha de oviposição em *Tuta absoluta* é influenciada por uma experiência prévia. Partindo do fato de que experimentos realizados anteriormente visando avaliar a atratividade a diferentes genótipos de tomate, *T. absoluta* foi criada em tomate da variedade Santa Clara (padrão de suscetibilidade), sendo este o que se encontrou maior atratividade. E levando em consideração que a preferência por uma planta hospedeira pode ser moldada através de uma experiência prévia na vida do inseto. Assim testou-se a hipótese de que *T. absoluta* prefere ovipositar na planta hospedeira onde se desenvolveu. Também foi avaliado esse efeito durante algumas gerações.

## 2 MATERIAL & MÉTODOS

### 2.1 Cultivo das Plantas

Sementes de tomate (*Solanum lycopersicon* Mill cultivar Santa Clara 5600 VF) e sementes de genótipos do Banco de Germoplasma de Hortaliças da Universidade Federal de Viçosa subamostras BGH 1497 e BGH 1708, foram semeadas em bandejas de isopor com 100 células contendo substrato comercial Plantmax<sup>®</sup>. Após 15 dias da semeadura, as plantas foram transferidas para vasos de 3 L. contendo o mesmo substrato comercial Plantmax<sup>®</sup> e o cultivo foi realizado em casa de vegetação (Fig. 1).

### 2.2 Criação de *Tuta absoluta*

A criação de *T. absoluta* foi estabelecida conforme Miranda *et al.* (1998), mantida a uma temperatura de  $25 \pm 1^\circ\text{C}$ , U.R. 65% e fotofase de 12 horas, no laboratório de Semioquímicos/UFV. Protocolo de criação em anexo.

A criação inicial de *T. absoluta* foi estabelecida de indivíduos oriundos do campo, coletados em plantações de tomate da variedade Santa Clara. A partir desta criação inicial foram estabelecidas três populações (criações), onde cada uma teve como hospedeiro os genótipos de tomate estudados (variedade Santa Clara, subamostras BGH 1708 e BGH 1497). Cada população foi mantida em salas separadas afim de evitar contato. Assim, população neste trabalho se refere às três criações estabelecidas em cada genótipo do tomateiro.



Figura 1: Local de cultivo de plantas de tomate *Solanum lycopersicon* utilizadas nos experimentos. Viçosa-MG.

## 2.3 Delineamento Amostral

Para verificar a aprendizagem de *T. absoluta* realizou-se testes de oviposição. O teste de oviposição foi realizado afim de encontrar um padrão de preferência de oviposição para cada população e verificar se a preferência advinha do hospedeiro no qual estava sendo criado. Os testes foram realizados durante a primeira, segunda e décima quinta geração das populações de BGH 1708 e BGH 1497. Para a população de Santa Clara foi realizado apenas um teste de oviposição, pois não sabíamos o número de gerações desta população já que todos os indivíduos eram provindos de populações do campo deste tomate.

Todos os testes de oviposição foram com chance de escolha contrastando-se dois genótipos, sempre um suscetível (Santa Clara) contra um resistente (subamostra BGH 1708 ou BGH 1497). Assim, em populações de BGH 1708 os testes eram realizados contrastando BGH 1708 e Santa Clara em cada pote de

confinamento (repetição), e em populações de BGH 1497 contrastou-se BGH 1497 e Santa Clara. Nos indivíduos da população de Santa Clara os testes contrastaram tanto Santa Clara e BGH 1708 quanto Santa Clara e BGH 1497.

Para avaliar se o padrão de preferência se mantinha após a décima quinta geração os ovos de indivíduos desta geração das populações de BGH 1708 e BGH 1497 foram transferidos para tomates Santa Clara, e ao final desta geração realizou-se teste de oviposição.

## 2.4 Teste de Oviposição

Para avaliar a preferência de oviposição de *T. absoluta*, foi realizado teste em confinamento, onde fêmeas recém emergidas foram confinadas com machos para ocorrência do acasalamento. Após acasaladas essas fêmeas foram individualizadas dentro de potes plásticos (250 ml), com solução açucarada à 10% para alimentação e mantidas nessas condições por 24 horas. Após esse período foram oferecidos folíolos do terço superior das plantas de tomate nos tratamentos estudados (Fig 2).

A avaliação do teste foi realizada através da contagem de ovos depositados nos folíolos, após 24 horas do confinamento. Foram consideradas anormais as fêmeas que ovipositaram um número de ovos menor que cinco. Assim repetições onde fêmeas ovipositaram um número de ovos menor que cinco não foram utilizadas nas análises.

## 2.5 Análise de Dados

As análises foram realizadas através do software R (R Development Core Team, 2009), usando Modelagem Linear Generalizada (GLM), seguido por



Figura 2: Delineamento amostral do teste de oviposição de *Tuta absoluta* com chance de escolha. Viçosa-MG

análise de resíduo para verificar a aceitabilidade do modelo utilizado e ocorrência de sobredispersão. Foi considerado como significativo  $p < 0.05$ .

Para avaliar a preferência por locais de oviposição realizada pelo teste com chance de escolha, realizou-se uma Análise de Variância (ANOVA), com distribuição de erros Binomial e quando necessário corrigido a sobredispersão. O número de ovos de *T. absoluta* encontrados em cada folíolo foi considerado como variável resposta ( $y$ ) e como variável explicativa o genótipo (Subamostra BGH 1708, BGH 1497, e variedade Santa Clara).

### 3 RESULTADOS

#### 3.1 Oviposição

##### 3.1.1 Primeira geração de *Tuta absoluta* em *Solanum lycopersicon* sub-amostra BGH 1708 e BGH 1497

A preferência das fêmeas de *T. absoluta* por locais de oviposição na primeira geração não foi afetada pela planta hospedeira em que foi criada, tanto na população criada em BGH 1708 quanto em BGH 1497. A proporção de ovos de indivíduos da população de BGH 1708 depositados não demonstraram diferenças ( $F_{1,20}=0.232$ ;  $p=0.635$ ; Fig 3). Assim como de indivíduos da população de BGH 1497 ( $F_{1,48}=2.6056$ ;  $p=0.113$ ; Fig 4)

##### 3.1.2 População de *Tuta absoluta* em *Solanum lycopersicon* variedade Santa Clara

Fêmeas de *T. absoluta* da população criada em tomate da variedade Santa Clara não demonstraram nenhuma preferência por locais de oviposição.

