

WELLINGTON GARCIA CAMPOS

CICLOS PREVISÍVEIS EM POPULAÇÕES DE INSETOS
HERBÍVOROS E SUAS CAUSAS

Tese apresentada à Universidade
Federal de Viçosa, como parte das
exigências do Programa de Pós-
Graduação em Entomologia, para
obtenção do título de “Doctor Scientiae”.

VIÇOSA
MINAS GERAIS– BRASIL
2001

WELLINGTON GARCIA CAMPOS

CICLOS PREVISÍVEIS EM POPULAÇÕES DE INSETOS
HERBÍVOROS E SUAS CAUSAS

Tese apresentada à Universidade
Federal de Viçosa, como parte das
exigências do Programa de Pós-
Graduação em Entomologia, para
obtenção do título de “Doctor Scientiae”.

APROVADA: 10 de agosto de 2001

Prof. Marcelo Coutinho Picanço
(Conselheiro)

Prof. Og Francisco Fonseca de Souza
(Conselheiro)

Prof. Carlos Frankl Sperber

Dra. Madelaine Venzon

Prof. José Henrique Schoereder
(Orientador)

AGRADECIMENTOS

À Fundação de Ensino Superior de São João del Rei (FUNREI) pelo total apoio e incentivo. À Universidade Federal de Viçosa (UFV) pelas excelentes condições oferecidas para o desenvolvimento dos trabalhos de campo e de laboratório. À Comissão orientadora, Profs. José Henrique, Marcelo Picanço e Og de Souza pelo apoio incondicional, sugestões, ensinamentos e principalmente amizade. Ao Prof. Carlos Sperber e Dra. Madelaine Venzon pela leitura crítica e minuciosa do trabalho. À colega Profa. Angela M. Gattás Hallak por ter prontamente assumido boa parte dos meus encargos acadêmicos na FUNREI durante meu afastamento. Aos Drs. Agenor Mafra-Neto e Evaldo Vilella pelas armadilhas e pastilhas com ferômonio. Aos Profs. José Henrique, Marcelo Picanço, Carlos Sperber, Evaldo Vilela, José Cola e Og de Souza por terem gentilmente permitido o uso irrestrito de seus laboratórios, equipamentos e/ ou materiais. Às agências de fomento PICDT/ FUNREI/ CAPES, CNPq e FAPEMIG pelo indispensável apoio financeiro ao treinamento e ao projeto de pesquisa.

ÍNDICE

	Página
RESUMO.....	v
ABSTRACT	vii
INTRODUÇÃO.....	GERAL 1
CAPÍTULO 1. Performance alimentar de um inseto folívoro oligófago em relação ao desenvolvimento da planta hospedeira efêmera	
1. Introdução.....	2
2. Material e Métodos.....	3
2.1. O herbívoro e a planta.....	4
2.2. As plantas e os insetos utilizados.....	4
2.3. A criação do inseto em laboratório com folhas destacadas de plantas de idades.....	5
3. Resultados.....	6
4. Discussão.....	9
5. Referên cias Bibliográficas.....	12
CAPÍTULO 2. Modulação da habilidade migratória de um inseto folívoro em relação à idade da planta hospedeira efêmera	
1. Introdução.....	15
2. Material e Métodos.....	16
3. Resultados.....	17
4. Discussão.....	18
5. Referências Bibliográficas.....	22
	26

.....	
CAPÍTULO 3. Padrões temporais paralelos na abundância de insetos folívoros durante o desenvolvimento das plantas efêmeras	28
.....	
1. Introdução	29
.....	
2. Material e Métodos	30
.....	
2.1. O sistema herbívoros/ planta.....	30
2.2. As manchas temporárias de recursos.....	30
2.3. As principais mudanças estruturais durante o desenvolvimento das plantas.....	31
2.4. Variações nas densidades populacionais das formas imaturas de <i>P. xylostella</i> e <i>T. ni</i> durante o desenvolvimento das plantas.....	31
2.5. Variação na quantidade de biomassa foliar durante o desenvolvimento da planta	32
2.6. Efeito da qualidade e da quantidade de biomassa da planta sobre as densidades das larvas herbívoras.....	32
3. Resultados	32
.....	
4. Discussão	37
.....	
4.1. O padrão.....	37
4.2. As fontes de variação e o padrão temporal na abundância local dos herbívoros.....	38
4.2.1. Efeitos indiretos da variação estrutural da planta.....	38
4.2.2. Efeitos diretos da variação na qualidade e no tamanho da planta.....	39
4.3. O comportamento seletivo de oviposição intermediando a relação entre a variação na qualidade do recurso e o evento populacional.....	41
4.4. As respostas paralelas dos herbívoros ao desenvolvimento da planta	41
4.5. A generalização do padrão entre monófagos, oligófagos e polífagos.....	42
4.6. O funcionamento das populações de insetos herbívoros nas manchas temporárias de plantas efêmeras.....	44
5. Referências Bibliográficas	45
.....	

CAPÍTULO 4. Sazonalidade em populações tropicais de um inseto herbívoro e sua relação com fluxos imigratórios e a disponibilidade de recursos.....	48
1. Introdução.....	49
2. Material e Métodos.....	51
2.1. O sistema local.....	51
2.2. A amostragem populacional de imaturos e adultos ao longo do tempo.....	51
2.3. Identificação e descrição de padrões de variação temporal nas densidades de imaturos e adultos.....	52
2.4. A imigração como processo iniciador do ciclo populacional.....	52
3. Resultados.....	53
4. Discussão.....	57
4.1. A sazonalidade da população e a disponibilidade do recurso.....	57
4.2. O crescimento previsível da população.....	57
4.2.1. Fatores locais.....	58
4.2.2. Fatores externos.....	59
4.3. O declínio previsível da população.....	60
4.4. A escala espaço-temporal do ciclo sazonal observado localmente.....	61
5. Referências Bibliográficas.....	62
CONCLUSÃO GERAL.....	65

RESUMO

CAMPOS, Wellington Garcia (D.S.). Universidade Federal de Viçosa, agosto de 2001. **Ciclos previsíveis em populações de insetos herbívoros e suas causas**. Orientador: José Henrique Schoereder. Conselheiros: Marcelo Coutinho Picanço e Og Francisco Fonseca de Souza.

O objetivo geral da tese foi responder por que insetos herbívoros apresentam tendências populacionais cíclicas previsíveis. Os três primeiros capítulos tratam dos mecanismos responsáveis por ciclos de colonização/ extinção de pequena escala local, acontecendo em manchas temporárias de recursos, como cultivos agrícolas de plantas efêmeras. O quarto capítulo indica causas de variação populacional cíclica sazonal, ocorrendo na mesma época do ano e provavelmente em escala regional.

Performance alimentar e preferência de oviposição são aspectos da história de vida do indivíduo fundamentais para explicar padrões populacionais em insetos herbívoros. Nós testamos, em laboratório, se o desenvolvimento ontogenético da planta efêmera afeta negativamente a performance do inseto folívoro oligófago *Plutella xylostella* (Lepidoptera). Apesar da planta hospedeira (*Brassica oleraceae* var. *capitata*) produzir folhas novas ao longo de toda a vida, seu amadurecimento aumentou a mortalidade pré-imaginal do herbívoro. Houve ainda redução na velocidade de desenvolvimento das larvas, no peso das pupas e na fecundidade. Portanto, o desenvolvimento da planta foi acompanhado de uma queda na sua qualidade, de modo que o inseto teve sua performance alimentar diminuída (expressa como taxa reprodutiva líquida (R_0) ou como potencial de crescimento populacional (r)). Se não houver outras pressões seletivas mais fortes modulando o comportamento das fêmeas adultas, o resultado da seleção natural poderá ser a preferência de oviposição covariando com a performance alimentar das larvas durante o desenvolvimento da planta. Nós sugerimos que insetos oligófagos, que utilizam plantas efêmeras, devem atacar com mais intensidade as fases jovens e tenras do vegetal, embora elas possam conter mais compostos que são tóxicos para outras espécies.

Em insetos herbívoros, ciclos populacionais de colonização e extinção em manchas temporárias de plantas são dependentes da migração. A migração geralmente requer mais que uma decisão comportamental e envolve também mudanças morfológicas e fisiológicas no indivíduo. No segundo capítulo, nós testamos se insetos usam diretamente o processo de envelhecimento da planta hospedeira para modular sua atividade migratória entre as manchas de recursos. *P. xylostella* foi criada em laboratório com plantas de repolho de diferentes idades. Adultos que passaram a fase larval nas plantas tenras de menor idade

foram inibidos em sua capacidade migratória. Por outro lado, plantas maduras, especialmente suas folhas novas, estimularam o desenvolvimento de características morfológicas e fisiológicas no adulto que geralmente ocorrem em formas migrantes de insetos. Mudanças químicas ontogenéticas e previsíveis na planta poderiam ser usadas como pistas para o herbívoro prever seu futuro ambiente reprodutivo e modular sua atividade migratória ainda durante a fase larval.

No terceiro capítulo, nós investigamos se, em pequenas manchas temporárias de recursos: 1) padrões temporais na abundância local de insetos herbívoros são definidos de baixo para cima na cadeia alimentar, por efeito de mudanças ontogenéticas no tamanho e na qualidade nutricional das plantas; 2) folívoros oligófagos apresentam tendências temporais distintas dos polípagos. Durante o desenvolvimento das plantas hospedeiras (manchas cultivadas de *B. oleraceae* var. *capitata*), larvas da oligófaga *P. xylostella* e da polífaga *Trichoplusia ni* (Lepidoptera) tiveram tendências paralelas de variação na sua abundância local. Os ciclos paralelos de crescimento e declínio nas populações foram explicados, de modo altamente significativo, pelo crescimento das plantas hospedeiras, pela diminuição na sua qualidade nutricional e pela interação das duas variáveis. A preferência de oviposição das mariposas covariou temporalmente com a performance alimentar das larvas e determinou o paralelismo nas flutuações populacionais das duas espécies. Nós discutimos que, durante o desenvolvimento das plantas efêmeras, insetos folívoros monófagos, oligófagos e polípagos devem apresentar uma tendência de flutuação populacional comum, generalizada entre eles. Na mancha temporária de plantas, populações locais de predadores e parasitóides provavelmente acompanham a mesma tendência observada no nível trófico abaixo.

No quarto capítulo, nós perguntamos se ciclos sazonais, e provavelmente regionais, em populações tropicais da cosmopolita *P. xylostella* têm relação com a variação sazonal na disponibilidade de recursos. Também foi investigado se fluxos imigratórios previsíveis são a causa proximal do início dos ciclos de crescimento populacional. Durante três anos, plantas preferidas do inseto foram cultivadas continuamente e irrigadas de modo a sempre haver recurso em abundância. Mesmo assim, houve uma tendência populacional sazonal e a hipótese da disponibilidade de recursos não explica o padrão observado. No começo dos ciclos sazonais, o aumento na densidade de adultos precedeu significativamente o aumento na densidade de imaturos. Parece que *P. xylostella* não sofre diapausa, de modo que fluxos imigratórios foram a causa da fase previsível de crescimento da população. A infestação artificial da área com pupas, durante o outono, quando a população encontrava-se extinta, provocou um ciclo populacional precoce. Portanto, nós assumimos que a época do início dos ciclos é explicada por fatores externos e não necessariamente devida a uma melhoria das condições locais durante o inverno. Hipóteses testáveis também foram sugeridas para explicar

por que cada população sazonal foi incapaz de persistir até um novo fluxo imigratório do ano seguinte.

ABSTRACT

CAMPOS, Wellington Garcia (D.S.). Universidade Federal de Viçosa. August 2001. **Predictable cycles in populations of herbivorous insects and their causes**. Adviser: José Henrique Schoereder. Committee Members: Marcelo Coutinho Picanço and Og Francisco Fonseca de Souza.

The aim of this thesis was to answer why do herbivorous insects show predictable cycles in their populations. In the first three chapters, we dealt with mechanisms behind small-scale cycles in oligophagous and polyphagous species occurring in ephemeral patches of resource, such as agricultural crops. These small-scale cycles of colonization and extinction must be inserted in larger-scale ones. Therefore, in the fourth chapter, we also tried to identify causes of seasonal cycles that occur at roughly the same time of the year and probably in regional scale.

Performance and preference are fundamental life history traits to explain patterns in populations of herbivorous insects. Firstly, we asked whether the alimentary performance of the oligophagous *Plutella xylostella* (Lepidoptera) is negatively affected by the ontogenetic development of its ephemeral host plant (*Brassica oleraceae* var. *capitata*). Although plants produced new leaves along its life, the pre-imaginal survival of the insect was smaller, and its development was slower in mature than younger plants. The aging of the host plant also reduced the pupal weight and the realized fecundity. As the plant aged, individuals had their alimentary performance decreased (measured as net reproductive rate (R_0) or intrinsic rate of increase (r)). If stronger adaptive pressures do not exist, the result of natural selection should be oviposition preference co-varying with alimentary performance during the plant aging. We expect that monophagous and oligophagous insects would attack mainly younger and tender developmental phases of their ephemeral host plants, even though they can have more compounds that are toxic to others species.

Regular cycles of colonization and extinction in ephemeral patches of resource cannot be explained independently of migratory processes. In the second chapter, we tested if insects use the host plant aging to modulate their migratory activity between temporary patches of resources. *P. xylostella* was reared with cabbage of different ages, and adults fed in their larval phase with younger and tender plants seem to be inhibited in their migratory ability. On the other hand, mature plants, especially their new leaves, favored the development of phenotypic traits that are correlated with the migratory activity of insects in general. The low quality and the short persistence of ephemeral mature plant, insufficient for one additional insect generation, should act as a selective pressure favoring migratory ability.

Insects would track ontogenetic chemical changes of the host plant to predict their future reproductive environment and to modulate their migratory ability during the pre-imaginal development. Individuals reared on mature plants will be prepared to migrate as soon as they have emerged from the pupa, without losing their short reproductive lifetime searching through the deteriorated resource patch.

In the third chapter, we investigated whether in small patches of resources: 1) herbivorous insects have temporal population trends defined by bottom-up forces, related to aging of the host plants; 2) oligophagous and polyphagous herbivores have different population trends. Polyphagous larvae of *Trichoplusia ni* (Lepidoptera) and oligophagous larvae of *P. xylostella* had parallel population cycles during the development of the plants in cabbage patches. Oviposition had the same decreasing temporal trend that larval performance. Moths were able to detect ontogenetic differences in plant traits, and the selective oviposition behavior shared by the species determined the parallelism in population trends. However, because young plants are smaller and support fewer individuals than mature ones, populations showed cyclic trends, not decreasing. Populations peaked at medium age plants. In fact, cycle trends in both species were fully explained by the plant growth (increase in size or biomass), by its decreasing quality (measured as insect performance or intrinsic rate of increase (r)), and by the interaction between explanatory variables. We discussed that abundance of monophagous, oligophagous and polyphagous insects show a generalized temporal trend during the development of their ephemeral host plants. In the plant patch, insect parasitoids and predators probably follow the same temporal pattern than their hosts or preys.

In the fourth chapter, we asked if seasonal, and probably also regional, cycles in tropical populations of the cosmopolite *P. xylostella* have causal relationship with seasonal resource availability. We also investigated if a predictable immigration flow is the proximal cause of each cycle of population growth. We cultivated and irrigated their preferred host plants, making resource abundant along the whole year and during three years. Even so, insects had a seasonal population trend. Population always increased rapidly in winter, but it was already extinct again in early summer. Therefore, seasonal resource availability hypothesis could not explain the population pattern. At the beginning of the seasonal cycles, the increase in adult density preceded significantly in time the increase in immature density. *P. xylostella* does not diapause, therefore immigration flow was the cause of the predictable population growth. Artificial infestation (immigration) of the area, during autumn, when the population was extinct, started a precocious population cycle. We assumed that the time when cycles begin is determined by external factors, not necessarily by improvement of local conditions during the tropical winter. We suggested mechanistic and testable hypotheses to

explain why population was unable to persist until the new immigration flow, in the following year.

	INTRODUÇÃO

Biologistas de populações, especialistas no controle de pragas e ambientalistas interessados na preservação e no manejo de espécies silvestres podem ter diferentes motivações para estudar populações, mas a informação ecológica que eles procuram é essencialmente a mesma. A questão que sintetiza suas indagações é por que populações variam em tamanho no espaço e no tempo. O objetivo da Dinâmica de Populações é entender as causas da variação populacional no tempo mas, como uma Ciência, ela deveria procurar explicar padrões ou tendências e não as muitas particularidades e variações em torno delas.

Quanto mais generalizado for o padrão e a sua explicação causal, maior será a capacidade de se prever a natureza e maiores serão as implicações práticas. Assim, o objetivo da Ecologia seria buscar os padrões mais amplos e abrangentes no meio de uma diversidade quase infinita de dinâmicas populacionais. Por exemplo, oscilações na densidade populacional de uma espécie, ocorrendo num determinado lugar, são de interesse se repetidas no tempo e noutras localidades. Seria ainda mais interessante se outras espécies exibirem oscilação similar em diferentes lugares, porque os processos que geram o padrão de variação seriam os mesmos e a explicação do fenômeno alcançaria seu mais alto grau de generalização.

O interesse principal deste trabalho foram os mecanismos responsáveis por oscilações cíclicas em populações de insetos herbívoros. Os objetivos gerais foram 1) identificar e descrever padrões de flutuação populacional em insetos herbívoros e 2) responder por que eles ocorrem. Nos três primeiros capítulos, nós lidamos com mecanismos ou processos responsáveis por ciclos populacionais previsíveis de pequena escala, em manchas temporárias de recursos, como certos cultivos agrícolas. No terceiro capítulo, nós ainda procuramos verificar até que ponto o padrão populacional e a sua explicação causal podem ser generalizadas entre os insetos herbívoros. No quarto capítulo, houve uma mudança de escala na definição dos limites espaço-temporais da população. Nós testamos ou sugerimos hipóteses para explicar ciclos populacionais de ritmo sazonal, ocorrendo regularmente na mesma época do ano e provavelmente com abrangência regional.

**Performance Alimentar de um Inseto Folívoro Oligófago em Relação
ao Desenvolvimento da Planta Hospedeira Efêmera**

RESUMO:

1. Insetos herbívoros podem ser mais abundantes em determinadas fases do desenvolvimento das suas plantas hospedeiras. Uma das causas potenciais da variação na intensidade do ataque são as mudanças ontogenéticas na qualidade do alimento. Nós perguntamos se o desenvolvimento de uma planta efêmera afeta negativamente a performance alimentar de um inseto folívoro oligófago.
2. A especialista em crucíferas *Plutella xylostella* (Lepidoptera) foi criada com a quarta folha expandida de plantas de repolho (*Brassica oleraceae* var. *capitata*) de diferentes idades e com folhas dos três estratos da planta madura.
3. O desenvolvimento das plantas, independentemente delas produzirem folhas novas depois de maduras, aumentou a mortalidade pré-imaginal e reduziu a velocidade de desenvolvimento larval, o peso das pupas e a fecundidade. Se a prole do indivíduo se desenvolvesse no mesmo tipo de recurso que ele, haveria uma tendência decrescente no seu sucesso reprodutivo (R_0) e no potencial de crescimento populacional (r).
4. Na ausência de outras pressões seletivas mais importantes modulando o comportamento das fêmeas adultas, a seleção natural deverá favorecer a preferência de oviposição correlacionando-se positivamente com a performance alimentar das larvas. Neste caso, poderá haver uma diminuição na intensidade de ataque ou na densidade local de larvas durante o desenvolvimento das plantas.
5. Nós discutimos ainda que o envelhecimento das plantas efêmeras deve ser caracterizado por uma diminuição na disponibilidade de nutrientes e por um aumento das defesas quantitativas em todas as suas categorias folhas.

PALAVRAS-CHAVE: Interação inseto-planta, herbivoria, história de vida, sucesso reprodutivo, qualidade do recurso, defesas constitutivas, idade da planta, *Plutella xylostella*.