Nenhuma diferença foi encontrada na porcentagem de ovos depositados quando contrastados folíolos de Santa Clara e BGH 1708 ( $F_{1,53}=0.2805$ ;  $p=0.598$ ; Fig 5). Da mesma forma quando contrastados folíolos de Santa Clara e BGH 1497 ( $F_{1,36}=3.5956$ ;  $p=0.065$ ; Fig 6)

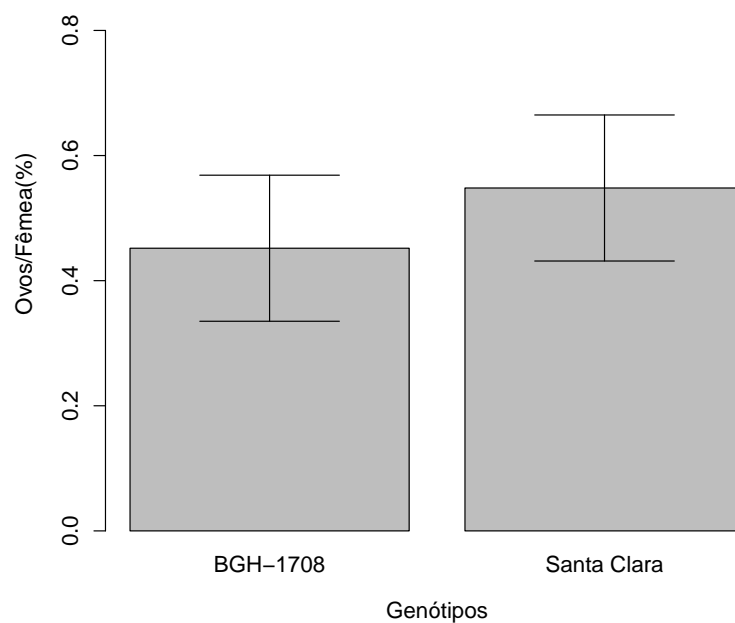


Figura 3: Proporção dos ovos por fêmeas acasaladas de *T. absoluta* na primeira geração após criadas em *S. lycopersicon* subamostra BGH 1708, depositados em folhas de BGH 1708 e variedade Santa Clara. A porcentagem de ovos de *T. absoluta* depositados não diferiu entre os tratamentos ( $F_{1,20} = 0.232$ ;  $p=0.635$ ). Viçosa, MG.

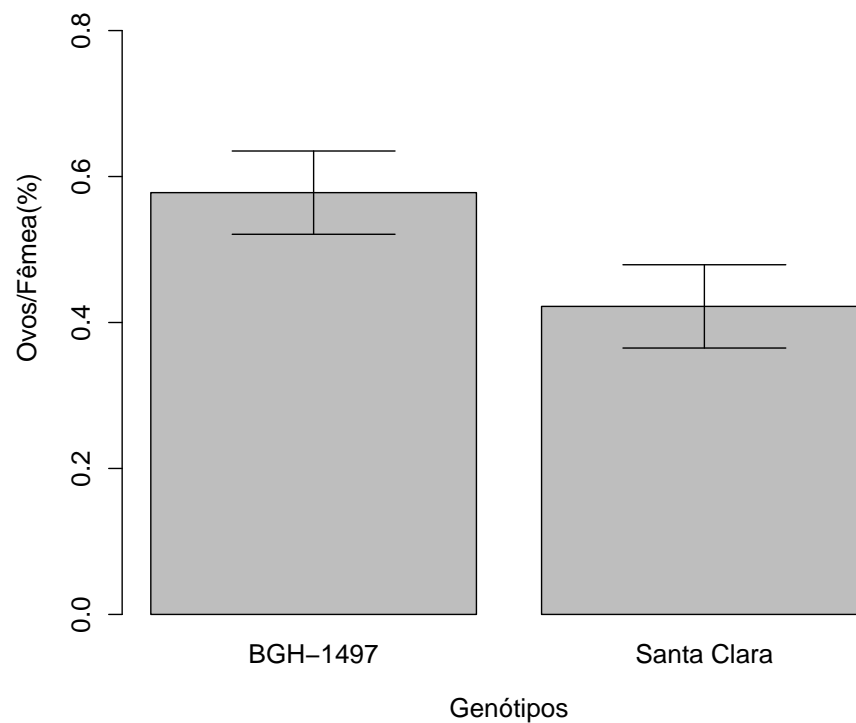


Figura 4: Proporção dos ovos por fêmeas acasaladas de *T. absoluta* na primeira geração após criadas em *S. lycopersicon* subamostra BGH 1497, depositados em folhas de BGH 1497 e variedade Santa Clara. A porcentagem de ovos de *T. absoluta* depositados não diferiu entre os tratamentos ( $F_{1,48}=2.6056$ ;  $p=0.113$ ). Viçosa, MG.

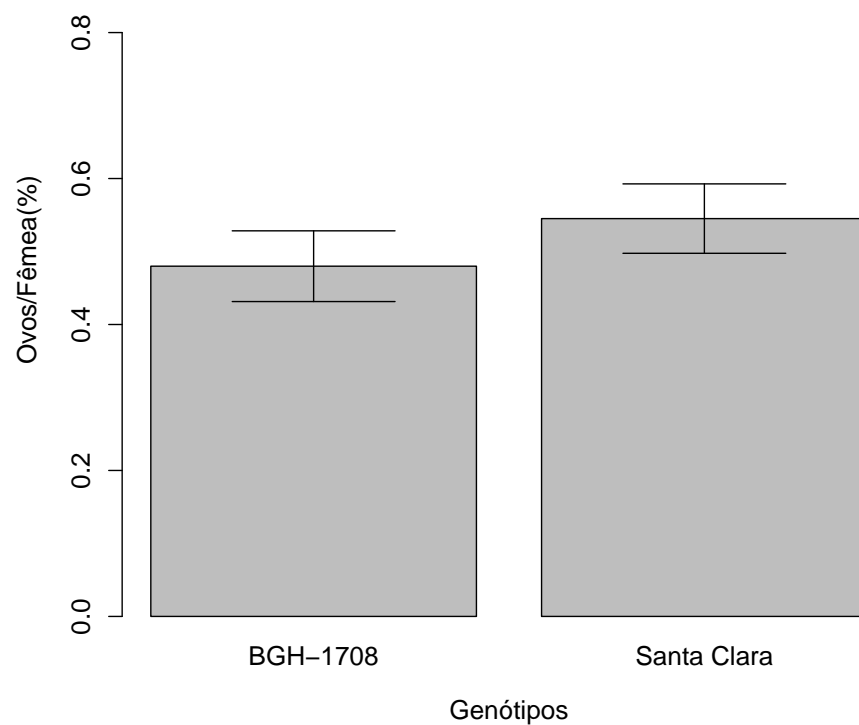


Figura 5: Proporção dos ovos por fêmeas acasaladas de *T. absoluta* criadas em *S. lycopersicon* variedade Santa Clara, depositados em folhas de BGH 1708 e variedade Santa Clara. A porcentagem de ovos de *T. absoluta* depositados não diferiu entre os tratamentos ( $F_{1,53}=0.2805$ ;  $p=0.598$ ). Viçosa, MG.

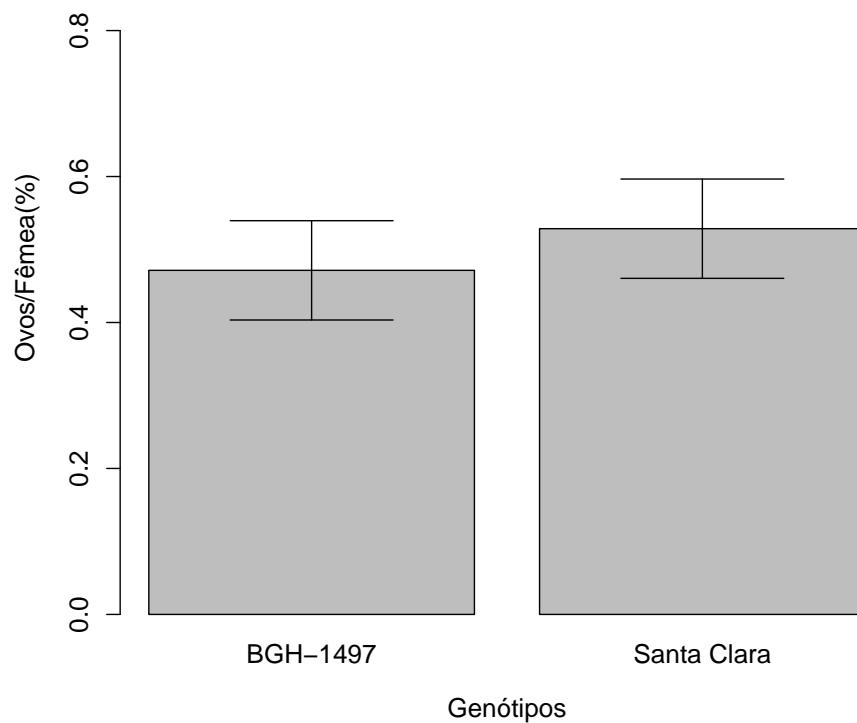


Figura 6: Proporção dos ovos por fêmeas acasaladas de *T. absoluta* criadas em *S. lycopersicon* variedade Santa Clara, depositados em folhas de BGH 1497 e variedade Santa Clara. A porcentagem de ovos de *T. absoluta* depositados não diferiu entre os tratamentos ( $F_{1,36}=3.5956$ ;  $p=0.065$ ). Viçosa, MG.

### 3.1.3 Segunda geração de *Tuta absoluta* em *Solanum lycopersicon* subamostra BGH 1708 e BGH 1497

As fêmeas de *T. absoluta* criadas em tomate subamostras BGH 1708 na segunda geração demonstraram preferência de oviposição por folíolos de BGH 1708 ( $F_{1,48}=27.372$ ;  $p<0.01$ ; Fig 7).

Quando avaliadas fêmeas criadas em subamostra BGH 1497 na segunda geração não foi encontrado nenhum padrão de preferência ( $F_{1,56}=0.0239$ ;  $p=0.877$ ; Fig 8).

### 3.1.4 Décima quinta geração de *Tuta absoluta* em *Solanum lycopersicon* subamostra BGH 1708 e BGH 1497

Após a décima geração nenhum padrão de preferência de oviposição foi encontrado, tanto na população criada em BGH 1708 ( $F_{1,66}=0.0944$ ;  $p=0.759$ ; Fig 9), quanto na população criada em BGH 1497 ( $F_{1,78}=0.3119$ ;  $p=0.578$ ; Fig 10)

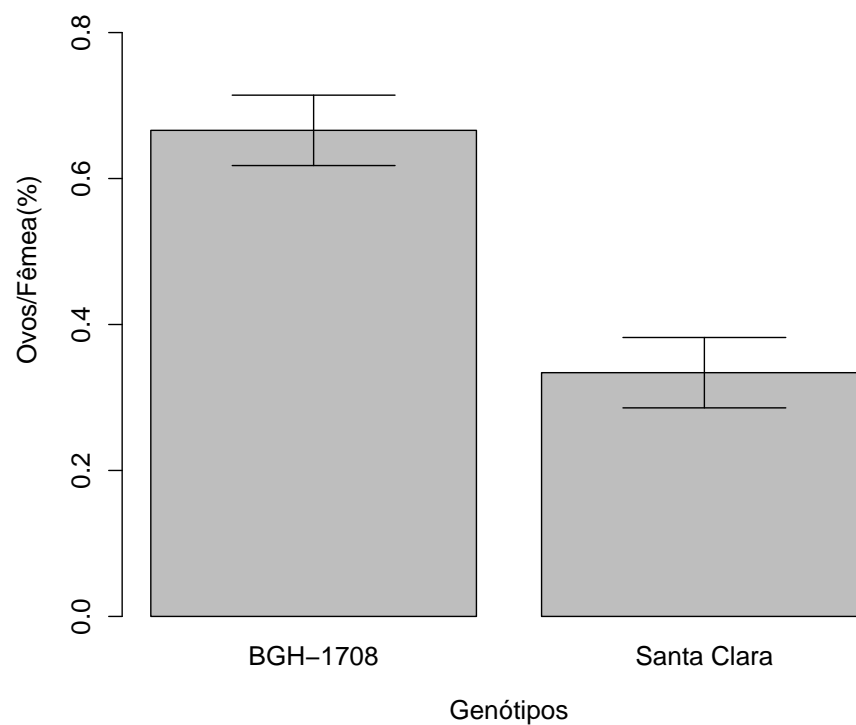


Figura 7: Proporção dos ovos por fêmeas acasaladas de *T. absoluta* na segunda geração após criadas em *S. lycopersicon* subamostra BGH 1708, depositados em folhas de BGH 1708 e variedade Santa Clara. A porcentagem de ovos de *T. absoluta* depositados diferiu entre os tratamentos ( $F_{1,48}=27.372$ ;  $p<0.01$ ). Viçosa, MG

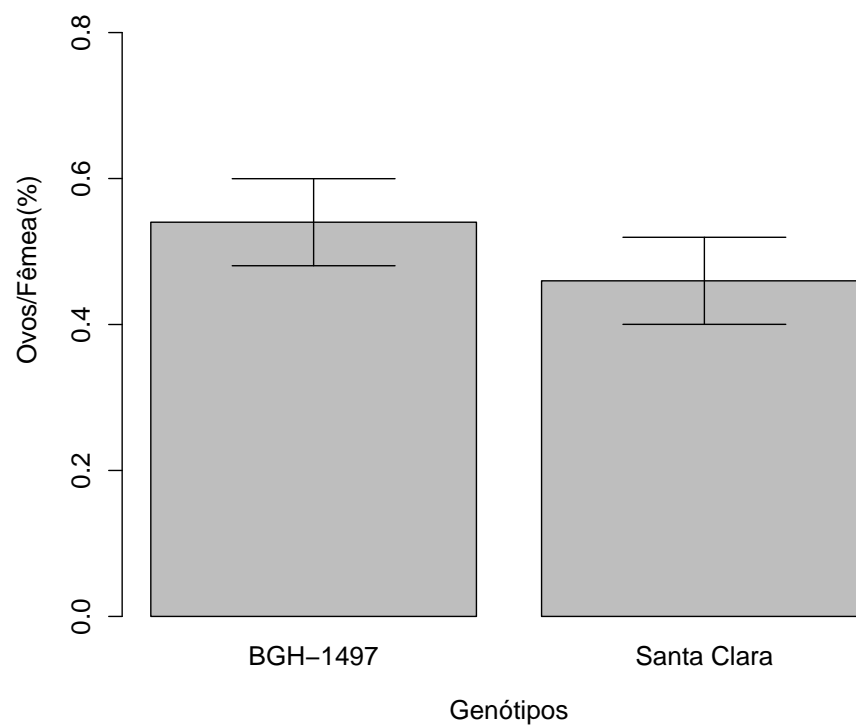


Figura 8: Proporção dos ovos por fêmeas acasaladas de *T. absoluta* na segunda geração após criadas em *S. lycopersicon* subamostra BGH 1497, depositados em folhas de BGH 1497 e variedade Santa Clara. A porcentagem de ovos de *T. absoluta* depositados não diferiu entre os tratamentos ( $F_{1,56}=0.0239$ ;  $p=0.877$ ). Viçosa, MG.