1. INTRODUÇÃO

Insetos herbívoros podem ser mais abundantes em determinadas fases do desenvolvimento das suas plantas hospedeiras (Kearsley & Whitham 1989, Spiegel & Price 1996, Waltz & Whitham 1997). A explicação causal poderia estar relacionada com mudanças na qualidade do recurso alimentar. O processo de envelhecimento fisiológico das folhas individualizadas (Coley 1980, Raupp & Denno 1983, Larsson & Ohmart 1988, Dodds *et al* 1996) ou da planta como um todo (Wilde *et al* 1969, van Emden & Bashford 1971) podem ser importantes para a performance alimentar e a aptidão darwiniana do herbívoro. Neste caso, padrões temporais de variação na intensidade do ataque por insetos à planta poderiam ser consequência das suas mudanças qualitativas de natureza ontogenética.

A qualidade do tecido vegetal afeta diretamente o consumo alimentar, a sobrevivência e a velocidade de desenvolvimento das larvas dos insetos herbívoros. Através das reservas nutricionais acumuladas nesta fase, o efeito da qualidade do recurso estende-se ao peso e ao tamanho alcançados por pupas e adultos e ainda à sua capacidade reprodutiva, longevidade, morfologia e comportamento (Slansky & Feeny 1977, Larsson & Ohmart 1988, Leather 1990, 1995, Chua 1992, Albert & Bause 1994, Dodds *et al* 1996, Tammaru 1998). Dependendo da intensidade da variação na qualidade do recurso, ela é detectada através de um aumento nas taxas de mortalidade do inseto, mas na maioria das vezes o efeito é subletal (Price *et al* 1980). Ainda assim, os atributos do indivíduo podem ser sintetizados numa taxa reprodutiva líquida (R_o) ou numa taxa de crescimento populacional (r), que incorpora também a velocidade com que o inseto se desenvolve. Assim, a qualidade do recurso alimentar é um conceito amplo o suficiente para abranger todas as características químicas e físicas da planta que interagem para afetar a aptidão darwiniana (fitness) do herbívoro. As taxas R_o ou r podem servir como parâmetros de medida da qualidade do tecido vegetal, da performance alimentar do inseto ou ainda da sua aptidão darwiniana.

Rhoades & Cates (1976) e Feeny (1976) sugeriram que insetos herbívoros com uma dieta restrita deveriam adaptar-se a tecidos novos, mais nutritivos e com mais água, mesmo que geralmente contenham uma maior concentração de defesas tóxicas. Se esta hipótese está correta e aplica-se ao envelhecimento fisiológico da planta efêmera como um todo, e não somente ao envelhecimento da folha individualizada, então espécies monófagas e oligófagas deveriam ter uma performance alimentar inferior sobre plantas hospedeiras

maduras do que nos indivíduos jovens da mesma espécie. Aqui nós testamos se o amadurecimento de uma planta efêmera, independentemente dela produzir folhas novas na maturidade, afeta negativa-mente a performance alimentar de um inseto folívoro oligófago.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. O herbívoro e a planta

Plutella xylostella Linnaeus 1758 (Lepidoptera: Yponomeutidae) é uma espécie oligófaga que utiliza plantas da família Cruciferae (Talekar & Shelton 1993). O repolho (*Brassica oleracea* var. *capitata*) está entre suas plantas preferidas (Araiza *et al* 1990, Abro *et al* 1994), o que permite a pressuposição de que o inseto está bem adaptado à sua exploração (especialista). Além disso, Coleman *et al* (1996) não conseguiram evidências seguras da existência de respostas fenotipicamente induzidas nesta planta (cv. Pixie). Tanto a oligófaga *Pieris brassicae* quanto a polífaga *Spodoptera littoralis* não tiveram o consumo foliar, a taxa de desenvolvimento ou a mobilidade das larvas afetadas por danos prévios à planta, fossem eles provocados artificial-mente ou pelos insetos. Portanto, se durante o desenvolvimento da planta de repolho ocorrem mudanças na sua qualidade nutricional ou em defesas tóxicas contra a herbivoria, é pressuposto que elas sejam de natureza ontogenética ou constitutiva.

2.2. As plantas e os insetos utilizados

As plantas de repolho (cv. Matsukase), usadas no experimento, foram cultivadas em condições de campo, durante o outono. Perto de 1000 mudas com 30 dias de idade foram transplantadas com espaçamento de 0,5 m x 1,0 m, em local rico em matéria orgânica. Lagartas de qualquer espécie e afídeos foram raramente vistos durante todo o ciclo do cultivo. Ainda assim, para evitar respostas induzidas, evitou-se utilizar plantas com insetos. Não foram utilizados inseticidas, herbicidas e adubos químicos, mas o cultivo foi mecanicamente mantido limpo de outras plantas e irrigado quando necessário. As mudas demoraram duas semanas para se recuperar do transplante, quando novas folhas começaram a se expandir. A aglomeração de folhas novas, para formar a cabeça, iniciou-se por volta de sete semanas depois do transplante. Estas folhas enroladas do estrato superior da planta madura eram visualmente diferentes das folhas de plantas jovens. Nesta fase, as folhas expandidas, externas às da cabeça, também adquiriam um aspecto mais

rígido e fibroso. Já as folhas inferiores e mais velhas entravam em processo de senescência e adquiriam uma tonalidade cada vez mais amarelada.

No experimento, foram utilizados insetos provenientes de uma criação mantida em casa-de-vegetação, iniciada com pupas coletadas no campo. A criação era freqüentemente renovada pela introdução de indivíduos do campo. As larvas eram alimentadas com plantas de repolho cultivadas em vasos.

2.3. A criação do inseto em laboratório com folhas destacadas de plantas de diferentes idades

Na casa-de-vegetação, gaiolas teladas recebiam aproximadamente 500 pupas. Após a emergência dos adultos, era inserido um envelope feito de papel toalha, contendo folhas maceradas de repolho. O envelope era oferecido para oviposição ao final da tarde e retirado da casa-de-vegetação no início da manhã seguinte, quando era imediatamente levado para o laboratório. A sala foi climatizada com temperatura constante de $25 \pm 0,5$ °C, fotoperíodo de 14E/10L e umidade relativa do ar de 65 ± 5 %. A iluminação foi feita por quatro lâmpadas fluorescentes de 40W cada.

No laboratório, eram separados nove grupos de 100 a 120 ovos. Os fragmentos do papel toalha com os ovos eram então colocados em placas de Petri, contendo um chumaço de algodão umedecido com água. Dois dias depois, os nove grupos de ovos eram individualmente depositados sobre folhas inteiras e frescas, colhidas das plantas de repolho cultivadas no campo. Os insetos foram sucessivamente criados na quarta folha expandida de plantas de quatro classes etárias distintas, isto é, de 3 a 4, 5 a 6, 7 a 8 e 9 a 10 semanas após o transplante. A estratificação foliar no repolho acontece em plantas maduras, após a formação da cabeça. Portanto, nas plantas da última classe etária, de 9 e 10 semanas, o herbívoro também foi criado com as folhas dos estratos superior e inferior. O estrato inferior compreendeu as folhas senescentes da base da planta e o estrato superior constituiu-se das folhas dobradas e menos pigmentadas da cabeça. Desse modo, nove coortes de ovos ($n = 9$) foram criadas em cada uma das seis diferentes categorias de folhas.

Como as larvas de primeiro ínstar são endofíticas e diminutas, o número de larvas iniciais em cada coorte foi obtido pela dedução do número de ovos inviáveis que restavam nos fragmentos de papel toalha. Logo que as larvas atingiam o segundo ínstar, elas eram transferidas, com pincel de ponta fina, para folhas frescas. Em seguida, as folhas eram trocadas a cada um ou dois dias, até que todas as larvas tivessem empupado. Do total de pupas formadas em cada coorte, eram sexados 18 casais. O dimorfismo sexual em pupas de *P. xylostella* foi ilustrado por Robertson (1939). A discriminação pode ser feita após a remoção do casulo de seda com auxílio de pinças, sob microscópio estereoscópio.

As pupas, sem o casulo, foram pesadas individualmente em balança analítica. Em seguida, cada casal foi colocado em uma caixa de plástico rígido e transparente de 10cm x 10cm x 5 cm. Após a emergência dos adultos, era inserido um fragmento de folha mediana de repolho, lavada com esponja e água corrente. Estes fragmentos foliares sempre pertenceram a plantas de seis a oito semanas de idade, cultivadas em vasos. Não foi oferecido nenhum alimento aos adultos, inclusive água, para não interferir no efeito da qualidade do alimento oferecido às larvas sobre sua subsequente fecundidade e longevidade. O fragmento foliar era retirado e trocado diariamente e os ovos quantificados sob microscópio estereoscópio. Os ovos depositados nas paredes das caixas também eram quantificados e eliminados.

Apenas os 18 casais amostrados em cada coorte foram usados na quantificação do peso médio das pupas e da fecundidade média. Entretanto, todos os indivíduos da coorte foram utilizados para quantificar os percentuais de sobrevivência e a duração média das diferentes fases de desenvolvimento, inclusive da longevidade nos adultos. A taxa reprodutiva líquida (R_0) foi calculada com base no percentual de ovos da coorte inicial que não se desenvolveram até a fase adulta e na fecundidade dos indivíduos sobreviventes. Assim, $R_0 = (\text{fecundidade} - \text{mortalidade pré-imaginal}) / 2$, porque a razão sexual de *P. xylostella* foi de um macho para cada fêmea. Foi utilizada uma equação simples para calcular a taxa de crescimento populacional (r) (veja Howe 1953), onde $r = \log_e R_0 / Gt$, sendo que Gt é o tempo de geração, obtido pela soma do período pré-imaginal mais a metade da longevidade do adulto. As características fenotípicas do inseto foram analisadas por modelagem linear generalizada em função da classe etária da planta e do extrato foliar da planta madura.

3. RESULTADOS

O amadurecimento da planta utilizada na alimentação das larvas afetou todas as características fenotípicas consideradas, mas a intensidade das respostas dependeu do estrato foliar da planta (Tabela 1, Figuras 1 e 2). Ainda que a planta tenha se estratificado depois de madura e continuado a produzir folhas novas, houve uma tendência geral de aumento na duração da fase larval (Figura 1B) e de todo o ciclo de vida do inseto (Figura 1F). Por outro lado, houve uma tendência decrescente na sobrevivência larval (Figura 1A), no peso das pupas (Figura 1CD) e na fecundidade (Figura 1E).

A taxa reprodutiva líquida (R_0), que é o balanço entre a fecundidade e a mortalidade pré-imaginal, apresentou uma tendência decrescente (Figura 2A). As folhas dos estratos mediano e superior permitiram um maior sucesso reprodutivo do que as folhas do estrato inferior. No entanto, nenhuma das três categorias de folhas da planta madura foi qualitativamente superior às folhas tenras das plantas mais jovens (Figura 2A).

A taxa de crescimento populacional (r), que é o balanço entre a fecundidade, mortalidade pré-imaginal e o tempo de geração, também apresentou uma tendência decrescente (Figura 2B). As folhas do estrato mediano permitiram um maior potencial de crescimento populacional que as folhas dos estratos superior e inferior. No entanto, em nenhum dos estratos foliares da planta madura a taxa r foi maior que nas plantas jovens (Figura 2B).

Tabela 1. Análises de covariância (ANCOVAs) de características fenotípicas de *P. xylostella* em função da idade e do estrato foliar da planta hospedeira.

Duração da fase larval	F.V.	G.L.	S.Q.	Q.M.	F	P
	Regressão	3	180,9	60,3	163,3	<0,0001
	Idade	1	101,5	101,5	274,8	<0,0001
	Estrato	2	79,4	39,7	107,5	<0,0001
	Resíduo	49	18,1	0,3693		
	Total	52	199,1			
Sobrevivência larval	F.V.	G.L.	S.Q.	Q.M.	F	P
	Regressão	3	2218,7	739,6	21,9	<0,0001
	Idade	1	1220	1220	36,2	<0,0001
	Estrato	2	998,7	499,4	14,8	<0,0001
	Resíduo	49	1652,1	33,72		
	Total	52	3870,5			
Peso de pupas fêmeas	F.V.	G.L.	S.Q.	Q.M.	F	P
	Regressão	3	2590	863,3	248,8	<0,0001
	Idade	1	1348	1348	388,5	<0,0001
	Estrato	2	1242	621	178,9	<0,0001
	Resíduo	49	169,8	3,47		
	Total	52	2759,3			
Peso de pupas machos	F.V.	G.L.	S.Q.	Q.M.	F	P
	Regressão	3	493,5	164,5	60,1	<0,0001
	Idade	1	201,7	201,7	73,7	<0,0001
	Estrato	2	291,8	145,9	53,3	<0,0001
	Resíduo	49	134,12	2,737		
	Total	52	627,63			
Fecundidade	F.V.	G.L.	S.Q.	Q.M.	F	P
	Regressão	3	27495	9165	36,5	<0,0001
	Idade	1	11886	11886	47,3	<0,0001
	Estrato	2	15609	7804,5	31,1	<0,0001
	Resíduo	49	12312	251,3		
	Total	52	39808			
Duração do Ciclo de Vida	F.V.	G.L.	S.Q.	Q.M.	F	P
	Regressão	3	480,3	160,1	285,1	<0,0001
	Idade	1	234,8	234,8	418,2	<0,0001
	Estrato	2	245,5	122,8	218,7	<0,0001
	Resíduo	49	27,5	0,5615		
	Total	52	507,8			
Taxa reprodutiva líquida (Ro)	F.V.	G.L.	S.Q.	Q.M.	F	P
	Regressão	3	7652	2550,7	70,4	<0,0001
	Idade	1	4098	4098	113,1	<0,0001
	Estrato	2	3554	1777	49,0	<0,0001
	Resíduo	49	1775,2	36,23		
	Total	52	9427,7			
Taxa intrínseca de crescimento (r)	F.V.	G.L.	S.Q.	Q.M.	F	P
	Regressão	3	0,05467	0,018223	327,8	<0,0001
	Idade	1	0,03487	0,03487	627,2	<0,0001
	Estrato	2	0,01980	0,0099	178,1	<0,0001
	Resíduo	49	0,002726	0,00005565		
	Total	52	0,057393			

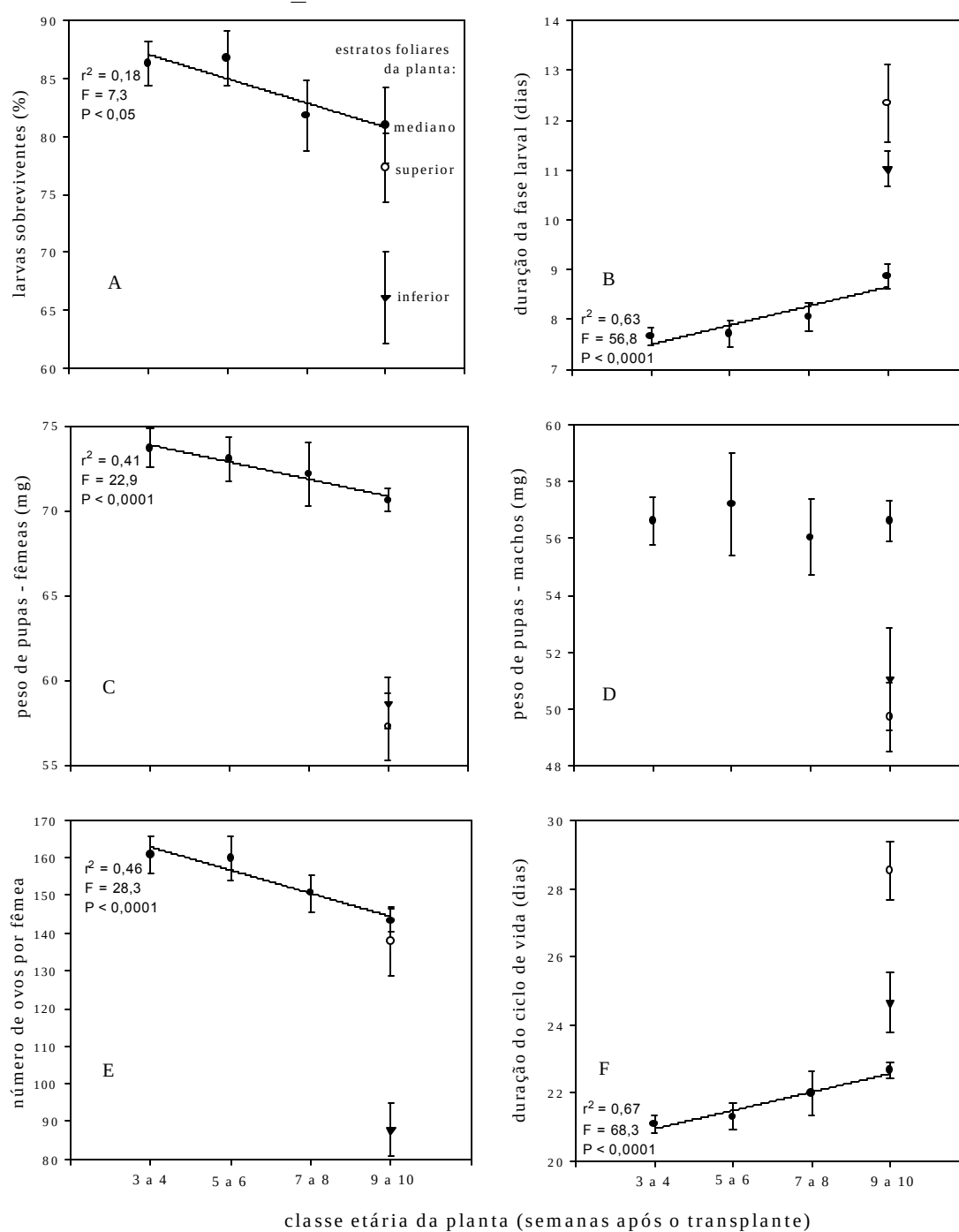


Figura 1. Variação no fenótipo de *P. xylostella* em função da idade da planta na qual as larvas foram alimentadas. O envelhecimento da planta afetou todas as características do inseto, mas a intensidade das respostas dependeu do estrato foliar da planta madura no qual ele foi criado (veja Tabela 1). Ponto e barra indicam média $\pm$ intervalo de confiança a 5% de $n = 9$.

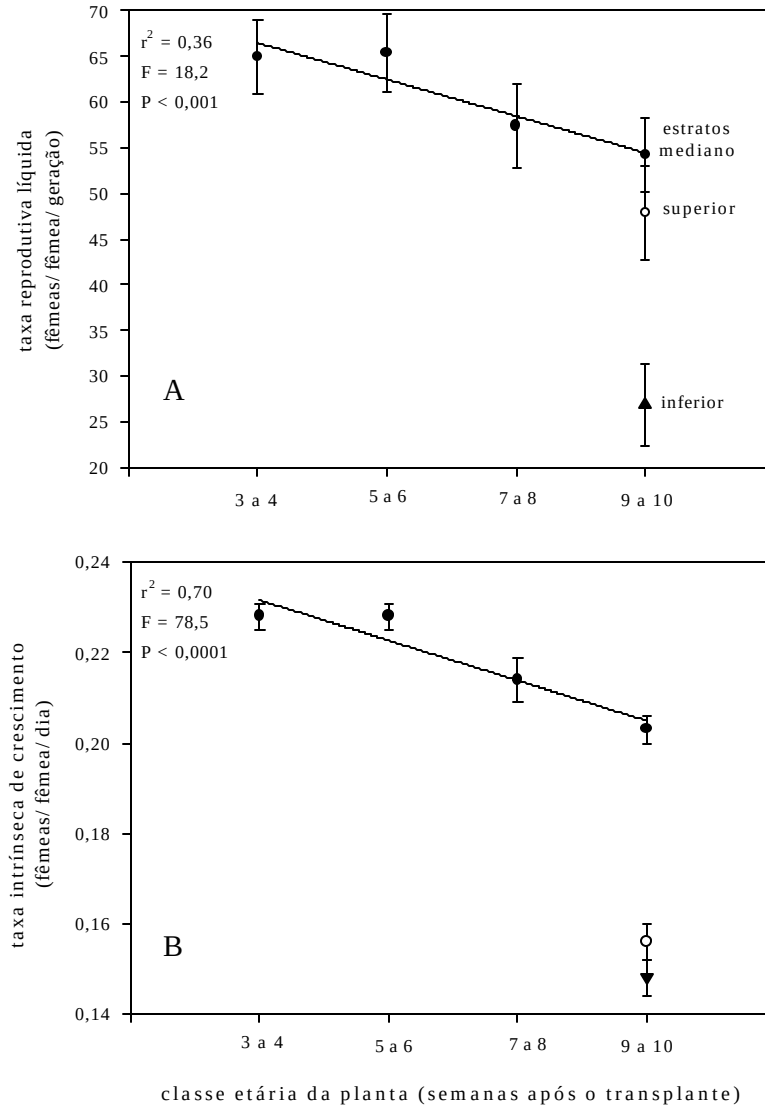


Figura 2. Variação nas taxas: A) reprodutiva líquida (R_0) e B) de crescimento populacional (r) de *P. xylostella* em função da idade da planta de repolho. A intensidade da resposta dependeu do estrato foliar da planta madura no qual o inseto foi criado (veja Tabela 1). Ponto e barra indicam média $\pm$ intervalo de confiança a 5% de $n = 9$.