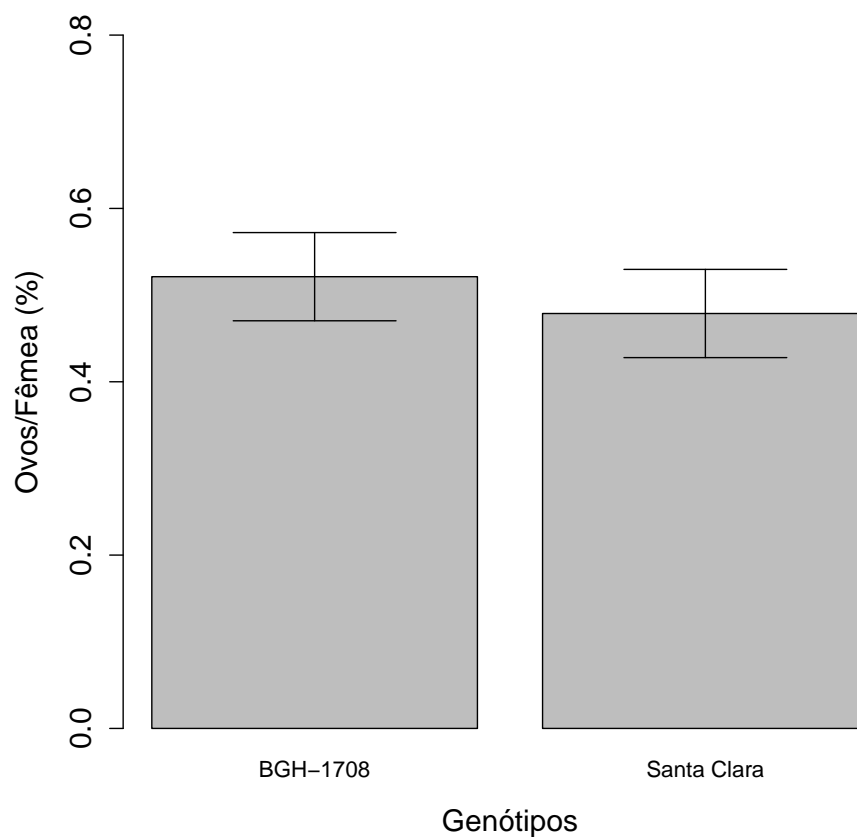


Figura 9: Proporção dos ovos por fêmeas acasaladas de *T. absoluta* após a décima quinta geração criadas em *S. lycopersicon* subamostra BGH 1708, depositados em folhas de BGH 1708 e variedade Santa Clara. A porcentagem de ovos de *T. absoluta* depositados não diferiu entre os tratamentos ( $F_{1,66}=0.0944$ ;  $p=0.759$ ). Viçosa, MG

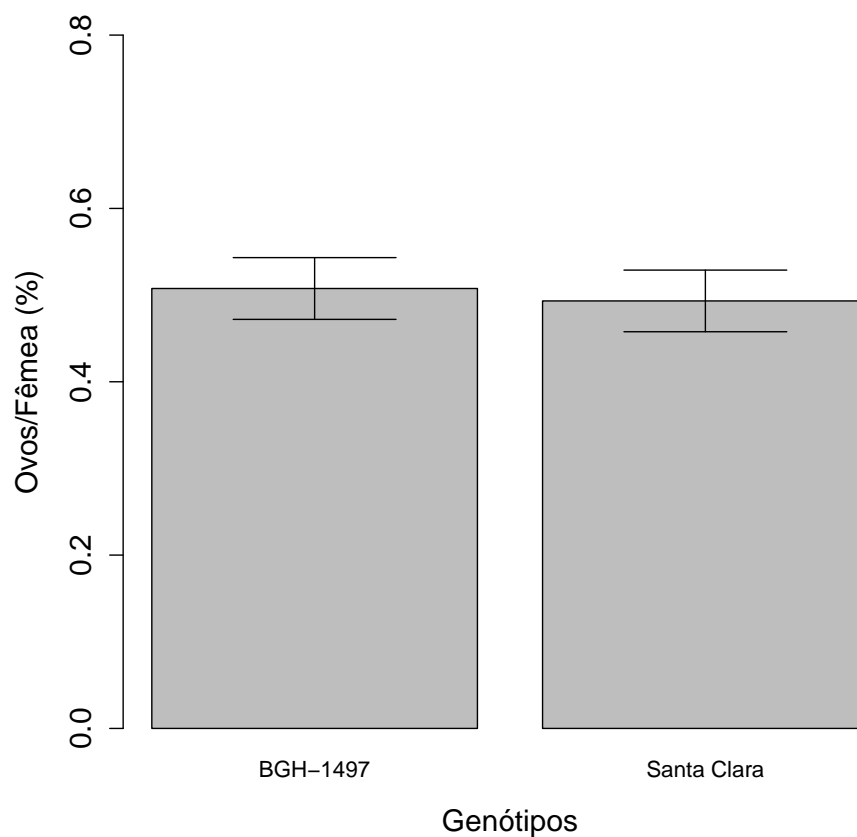


Figura 10: Proporção dos ovos por fêmeas acasaladas de *T. absoluta* após a décima quinta geração criadas em *S. lycopersicon* subamostra BGH 1497, depositados em folhas de BGH 1497 e variedade Santa Clara. A porcentagem de ovos de *T. absoluta* depositados não diferiu entre os tratamentos ( $F_{1,78}=0.3119$ ;  $p=0.578$ ). Viçosa, MG.

### 3.1.5 Primeira geração de *Tuta absoluta* em *Solanum lycopersicon* variedade Santa Clara após passarem quinze gerações em subamostra BGH 1708 e BGH 1497

A preferência das fêmeas de *T. absoluta* provindas da população de BGH 1708 por locais de oviposição foi maior por folíolos deste genótipo ( $F_{1,26}=8.878$ ;  $p=0.006$ ; Fig 11), mesmo após uma geração em variedade Santa Clara. As fêmeas provindas da população de BGH 1497 após uma geração na planta hospedeira da variedade Santa Clara não demonstrou preferência ovipositando indiscriminadamente nos genótipos variedade Santa Clara e BGH 1497 ( $F_{1,42}=0.022$ ;  $p=0.882$ ; Fig 12).