4. DISCUSSÃO

Tem sido sugerido que os insetos podem compensar a diminuição na disponibilidade de nutrientes no tecido vegetal aumentando a sua taxa de

consumo ou prolongando o seu período alimentar (Slansky & Feeny 1977, Augner 1995). De fato, houve uma tendência de aumento da duração da fase larval com o amadurecimento da planta (Figura 1B). Entretanto, se a hipótese está correta, a compensação de uma provável queda nutricional foi incompleta, já que as reservas acumuladas pelas larvas não parecem ter sido suficientes para assegurar a constância do peso da pupa (Figura 1CD) e da sua subsequente fecundidade (Figura 1E).

A mortalidade larval não foi quantificada por instar mas, com o amadurecimento da planta, ela pode ter aumentado especialmente nas larvas frágeis e endofíticas de primeiro instar. É possível que elas tenham mais dificuldade para penetrar no mesófilo, mastigar e digerir as folhas duras e fibrosas das plantas maduras. De fato, Atwal (1955) notou que larvas de primeiro instar de *P. xylostella* falharam em minar e morreram em fragmentos de folhas maduras e senescentes. Folhas novas do estrato superior de plantas maduras de repolho também podem ser quase dez vezes mais duras que folhas de planta jovens (Broadway & Missurelli 1990). Portanto, o prolongamento da fase larval com o amadurecimento da planta pode ter sido também consequência de um maior obstáculo mecânico a ser vencido pelas larvas menores. Aspectos mecânicos podem ter sido tão importantes para determinar a performance alimentar do inseto quanto variáveis qualitativas de natureza química da planta.

O peso da pupa geralmente correlaciona-se positivamente com a fecundidade (Gilbert 1984, Chua 1992) e ambas de fato covariaram com o amadurecimento da planta (Figura 1C,E). Entretanto, as pupas foram tão leves no estrato superior quanto no inferior, mas tiveram fecundidade significativamente maior no primeiro. O peso de pupas parece inadequado como parâmetro de medida de variação na performance alimentar ou no sucesso reprodutivo de insetos, embora seja muito usado para este propósito. O peso ou tamanho dos indivíduos deveria ser utilizado para estimar a fecundidade somente quando toda a população está exposta às mesmas condições (Leather 1988, Honek 1993).

Durante o desenvolvimento da planta, a performance alimentar ou o sucesso reprodutivo do inseto foram diminuídos (Figura 2A) por duas razões: 1) pela redução da fecundidade (Figura 1C) e 2) pelo aumento da mortalidade larval (Figura 1A), diretamente provocada pela diminuição na qualidade das folhas. Desde que a prole se desenvolva com sucesso, pode ser que não importe, para a aptidão darwiniana do indivíduo, se isto ocorra em menos ou mais tempo. Entretanto, o aumento do período pré-imaginal pode indiretamente aumentar a mortalidade devido a uma maior exposição a intempéries e inimigos naturais. Embora isto seja questionável no último caso (veja Clancy & Price 1987 e Leather & Walsh 1993), se o prolongamento da fase larval (Figura 1B) aumenta indiretamente a mortalidade, a taxa r é um parâmetro mais realista da aptidão darwiniana do inseto do que a taxa R_0 . Neste caso, o amadurecimento da planta afetou o herbívoro de maneira ainda mais significativa (Tabela 1, Figura 2B).

Em geral, tecidos vegetais novos são melhor defendidos por toxinas (McKey 1974) mas, durante seu amadurecimento, a redução na concentração desses compostos pode ser compensada pelo: 1) aumento dos redutores de digestibilidade, 2) aumento nos componentes de baixo ou nenhum valor nutritivo, 3) diminuição da quantidade de água e 4) diminuição na disponibilidade de nutrientes, especialmente compostos nitrogenados e minerais (Rhoades & Cates 1976, Scriber 1977, Mattson 1980, Clancy *et al* 1988). De fato, os glucosinolatos, tóxicos para muitos insetos, diminuem de concentração durante o amadurecimento dos tecidos nas brássicas (Hopkins *et al* 1998). O mesmo acontece com a concentração de nitrogênio solúvel (van Emdem & Bashford 1969). Já os inibidores de proteinases, compostos comprovadamente capazes de reduzir a atividade digestiva e o desenvolvimento de *P. xylostella* e outras lagartas, aumentam sua atividade com o amadurecimento da planta como um todo, exceto nas folhas senescentes (Broadway & Colvin 1992, Broadway 1995). Como especialista em crucíferas, *P. xylostella* não teve sua performance alimentar negativamente afetada pela suposta maior concentração de glucosinolatos das plantas jovens. Por outro lado, a diminuição na disponibilidade de nutrientes e de água e o aumento das defesas quantitativas (sensu Feeny 1976) da planta podem tê-la afetado negativamente. O amadurecimento da folha reduziu a performance do inseto e o processo de senescência acentuou a tendência (Figuras 1 e 2).

Maturação e senescência são processos distintos de envelhecimento vegetal (Kearsley & Whitham 1989) e as folhas senescentes, de tonalidade amarelada do estrato inferior, foram qualitativamente inferiores às folhas maduras e ativamente fotossintetizantes do estrato médio-anual. A senescência envolve uma intensa translocação de nutrientes para sítios de estocagem ou para tecidos mais novos da planta (Hill 1980). Tecidos senescentes contêm, por exemplo, as menores concentrações de nitrogênio na planta (Mattson 1980). A diminuição na concentração de nitrogênio em folhas ou plantas velhas correlaciona-se com uma queda na performance de vários insetos (Leather 1990, 1995), inclusive em brássicas (van Emdem & Bashford 1969, 1971). A baixa qualidade nutricional das folhas senescentes explicaria a pior performance alimentar do inseto em relação às demais.

Durante o desenvolvimento das plantas, defesas tóxicas também podem ser realocadas de tecidos senescentes para tecidos novos e de maior valor para o indivíduo (McKey 1974, Iwasa & Kubo 1996). Portanto, folhas novas de plantas maduras devem dispor de maior concentração de defesas tóxicas que folhas maduras e senescentes. Talvez contenham mais glucosinolatos que plantas jovens. Em adição, é possível que os insetos também encontrem dificuldades para extrair os nutrientes das folhas novas da planta madura. A atividade dos inibidores de proteinases atinge seu nível máximo nestas folhas do repolho, além de serem mais duras e fibrosas que as folhas de plantas jovens (Broadway & Missurelli 1990). Embora herbívoros que se alimentam regularmente de crucíferas tolerem os efeitos dos glucosinolatos, isto pode ter seus custos porque suas respostas têm se mostrado curvilíneas e dependentes da concentração (Siemens & Mitchell-Olds 1996). Desse modo, o benefício

nutricional das folhas novas das plantas maduras pode não compensar o custo metabólico de superar as suas defesas qualitativas e quantitativas de maneira tão vantajosa quanto nas plantas jovens e tenras.

Independentemente da planta madura ter continuado a produzir tecidos novos, ela sofreu uma queda qualitativa em relação às suas fases mais jovens. Mais exemplos são agora necessários para se poder generalizar que o amadurecimento ontogenético das plantas efêmeras afeta negativamente a performance de insetos folívoros monófagos e oligófagos em geral. É possível que insetos pouco eficientes em superar os glucosinolatos das brássicas recusem ou sejam incapazes de utilizar plantas jovens e folhas novas de plantas maduras, mas talvez possam se alimentar de folhas dos estratos mediano e inferior, menos defendidas por toxinas. Lagartas polífagas de *Trichoplusia ni* parecem escolher estas folhas (Broadway & Colvin 1992). Portanto, é preciso verificar também se o padrão decrescente na performance de *P. xylostella* estende-se aos polífagos ou se eles possuem tendência inversa. Neste caso, padrões temporais opostos na preferência de oviposição poderiam ocorrer, de modo que deveriam ser esperadas tendências não-paralelas na intensidade de ataque por larvas durante o amadurecimento das plantas de vida curta. Insetos monófagos e oligófagos seriam encontrados com mais frequência em plantas jovens, mas talvez polífagos sejam mais abundantes em plantas maduras.

5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abro, GH., AL. Jayo & TS. Syed. 1994. Ecology of diamondback moth, *Plutella xylostella* (L.) in Pakistan. 1. Host plant preference. Pakistan J. Zool. 26: 35-38.
- Albert, PJ & E. Bauce. 1994. Feeding preferences of fourth- and sixth-instar spruce budworm (Lepidoptera: Tortricidae) larvae for foliage extracts from young and old balsam fir hosts. Environ. Entomol. 23: 645-653.
- Araiza, MDS, HB. Mojica, JT. Arriaga & RA. Rosas. 1990. Preferencia de *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae) por crucíferas cultivadas y silvestres. Agrociencia - Serie Proteccion Vegetal 1: 33-42.
- Atwal, AS. 1955. Influence of temperature, photoperiod, and food on the speed of development, longevity, fecundity, and other qualities on the diamond-back moth *Plutella maculipennis* (Curtis) (Lepidoptera: Tineidae). Australian J. Zool. 3: 185-221.
- Augner, M. 1995. Low nutritive quality as a plant defence: Effects of herbivore-mediated interactions. Evol. Ecol. 9: 605-616.
- Broadway, RM. 1995. Are insects resistant to plant proteinase inhibitors? J Insect Physiol. 41: 107-116.
- Broadway, RM. & AA. Colvin. 1992. Influence of cabbage proteinase inhibitors *in situ* on the growth of larval *Trichoplusia ni* and *Pieris rapae*. J Chem. Ecol. 18:1009-1024.
- Broadway, RM. & DL. Missurelli. 1990. Regulatory mechanisms of tryptic inhibitory activity in cabbage plants. Phytochemistry 29: 3721-3725.
- Chua, TH. 1992. Relationship between female body size and demographic parameters in *Bactrocera* Malaysian A (Diptera: Tephritidae). Res. Popul. Ecol. 34: 285-292.

- Clancy, KM. & PW. Price. 1987.** Rapid herbivore growth enhances enemy attack - sublethal plant defenses remain a paradox. *Ecology* 68: 733-737.
- Clancy, KM., MR. Wagner & RW. Tinus. 1988.** Variation in host foliage nutrient concentrations in relation to western spruce budworm herbivory. *Can. J. For. Res.* 18: 530-539.
- Coleman, RA., AM. Barker & M. Fenner. 1996.** Cabbage (*Brassica oleracea* var *Capitata*) fails to show wound-induced defence against a specialist and a generalist herbivore? *Oecologia* 108:105-112.
- Coley, PD. 1980.** Effects of leaf age and plant life history patterns on herbivory. *Nature* 284: 545-546.
- Dodds, KA., KM. Clancy, KJ. Leyva, D. Greenberg & PW. Price. 1996.** Effects of douglas-fir foliage age class on western spruce budworm oviposition choice and larval performance. *Great Basin Naturalist* 56: 135-141.
- Feeny, P. 1976.** Plant apparency and chemical defense. Pp. 1-40. In: Wallace, J.W. & R.L. Mansell (Eds.) *Biochemical interactions between plants and insects*. Plenum Press, New York.
- Gilbert, N. 1984.** Control of fecundity in *Pieris rapae*. I. The problem. *J. Anim. Ecol.* 53: 581-588.
- Hill, J. 1980.** The remobilization of nutrients from leaves. *J. Plant Nutrit.* 2: 407-444.
- Honek, A. 1993.** Intraspecific variation in body size and fecundity in insects - A general relationship. *Oikos* 66: 483-492.
- Hopkins, RJ., B. Ekbom & L. Henkow. 1998.** Glucosinolate content and susceptibility for insect attack of three populations of *Sinapis alba*. *J. Chem. Ecol.* 24: 1203-1216.
- Howe, RW. 1953.** The rapid determination of the intrinsic rate of increase of an insect population. *Ann. appl. Biol.* 40: 134-151.
- Iwasa, Y. & T. Kubo. 1996.** Optimal level of chemical defense decreasing with leaf age. *Theor. Pop. Biol.* 50: 124-148.
- Kearsley, MJC. & TG. Whitham. 1989.** Developmental changes in resistance to herbivory: Implications for individuals and populations. *Ecology* 70: 422-434.
- Larsson, S. & CP. Ohmart. 1988.** Leaf age and larval performance of the leaf beetle *Paropsis atomaria*. *Ecol. entomol.* 13: 19-24.
- Leather, SR. 1988.** Size, reproductive potential and fecundity in insects: things aren't as simple as they seem. *Oikos* 51: 386-389.
- Leather, SR. 1990.** Life history traits of insect herbivores in relation to host quality. Pp. 175-207. In: Bernays, E.A. (Ed.) *Insect-plant interactions*. Vol V. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Leather, SR. 1995.** Factors affecting fecundity, fertility, oviposition, and larviposition in insects. Pp. 143-174. In: Leather, S.R. & J. Hardie. (Eds.) *Insect reproduction*. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Leather, SR. & PJ. Walsh. 1993.** Sub-lethal plant defences: the paradox remains. *Oecologia* 93: 153-155.
- Mattson, WJ. 1980.** Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 11:119-161.
- McKey, D. 1974.** Adaptative patterns in alkaloid physiology. *Am. Nat.* 108: 305-320.
- Price, PW., CE. Bouton, P. Gross, BA. McPherson, JN. Thompson & AE. Weis. 1980.** Interactions among three trophic levels: influence of plants on interactions between herbivores and natural enemies. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 11: 41-65.
- Raupp, MJ. & RF. Denno. 1983.** Leaf age as a predictor of herbivore distribution and abundance. Pp. 91-124. In: Denno, RF. & MS. McClure (Eds.). *Variable plants and herbivores in natural and managed systems*. Academic Press. New York.
- Rhoades, DF. & RG. Cates. 1976.** Toward a general theory of plant anti-herbivore chemistry. Pp. 168-213. In: Wallace, JW. & RL. Mansell (Eds.) *Biochemical interactions between plants and insects*. Plenum Press, New York.
- Robertson, PL. 1939.** Diamond-back moth investigation in New Zealand. *New Zealand J. Sci. Technol.* 20: 330-364.
- Scriber, JM. 1977.** Limiting effects of low leaf-water content on the nitrogen utilization, energy budget, and larval growth of *Hyalophora cecropia* (Lepidoptera: Saturniidae). *Oecologia* 28: 269-287.
- Siemens, DH. & T. Mitchell-Olds. 1996.** Glucosinolates and herbivory by specialists (Coleoptera: Chrysomelidae, Lepidoptera: Plutellidae): Consequences of concentration and induced resistance. *Environ. Entomol.* 25: 1344-1353.
- Slansky, F. & P. Feeny. 1977.** Stabilization of the rate of nitrogen accumulation by larvae of the cabbage butterfly on wild and cultivated food plants. *Ecol. Monogr.* 47: 209-228.
- Spiegel, LH. & PW. Price. 1996.** Plant aging and the distribution of *Rhyacionia neomexicana* (Lepidoptera: Tortricidae). *Environ. Entomol.* 25: 359-365.

- Talekar, NS. & AM. Shelton. 1993.** Biology, ecology and management of the diamondback moth. *Annu. Rev. Entomol.* 38: 275-301.
- Tammaru, T. 1998.** Determination of adult size in a folivorous moth: constraints at instar level? *Ecol. Entomol.* 23: 80-89.
- van Emden, HF. & MA. Bashford. 1969.** A comparison of the reproduction of *Brevicoryne brassicae* and *Myzus persicae* in relation to soluble nitrogen concentration and leaf age (leaf position) in the Brussels sprout plant. *Entomol. exp. appl.* 12: 351-364.
- van Emden, HF. & MA. Bashford. 1971.** The performance of *Brevicoryne brassicae* and *Myzus persicae* in relation to plant age and leaf amino acids. *Entomol. exp. appl.* 14: 349-360.
- Waltz, AM. & TG. Whitham. 1997.** Plant development affects arthropod communities: Opposing impacts of species removal. *Ecology* 78: 2133-2144.
- Wilde, J. de, W. Bongers & H. Schooneveld. 1969.** Effect of hostplant age on phytophagous insects. *Entomol. exp. appl.* 12: 714-720.

**Modulação da Habilidade Migratória de um Inseto Folívoro em
Relação à Idade da Planta Hospedeira Efêmera**

RESUMO:

1. Plantas efêmeras multivoltinas e muitos de seus cultivos agrícolas tropicais são geralmente distribuídos na forma de manchas de recursos para insetos herbívoros. Insetos que explo-ram habitat distribuído em manchas temporárias precisam e tendem a possuir habilidade migratória bem desenvolvida. Nós testamos se o inseto utiliza diretamente o processo de envelhecimento da planta hospedeira para modular sua atividade migratória.
2. *Plutella xylostella* (Lepidoptera), uma espécie oligófaga especializada em crucíferas, foi criada em laboratório com a quarta folha expandida de plantas de repolho (*Brassica oleraceae*) de diferentes idades e com folhas dos três estratos que existem na planta madura.
3. Adultos que passaram a fase larval nas plantas tenras de menor idade parecem ter tido sua capacidade migratória reduzida. Por outro lado, plantas maduras, especialmente as folhas novas do estrato superior, favoreceram o desenvolvimento de características fenotípicas no adulto que são comuns nas formas migrantes dos insetos em geral.
4. A baixa qualidade da planta madura e seu tempo de vida restante, insuficiente para o inseto completar uma geração adicional, podem somar forças na seleção de indivíduos melhor preparados para abandoná-la tão logo tenham emergido da pupa. As mudanças químicas ontogenéticas e previsíveis da planta poderiam ser usadas como pistas para o inseto modular sua atividade migratória ainda durante o desenvolvimento pré-imaginal.

PALAVRAS-CHAVE: Interação inseto-planta, herbivoria, história de vida, balanço energético, plasticidade fenotípica, migração, persistência e qualidade do recurso, *Plutella xylostella*.

1. INTRODUÇÃO

Migração e diapausa são partes indissociáveis da história de vida da maioria dos insetos e lhes permitem explorar habitats temporários (Southwood 1962, Dingle 1978, Harrison 1980, Solbreck *et al* 1990). Quando o habitat entra, ou fornece pistas de que está na iminência de entrar em processo de deterioração, insetos podem desenvolver características fenotípicas migratórias (Harrison 1980). Por exemplo, indivíduos migrantes podem ser discriminados dos não-migrantes por serem mais longevos e retardar suas atividades reprodutivas (Johnson 1969, Dingle 1972, Leather 1990, Gatehouse 1997). A redução no tamanho corporal também pode estar correlacionada com a habilitação morfo-fisiológica para migrar (Danthanarayana 1976, Angelo & Slansky 1984). A alocação de energia e nutrientes na migração pode ainda ter seus custos (Rankin & Burchsted 1992) manifestados na redução da fecundidade (Roff 1984, Gun *et al* 1988, Leather 1990). Portanto, a migração pode ser entendida como um processo adaptativo, não-acidental, que vai além de um evento estritamente comportamental e envolve mudanças morfo-fisiológicas no indivíduo em diferentes graus de intensidade (Kennedy 1961, Johnson 1969, Harrison 1980).

A deterioração na qualidade das plantas como recurso alimentar deveria estimular a emigração em insetos herbívoros (Leather 1990). Em afídeos, por exemplo, existe uma correlação entre a produção de formas aladas e migratórias com a maturidade da planta (De Barro & Wallwork 1992) ou com o envelhecimento da folhagem, caracterizado por uma queda na sua qualidade (Harrewijn 1976). A deterioração no recurso pode ser de natureza sazonal, mas há situações em que ela deveria acontecer de maneira independente do clima e ainda assim possuir caráter previsível. Por exemplo, o processo de envelhecimento ontogenético de plantas efêmeras multivoltinas e a iminência da sua morte. Se a planta passa por mudanças químicas previsíveis durante seu desenvolvimento, elas poderiam funcionar como pistas para o inseto habilitar-se para abandonar a mancha de recursos.