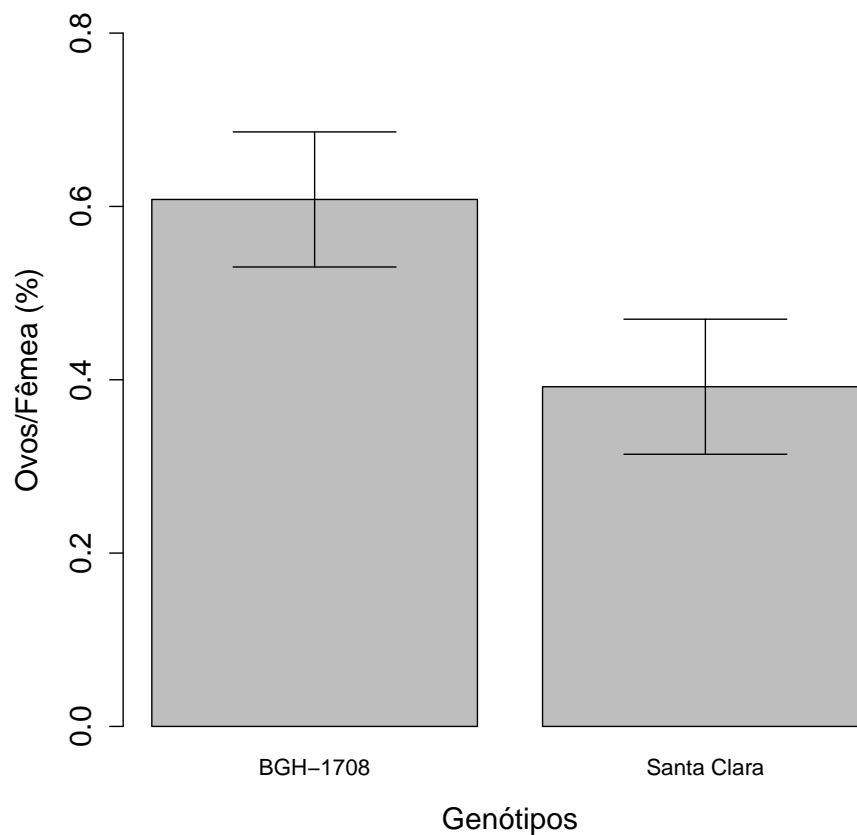


Figura 11: Proporção dos ovos por fêmeas acasaladas de *T. absoluta* depositados em folhas de *S. lycopersicon* subamostra BGH 1708 e variedade Santa Clara. Fêmeas foram utilizadas após uma geração criadas em variedade Santa Clara, provindas de uma população estabelecida em tomates da subamostra BGH 1708. A porcentagem de ovos de *T. absoluta* depositados diferiu entre os tratamentos ( $F_{1,26}=8.878$ ;  $p=0.006$ ). Viçosa, MG.

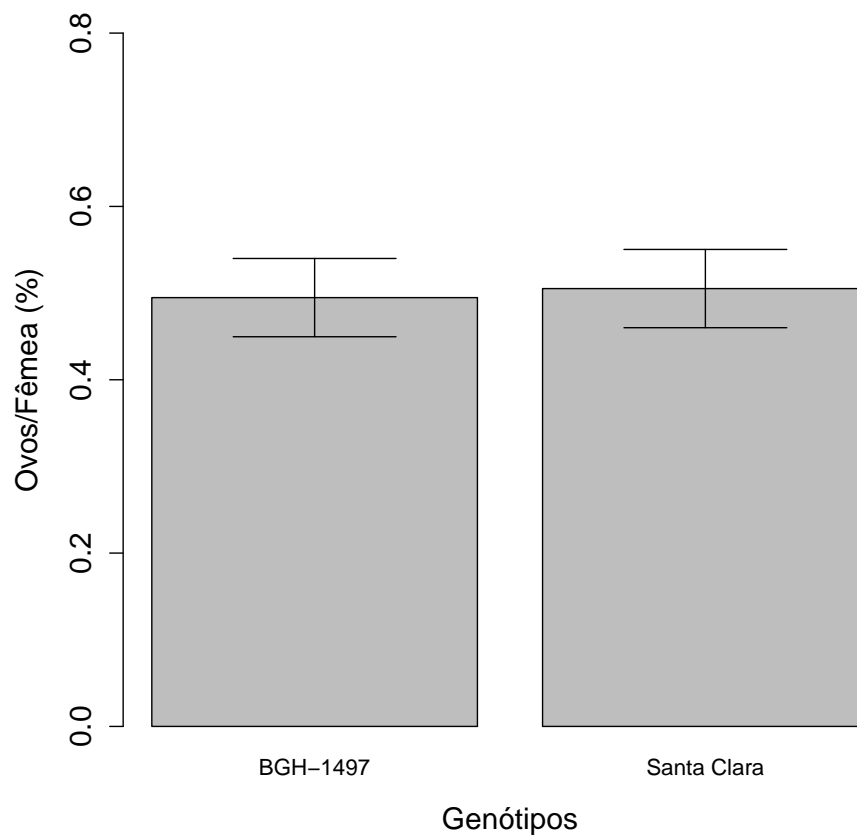


Figura 12: Proporção dos ovos por fêmeas acasaladas de *T. absoluta* depositados em folhas de *S. lycopersicon* subamostra BGH 1497 e variedade Santa Clara. Fêmeas foram utilizadas após uma geração criadas em variedade Santa Clara, provindas de uma população estabelecida em tomates da subamostra BGH 1497. A porcentagem de ovos de *T. absoluta* depositados não diferiu entre os tratamentos ( $F_{1,42}=0.022$ ;  $p=0.882$ ). Viçosa, MG.

## 4 DISCUSSÃO

*Tuta absoluta* é uma mariposa oligófaga, e dentre os genótipos de *Solanum* estudados neste trabalho, possui diferenças em seu desempenho (Oliveira, 2004; Castro Antônio, 2006). Como a qualidade do recurso tem grande importância para Princípio de Seleção de Hospedeiro de Hopkins (PSHH) e do Novo-Princípio de Seleção de Hospedeiro de Hopkins (Novo-PSHH), os três genótipos estudados foram escolhidos para representar hospedeiros suscetível (variedade Santa Clara) e resistentes (subamostra BGH 1497 e BGH 1708), aumentando assim o potencial de um resultado positivo de aprendizagem. O contraste na qualidade dos hospedeiros permite inferir que se houver escolha por um hospedeiro com algum deterrente, por exemplo, poderíamos confirmar ser resultado de uma retenção de memória.

Não houve discriminação na escolha de oviposição independente do genótipo em que as larvas estavam sendo criadas na primeira geração (Fig. 3, 4, 5 e 6). Sabe-se que fêmeas buscam locais de oviposição levando em consideração o risco de predação e a qualidade do hospedeiro para maximizar o desenvolvimento de sua prole (Thompson & Pellmyr, 1991; Schoonhoven *et al.*, 1998; Awmack & Leather, 2002). Diversos estudos têm enfatizado a importância adaptativa do comportamento de fêmeas de ovipositar em diferentes genótipos. Testando a hipótese de “processamento da informação”, Janz & Nylin (1997) demonstraram que existe um custo elevado de uma fêmea especialista discriminar genótipos de baixa e alta qualidade nutricional. Neste contexto, para que haja maximização do desempenho da prole supõe-se que o mais importante é a fêmea se orientar pela abundância de plantas e o tempo

disponível para oviposição do que pela qualidade da planta. Considerando isso, essa hipótese também poderia explicar o fato das fêmeas de *T. absoluta* terem ovipositado em todos os genótipos.