Para escapar da deterioração de plantas efêmeras uni- ou bivoltinas, de ocorrência sazonal, insetos especialistas podem entrar em diapausa. O estímulo pode ser diretamente proveniente do processo de envelhecimento da planta (Wilde *et al* 1969). Por outro lado, plantas multivoltinas e certos cultivos agrícolas tropicais e equatoriais estão disponíveis durante quase todo o ano. Entretanto, tais plantas são geralmente distribuídas de modo irregular e imprevisível no espaço e no tempo, sob a forma de manchas temporárias de

recursos para insetos herbívoros. Nestes casos, a diapausa não parece ser a estratégia evolutiva mais provável para o inseto sincronizar sua história de vida com o padrão de distribuição espaço-temporal do recurso. O esperado é que exista uma intensa atividade migratória entre as manchas efêmeras de plantas. A migração funcionaria como o elo de ligação entre os ciclos populacionais locais de colonização e extinção nas manchas de habitat (Hanski 1999). De fato, espécies que exploram habitats em manchas temporários precisam e tendem a possuir habilidade migratória bem desenvolvida (Southwood 1962, Harrison 1980, Novotný 1994).

Nós perguntamos se um inseto folívoro oligófago utiliza diretamente o processo de envelhecimento da planta hospedeira efêmera para modular sua atividade migratória. Indivíduos desenvolvidos em planta jovem deveriam ser inibidos de emigrar, mas larvas alimentadas com planta madura deveriam se desenvolver em adultos morfo-fisiologicamente melhor habilitados para abandonar o habitat. A hipótese de trabalho é que o envelhecimento da planta implica no desenvolvimento de características fenotípicas correlacionadas com a atividade migratória, ou seja, redução do tamanho corporal, aumento da longevidade e retardamento das atividades reprodutivas.

2. MATERIAL E MÉTODOS

Plutella xylostella (Lepidoptera) utiliza somente plantas da família Cruciferae (Talekar & Shelton 1993) e o repolho (*Brassica oleracea* var. *capitata*) é uma de suas plantas preferidas. Portanto, é pressuposto que o herbívoro está bem adaptado à sua exploração (especialista). A espécie também é altamente migratória (Shirai 1995). O repolho, como outras brássicas, é uma planta de ciclo muito rápido, cujos cultivos tropicais são distribuídos irregularmente no espaço e no tempo. As plantas de repolho (cv. Matsukase), utilizadas no experimento, foram cultivadas em condições de campo, durante o outono (veja Capítulo 1). Os insetos foram provenientes de uma criação mantida em casa-de-vegetação, iniciada com pupas coletadas no campo.

P. xylostella foi criada no laboratório com plantas de repolho de diferentes idades (veja metodologia de criação no Capítulo 1). O problema na comparação de plantas jovens e velhas é que elas são formadas por um mosaico de folhas de diferentes idades. O repolho, em-bora estruturalmente simples, desenvolve três estratos foliares depois de maduro e o conjunto representa melhor a qualidade da planta como um todo. Entretanto, as diferenças

qualitativas individuais entre os estratos foliares podem ser tão expressivas que seus efeitos sobre os insetos precisam ser tratados separadamente (Capítulo 1). Assim, grupos de 100 a 120 ovos eram individualmente depositados sobre folhas inteiras e frescas, colhidas nas plantas cultivadas no campo. Os insetos foram sucessivamente criados na quarta folha expandida de plantas de quatro classes etárias distintas, isto é, de 3-4, 5-6, 7-8 e 9-10 semanas após o transplante. Nas plantas estratificadas da última classe etária, de 9 e 10 semanas, o herbívoro também foi criado com as folhas dos estratos superior e inferior. O estrato inferior compreendeu as folhas senescentes da base da planta e o estrato superior constituiu-se das folhas novas, dobradas e menos pigmentadas da cabeça. Desse modo, nove coortes de ovos ($n = 9$) foram criadas independentemente em cada uma das seis categorias de folhas.

Todos os indivíduos da coorte foram utilizados para quantificar a duração média da longevidade nos adultos. Entretanto, apenas 18 casais amostrados em cada coorte foram usados na quantificação do peso das pupas, da fecundidade, do período reprodutivo e do comprimento da asa anterior. Foi assumido que o tamanho de diferentes partes do corpo do inseto variam isometricamente, isto é, a variação no comprimento alar equivale à variação no tamanho do corpo inteiro (Honek 1993). As variáveis fenotípicas do inseto foram analisadas por modelagem linear generalizada em função da idade e do estrato foliar da planta.

3. RESULTADOS

O amadurecimento da planta utilizada na alimentação das larvas afetou o peso das pupas, a fecundidade, a longevidade e o tamanho dos adultos (comprimento alar). No entanto, a resposta fenotípica do inseto foi diferente nos três estratos foliares da planta mais velha (Tabela 1, Figura 1).

Em geral, a longevidade foi menor em plantas jovens do que em plantas maduras. Porém, se consideradas somente as folhas medianas da planta, o tempo de vida do adulto sofreu um aumento não-linear (Figura 1D). Os adultos menos longevos foram aqueles mais fecundos (Figura 1C) e provenientes das pupas mais pesadas (Figura 1A). Plantas jovens também permitiram adultos maiores, dependendo de qual estrato foliar da planta madura com que são comparadas (Figura 1EF).

A longevidade foi especialmente prolongada nas folhas do estrato superior da planta madura (Figura 1D). Em contrapartida, estes indivíduos foram os menores de todos (Figura 1EF). No entanto, a fecundidade não foi

reduzida de maneira tão acentuada quanto nas folhas senescentes (Figura 1C), apesar de suas pupas terem tido pesos semelhantes (Figura 1AB) .

Diferenças na longevidade e no tamanho de adultos foram mais evidentes entre plantas jovens e folhas novas de plantas maduras (Figura 1D-F). Larvas que receberam estas duas categorias de alimento também tiveram ritmos de oviposição diferentes depois de adultas. Mariposas desenvolvidas de plantas jovens concentraram a deposição de seus ovos nos dois primeiros dias após a metamorfose, mas aquelas criadas com folhas novas de plantas maduras distribuíram-nos de modo mais uniforme e por mais tempo (Figura 2A). Fêmeas criadas com plantas jovens depositaram 90% de seus ovos até o terceiro dia após a emergência, mas aquelas que utilizaram folhas novas da planta madura levaram oito dias para fazer o mesmo (Figura 2B). A atividade reprodutiva foi rápida quando o indivíduo alimentou-se de planta jovem e lenta quando utilizou planta madura.

Tabela 1. Análises de covariância (ANCOVAs) de características fenotípicas de *P. xylostella* em função da idade e do estrato foliar da planta hospedeira.

Peso de pupas fêmeas	F.V.	G.L.	S.Q.	Q.M.	F	P
	Regressão	3	2590	863,3	248,8	< 0,0001
	Idade	1	1348	1348	388,5	< 0,0001
	Estrato	2	1242	621	178,9	< 0,0001
	Resíduo	49	169,8	3,47		
	Total	52	2759,3			
Peso de pupas machos	F.V.	G.L.	S.Q.	Q.M.	F	P
	Regressão	3	493,5	164,5	60,1	< 0,0001
	Idade	1	201,7	201,7	73,7	< 0,0001
	Estrato	2	291,8	145,9	53,3	< 0,0001
	Resíduo	49	134,12	2,737		
	Total	52	627,63			
Fecundidade	F.V.	G.L.	S.Q.	Q.M.	F	P
	Regressão	3	27495	9165	36,5	< 0,0001
	Idade	1	11886	11886	47,3	< 0,0001
	Estrato	2	15609	7804,5	31,1	< 0,0001
	Resíduo	49	12312	251,3		
	total	52	39808			
Longevidade	F.V.	G.L.	S.Q.	Q.M.	F	P
	Regressão	3	68,1	22,7	197,4	< 0,0001
	Idade	1	19,47	19,47	169,3	< 0,0001
	Estrato	2	48,63	24,32	211,5	< 0,0001
	Resíduo	49	5,63	0,115		
	Total	52	73,74			
Comprimento da asa anterior de fêmeas	F.V.	G.L.	S.Q.	Q.M.	F	P
	Regressão	3	2,576	0,859	74,1	< 0,0001
	Idade	1	0,654	0,654	56,4	< 0,0001
	Estrato	2	1,922	0,961	82,8	< 0,0001
	Resíduo	49	0,567	0,0116		
	Total	52	3,143			
Comprimento da asa anterior de machos	F.V.	G.L.	S.Q.	Q.M.	F	P
	Regressão	3	0,880	0,293	32,1	< 0,0001
	Idade	1	0,193	0,193	21,1	< 0,0001
	Estrato	2	0,687	0,344	37,7	< 0,0001
	Resíduo	49	0,448	0,00913		
	Total	52	1,328			

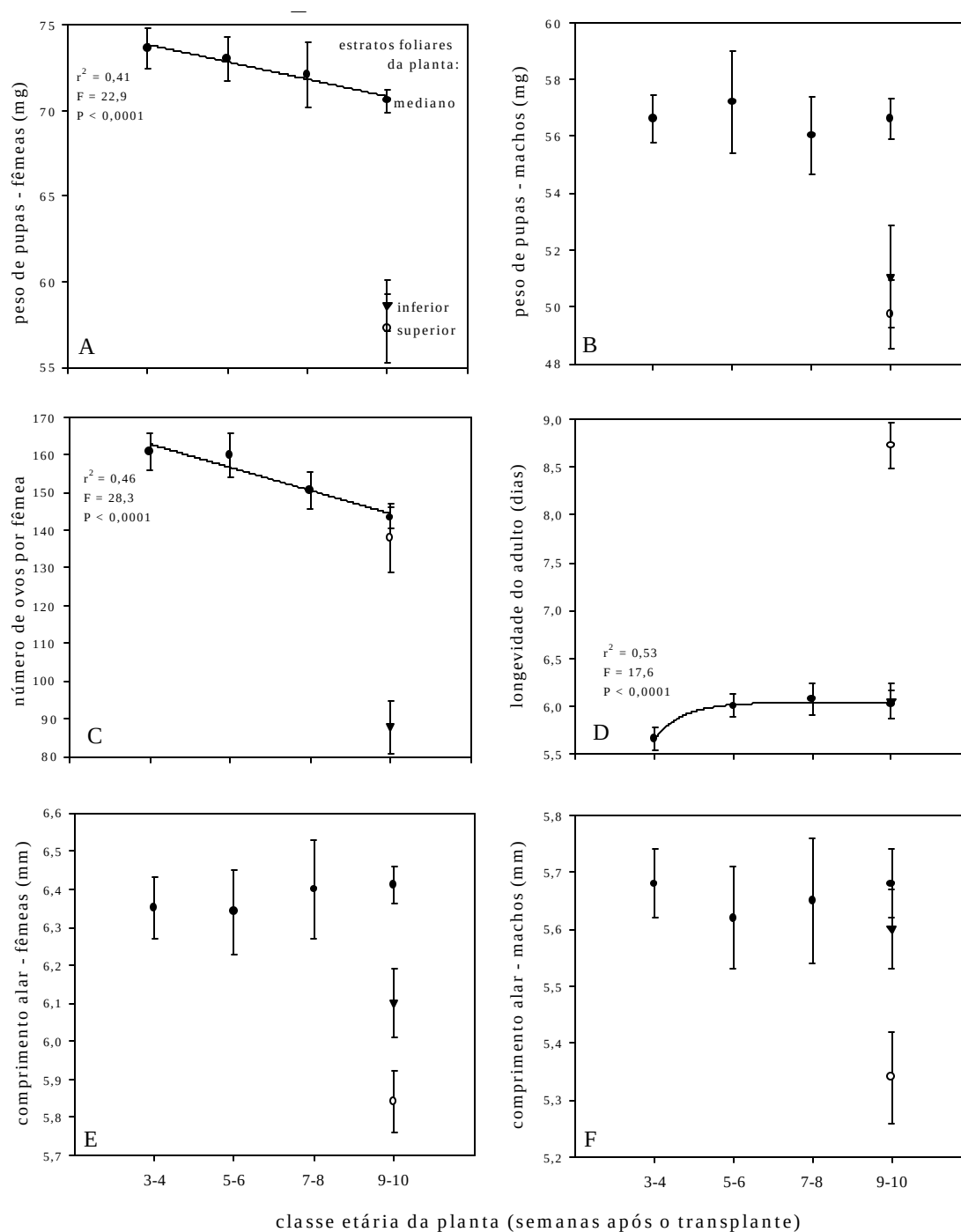


Figura 1. Variação no fenótipo de *P. xylostella* em função da idade da planta na qual as larvas foram alimentadas. O envelhecimento da planta afetou todas as características fenotípicas do inseto, mas a intensidade das respostas dependeu do estrato foliar da planta madura no qual ele foi criado (veja Tabela 1). Ponto e barra indicam média $\pm$ intervalo de confiança a 5% de $n = 9$.

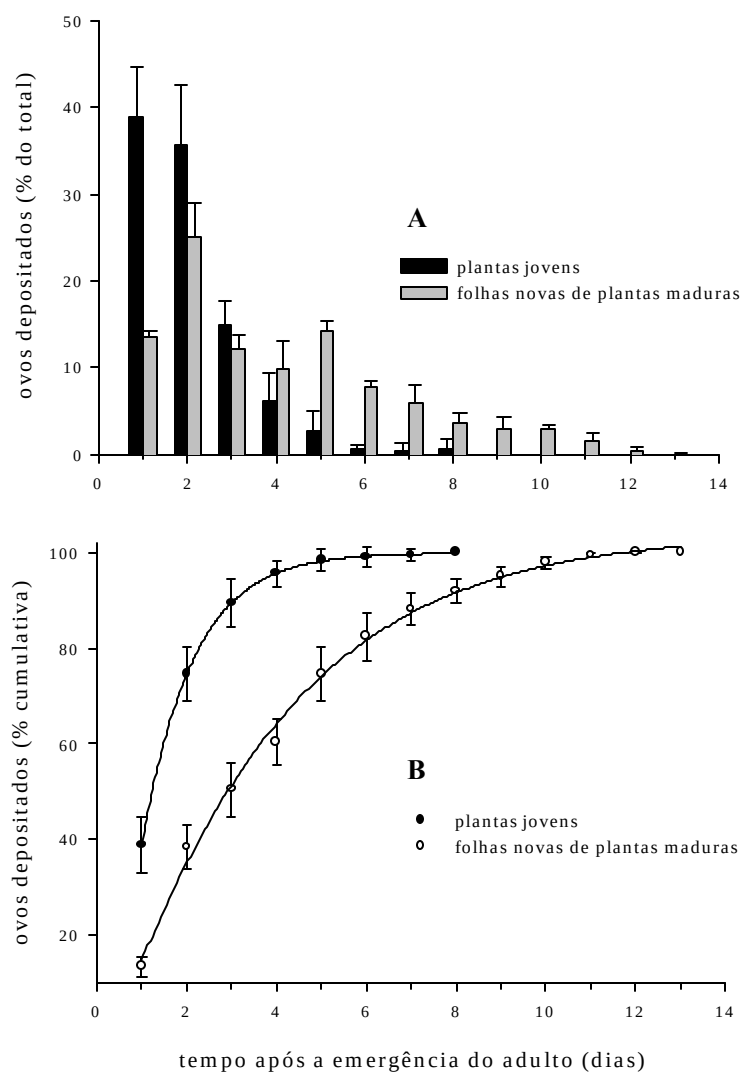


Figura 2. Diferença no ritmo de oviposição de *P. xylostella* cujas larvas foram alimentadas com plantas jovens e folhas novas de plantas maduras de repolho. A) Percentual de ovos depositados a cada dia em relação à postura total. B) Percentual cumulativo diário dos ovos depositados. Barras indicam intervalo de confiança da média de $n = 9$ a 5%.

4. DISCUSSÃO

Indivíduos desenvolvidos em plantas jovens tiveram pupas mais pesadas (Figura 1A) e foram mais fecundos (Figura 1C). Eles podem também sofrer menor mortalidade larval e, se a sua prole fosse criada no mesmo tipo de recurso, teriam o mais alto sucesso reprodutivo (taxa reprodutiva líquida - R_0) (Capítulo 1). Plantas jovens são portanto qualitativamente superiores para *P. xylostella* do que plantas maduras. A “*priori*”, poderia se imaginar que adultos melhor nutridos durante a fase larval pudessem viver mais, já que deveriam acumular mais reservas energéticas. Isto de fato pode acontecer (Chua 1992), mas aqui a longevidade foi menor em plantas jovens (Figura 1D), como era esperado. Além de terem vivido por menos tempo, as mariposas ovipositaram imediatamente à metamorfose (Figura 2).

Uma maior longevidade e um retardamento das atividades reprodutivas são comuns e necessárias nas formas migrantes (Johnson 1969, Dingle 1972). Por outro lado, isto pode diminuir a aptidão darwiniana do indivíduo se as condições locais são favoráveis e dispensam o abandono do habitat. Uma maior longevidade deve ter custos nutricionais para um organismo holometábolo, cuja alimentação está essencialmente restrita à fase imatura. A migração é um evento arriscado e o vôo em si também pode impor um custo energético (Rankin & Burchsted 1992) a ser debitado da fecundidade (Gunn *et al* 1988). Se o indivíduo está se desenvolvendo num habitat favorável, não há necessidade de reservar nutrientes para a longevidade, para o vôo migratório e para a localização de um sítio onde depositar a prole no destino. Nutrientes poderiam ser canalizados para a produção de uma maior quantidade de ovos a ser depositada o mais rápido possível.

Embora o tempo que *P. xylostella* leva para se desenvolver varie bastante com a temperatura (Shirai 1993), seu ciclo de vida pode ser suficientemente rápido para viabilizar duas ou três gerações sobre uma mesma planta. Além disso, quanto mais jovem for a planta, maior será o sucesso da prole devido ao seu alto valor nutritivo. Diferente das situações que exigem a emigração, aqui não haveria investimento na longevidade e no prolongamento ou retardamento da atividade reprodutiva. Planta jovem significa recurso de alta qualidade que precisa ser explorado com rapidez, porque sua disponibilidade é efêmera. Não havendo cuidado parental, não há razão para desperdiçar nutrientes vivendo além do necessário para ovipositar. Desse modo, larvas de *P. xylostella* parecem ter sido capazes de utilizar pistas químicas do alimento para prever as condições nas quais deverão deixar a prole mais tarde. Indivíduos aumentaram suas chances de sucesso reprodutivo deixando de investir na habilitação para a migração. De fato, insetos parecem capazes de modular seu desenvolvimento alocando mais nutrientes nas características que aumentarão sua aptidão darwiniana depois de adultos (Gage 1995, Nylin & Gotthard 1998). Na mancha de plantas jovens, viver muito e emigrar não parecem mais importantes que depositar rapidamente uma prole numerosa.

Se a planta jovem inibiu ou deixou de estimular a emigração no adulto que se criou sobre ela, então deveria ser esperado efeito contrário da planta madura. Há duas razões que justificariam a habilitação para a emigração nos indivíduos criados em plantas maduras. A idade fisiológica ou qualidade inferior do recurso (Capítulo 1) e a sua idade cronológica. O tempo de persistência do recurso pode ser uma pressão seletiva importante para insetos herbívoros ajustarem sua história de vida. Por exemplo, Furuta (1986) mostrou que uma espécie de afídeo que explora árvores decíduas, durante o outono de clima temperado, depositava sua prole principalmente sobre as folhas amareladas e muito pouco nas folhas avermelhadas. Embora adultos viviam em ambos os tipos de folhas, eles se reproduziam nas amareladas porque talvez elas durassem mais tempo na árvore do que as folhas avermelhadas, prestes a sofrer abscisão. Moore (1986) também explicou que uma espécie de borboleta tropical escolhia as partes mais novas das plantas efêmeras para ovipositar porque elas demoravam mais para morrer no começo da estação seca da savana. Aqui, se o tempo de vida que ainda resta à planta madura ou à mancha de recursos não permite o desenvolvimento completo da prole, a emigração seria uma necessidade, não uma alternativa.

Existem situações, sugerindo habitats desfavoráveis, onde há uma demora na maturação sexual de *P. xylostella*. Isto tem sido interpretado como um tipo de diapausa reprodutiva, associada à necessidade do adulto emigrar em busca de melhores condições para reprodução. Por exemplo, fêmeas e machos recém-emergidos sofreram um atraso na maturação sexual quando foram expostos a alta densidade populacional na fase larval ou quando foram mantidos na ausência da planta hospedeira (Hillyer & Thorsteinson 1971, Pivnick *et al* 1990, Branco & Gatehouse 1999). Fêmeas mais leves também continham proporcionalmente menos óvulos maduros na emergência e levaram mais tempo para começar a chamar o macho do que as fêmeas mais pesadas (Pittendrigh & Pivnick 1993). De maneira semelhante, plantas maduras, especialmente suas folhas novas do estrato superior, parecem ter estimulado uma melhor habilitação morfo-fisiológica do adulto para a emigração.

Nas folhas do estrato superior da planta madura, houve um aumento expressivo na longevidade (Figura 1D), acompanhado de um retardamento da oviposição (Figura 2). A migração geralmente é um evento pré-reprodutivo, onde há um atraso na maturação dos oócitos (Johnson 1969, Dingle 1972). É difícil explicar por que folhas medianas e senescentes da planta madura não estimularam a mesma resposta desenvolvimental no inseto que as folhas do estrato superior. É preciso que a investigação desça aos mecanismos bioquímicos e fisiológicos da interação. Entretanto, sugere-se que apenas as folhas novas contenham os nutrientes ou as informações químicas necessárias para estimular a habilitação para a emigração. Elas podem também ser as únicas capazes de informar com segurança que, não apenas folhas isoladas estão envelhecendo, mas a planta como um todo está se aproximando do fim da vida. Larvas criadas nas folhas novas podem ter originado adultos pequenos e menos fecundos não porque tenham necessariamente sofrido uma desnutrição

severa, como seria esperado nas folhas senescentes (Capítulo 1). Neste caso, os indivíduos podem ter alocado parte das suas reservas energéticas na longevidade, corpos gordurosos e outras características importantes para a migração. O custo disso teria sido debitado da fecundidade e do tamanho corporal. De fato, adultos criados nas folhas novas do estrato superior foram ainda menores que nas folhas senescentes (Figura 1EF), mas viveram por bem mais tempo (Figura 1D) e ainda foram mais fecundos (Figura 1C).

Migrantes poderiam alocar mais nutrientes nos tecidos de reserva em detrimento dos tecidos estruturais. Para alguns insetos, a redução no tamanho corporal pode ser vantajosa para a migração em diferentes aspectos. A produção de indivíduos leves e menores presumivelmente reduz o custo energético do vôo (Angelo & Slansky 1984). Em insetos menores ou com baixa autonomia de vôo ativo, que se deixam transportar passivamente pelas correntes atmosféricas, a migração pode ter um menor custo metabólico, cujo impacto sobre o potencial reprodutivo poderia ser restaurado pela alimentação na fase adulta (Gatehouse 1997). *P. xylostella* de fato consegue controlar o rumo de seu vôo local somente em ventos suaves (Goodwin & Danthanarayana 1984), mas usa as correntes atmosféricas mais velozes para transpor longas distâncias em muito pouco tempo (Smith & Sears 1982). O deslocamento passivo pelo vento pode ter a desvantagem de permitir um menor controle sobre a direção ou destino da migração. Entretanto, isto não parece ter importância para insetos que exploram recursos efêmeros e distribuídos em manchas imprevisíveis no espaço. Além do menor tamanho supostamente favorecer a locomoção passiva pelo vento, a outra vantagem é que os nutrientes que seriam alocados em tecidos de sustentação poderiam ser desviados para tecidos de reserva, necessários ao prolongamento da vida adulta. É interessante verificar se adultos desenvolvidos em folhas novas de plantas maduras possuem relativamente mais corpos gordurosos ou qualquer outro tipo de reserva nutricional.

A relação entre a variação intra-específica no tamanho corporal dos insetos em geral e a sua habilidade migratória ainda é polêmica (Rankin & Burchsted 1992). Em *P. xylostella* não poderia ser diferente. Embora Shirai sugeriu o contrário (1991, 1993, 1995), outros autores têm inferido que indivíduos menores são os migrantes mais ativos nesta espécie. Numa série de experimentos, Muhamad *et al* (1994) e Begum *et al* (1996, 1997) criaram o inseto com fragmentos de folhas de plantas jovens de repolho e de várias crucíferas silvestres, cuja idade não foi mencionada. Em síntese, o conjunto de seus trabalhos mostrou que indivíduos alimentados com repolho foram maiores e mais fecundos. Entretanto, a longevidade, o volume dos músculos alares e a duração do vôo (tempo acumulado de batimento das asas medido com auxílio de um aparato em laboratório) foram menores. Nas crucíferas silvestres, os indivíduos foram menores e menos fecundos, mas a longevidade, o volume dos músculos alares e a duração do vôo foram maiores. Os autores concluíram que as plantas silvestres estimulavam a migração, a

mesma inferência que se pode fazer com relação aos efeitos das folhas novas das plantas maduras neste estudo. Ao contrário, Shirai (1991, 1993, 1995) inferiu que, sob efeito da variação térmica, os indivíduos maiores (pupas pesadas e asas longas) e capazes de bater asas por mais tempo deveriam ser os migrantes mais ativos. Entretanto, não foi observado se tais indivíduos possuíam algum tipo de diapausa reprodutiva parcial ou retardamento na oviposição associado ao aumento da longevidade.

Aqui, nós assumimos que: 1) o tamanho pequeno e a maior longevidade, associados ao retardamento ou prolongamento do período reprodutivo, aumentariam as chances do indivíduo colonizar uma nova mancha de recursos. 2) Indivíduos portadores destas características são as formas migrantes mais ativas dentro da população. Baseado nisto, nós aceitamos que plantas maduras de repolho estimularam a emigração em *P. xylostella*. O contraste nos padrões de distribuição temporal dos ovos (Figura 2), na longevidade (Figura 1D) e no tamanho dos adultos (Figura 1EF) é uma evidência de que plantas jovens e maduras podem estimular tendências migratórias opostas no inseto. Parece que, enquanto plantas jovens inibiram a atividade migratória inata da espécie, plantas maduras capacitaram melhor os indivíduos para executá-la. Insetos que exploram recursos distribuídos em manchas temporárias precisam e tendem a possuir intensa atividade migratória (Southwood 1962). Os dados aqui permitem inferir que os insetos herbívoros podem utilizar a idade da planta efêmera e as suas mudanças químicas previsíveis, de natureza ontogenética, para modular sua atividade.

Insetos monófagos e oligófagos, desenvolvendo-se sobre plantas ou manchas de plantas efêmeras maduras, seriam beneficiados se estivessem melhor habilitados para migrar tão logo tenham emergido da pupa. O momento seria de iniciar uma jornada em busca de uma nova mancha de recursos. Independentemente do valor nutricional da planta madura, ela precisa ser abandonada caso não permita a consumação de mais uma geração do inseto. Neste caso, indivíduos capazes de prever a morte iminente da planta ou da mancha de recursos seriam mais aptos em deixar descendentes bem sucedidos. Em adição, a qualidade da planta efêmera diminui com o seu envelhecimento (Capítulo 1). Isto poderia significar uma pressão seletiva adicional para o herbívoro abandoná-la e buscar melhores recursos onde depositar a prole. A decisão de abandonar o habitat poderia ser meramente comportamental e tomada na fase adulta (Thompson & Pellmyr 1991). Entretanto, seria uma vantagem adicional se ela pudesse ser modulada com antecedência, ainda na fase larval. Fêmeas não teriam seu breve tempo de vida adulta desperdiçado, procurando sítios de oviposição no habitat já deteriorado onde se criaram.

5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Angelo, M.J. & F. Slansky. 1984.** Body building by insects: trade-offs in resource allocation with particular reference to migratory species. *Fla. Entomol* 67: 22-41.
- Begum, S., R. Tsukuda, K. Fujisaki & F. Nakasuji. 1996.** The effects of wild cruciferous host plants on morphology, reproductive performance and flight activity in the diamondback moth, *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Yponomeutidae). *Res. Popul. Ecol.* 38: 257-263.
- Begum, S., R. Tsukuda, K. Fujisaki & F. Nakasuji. 1997.** Effects of host plants on flight muscle size and flight activity in the diamondback moth, *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Yponomeutidae). *Appl. Entomol. Zool.* 32: 651-654.
- Branco, M.C. & A.G. Gatehouse, 1999.** Food availability and larval density affect ovarian development in *Plutella xylostella* (L.) (Lepidoptera: Yponomeutidae). *An. Soc. Entomol. Brasil* 28: 611-616.
- Chua, T.H. 1992.** Relationship between female body size and demographic parameters in *Bactrocera* Malaysian A (Diptera: Tephritidae). *Res. Popul. Ecol.* 34: 285-292.
- Danthanarayana, W. 1976.** Environmentally cued size variation in the light-brown apple moth, *Epiphyas postvittana* (Walk.) (Tortricidae), and its adaptive value in dispersal. *Oecologia* 26: 121-132.
- De Barro, P.J. & H. Wallwork. 1992.** The role of annual grasses in the phenology of *Rhopalosiphum padi* in the low rainfall belt of south Australia. *Ann. appl. Biol.* 121: 455-467.
- Dingle, H. 1972.** Migration strategies of insects. *Science* 175: 1327-1335.
- Dingle, H. 1978. (Ed.).** Evolution of insect migration and diapause. Springer-Verlag, New York.
- Furuta, K. 1986.** Host preference and population dynamics in an autumnal population of the maple aphid, *Periphyllus californiensis* Shinji (Homoptera, Aphididae). *J. Appl. Entomol.* 102: 93-100.
- Gage, M. J. G. 1995.** Continuous variation in reproductive strategy as an adaptive response to population density in the moth *Plodia interpunctella*. *Proc. R. Soc. Lond. B* 261: 25-30, 1995.
- Gatehouse, A.G. 1997.** Behavior and ecological genetics of wind-borne migration by insects. *Annu. Rev. Entomol.* 42: 475-502.
- Goodwin, S. & W. Danthanarayana. 1984.** Flight activity of *Plutella xylostella* (L.) (Lepidoptera: Yponomeutidae). *J. Aust. ent. Soc.* 23: 235-240.
- Gunn, A., A.G. Gatehouse & K.P. Woodrow. 1988.** Trade-off between flight and reproduction in the African armyworm moth, *Spodoptera exempta*. *Physiol. Entomol.* 14: 419-427.
- Hanski, I. 1999.** Metapopulation ecology. Oxford Univ. Press, Oxford.
- Harrewijn, P. 1976.** Host-plant factors regulation wing production in *Myzus persicae*. *Symp. Biol. Hung.* 16: 79-83.
- Harrison, R.G. 1980.** Dispersal polymorphism in insects. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 11: 95-118.
- Hillyer, R.J. & A.J. Thorsteinson. 1971.** Influence of the host plant or males on programming of oviposition in the diamondback moth (*Plutella maculipennis* (Curt.) Lepidoptera) *Canadian J. Zool.* 49: 983-990.
- Honek, A. 1993.** Intraspecific variation in body size and fecundity in insects - A general relationship. *Oikos* 66: 483-492.
- Johnson, C.G. 1969.** Migration and dispersal of insects by flight. Methuen, London.
- Kennedy, J.S. 1961.** A turning point in the study of insect migration. *Nature* 189: 785-791.
- Leather, S.R. 1990.** Life history traits of insect herbivores in relation to host quality. Pp. 175-207. In: Bernays, E.A. (Ed.) *Insect-plant interactions*. Vol V. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Moore, G.L. 1986.** Host plant discrimination in tropical satyrine butterflies. *Oecologia* 70: 592-595.
- Muhamad, O., R. Tsukuda, Y. Oki, K. Fujisaki & F. Nakasuji. 1994.** Influences of wild crucifers on life history traits and flight ability of the diamondback moth, *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Yponomeutidae). *Res. Popul. Ecol.* 36: 53-62.
- Nylin, S. & K. Gotthard. 1998.** Plasticity in life-history traits. *Annu. Rev. Entomol.* 43: 63-83.
- Novotný, V. 1994.** Relation between temporal persistence of host plants and wing length in leafhoppers (Hemiptera, Auchenorrhyncha). *Ecol. Entomol.* 19: 168-176.

- Pittendrigh, B.R. & K.A. Pivnick. 1993.** Effects of a host plant, *Brassica juncea*, on calling behaviour and egg maturation in the diamondback moth, *Plutella xylostella*. Entomol. exp. appl. 68: 117-126.
- Pivnick, K.A., B.J. Jarvis, C. Gillott, G.P. Slater & E.W. Underhill. 1990.** Daily patterns of reproductive activity and the influence of adult density and exposure to host plants on reproduction in the diamondback moth (Lepidoptera: Plutellidae). Environ Entomol. 19: 587-593.
- Rankin, M.A. & J.C.A. Burchsted. 1992.** The cost of migration in insects. Annu. Rev. Entomol. 37: 533-559.
- Roff, D.A. 1984.** The cost of being able to fly: a study of wing polymorphism in two species of cricket. Oecologia 63: 30-37.
- Shirai, Y. 1991.** Seasonal changes and effects of temperature on flight ability of the diamondback moth, *Plutella xylostella* (L.) (Lepidoptera: Yponomeutidae). Appl. Ent. Zool. 26: 107-115.
- Shirai, Y. 1993.** Factors influencing flight ability of male adults of the diamondback moth, *Plutella xylostella*, with special reference to temperature conditions during the larval stage. Appl. Ent. Zool. 28: 291-301.
- Shirai, Y. 1995.** Longevity, flight ability and reproductive performance of the diamondback moth, *Plutella xylostella* (L.) (Lepidoptera: Yponomeutidae), related to adult body size. Res. Popul. Ecol. 37: 269-277.
- Smith, D.B. & M.K. Sears. 1982.** Evidence for dispersal of diamondback moth, *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae), into southern Ontario. Proc. ent. Soc. Ont. 113: 21-27.
- Solbreck, C., D.B. Anderson & J. Förare. 1990.** Migration and the coordination of life-cycles as exemplified by Lygaeinae bugs. Pp. 197-214. In: Gilbert, F. (Ed.). Insect life cycles: Genetics, evolution and co-ordination. Springer-Verlag, London.
- Southwood, T.R.E. 1962.** Migration of terrestrial arthropods in relation to habitat. Biol. Rev. 37: 171-214.
- Talekar, N.S. & A.M. Shelton. 1993.** Biology, ecology and management of the diamondback moth. Annu. Rev. Entomol. 38: 275-301.
- Thompson, J.N. & O. Pellmyr. 1991.** Evolution of oviposition behavior and host preference in Lepidoptera. Annu. Rev. Entomol. 36: 65-89.
- Wilde, J. de, W. Bongers & H. Schooneveld. 1969.** Effect of hostplant age on phytophagous insects. Entomol. exp. appl. 12: 714-720.

**Padrões Temporais Paralelos na Abundância de Insetos Folívoros
Durante o Desenvolvimento das Plantas Efêmeras**

RESUMO:

1. Plantas efêmeras silvestres e cultivadas geralmente ocorrem sob a forma de manchas temporárias de recursos para insetos herbívoros. Nós perguntamos se em tais sistemas: a) padrões temporais na abundância local dos herbívoros são definidos de baixo para cima na cadeia alimentar, por efeito de mudanças ontogenéticas no tamanho e na qualidade nutricional das plantas; b) folívoros oligófagos respondem diferentemente dos polípagos ao desenvolvimento das plantas.
2. Larvas da polífaga *Trichoplusia ni* e da oligófaga *Plutella xylostella* (Lepidoptera) tiveram tendências significativamente paralelas de variação temporal nas suas densidades durante o desenvolvimento da planta hospedeira *Brassica oleracea*.
3. Os ciclos de crescimento e declínio nas densidades locais de ambas as espécies foram significativamente explicados pelo crescimento da planta hospedeira (aumento de tamanho ou biomassa), pela diminuição na sua qualidade como alimento (medida em laboratório como taxa intrínseca (r) do inseto) e pela interação das variáveis explicativas.
4. A preferência de oviposição das mariposas covariou temporalmente com a performance alimentar das larvas e determinou o paralelismo nas flutuações populacionais das duas espécies.
5. Nós discutimos que, durante o desenvolvimento das plantas efêmeras, insetos folívoros monófagos, oligófagos e polípagos devem apresentar uma tendência de flutuação populacional comum, generalizada entre eles. Na mancha temporária de plantas, populações locais de predadores e parasitóides provavelmente acompanham a mesma tendência observada no nível trófico abaixo.

PALAVRAS-CHAVE: Herbivoria, idade da planta, qualidade e quantidade do recurso, preferência, performance, dinâmica populacional, *Plutella xylostella*, *Trichoplusia ni*.

1. INTRODUÇÃO

Plantas efêmeras silvestres e cultivadas geralmente ocorrem sob a forma de pequenas manchas temporárias de recursos para insetos herbívoros. Padrões temporais na abundância local dos insetos poderiam ser regulados de baixo para cima (Hunter *et al* 1992, Power 1992, Price 1992), por efeito do desenvolvimento das plantas. Durante a vida da planta, variações na intensidade de ataque por insetos podem ser devidas a mudanças de natureza fenotípica na sua qualidade com recurso alimentar (Karban & Baldwin 1997). Por outro lado, seu processo de desenvolvimento, de natureza ontogenética, também afeta indivíduos (Wilde *et al* 1969, van Emden & Bashford 1971, Capítulos 1-2), populações (Kearsley & Whitham 1989, Roininen *et al* 1993, Spiegel & Price 1996, Karban & Thaler 1999) e comunidades (Waltz & Whitham 1997) de insetos e ácaros herbívoros. A idade fisiológica da planta pode ser importante do ponto de vista ecológico porque, além do crescimento ou aumento de biomassa, ela sofre mudanças estruturais e de estratégias de alocação de nutrientes e defesas, como por exemplo entre partes vegetativas e reprodutivas ou entre folhagem nova e velha.

O tamanho da planta em si tem sido sugerido como uma das razões pelas quais árvores tendem a suportar uma maior riqueza de espécies de insetos herbívoros em relação aos arbustos e ervas (Lawton 1983). Independentemente da sua qualidade como alimento, plantas efêmeras velhas, maiores, com maior número de folhas e com mais biomassa poderiam suportar um maior número de insetos do que quando eram mais jovens e menores. Se a unidade amostral for a planta inteira, então a variação no tamanho da população pode estar refletindo a variação no tamanho da planta e não necessariamente na preferência, na performance alimentar e na intensidade de ataque do inseto. Neste caso, o aumento no tamanho da população, em número de insetos/planta dentro da mancha temporária de recursos, seria provocado pelo aumento da área amostral.

O desenvolvimento da planta envolve intensa remobilização de nutrientes e defesas entre partes vegetativas e reprodutivas ou entre folhagem nova e velha (McKey 1974, Hill 1980, Mattson 1980, Bazzaz *et al* 1987). Isto significa que a sua qualidade como alimento pode mudar no tempo. De fato, o desenvolvimento ontogenético de plantas efêmeras, independentemente delas produzirem folhas novas depois de maduras, pode afetar negativamente a performance alimentar e a aptidão darwiniana de certos insetos (Capítulo 1). Entretanto, não existe uma generalização estabelecida sobre o tipo de efeito que o envelhecimento das plantas efêmeras exerce sobre a performance alimentar dos insetos herbívoros, se negativo ou positivo. Pode ser que o efeito dependa da amplitude dos hábitos alimentares de cada espécie.

Nós havíamos sugerido (Capítulo 1) que plantas efêmeras maduras poderiam ser qualitativamente superiores para herbívoros polípagos, supostamente caracterizados por uma menor eficiência em superar as defesas tóxicas do vegetal. Já os monófagos e oligófagos deveriam ter uma melhor performance alimentar sobre plantas jovens, mais nutritivas e com mais água,

ainda que possam conter uma maior concentração de defesas tóxicas, como os glucosinolatos das crucíferas. Neste caso, padrões opostos na preferência de oviposição poderiam ocorrer, de modo que poderiam ser também esperadas tendências interceptantes ou não-paralelas de variação na abundância local dos insetos. Neste estudo, nós testamos se: 1) padrões temporais na abundância dos insetos herbívoros são definidos pela variação ontogenética no tamanho e na qualidade das plantas efêmeras e 2) folívoros oligófagos respondem diferentemente dos polípagos ao amadurecimento das plantas.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. O sistema herbívoros/planta

As plantas da família Cruciferae são na maioria efêmeras e cultivos tropicais de muitas delas ocorrem em pequenas manchas temporárias. Dentre os insetos que dependem das crucíferas, *Plutella xylostella* Linnaeus 1758 (Lepidoptera: Yponomeutidae) é uma espécie cosmopolita e oligófaga que utiliza somente plantas hospedeiras dessa família (Talekar & Shelton 1993). *Trichoplusia ni* Hübner 1803 (Lepidoptera: Noctuidae) também tem distribuição ampla (Ali *et al* 1995), mas é polífaga e tem sido relatada em pelo menos 24 espécies de plantas em sete famílias, incluindo o repolho (*Brassica oleracea* var. *capitata*) (Ali *et al* 1988).