Independente dos genótipos em que as larvas foram criadas não foram encontrados efeito do condicionamento na primeira geração, ou seja, esses resultados não dão suporte ao PSHH, ao Novo-PSHH e a Hipótese do Legado Químico. Em outras palavras não ocorreu um condicionamento pré-imaginal e imaginal.

Outros estudos também falharam em encontrar qualquer tipo de suporte para o Princípio de Seleção de Hospedeiro de Hopkins (Tabashnik *et al.*, 1981; Williams, 1983; van Emden *et al.*, 1996; Rojas & Wyatt, 1999; Solarz & Newman, 2001; Kerpel & Moreira, 2005; Janz *et al.*, 2009). Em contrapartida um elevado números de trabalhos encontraram efeitos de experiência larval no padrão de oviposição do adulto (Anderson *et al.*, 1995; Rietdorf & Steidle, 2002; Akhtar & Isman, 2003; Gandolfi *et al.*, 2003; Chow *et al.*, 2005; Hora *et al.*, 2005; Olsson *et al.*, 2006; Facknath & Wright, 2007). Nesses trabalhos os estudos foram realizados tentando dar suporte ao PSHH e muitas vezes afirmaram encontrar suporte para este mas não levaram em consideração o Novo-PSHH, ou seja mascarando dessa forma o condicionamento pré-imaginal através de um condicionamento imaginal.

Na população da subamostra BGH 1497 nos testes de segunda e décima quinta geração também não foram encontrados nenhum condicionamento em *T. absoluta* (Fig. 8 e 10). Nessa população mesmo várias gerações não foram suficientes para retenção de uma memória ou uma indução de preferência.

Stephens (1993) examinou quando seria vantajoso um inseto ter mudanças comportamentais via aprendizado dentro da extensa variabilidade ambiental existente, e com essa variabilidade em diferentes escalas de tempo. Discutiu que em uma perspectiva geral o aprendizado é favorecido quando o ambiente é previsível

dentro da vida do indivíduo, mas imprevisível entre uma geração e a próxima. No caso de *T. absoluta* tanto inter quanto intra gerações o ambiente foi completamente previsível o que pode ter agido contra a aprendizagem nesse inseto.

Aprendizado pode ser vantajoso para espécies polípagas se restrições neurológicas limitarem a quantidade de informações que podem ser processadas a cerca de uma planta hospedeira adequada. Generalistas têm sacrificado algumas informações de hospedeiros satisfatórios como um resultado do aumento da gama de hospedeiros (Janz & Nylin, 1997), que podem chegar através de restrições neurológicas no processamento da informação (isto é, o total de informação de disponibilidade de diferentes sítios de oviposição satisfatórios que podem ser processados pelo sistema nervoso central do inseto) (Bernays, 1998). Tais restrições podem aumentar a vantagem de aprendizagem com o aumento da gama de hospedeiros (Zalucki *et al.*, 1994). Entretanto, Lepidoptera oligóficos, tal como a traça das crucíferas, também mostram aprendizagem em seu comportamento de oviposição

O aprendizado não tem sido observado em todas as espécies de Lepidoptera. A ausência de aprendizado foi encontrada no comportamento de oviposição de três espécies de lepidópteros, *Euphydryas editha* (Parmesan *et al.*, 1995), *Papilio polyxenes* (Heinz & Feeny, 2005) e *Heliconius erato* (Kerpel & Moreira, 2005).

Na população da subamostra BGH 1708 nos testes de segunda geração foi encontrada uma maior porcentagem de ovos nesse genótipo comparado com a variedade Santa Clara (Fig. 7). Essa população pode ter passado por um processo de habituação, pois começou a preferir o genótipo resistente onde estava sendo criado. Como a especificidade de aceitação das plantas por insetos herbívoros é determinada predominantemente pela ocorrência de metabólitos secundários que muitas vezes inibe a alimentação, a habituação a deterrentes age modificando o comportamento a

medida que esse estímulo é oferecido repetidas vezes ao inseto, induzindo assim uma nova preferência (Bernays & Chapman, 1994; Schoonhoven *et al.*, 2005).

Essa possível habituação não foi vista em fêmeas da décima quinta geração (Fig. 9). Uma provável explicação seria o fato de que todo condicionamento tem um tempo de retenção de memória, assim pode ocorrer uma nova modificação, ou simplesmente ser perdido.

Fisiologicamente a habituação pode envolver persistentes mudanças sinápticas em um específico caminho neural do sistema nervoso central. Essa habituação pode ser a curto prazo, onde ocorre uma diminuição na liberação de neurotransmissores de particulares caminhos sinápticos, ou a longo prazo, onde pode ocorrer uma diminuição na produtividade de neurotransmissores ou diminuição na zona sináptica (Schoonhoven *et al.*, 2005).

Mas surpreendentemente quando essa população após quize gerações passou a ser criada novamente em Santa Clara e foram feitos novos testes de oviposição, fêmeas preferiram ovipositar em BGH 1708 (Fig. 11). Enquanto em fêmeas advindas da população de BGH 1497 mantiveram o padrão de ovipositar indiscriminadamente (Fig. 12).

A população criada em BGH 1708 poderia ter passado por um processo de seleção, dessa forma corroborariam com os resultados encontrados quando esta população voltou para variedade Santa Clara e continuou a preferir BGH 1708. Mas isso não é provável de ter ocorrido já que este padrão não foi encontrado quando testados os indivíduos da décima quinta geração. Provavelmente ocorreu um condicionamento que foi perdido durante as gerações, já que o ambiente ficou estável durante quinze gerações, e quando estes indivíduos se encontraram em uma planta hospedeira diferente o condicionamento agiu novamente, demonstrando preferência pelo hospedeiro anterior.

Proffit *et al.* (2011) realizando experimentos com testes de oviposição e túnel de vento concluíram que voláteis das folhas de tomate são pistas essenciais na procura por hospedeiros e para oviposição em *T. absoluta*. Nos testes de oviposição encontraram que voláteis das folhas do tomate sozinhos eliciam uma resposta de discriminação entre diferentes variedades de tomates por *T. absoluta*, mas que o contato com a folha significativamente aumentou o número de ovos colocados.

No presente trabalho foram utilizados apenas teste de oviposição de confinamento, neste ambiente os voláteis dos dois genótipos testados se confundem e não é possível assim que *T. absoluta* se oriente por estes. Um outro modelo experimental poderia elucidar melhor essa escolha, pela separação dos voláteis de cada genótipo a realização de experimentos de atração em túnel de vento.

A diferença de resultados encontrados entre as duas populações criadas em genótipos resistentes (BGH 1497 onde não foi encontrado nenhum condicionamento e nenhum padrão de preferência de oviposição, e BGH 1708 onde foram encontrados indícios de aprendizagem via habituação), pode ser dado ao fato de que *T. absoluta* discrimine menos a subamostra BGH 1497 da variedade Santa Clara. Maiores informações sobre o perfil químico de cada genótipo seria de grande importância para visualizar essa diferença de resultados encontrados em cada população.