As crucíferas são caracterizadas por conterem um ou vários glucosinolatos variando em concentração e combinação (van Etten *et al* 1976, van Etten & Tookey 1979). Glucosinolatos são tóxicos ou repelentes para insetos não-adaptados às crucíferas, porém são inócuos ou atrativos para os outros (Erickson & Feeny 1974, Blau *et al* 1978, Bodnaryk 1997, Rask *et al* 2000). Eles podem ser utilizados pelos herbívoros oligófagos, especializados em crucíferas, como pistas para discriminar plantas durante a oviposição e como estimulante alimentar nas larvas (Thorsteinson 1953, Gupta & Thorsteinson 1960, Rodman & Chew 1980, Reed *et al* 1989, Traynier & Truscott 1991, Huang & Renwick 1993, Pivnick *et al* 1994), mas ainda não parece haver informação nesse sentido sobre a polífaga *T. ni*. A concentração e o tipo de glucosinolato variam durante o desenvolvimento das plantas (Rask *et al* 2000). A planta de repolho (cv. Matsukase) e os lepidópteros folívoros *T. ni* e *P. xylostella* foram usados como sistema modelo.

2.2. As manchas temporárias do recurso

Cultivos de repolho foram feitos no “campus” da Universidade Federal de Viçosa (MG, Brasil), de janeiro de 1998 a dezembro de 2000. Não houve controle de insetos e doenças nem fez-se uso de herbicidas, mas os cultivos foram mecanicamente mantidos limpos de outras plantas. Quando necessárias, eram feitas irrigações por aspersão. Cada cultivo possuía cerca de 1000 plantas espaçadas a 1,0 m x 0,5 m e distribuídas em 10 a 12 fileiras com 45m de comprimento. A área útil do cultivo para amostragem limitava-se a oito fileiras centrais de 60 plantas cada. Os cultivos tinham uma duração de dez semanas, desde o transplante das mudas até a colheita. Um novo cultivo era plantado antes que o anterior fosse eliminado, de modo que dois ou três deles freqüentemente estavam disponíveis para rápida colonização e amostragem dos insetos.

2.3. Principais mudanças estruturais durante o desenvolvimento das plantas

O repolho possui parte aérea composta quase exclusivamente por folhas. Mudas com 30 dias de idade eram transplantadas para o campo e, durante a primeira semana, suas folhas permaneciam geralmente murchas. Novas folhas começavam a se expandir depois de duas semanas. Com o desenvolvimento da planta, as folhas se aglomeravam gradativamente e o comprimento do pecíolo tornava-se cada vez mais curto. Por volta da sétima semana, a intensa aglomeração das folhas novas começava a formar a cabeça. Nesta fase, as folhas expandidas adquiriam um aspecto mais duro e fibroso e as da base da planta entravam em processo de senescência, adquirindo uma tonalidade amarelada. O desenvolvimento da planta foi caracterizado apenas por mudanças no número, disposição, forma e tamanho das folhas.

2.4. Variações nas densidades populacionais das formas imaturas de *P. xylostella* e *T. ni* durante o desenvolvimento das plantas

A cada semana, os insetos foram amostrados em seis plantas de cada fileira da área útil do cultivo, totalizando 48 plantas/cultivo. Foi acompanhado o desenvolvimento completo de 20 cultivos, abrangendo todas as estações climáticas de três anos. Ovos, larvas de cada um dos cinco ínstares e pupas de *T. ni* foram quantificados separadamente. Ovos de *P. xylostella* são diminutos e larvas de primeiro ínstar são endofíticas, de modo que a sua quantificação no campo é dificultada e geralmente requer a remoção da planta para o laboratório. Portanto, apenas as larvas do segundo ao quarto ínstar e as pupas foram quantificadas nesta espécie.

Para cada cultivo, foi inicialmente calculado o número médio de indivíduos/planta para cada uma das suas dez classes etárias, consideradas em semanas após o transplante.

Em seguida, os 20 cultivos foram usados como repetições para se calcular as densidades médias totais por classe etária das plantas. A densidade média geral de larvas foi submetida à análise de covariância (ANCOVA), trabalhando-se com o logaritmo da variável resposta. Foram então ajustados modelos não-lineares para descrever os padrões de variação nas densidades das larvas das duas espécies em função da idade da planta. Em seguida, para cada espécie de inseto separadamente, a densidade de diferentes estágios de desenvolvimento pré-imaginal foi submetida à ANCOVA. Modelos foram novamente ajustados para descrever as tendências de variação nas densidades dos estágios pré-imaginais em função da idade da planta.

2.5. Variação na quantidade de biomassa foliar durante o desenvolvimento da planta

Foi quantificada a variação na biomassa da parte aérea da planta. Supõe-se que a variação na biomassa seja representativa da variação no tamanho ou área total da planta. Foram colhidas 12 plantas de repolho em cada uma de suas dez classes etárias (semanas após o transplante). Elas foram cortadas junto às suas raízes e levadas para secagem em estufa e posterior pesagem. O peso seco médio foi calculado para cada classe etária da planta. Foi então calculado o número de insetos por unidade de biomassa foliar durante o desenvolvimento da planta. Os padrões de flutuação populacional, originalmente obtidos em insetos por planta, foram transformados em insetos por unidade de biomassa foliar da seguinte maneira: Densidade = $(N/P) \cdot 309,3$ onde: N = número de indivíduos por planta, P = peso seco da planta e a constante equivale ao peso seco das plantas maiores, com dez semanas de idade. Modelos foram novamente ajustados para descrever os padrões temporais.

2.6. Efeito da qualidade e da quantidade de biomassa da planta sobre as densidades das larvas herbívoras

A variação na qualidade da planta havia sido anteriormente investigada em laboratório para *P. xylostella* (Capítulo 1). A taxa de crescimento populacional (r) havia sido utilizada como parâmetro de medida da variação na performance alimentar, na aptidão darwiniana do inseto ou ainda na qualidade da planta durante o seu desenvolvimento. Entretanto, os dados disponíveis da variação na qualidade da planta compreendiam apenas quatro das suas dez classes etárias, consideradas em semanas. A equação não-linear $y = 0,23332 - 0,00006239x^3$ foi aqui ajustada ($r^2 = 0,98$; $F = 182,4$ e $P = 0,005$) para estimar a taxa r em todas as demais classes etárias da planta. Em seguida, as densidades médias (larvas/planta) de *T. ni* e *P. xylostella* (Figura 1)

foram analisadas por regressão múltipla em função da qualidade e da quantidade de biomassa foliar.

3. RESULTADOS

O número médio de larvas de *P. xylostella* e *T. ni* por planta foi significativamente dependente da idade da planta e da espécie de inseto, porém não houve interação significativa entre as variáveis explicativas (Tabela 1). *T. ni* foi em média mais abundante que *P. xylostella*, mas o que interessa ao objetivo do estudo é que as densidades variaram de modo paralelo com o amadurecimento da planta. Suas tendências de variação não foram significativamente interceptantes (Figura 1), como havia sido hipotetizado. As curvas paralelas foram descritas pela mesma equação gaussiana $y = a \cdot \exp(-0,5 \cdot ((x-b)/c)^2)$, onde a = densidade máxima (pico) e b = idade da planta quando a densidade é máxima. O modelo considera ainda como simétricas as curvas à esquerda e à direita do pico e descreve que plantas recém-transplantadas suportaram o menor número de larvas, tendo havido um aumento nas densidades até alcançar o pico na sétima semana ($b = 7,1$ em ambas as espécies). Em seguida, as densidades declinaram gradativamente (Figura 1).

Tabela 1. Análise de covariância (ANCOVA) do log-normal da densidade de larvas de *P. xylostella* (do segundo ao quarto ínstar) e *T. ni* (do primeiro ao quinto ínstar) em função da idade da planta, da espécie de herbívoro e da interação entre as duas variáveis.

Fontes de variação	G.L.	S.Q.	Q.M.	F	P
Modelo completo*	5	4,71192	0,942384	107,73	<0,0001
Idade da planta (x)	2	4,614	2,307	263,72	<0,0001
Espécie de herbívoro (z)	1	0,08805	0,08805	10,06	<0,01
Interação	2	0,009842	0,004921	0,56	=0,58
Resíduo	14	0,12248	0,008748		
Total	19	4,8344			

* $\ln y = (a + bx - cx^2) + (dz) - (ezx + fzx^2)$

Figura 1. Flutuações paralelas nas densidades de larvas oligófagas de *P. xylostella* e polífagas de *T. ni* durante o desenvolvimento da planta hospedeira de repolho (ANCOVAs na Tabela 1). Os pontos no gráfico representam as médias semanais de 20 cultivos repetidos no tempo ao longo de três anos.

As densidades dos estágios iniciais e finais de desenvolvimento pré-imaginal variaram de modos significativamente diferentes (Tabelas 2-4, Figura 2). A densidade em

todos eles apre-sentou tendência cíclica de crescimento e declínio, mas os ciclos foram sucessivos no tempo. O número de ovos de *T. ni* e de ínstaes larvais iniciais das duas espécies aumentaram até por volta da sexta e sétima semanas. Depois disso, declinaram com o envelhecimento da planta. Conseqüentemente, os picos dos demais estágios de desenvolvimento foram acontecendo seqüencialmente no tempo (Figura 2). O padrão de crescimento e declínio nas densidades de larvas totais (Figura 1) dependeu primeiramente do padrão precedente de variação no número de ovos depositados na planta (Figura 2).

Tabela 2. Análise de covariância (ANCOVA) do log-normal da densidade de ovos e pupas de *T. ni* em função da idade da planta de repolho, do estágio de desenvolvimento do inseto e da interação entre as duas variáveis.

Fontes de variação	G.L.	S.Q.	Q.M.	F	P
Modelo Completo	5	2,370234	0,4740468	573,84	<0,0001
Idade da planta	2	0,452	0,226	273,58	<0,0001
Estágio do inseto	1	1,881	1,881	2276,96	<0,0001
Interação	2	0,03795	0,018975	22,97	<0,0001
Resíduo	14	0,011566	0,0008261		
Total	19	2,3818			

Tabela 3. Análise de covariância (ANCOVA) do log-normal da densidade de larvas do primeiro e quinto (último) ínstaes de *T. ni* em função da idade da planta de repolho, da etapa de desenvolvimento larval e da interação entre as duas variáveis.

Fontes de variação	G.L.	S.Q.	Q.M.	F	P
Modelo	5	0,74231	0,148462	144,91	<0,0001
Idade da planta	2	0,2497	0,12485	96,63	<0,0001
Ínstar larval	1	0,47	0,47	363,78	<0,0001
Interação	2	0,02263	0,011315	8,76	<0,01
Resíduo	14	0,01809	0,001292		
Total	19	0,7604			

Tabela 4. Análise de covariância (ANCOVA) do log-normal da densidade de larvas do segundo e quarto (último) ínstaes de *P. xylostella* em função da idade da planta de repolho, da etapa de desenvolvimento larval e da interação entre as duas variáveis.

Fontes de variação	G.L.	S.Q.	Q.M.	F	P
Modelo	5	1,035797	0,2071594	123,9	<0,0001
Idade da planta	2	0,5296	0,2648	158,37	<0,0001

Ínstar larval	1	0,4456	0,4456	266,51	< 0,0001
Interação	2	0,06054	0,03027	18,1	< 0,001
Resíduo	14	0,023403	0,001672		
Total	19	1,0592			

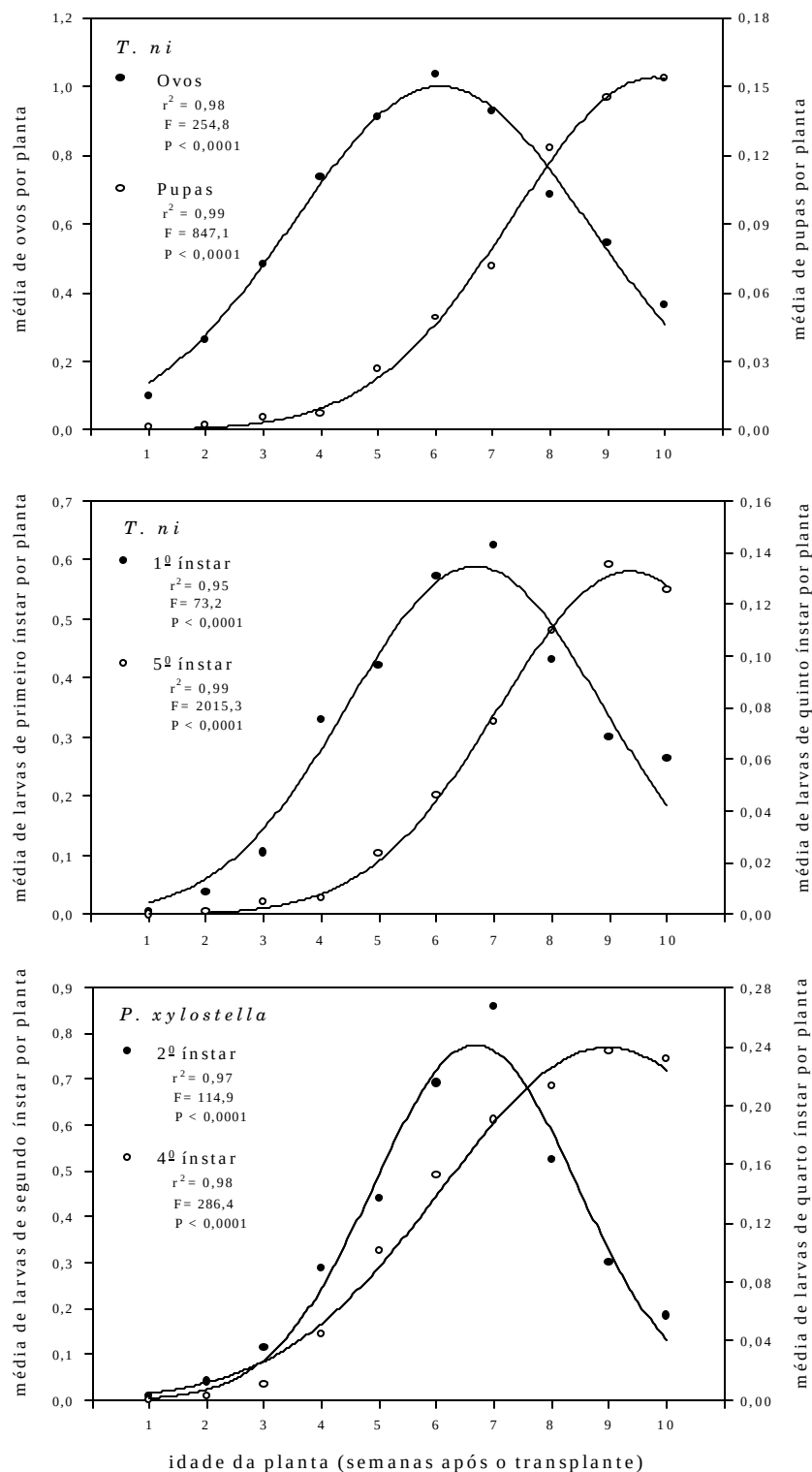


Figura 2. Flutuações sequenciais nas densidades de diferentes estágios de desenvolvimento pré-imaginal de *T. ni* e *P. xylostella* durante o desenvolvimento da planta hospedeira (ANCOVAs nas Tabelas 24). Atenção para a diferença de escalas nos eixos y da esquerda e direita. As seqüências de pontos representam as médias de 20 cultivos repetidos no tempo durante três anos.

Devido ao aumento no número e tamanho das folhas durante o desenvolvimento da planta, houve um incremento de biomassa da sua parte aérea. Em dez semanas, as plantas aumentaram em 300 vezes a sua biomassa seca (Figura 3A). O número de ovos de *T. ni* por unidade de biomassa foliar foi maior em plantas recém-transplantadas e declinou gradativa-mente durante todo o desenvolvimento do cultivo (Figura 3B). Os picos nas densidades de larvas (soma de todos os instares por biomassa foliar) nas duas espécies aconteceram em torno de duas semanas depois da densidade máxima de ovos (Figura 3CD), quando a planta ainda era bastante jovem e relativamente pequena (Figura 3A). Os ciclos de crescimento e declínio foram assimétricos, de modo que puderam ser melhor descritos por uma equação log-normal $y = a \cdot \exp(-0,5 \cdot (\ln(x/b)/c)^2)$. Proporcionalmente ao seu tamanho e biomassa, plantas mais jovens sofreram maior oviposição ou ataque de larvas que depois de terem alcançado idades intermediárias e principalmente a maturidade.

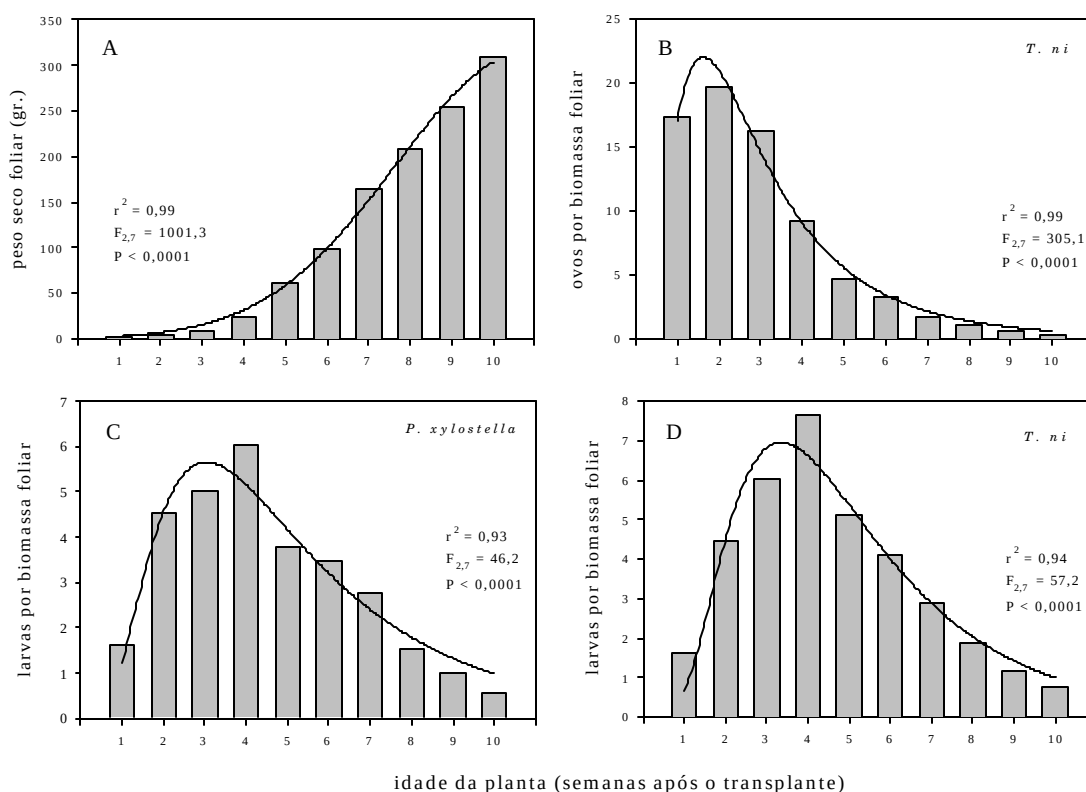


Figura 3. Variação na biomassa foliar (A), nas densidades de ovos de *T. ni* (B), larvas de *P. xylostella* (C) e larvas de *T. ni* (D) durante o desenvolvimento da planta hospedeira. As barras do peso seco representam médias de 12 plantas. As seqüências de barras de densidade representam médias de 20 cultivos repetidos no tempo.

As densidades de larvas de *P. xylostella* e *T. ni* variaram em função do tamanho da planta (biomassa), da sua qualidade (medida como performance alimentar ou taxa (r) de *P. xylostella*) e da interação entre as variáveis (Tabela 5).

Tabela 5. Regressões múltiplas das densidades populacionais de *P. xylostella* e de *T. ni* (larvas por planta) em função da quantidade de biomassa da planta e da sua qualidade como recurso alimentar. A qualidade da planta foi medida, no laboratório, como taxa de crescimento populacional (r) de *P. xylostella* (dados do Capítulo 1).

Espécie	F.V.	G.L.	S.Q.	r ²	Q.M.	F	P
<i>P. xylostella</i>	Modelo completo*	5	2,1154	0,99	0,41480	39,24	< 0,01
	Qualidade (x)	2	1,7441		0,87205	82,50	< 0,001
	Quantidade (z)	1	0,08754		0,08754	8,28	< 0,05
	Interação	2	0,2457		0,12285	11,62	< 0,05
	Resíduo	4	0,042297		0,01057		
	Total	9	2,1163				
<i>T. ni</i>	Modelo completo*	5	2,6316	0,99	0,52632	148,4	< 0,001
	Qualidade (x)	2	2,119		1,0595	298,7	< 0,0001
	Quantidade (z)	1	0,06373		0,06373	17,9	< 0,05
	Interação	2	0,4487		0,22435	63,3	< 0,001
	Resíduo	4	0,01419		0,003547		
	Total	9	2,6458				

* $y = (a + bx + cx^2) + (dz + ezx + fzx^2)$

4. DISCUSSÃO

4.1. O padrão

As densidades das larvas polífagas de *T. ni* e oligófagas de *P. xylostella* mudaram significativamente com o desenvolvimento das plantas, mas as espécies tiveram um padrão comum de variação (Tabela 1, Figura 1). A idade da planta em si, enquanto variável tempo, não é a causa do padrão populacional observado na mancha de recursos. Os modelos ajustados apenas descrevem e predizem o comportamento das populações em função do tempo (em semanas), mas não podem explicar por que as densidades variaram

da maneira observada e nem por que a tendência foi a mesma nas duas espécies. Pelo menos dois aspectos são fundamentais para responder estas questões: 1) a natureza das mudanças sofridas pela planta ao longo do tempo e 2) as suas conseqüências para as histórias de vida dos herbívoros.

4.2. As fontes de variação e o padrão temporal na abundância local dos herbívoros

As populações foram amostradas repetidamente no tempo, não no espaço. Portanto, podem ser ignoradas interferências externas de fatores climáticos catastróficos ou sazonais e de fluxos migratórios, seja sobre o desenvolvimento da planta ou diretamente sobre a tendência populacional. Plantas associadas poderiam afetar os insetos herbívoros diretamente ou indiretamente, através de seus inimigos naturais ou da planta hospedeira (Bach & Tabashnik 1990). Entretanto, as mudanças no habitat, dentro da mancha de recursos, foram caracterizadas pelo desenvolvimento da planta hospedeira isolada, sem a presença de outros vegetais associados. A competição entre insetos folívoros de vida livre tem sido raramente documentada (Lawton & Strong 1981, Denno *et al* 1995) e, ao longo do tempo amostral de três anos, as espécies quase sempre ocorreram em ocasiões distintas. Interações competitivas entre elas também não devem ter tido relação causal com as tendências populacionais.

Respostas fenotípicas rápidas na qualidade da planta, induzidas por ataques prévios de herbívoros e patógenos, têm sido relatadas com menos frequência em espécies efêmeras do que nas perenes (Karban & Baldwin 1997). De fato, Coleman *et al* (1996) não conseguiram evidências de defesas induzidas no repolho (cv. Pixie), de modo que aqui a origem da variação temporal na qualidade das plantas certamente não foi de natureza fenotípica. A explicação para a tendência populacional dos herbívoros parece estar relacionada apenas com o processo endógeno de desenvolvimento da planta. Neste caso, as causas potenciais da variação temporal no número de insetos na mancha de recursos são as mudanças ontogenéticas estrutural, quantitativa e qualitativa da planta.

4.2.1. Efeitos indiretos da variação estrutural da planta.

A estrutura da planta pode afetar indiretamente a densidade populacional de insetos herbívoros por oferecer-lhes refúgios contra inimigos naturais e rigores climáticos (Price *et al* 1980, Lawton 1983). Insetos podem preferir tecidos nutricionalmente inferiores se eles lhes conferem maior proteção, ainda que a escolha implique numa menor performance alimentar (Damman 1987). Assim, o padrão de variação nas densidades de *P. xylostella* e *T. ni* poderia ser explicado por duas hipóteses alternativas aos efeitos diretos do crescimento quantitativo e da variação qualitativa do recurso: 1) devido à

variação na taxa de mortalidade provocada por inimigos naturais e intempéries e 2) devido à variação na preferência de oviposição, evoluída em resposta às diferenças na pressão de predação e de fatores climáticos. Plantas de repolho tornam-se estruturalmente mais complexas à medida que se desenvolvem. Há mais chances de herbívoros encontrarem proteção numa planta estruturalmente mais complexa do que numa simples (Lawton 1983). Pimentel (1961) notou que *Pieris rapae*, vivendo sobre diferentes variedades de *B. oleracea*, não estava sujeita às mesmas taxas de parasitoidismo. Ele sugeriu que o motivo poderia ser a disposição das folhas na planta, já que o herbívoro foi mais atacado em variedades com folhas pecioladas e bem separadas entre si do que nas folhas aglomeradas da planta madura do repolho. Fox & Eisenbach (1992) também notaram que mariposas de *P. xylostella* preferiam ovipositar em crucíferas onde a prole apresentava performance inferior, mas o parasitóide procurava menos nestas plantas. A tendência foi interpretada como evidência da evolução de um comportamento seletivo das mariposas por refúgios livres do inimigo natural.

Se as modificações estruturais pelas quais passa a planta de repolho permitem aos herbívoros diferentes chances de se refugiar, então imaturos sobre plantas jovens estariam mais expostos a agentes externos de mortalidade. Plantas jovens também foram qualitativa-mente superiores para as larvas herbívoras (Capítulo 1) e parece que inimigos naturais tendem a preferir hospedeiros melhor nutridos (Clancy & Price 1987, Leather & Walsh 1993). Em consequência, deveriam ocorrer tendências temporais crescentes e paralelas tanto na preferência de oviposição quanto na sobrevivência das larvas. A hipótese de que a variação estrutural da planta governou indiretamente o padrão de variação na densidade dos herbívoros parece incompatível com os seguintes fatos: 1) Os picos nas densidades de ovos e larvas aconteceram em plantas com idades intermediárias, entretanto declinaram em plantas maduras e estruturalmente mais complexas (Figuras 1-2). 2) A intensidade de ataque foi proporcionalmente maior em plantas muito jovens e pequenas, declinado de modo gradativo durante o seu amadurecimento (Figura 3BD). Eventuais efeitos indiretos da variação estrutural da planta, via inimigos naturais, não parecem ter tido importância para o padrão temporal de variação no tamanho da população (Figura 1) ou na intensidade do ataque sofrido pela planta (Figura 3BD).

4.2.2. Efeitos diretos da variação na qualidade e no tamanho da planta

Durante o desenvolvimento da planta de repolho, ocorre uma diminuição na qualidade de todas as suas folhas para *P. xylostella* (Capítulo 1). Como a performance e o sucesso reprodutivo do inseto foram negativamente afetados pelo amadurecimento da planta, era esperada uma tendência decrescente tanto na preferência de oviposição quanto na densidade de larvas. Entretanto, o que se observou nesta espécie e na polífaga *T. ni* foi uma tendência de aumento seguida de declínio no número de ovos e larvas sobre a planta (Figuras 1-2). Portanto, o declínio na qualidade da planta e o

seu efeito negativo sobre a performance alimentar de *P. xylostella* são incapazes de explicar a fase ascendente do ciclo populacional. Plantas com mais de sete semanas de idade continuaram crescendo (Figura 3A), mas houve uma redução na oviposição e na densidade larvas (Figuras 1-2). Desse modo, a variação no tamanho da planta ou quantidade de biomassa também não explica isoladamente toda a extensão da tendência populacional observada.

Após o pico de larvas em plantas com sete semanas de idade, a redução subsequente na densidade pode ser explicada por uma queda acentuada na qualidade do recurso alimentar. Plantas maduras foram evitadas para oviposição (Figura 2) porque as chances de sucesso da prole são significativamente diminuídas em todos os seus estratos foliares, inclusive nas folhas novas (Capítulo 1). As folhas mais duras da planta madura são piores principalmente para a sobrevivência das larvas mais frágeis de primeiro ínstar (Capítulo 1). Por isso elas utilizaram plantas um pouco mais jovens, enquanto os ínstaes finais foram mais abundantes nas idades mais avançadas da planta (Figura 2). Além da sua pior qualidade, o tempo de persistência que ainda resta ao recurso pode não ser suficiente para o completo desenvolvimento da prole depositada tardiamente, especialmente para *T. ni* que possui ciclo de vida mais demorado. Ambas as espécies podem estar suficientemente adaptadas à exploração da planta de modo a que as fêmeas adultas discriminem a deterioração qualitativa do recurso. A consequência populacional da redução da oviposição foi o declínio no número de larvas sobre a planta madura.

O aumento inicial na densidade de ovos e larvas (Figuras 1-2) não implica necessariamente que planta jovem seja menos preferida, ou que ela sofra um pico de maior qualidade em idade intermediária. Na verdade, quanto mais jovem a planta, maior o sucesso reprodutivo de *P. xylostella* (Capítulo 1) e maior a chance da planta ser preferida para oviposição e alimentação. A tendência decrescente esperada na densidade de ovos e larvas parece ter sido obscurecida pelo crescimento da planta. A densidade em insetos/planta não considera a variação no tamanho da área amostral (planta). Por outro lado, respeitando a proporção no tamanho e número de folhas (biomassa foliar) entre plantas de diferentes idades, a tendência de variação na densidade de ovos foi, na verdade, decrescente ao longo do desenvolvimento da planta (Figura 3B). O pico de larvas aconteceu duas semanas depois do pico de ovos (Figura 3B-D), o que pode corresponder ao tempo de regeneração das mudas transplantadas, ao tempo de colonização da mancha de recursos pelas mariposas ou ainda ao tempo de desenvolvimento dos primeiros ovos e larvas iniciais. A variação na intensidade do ataque sofrido pela planta (Figura 3B) correspondeu à tendência de variação temporal na sua qualidade como alimento para as

larvas (Capítulo 1). Houve portanto uma relação temporal positiva entre performance alimentar e preferência de oviposição.

O ciclo de crescimento e declínio no tamanho das populações dos insetos, na escala espaço-temporal correspondente às manchas de recursos, pode ser explicado pelas mudanças na qualidade e no tamanho das plantas (Tabela 5). O tamanho da área amostral aumenta ao longo do tempo, de modo que, além do processo de colonização, não parece haver explicação biológica para o crescimento inicial no tamanho da população. A interação da variação no tamanho da planta e na sua qualidade gerou, na época em que ambas as variáveis possuíam valores intermediários, uma tendência em pico nas populações locais dos insetos.

4.3. O comportamento seletivo de oviposição intermediando a relação entre a variação na qualidade do recurso e o evento populacional

Mais importantes que a variação na mortalidade, as mudanças na natalidade ou no comportamento de oviposição podem, em certos casos, ser responsáveis por diferenças espaciais (Rausher & Papaj 1983, Mopper & Simberloff 1995) ou temporais (por ex. Ohgushi & Savada 1985, Ohgushi 1995) na abundância local de insetos herbívoros. O comportamento seletivo de oviposição das fêmeas é o processo, provavelmente adaptativo, que fez o elo entre a variação na qualidade da planta e a resposta populacional. Em Lepidoptera, cujas larvas apresentam pouca mobilidade, é crucial o papel que a fêmea adulta exerce na localização e na escolha da planta ou de suas partes onde a prole vai se alimentar e desenvolver (Thompson & Pellmyr 1991, Renwick & Chew 1994). De fato, relações positivas entre preferência de oviposição e performance alimentar têm sido frequentemente observadas em insetos herbívoros (Craig *et al* 1989, Thompson & Pellmyr 1991, Preszler & Price 1995, Stein & Price 1995, Carr *et al* 1998), embora isto não seja uma constante (Courtney & Kibota 1990) e a intensidade da relação pode ser influenciada por outras condições ecológicas e pressões seletivas (Thompson 1988). O comportamento seletivo da mãe pode ter origem adaptativa, no sentido de permitir aumentar as chances de sucesso da prole. Parece que *T. ni* e *P. xylostella* estão suficientemente adaptadas à exploração da planta e as fêmeas discriminam as mudanças ontogenéticas na sua qualidade como alimento para a prole. Desse modo, a mortalidade na prole é prevenida e, ao longo do tempo evolutivo, sua importância minimizada como mecanismo proximal na geração do padrão temporal de variação no tamanho da população de larvas sobre a planta.

4.4. As respostas paralelas dos herbívoros ao desenvolvimento da planta

O paralelismo na flutuação populacional (Figura 1) ou na intensidade de ataque (Figura 3) de *P. xylostella* e *T. ni* pode ter sido devido à variação coincidente, ao longo da vida da planta, nas suas preferências de oviposição e performances alimentares. De fato, outros insetos oligófagos e polífagos apresentaram tendências coincidentes de consumo alimentar em três estratos foliares da planta madura de repolho (Coleman *et al* 1996). Larvas da polífaga *T. ni* e da oligófaga *Pieris rapae* também tiveram respostas alimentares comuns à variação na concentração de glucosinolatos (Stowe 1998). Apesar de *T. ni* ser polífaga e *P. xylostella* ser oligófaga, ambas parecem ter discriminado e respondido de maneira bastante similar a supostas variações na disponibilidade de nutrientes, nas defesas quantitativas e nos glucosinolatos da planta hospedeira.

Superada pelo herbívoro a barreira tóxica de um certo grupo de plantas, no caso os glucosinolatos das crucíferas, são as variações na disponibilidade de nutrientes, redutores de digestibilidade e dureza mecânica dos tecidos que devem determinar a performance alimentar das larvas. Se espécies polífagas fossem ineficientes em superar as toxinas do repolho, mas ainda assim estivessem adaptada para explorar a planta, elas deveriam discriminar e atacar preferencialmente tecidos mais velhos, com menos glucosinolatos, porém nutricionalmente inferiores (Capítulo 1). Por outro lado, se elas fossem incapazes de discriminar a variação qualitativa da planta, os adultos ovipositariam e as larvas atacariam indiscriminadamente qualquer tipo de tecido. Nesta condição, não haveria um padrão regular de variação na oviposição durante o desenvolvimento da planta e a mortalidade larval seria o processo responsável por uma eventual tendência de variação no número de larvas por planta. Na verdade, parece que por ser tão eficiente quanto *P. xylostella* em superar as toxinas do repolho, *T. ni* foi capaz de atacar preferencialmente plantas jovens, supostamente melhor defendidas por glucosinolatos. Ambas evitaram ovipositar em plantas maduras porque todos os seus estratos foliares devem possuir menos nutrientes disponíveis e mais defesas quantitativas (Capítulo 1).

O hábito de *T. ni* explorar plantas de diferentes famílias, defendidas por diferentes tipos de toxinas, não parece incompatível com uma eficiente capacidade de superar os efeitos negativos dos glucosinolatos e de outros compostos encontrados nas plantas que utiliza. Larvas dessa espécie neutralizam as defesas de certas plantas cortando os canais secretores da folha, o que lhes permitem explorar uma maior variedade de espécies vegetais em relação a vários outros polífagos (Dussourd & Denno 1994). Por outro lado, noutras plantas de diferentes famílias, incluindo brássicas, os autores notaram que as lagartas não exibiam tal comportamento. Portanto, elas devem ser capazes de contornar as defesas tóxicas destas plantas através de mecanismos bioquímicos e fisiológicos. Independentemente do mecanismo ser de natureza comportamental ou fisiológica, a capacidade de superar a barreira tóxica das plantas deve

habilitá-las para atacar, regular e preferencialmente, indivíduos mais jovens, tenros e nutritivos na maioria das espécies vegetais que utilizam.

4.5. A generalização do padrão entre monófagos, oligófagos e polífagos

Kearsley & Whitham (1989) sugeriram que, durante o desenvolvimento das plantas, deveria ser comum a ocorrência de tendências não-sobrepostas na intensidade de ataque por diferentes espécies de herbívoros. Plantas deveriam constituir um mosaico de diferentes níveis de resistência durante o seu amadurecimento e abrir diferentes “janelas” de vulnerabilidade para o ataque dos insetos. Entretanto, eles basearam suas proposições sobre os padrões não-paralelos de ataque por herbívoros a uma planta perene. Nós sugerimos que durante o desenvolvimento das plantas efêmeras, ao contrário, o paralelismo de tendências na intensidade de ataque ou no padrão populacional na mancha de recursos pode ser freqüente. O paralelismo observado entre a oligófaga *P. xylostella* e a polífaga *T. ni* pode não ser uma exceção, mas uma amostra de um evento generalizado entre insetos folívoros especializados na exploração de plantas de vida efêmera.

Rhoades & Cates (1976) e Feeny (1976) sugeriram que herbívoros com uma dieta res-trita deveriam se adaptar a tecidos novos, enquanto aqueles que utilizam plantas de diferentes famílias deveriam preferir tecidos maduros. Esta hipótese poderia explicar tendências opostas na intensidade de ataque por *P. xylostella* e *T. ni* durante o desenvolvimento da planta. Entretanto, os fatos mostraram que a questão não parece tão simples. Posteriormente, Cates (1980) notou que o padrão esperado de exploração preferencial de tecidos velhos pelos polífagos e de tecidos novos por monófagos e oligófagos de fato ocorreu em plantas perenes, mas não entre as espécies que exploravam plantas efêmeras. Neste tipo de planta, herbívoros polífagos usavam preferencialmente folhas novas, da mesma maneira que os monófagos e oligófagos. Nos polífagos, a taxa de acumulação de nitrogênio foi parecida com a das espécies monófagas, sugerindo que elas estavam igualmente adaptadas para superar as toxinas das folhas novas das plantas efêmeras. Utilizando 29 espécies de plantas herbáceas efêmeras e perenes, Fenner *et al* (1999) também observaram que uma lesma generalista preferiu majoritariamente as plantas jovens em detrimento das maduras. Cates (1980) trabalhou com variações na idade da folha isolada, mas a sobreposição nos padrões de ataque de *T. ni* e *P. xylostella* sugere que suas observações podem se aplicar ao amadurecimento da planta efêmera como um todo. Até porque é na planta efêmera madura que se encontram as folhas maduras e senescentes.

Para responder por que polífagos tendem a usar tecidos novos em plantas efêmeras mas preferem tecidos maduros em plantas perenes, Cates (1980) sugeriu que as primeiras são distribuídas de modo irregular e imprevisível no espaço e no tempo, o que lhes permitem maiores chances de escapar dos herbívoros. Portanto, investiriam menos em toxinas para proteger seus tecidos novos. Coley *et al* (1985) também sugeriram que plantas de vida curta e com elevada taxa de crescimento investem menos em defesas tóxicas. Se

plantas efêmeras defendem menos intensamente os seus tecidos novos, então o custo para os polípagos explorarem tal recurso é menor que nas plantas perenes.

As barreiras tóxicas das plantas efêmeras podem ser mais facilmente transponíveis, mas seus órgãos maduros, com tecidos fibrosos, duros e com menos nutrientes, podem diminuir indiscriminadamente a performance alimentar de todos os insetos mastigadores, especialmente dos primeiros e frágeis instares larvais. Por outro lado, insetos sugadores generalistas poderiam explorar mais facilmente folhas e plantas maduras. O afídeo polífago *Myzus persicae* prefere brássicas maduras (van Emden & Bashford 1971). Mas isto deve ser uma exceção, porque o curto tempo de persistência da planta efêmera madura deveria também pressionar os herbívoros em geral para superar as defesas das folhas e plantas jovens. Folhas maduras e menos tóxicas de plantas efêmeras possuem uma curta duração em relação às folhas maduras das plantas perenes. Folhas de árvores e arbustos podem ser permanentes ou durar por toda uma estação. Plantas efêmeras e imprevisíveis no espaço e no tempo podem ser mais difíceis de serem localizadas (Feeny 1976, Cates 1981) e a “janela” de que dispõe o herbívoro para explorar o recurso se tornaria ainda muito estreita se ele não pudesse superar a barreira tóxica da planta jovem. Insetos em geral que utilizam plantas efêmeras estariam sujeitos a uma forte pressão seletiva para incluir indivíduos jovens na sua dieta.