Assim de uma maneira geral podemos supor que *T. absoluta* não demonstra aprendizado. Os estudos anteriores que avaliaram a preferência de *T. absoluta* a diferentes genótipos do tomateiro, onde estes foram criados em variedade Santa Clara, como Ataíde (2009), não tiveram seus resultados mascarados por aprendizagem.

## Anexos

### Protocolo de Criação de *Tuta absoluta*

Os ovos para o início da criação foram transferidos juntamente com as folhas de tomate da variedade Santa Clara para gaiolas de madeira com armação de tela, medindo 30x20x30 e acondicionadas em um sala com temperatura de  $(25\pm 2^\circ\text{C})$ , umidade relativa de  $70\pm 10\%$  e fotofase de 12 horas. Após a eclosão, as lagartas foram alimentadas com folhas novas desta mesma variedade, substituídas periodicamente sempre que necessário. Na criação de *T. absoluta*, as lagartas foram mantidas em folhas de tomateiro com os pecíolos imersos em frascos de vidro contendo água com solução nutritiva "ouro verde" (na proporção recomendada pelo fabricante - 7g/L), para manter o turgor das folhas. Ao envelhecerem e se tornarem inadequadas para a alimentação, as folhas foram dispostas no fundo da gaiola de madeira, permitindo a migração das lagartas para o material renovado. Cerca de 7 a 11 dias após a eclosão das lagartas, finda a fase larval e considerando que as lagartas têm o hábito de abandonar as folhas verdes e buscar as folhas secas para empupar, as folhas secas foram cuidadosamente retiradas da gaiola. Após a triagem das folhas, as pupas foram cuidadosamente retiradas de dentro das folhas e sexadas segundo método preconizado por Coelho & França (1987). Estas foram enviadas para uma outra sala de criação, sem presença de qualquer tipo de odor proveniente de plantas e as pupas macho e

fêmea foram colocadas em gaiolas separadas. Dentro de cada gaiola foi fornecida solução açucarada (10%).

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Akhtar, Y. & Isman, M. B. (2003). Larval exposure to oviposition deterrents alters subsequent oviposition behavior in generalist, *Trichoplusia ni* and specialist, *Plutella xylostella* moths. *Journal of Chemical Ecology*, 29, 1853–1870.
- Anderson, P.; Hilker, M. & Lofqvist, J. (1995). Larval diet influence on oviposition behaviour in *Spodoptera littoralis*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 74, 71–82.
- Ataíde, L. M. S. (2009). *Fatores químicos e comportamentais envolvidos na escolha de genótipos de Solanum lycopersicon por fêmeas de Tuta absoluta*. Ph.D. thesis, Universidade Federal de Viçosa.
- Awmack, C. & Leather, S. (2002). Host plant quality and fecundity in herbivorous insects. *Annual Review Of Entomology*, 47, 817–844.
- Barron, A. B. (2001). The life and death of hopkins’ host selection principle. *Journal of Insect Behaviour*, 14, 725–737.
- Barron, A. B. & Corbet, S. A. (1999). Pre-imaginal conditioning in drosophila revisited. *Animal Behaviour*, 58, 621–628.
- Bernays, E. (1998). The value of being a resource specialist: behavioral support for a neural hypothesis. *The American Naturalist*, 151, 451–464.
- Bernays, E. A. (1995). *Chemical Ecology of Insect 2*, Chapman & Hall, London, chap. Effects of experience on host-plant selection. pp. 45–64.

- Bernays, E. A. & Chapman, R. F. (1994). *Host-plant selection by phytophagous insects*. Chapman & Hall.
- Blackiston, D. J.; Casey, E. S. & Weiss, M. R. (2008). Retention of memory through metamorphosis: Can a moth remember what it learned as a caterpillar? *Plos One*, 3, e1736.
- Castro Antônio, A. (2006). *Herança Genética da resistência a Tuta absoluta em acessos de tomateiro do Banco de Germoplasma de Hortaliças da UFV*. Ph.D. thesis, Universidade Federal de Viçosa.
- Caubet, Y. & Jaisson, P. (1991). A post-eclosion early learning involved in host recognition by *Dinarmus basalis* rondani (hymenoptera: Pteromalidae). *Animal Behaviour*, 42, 143–153.
- Chow, J. K.; Akhtar, Y. & Isman, M. B. (2005). The effects of larval experience with a complex plant latex on subsequent feeding and oviposition by the cabbage looper moth: *Trichoplusia ni* (lepidoptera: Noctuidae). *Chemoecology*, 15, 129–133.
- Coelho, M. D. F. & França, F. H. (1987). Biology, larva chaetotaxy and description of the pupa and adult of a tomato pinworm. *Pesquisa Agropecuaria Brasileira*, 22, 129–135.
- Corbet, S. A. (1985). Insect chemosensory responses: a chemical legacy hypothesis. *Ecological Entomology*, 10, 143–153.
- Dethier, V. G. (1954). Evolution of feeding preferences in phytophagous insects. *Evolution*, 8, 33–54.
- Dethier, V. G. (1982). Mechanism of host-plant recognition. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 31, 49–56.

- Ecole, C. C.; Picanço, M. C.; Jham, G. N. & Guedes, R. N. C. (1999). Variability of *Lycopersicon hirsutum* f. *typicum* and possible compounds involved in its resistance to *Tuta absoluta*. *Agricultural and Forest Entomology*, 1, 249–254.
- Ecole, C. C.; Picanço, M. C.; Moreira, M. D. & Magalhães, S. T. (2000). Componentes químicos associados à resistência de *Lycopersicon hirsutum* f. *typicum* a *Tuta absoluta* meyrick (lepidoptera: Gelechiidae). *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil*, 29, 327–337.
- Facknath, S. & Wright, D. J. (2007). Is host selection in leafminer adults influenced by pre-imaginal or early adult experience? *Journal of Applied Entomology*, 131, 505–512.
- Fenemore, P. G. (1988). Host-plant location and selection by adult potato oth, *Phthorimaea-Operculella* (lepidoptera: Gelechiidae) - a review. *Journal of Insect Physiology*, 34, 175–177.
- Gandolfi, M.; Mattiacci, L. & Dorn, S. (2003). Preimaginal learning determines adult response to chemical stimuli in a parasitic wasp. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences*, 270, 2623–2629.
- Giustolin, T. A.; Vendramim, J. D. & Parra, J. R. P. (2002). Número de ínstares larvais de *Tuta Absoluta* (meyrick) em genótipos de tomateiro. *Scientia Agricola*, 59, 393–396.
- Heinz, C. & Feeny, P. (2005). Effects of contact chemistry and host plant experience in the oviposition behaviour of the eastern black swallowtail butterfly. *Animal behaviour*, 69, 107–115.

- Hora, K. H.; Roessingh, P. & Menken, S. B. J. (2005). Inheritance and plasticity of adult host acceptance in *Yponomeuta* species: implications for host shifts in specialist herbivores. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 115, 271–281.
- Jaenike, J. (1983). Induction of host preference in *Drosophila melanogaster*. *Oecologia*, 58, 320–325.
- Jaenike, J. (1988). Effects of early adult experience on host selection in insects: Some experimental and theoretical results. *Journal of Insect Behavior*, 1, 3–15.
- Janz, N. & Nylin, S. (1997). The role of female search behaviour in determining host plant range in plant feeding insects: a test of the information processing hypothesis. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 264, 701.
- Janz, N.; Soderlind, L. & Soren, N. (2009). No effect of larval experience on adult host preferences in *Polygonia c-album* (lepidoptera: Nymphalidae): on the persistence of hopkinshost selection principle. *Ecological Entomology*, 34, 50–57.
- Jermey, T. (1987). *Perspectives in Chemoreception and Behavior*, Springer-Verlag, New York, chap. The role of experience in the host selection of phytophagous insects. pp. 143–157.
- Kerpel, S. M. & Moreira, G. R. P. (2005). Absence of learning and local specialization on host plant selection by *Heliconius erato*. *Journal of Insect Behavior*, 18, 433–452.
- Leite, G. L. D.; Picanço, M. C.; Guedes, R. N. C. & Zanuncio, J. C. (2001). Role of plant age in the resistance of *Lycopersicon hirsutum* f. glabratum to the tomato leaf miner *Tuta absoluta* (lepidoptera: Gelechiidae). *Scientia Horticulturae*, 89, 103–113.

- Li, Y. H. & Liu, S. S. (2004). Learning in phytophagous insects. *Acta Entomologica Sinica*, 47, 722–729.
- Miranda, M.; Picanço, M.; Zanuncio, J. & Guedes, R. (1998). Ecological life table of *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae). *Biocontrol Science and Technology*, 8, 597–606.
- Oliveira, F. A. (2004). *Antixenose em acessos de tomateiro do Banco de Germoplasma de Hortaliças da UFV a Tuta absoluta e suas possíveis causas químicas*. Ph.D. thesis, Universidade Federal de Viçosa.
- Olsson, P. O. C.; Anderbrant, C. & Lofstedt, C. (2006). Experience influences oviposition behaviour in two pyralid moths, *Ephestia cautella* and *Plodia interpunctella*. *Animal Behaviour*, 72, 545–551.
- Panda, N. & Kush, G. S. (1995). *Host plant resistance to insects*. CAB International.
- Papaj, D. R. & Prokopy, R. J. (1989). Ecological and evolutionary aspects of learning in phytophagous insects. *Annual Review of Entomology*, 34, 315–359.
- Parmesan, C.; Singer, M. & Harris, I. (1995). Absence of adaptive learning from the oviposition foraging behaviour of a checkerspot butterfly. *Animal Behaviour*, 50, 161–175.
- Proffitt, M.; Birgersson, G.; Bengtsson, M.; Reis, R.; Witzgall, P. & Lima, E. (2011). Attraction and oviposition of *Tuta absoluta* females in response to tomato leaf volatiles. *Journal of Chemical Ecology*, 37, 565–574.
- R Development Core Team (2009). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0.

- Ramaswamy, S. B. (1988). Host finding by moths: Sensory modalities and behaviours. *Journal of Insect Physiology*, 34, 235–249.
- Ray, S. (1999). Survival of olfactory memory through metamorphosis in the fly *Musca domestica*. *Neuroscience Letters*, 259, 37–40.
- Renwick, J. A. A. & Chew, F. S. (1994). Oviposition behavior in lepidoptera. *Annual Review of Entomology*, 39, 377–400.
- Rietdorf, K. & Steidle, J. L. M. (2002). Was hopkins right? influence of larval and early adult experience on the olfactory response in the granary weevil *Sitophilus granarius* (coleoptera, curculionidae). *Physiological Entomology*, 27, 223–227.
- Rojas, J. C. & Wyatt, T. D. (1999). The role of pre- and post-imaginal experience in the host-finding and oviposition behaviour of the cabbage moth. *Physiological Entomology*, 24, 83–89.
- Schoonhoven, L. M.; Jermy, T. & van Loon, J. J. A. (1998). *Insect-Plant Biology: from Physiology to Evolution*. Chapman & Hall, London.
- Schoonhoven, L. M.; van Loon, J. J. A. & Dicke, M. (2005). *Insect-Plant Biology*. Oxford University Press.
- Solarz, S. L. & Newman, R. M. (2001). Variation in host plant preference and performance by the milfoil weevil, *Euhrychiopsis lecontei* dietz, exposed to native and exotic watermilfoils. *Oecologia*, 126, 66–75.
- Stephens, D. (1993). *Insect learning: ecological and evolutionary perspectives*, Springer, chap. Learning and behavioral ecology: incomplete information and environmental predictability. pp. 195–218.

- Suinaga, F. A.; Picanço, M.; Jham, G. N. & Brommonschenkel, S. H. (1999). Causas químicas de resistência de *Lycopersicon peruvianum* (L.) a *Tuta absoluta* (meyrick) (lepidoptera: Gelechiidae). *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil*, 28, 313–321.
- Suinaga, F. A.; Picanço, M. C.; Moreira, M. D.; Semeão, A. A. & de Magalhães, S. T. V. (2004). Resistência por antibiose de *Lycopersicon peruvianum* traça do tomateiro. *Horticultura Brasil*, 22, 281–285.
- Tabashnik, B. E.; Wheelock, H.; Rainbolt, J. D. & Watt, W. B. (1981). Individual variation in oviposition preference in the butterfly *Colias eurytheme*. *Oecologia*, 50, 225–230.
- Thomazini, A. P. B. W.; Vendramim, J. D.; Brunherotto, R. & Lopes, M. T. R. (2001). Efeito de genótipos de tomateiro sobre a biologia e oviposição de *Tuta absoluta* (meyrick) (lepidoptera: Gelechiidae). *Neotropical Entomology*, 30, 283–288.
- Thompson, J. & Pellmyr, O. (1991). Evolution of oviposition behavior and host preference in lepidoptera. *Annual Review of Entomology*, 36, 65–89.
- Tully, T.; Cambiazo, V. & Kruse, L. (1994). Memory through metamorphosis in normal and mutant *Drosophila*. *Journal of Neuroscience*, 14, 68–74.
- van Emden, H. F.; Sponagl, B.; Baker, T.; Ganguly, S. & Douloumpaka, S. (1996). Hopkins "host selection principle", another nail in its coffin. *Physiological Entomology*, 21, 325–328.
- West, S. A. & Cunningham, J. P. (2002). A general model for host plant selection in phytophagous insects. *Journal of theoretical biology*, 214, 499–513.

- Williams, K. S. (1983). The coevolution of *Euphydryas chalcedona* and their larval host plants. iii. oviposition behavior and host plant quality. *Oecologia*, 56, 336–340.
- Zalucki, M.; Murray, D.; Gregg, P.; Fitt, G.; Twine, P. & Jones, C. (1994). Ecology of *Helicoverpa armigera* (Hübner) and *H. punctigera* (Wallengren) in the inland of Australia: larval sampling and host plant relationships during winter and spring. *Australian journal of zoology*, 42, 329–346.