4.6. O funcionamento das populações de insetos herbívoros nas manchas temporárias de plantas efêmeras

Os primeiros migrantes que chegam na mancha de plantas jovens ovipositam pronta-mente. A primeira geração de adultos desenvolvidos no local pode ser inibida em seu comportamento emigratório (Capítulo 2). Juntamente com migrantes que continuam chegando, a primeira geração ainda aceita as plantas com idades intermediárias para ovipositar (Figura 2). A densidade de ovos e larvas iniciais então alcançam seu pico, ocasião em que a planta atinge seu tamanho máximo antes de começar a sofrer uma queda acentuada de qualidade (Capítulo 1). Indivíduos desenvolvidos na planta madura, cuja qualidade é inferior, podem ser estimulados a abandonar o habitat tão logo tenham emergido da pupa, sem desperdiçar seu tempo procurando onde ovipositar no local (Capítulo 2). Imigrantes que chegam tardiamente na mancha de plantas podem recusá-las para oviposição e continuam sua busca migratória. As densidades de ovos e larvas iniciais então declinam com a maturidade das plantas, embora a densidade de pupas possa ser máxima nesta fase (Figura 2).

Os ciclos de crescimento e declínio populacional na mancha efêmera de recursos repetem-se de modo previsível no tempo e no espaço, seja em herbívoros polípagos, oligófagos e provavelmente em monófagos. A abundância local de insetos predadores e parasitóides talvez acompanhe a tendência temporal na disponibilidade de herbívoros. Toda a comunidade local poderia então ser estruturada de baixo para cima, por efeito do desenvolvimento da planta. Tais populações ou comunidades locais nunca são estáveis, mas

caracterizadas por ciclos de colonização e extinção. Portanto, a atividade migratória é um processo tão importante do ponto de vista populacional quanto são a performance da prole e o comportamento preferencial de oviposição dos herbívoros. A importância imediata da mortalidade é secundária, mas a previsibilidade dos ciclos é o resultado da sua importância histórica como força seletiva que moldou o comportamento preferencial de oviposição e da atividade migratória dos insetos.

A duração dos ciclos locais depende do tempo de persistência da mancha de recursos e a tendência de variação na abundância média dos insetos é regulada de baixo para cima, por efeito exclusivo das mudanças ontogenéticas na qualidade e no tamanho das plantas. Por outro lado, a amplitude dos ciclos (diferença na abundância entre manchas separadas no espaço-tempo ou a variação em torno da tendência temporal média) possui causas mais complexas, envolve processos atuando em escala regional e também depende da atividade migratória. Do ponto de vista da população local, a imigração e a emigração são análogas à mortalidade e à natalidade e elas podem ter importância fundamental para explicar a amplitude dos ciclos. Os ciclos são interligados pela migração e interdependentes, de modo que a amplitude de cada um deles depende do que acontece noutras localidades e da dinâmica da população regional ou metapopulação. Erupções populacionais locais e manchas não-colonizadas, ocorrendo em diferentes lugares ou épocas, são situações extremas. Elas podem ser mais difíceis de serem explicadas do que a tendência média mas, ainda que isto possa ser feito, exceções ou particularidades não poderão ser previstas.

5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ali, MA, AL Abdel-Salam, AI Gadallah & AS El-Khouly. 1988. Influence of host plant on the development and annual generations of the cabbage looper *Trichoplusia ni* (Hb.) in Egypt. J. Appl. Ent. 106: 297-301.
- Ali, MA, AS El-Khouly, GM Moawad & GM Ragab. 1995. Seasonal abundance of cabbage looper *Trichoplusia ni* as related to temperature, relative humidity and the natural incidence of a nuclear polyhedrosis virus. Acta Agron. Hungarica 43: 331-339.
- Bach, CE & BE Tabashnik. 1990. Effects of nonhost plant neighbors on population densities and parasitism rates of the diamondback moth (Lepidoptera: Plutellidae). Environ. Entomol. 19: 987-994, 1990.
- Bazzaz, FA, NR Chiariello, PD Coley & LF Pitelka. 1987. Allocating resources to reproduction and defense. BioScience 37: 58-67.
- Blau, PA, P Feeny, L Contardo & DS Robson. 1978. Allylglucosinolate and herbivorous caterpillars: A contrast in toxicity and tolerance. Science 200: 1296-1298.
- Bodnaryk, RP. 1997. Will low-glucosinolate cultivars of the mustards *Brassica juncea* and *Sinapis alba* be vulnerable to insect pests? Can. J Plant Sci. 77: 283-287.
- Carr, TG, H Roininen & PW Price. 1998. Oviposition preference and larval performance of *Nematus oligospilus* (Hymenoptera: Tenthredinidae) in relation to host plant vigor. Environ. Entomol. 27: 615-625.
- Cates, RG. 1980. Feeding patterns of monophagous, oligophagous and polyphagous insect herbivores: the effect of resource abundance and plant chemistry. Oecologia 46: 22-31.
- Cates, RG. 1981. Host plant predictability and the feeding patterns of monophagous, oligophagous, and polyphagous insect herbivores. Oecologia 48: 319-326.

- Clancy, KM & PW Price. 1987.** Rapid herbivore growth enhances enemy attack - sublethal plant defenses remain a paradox. *Ecology* 68: 733-737.
- Coleman, RA, AM Barker & M Fenner. 1996.** Cabbage (*Brassica oleracea* var *Capitata*) fails to show wound-induced defence against a specialist and a generalist herbivore? *Oecologia* 108:105-112.
- Coley, PD, JP Bryant & FS Chapin. 1985.** Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science* 230: 895-899.
- Courtney, S.P & T.T. Kibota. 1990.** Mother doesn't know best: Selection of hosts by ovipositing insects. Pp. 161-188. In: Bernays, E.A. (Ed.) *Insect-plant interactions*. Vol. 2. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Craig, TP, JK Itami & PW Price. 1989.** A strong relationship between oviposition preference and larval performance in a shoot-galling sawfly. *Ecology* 70: 1691-1699.
- Damman, H. 1987.** Leaf quality and enemy avoidance by the larvae of a pyralid moth. *Ecology* 68: 88-97.
- Denno, RF, MS McClure & JR Ott. 1995.** Interspecific interactions in phytophagous insects: competition reexamined and resurrected. *Annu. Rev. Entomol.* 40: 297-331.
- Dussourd, DE & RF Denno. 1994.** Host range of generalist caterpillars: Trenching permits feeding on plants with secretory canals. *Ecology* 75: 69-78.
- Erickson, JM & D Feeny. 1974.** Sinigrin: A chemical barrier to the black swallowtail butterfly *Papilio polyxenes*. *Ecology* 55: 103-111.
- Faeth, SH. 1990.** Aggregation of a leafminer, *Cameraria* sp. nov. (Davis): consequences and causes. *J. Anim. Ecol.* 59: 560-586.
- Feeny, P. 1976.** Plant apparency and chemical defense. Pp. 140. In: Wallace, J.W. & R.L. Mansell (Eds.) *Biochemical interactions between plants and insects*. Plenum Press, New York.
- Fenner, M, ME Hanley & R Lawrence. 1999.** Comparison of seedling and adult palatability in annual and perennial plants. *Func. Ecol.* 13: 456-551.
- Fox, LR & J Eisenbach. 1992.** Contrary choices: possible exploitation of enemy-free space by herbivorous insects in cultivated *vs.* wild crucifers. *Oecologia* 89: 574-579.
- Gupta, PD & AJ Thorsteinson. 1960.** Food plant relationships of the diamondback moth (*Plutella maculipennis* (Curt.)). II. Sensory regulations of oviposition of the adult female. *Entomon. Exp. Appl.* 3: 305-314.
- Hill, J. 1980.** The remobilization of nutrients from leaves. *J. Plant Nutrit.* 2: 407-444.
- Huang, XP & JAA Renwick. 1993.** Differential selection of host plants by 2 *Pieris* species - the role of oviposition stimulants and deterrents. *Entomol. exp. appl.* 68: 59-69.
- Hunter, MD, T Ohgushi & PW Price. 1992.** Effects of resource distribution on animal-plant interactions. Academic Press, San Diego.
- Karban, R & IT Baldwin. 1997.** Induced responses to herbivory. Univ. Chicago Press, Chicago.
- Karban, R & JS Thaler. 1999.** Plant phase change and resistance to herbivory. *Ecology* 80: 510-517, 1999.
- Kearsley, MJC & TG Whitham. 1989.** Developmental changes in resistance to herbivory: Implications for individuals and populations. *Ecology* 70: 422-434.
- Lawton, JH. 1983.** Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. *Annu. Rev. Entomol.* 28: 23-39.
- Lawton, JH & DR Strong Jr. 1981.** Community patterns and competition in folivorous insects. *Am. Nat.* 118: 317-338.
- Leather, SR & PJ Walsh. 1993.** Sub-lethal plant defences: the paradox remains. *Oecologia* 93: 153-155.
- Mattson, WJ. 1980.** Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 11: 119-161.
- McKey, D. 1974.** Adaptive patterns in alkaloid physiology. *Am. Nat.* 108: 305-320.
- Mopper, S & D Simberloff. 1995.** Differential herbivory in an oak population: The role of plant phenology and insect performance. *Ecology* 76: 1233-1241.
- Ohgushi, T & H Sawada. 1985.** Population equilibrium with respect to available food resource and its behavioural basis in an herbivorous lady beetle, *Henosepilachna niponica*. *J. Anim. Ecol.* 54: 781-796.
- Ohgushi, T. 1995.** Adaptive behavior produces stability in herbivorous lady beetle populations. Pp. 303-319. In: Cappuccino, N. & PW. Price (Eds.). *Population dynamics. New approaches and synthesis*. Academic Press, San Diego.
- Pimentel, D. 1961.** An evaluation of insect resistance in broccoli, Brussels sprouts, cabbage, collards and kale. *J. Econ. Entomol.* 54: 156-158.

- Pivnick, KA, BJ Jarvis & GP Slater. 1994.** Identification of olfactory cues used in host-plant finding by diamondback moth, *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae). *J. Chem. Ecol.* 20: 1407-1427.
- Power, ME. 1992.** Top-down and bottom-up forces in food webs: Do plants have primacy? *Ecology* 73: 733-746.
- Preszler, RW & PW Price. 1995.** A test of plant-vigor, plant-stress, and plant-genotype effects on leaf-miner oviposition and performance. *Oikos* 74: 485-492.
- Price, PW. 1992.** The resource-based organization of communities. *Biotropica* 24: 273-282.
- Price, PW, CE Bouton, P Gross, BA McPherson, JN Thompson & AE Weis. 1980.** Interactions among three trophic levels: influence of plants on interactions between herbivores and natural enemies. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 11: 41-65.
- Rask, L, E Andreasson, B Ekblom, S Eriksson, B Pontoppidan & J Meijer. 2000.** Myrosinase: gene family evolution and herbivore defense in Brassicaceae. *Plant Mol. Biol.* 42: 93-113, 2000.
- Rausher, MD & DR Papaj. 1983.** Demographic consequences of discrimination among conspecific host plants by *Battus philenor* butterflies. *Ecology* 64: 1402-1410.
- Reed, DW, KA Pivnick & EW Underhill. 1989.** Identification of chemical oviposition stimulants for the diamondback moth, *Plutella xylostella*, present in three species of Brassicaceae. *Entomol. exp. appl.* 53: 277-286.
- Renwick, JAA & FS Chew. 1994.** Oviposition behavior in Lepidoptera. *Annu. Rev. Entomol* 39: 377-400.
- Rhoades, DF & RG Cates. 1976.** Toward a general theory of plant anti-herbivore chemistry. Pp. 168-213. In: Wallace, J.W. & R.L. Mansell (Eds.) *Biochemical interactions between plants and insects*. Plenum Press, New York.
- Roininen, H, PW Price & J Tahvanainen. 1993.** Colonization and extinction in a population of the shoot-galling sawfly, *Euura amerinae*. *Oikos* 68: 448-454.
- Rodman, JE & FS Chew. 1980.** Phytochemical correlates of herbivory in a community of native and naturalized Cruciferae. *Biochemical Syst. Ecol.* 8: 43-50.
- Spiegel, LH & PW Price. 1996.** Plant aging and the distribution of *Rhyacionia neomexicana* (Lepidoptera: Tortricidae). *Environ. Entomol.* 25: 359-365.
- Stein, SJ & PW Price. 1995.** Relative effects of plant-resistance and natural enemies by plant developmental age on sawfly (Hymenoptera, Tenthredinidae) preference and performance. *Environ. Entomol.* 24: 909-916.
- Stowe, KA. 1998.** Realized defense of artificially selected lines of *Brassica rapa*: Effects of quantitative genetic variation in foliar glucosinolate concentration. *Environ. Entomol.* 27: 1166-1174.
- Talekar, NS. & AM. Shelton. 1993.** Biology, ecology and management of the diamondback moth. *Annu. Rev. Entomol.* 38: 275-301.
- Thompson, JN. 1988.** Evolutionary ecology of the relationship between oviposition preference and performance of offspring in phytophagous insects. *Entomol. exp. appl.* 47: 3-14.
- Thompson, JN & O Pellmyr. 1991.** Evolution of oviposition behavior and host preference in Lepidoptera. *Annu. Rev. Entomol.* 36: 65-89.
- Thorsteinson, AJ 1953.** The chemotactic responses that determine host specificity in an oligophagous insect (*Plutella maculipennis* (Curt.) Lepidoptera). *Canadian J Zool.* 31: 52-72.
- Traynier, RMM & RJW Truscott. 1991.** Potent natural egg-laying stimulant for cabbage butterfly *Pieris rapae*. *J. Chem. Ecol.* 17: 1371-1380.
- van Emden, HF & MA Bashford. 1971.** The performance of *Brevicoryne brassicae* and *Myzus persicae* in relation to plant age and leaf amino acids. *Entomol. exp. appl.* 14: 349-360.
- van Etten, CH & HL Tookey. 1979.** Chemistry and biological effects of glucosinolates. Pp. 471-500. In: Rosenthal, GA & DH Janzen (Eds.). *Herbivores: Their interactions with secondary plant compounds*. Academic Press, Orlando, Florida. 718pp.
- van Etten, CH, ME Daxenbichler, PH Williams & WF Kwolek. 1976.** Glucosinolates and derived products in cruciferous vegetables. Analysis of the edible part from twenty-two varieties of cabbage. *J. Agric. Food Chem.* 24: 452-455.
- Waltz, AM & TG Whitham. 1997.** Plant development affects arthropod communities: Opposing impacts of species removal. *Ecology* 78: 2133-2144.
- Wilde, J de, W Bongers & H Schooneveld. 1969.** Effect of hostplant age on phytophagous insects. *Entomol. exp. appl.* 12: 714-720.

Sazonalidade em Populações Tropicais de um Inseto Herbívoro e sua Relação com Fluxos Imigratórios e a Disponibilidade de Recursos

RESUMO:

1. Populações de insetos tropicais também podem apresentar ciclos sazonais e a causa têm sido atribuída à variação na disponibilidade de recursos, provocada pela alternância de períodos secos e chuvosos. Em sistemas agrícolas, alguns insetos também são previsivelmente raros durante certas épocas do ano.
2. Aqui foi testado se ciclos sazonais em populações tropicais do herbívoro oligófago e cosmo-polita *Plutella xylostella* (Lepidoptera) têm relação com variações na disponibilidade de recursos. Também foi investigado se fluxos imigratórios previsíveis são a causa proximal do início dos ciclos.
3. Durante três anos, plantas preferidas do inseto foram cultivadas continuamente e irrigadas de modo a sempre haver recurso em abundância. Mesmo assim, houve uma tendência sazonal de variação na sua abundância e a hipótese da disponibilidade sazonal de recursos não pode ser aceita.
4. No início dos ciclos, o aumento na densidade de adultos precedeu significativamente o aumento na densidade de imaturos. *P. xylostella* não parece sofrer diapausa, de modo que fluxos imigratórios foram a causa da fase previsível de aumento da população.
5. A infestação artificial da área com pupas, durante o outono, quando a população encontra-se extinta, provocou um ciclo populacional precoce. Portanto, a época do início dos ciclos é devida a fatores externos e não necessariamente a uma melhoria das condições locais durante o inverno. Hipóteses testáveis também foram sugeridas para explicar por que a população foi incapaz de persistir até um novo fluxo imigratório do ano seguinte. Foi sugerido ainda que o ciclo observado localmente possui dimensão regional.

PALAVRAS-CHAVE: herbivoria, dinâmica populacional, ciclos populacionais, dispersão, fatores locais e regionais, *Plutella xylostella*, *Brassica oleraceae*.

1. INTRODUÇÃO

Ciclos sazonais em populações e comunidades de insetos tropicais têm sido atribuí-dos à variação na disponibilidade de recursos, provocada pela alternância dos períodos secos e chuvosos (Wolda 1978ab,1988, Janzen 1987). De fato, insetos herbívoros tropicais podem ter a sua história de vida ajustada ao padrão de distribuição sazonal de folhas e plantas novas (Jones 1987, Braby 1995). Muitos insetos que atacam plantas cultivadas nos trópicos também parecem apresentar sazonalidade na sua abundância e, em determinadas épocas do ano, eles são raramente observados. Sazonalidade populacional refere-se aqui a um evento biológico previsível, que acontece sempre na mesma época do ano. Não há conexão obrigatória com estações climáticas convencionais como verão, inverno ou período chuvoso. Se a disponibilidade de recursos na estação das chuvas é a única causa de ciclos sazonais em populações de insetos tropicais, então plantas de vida curta, que são rotineiramente cultivadas durante todo o ano, deveriam estar sob constante ataque de herbívoros. O efeito indireto da sazonalidade nas chuvas não é problema, porque os cultivos podem ser irrigados de modo a disponibilizar plantas vigorosas e abundantes ao longo de todo o ano.

Plutella xylostella (Lepidoptera: Yponomeutidae) parece estar distribuída por todos os lugares do planeta onde cresçam crucíferas (Salinas 1977, Talekar & Griggs 1986, Talekar 1992, Talekar & Shelton 1993), mas prefere e tem melhor performance em plantas cultivadas do gênero *Brassica* (Araiza *et al* 1990, Muhamad *et al* 1994, Idris & Grafius 1996). Ela não resiste aos invernos rigorosos (Smith & Sears 1982, Honda 1992, Saito 1994), mas no laboratório pode se desenvolver de 7 a até 40 °C constantes (Hardy 1938, Butts & MacEwen 1981). Sua plasticidade fenotípica parece lhe permitir moldar aspectos da sua história de vida de acordo com as condições do habitat que explora no momento (Capítulo 2). Em adição, parece possuir alta flexibilidade genética, de modo a poder se adaptar rapidamente a condições ambientais novas. Por exemplo, ela parece ter sido a primeira espécie de inseto a adquirir resistência ao DDT (Ankersmit 1954) e, mais recentemente, ao *Bacillus thuringiensis* sob condições de campo (McGaughey 1994). Em quase todo o mundo, ela tem adquirido imediata resistência a praticamente todas as categorias de inseticidas utilizados no seu controle (Talekar 1992, Shelton *et al* 1993).

A história de vida altamente flexível e oportunista de insetos como *P. xylostella* permite a suposição de que, na ausência de pressões ecológicas e adaptativas mais importantes, eles deveriam estar presentes durante todo o ano em regiões tropicais de

temperaturas amenas e relativamente estáveis, desde que recursos lhes estivessem continuamente disponíveis em abundância. Entretanto, este estudo mostra que, a despeito da disponibilidade permanente de recursos, *P. xylostella* pode apresentar ciclos sazonais em pelo menos algumas de suas populações. Outros processos ecológicos mais importantes devem estar envolvidos na geração do padrão populacional. Em adição, o fato dos ciclos terem sido previsíveis, sugere que pode haver um componente genético a ser considerado. Sua importância depende da extensão em que atividades comportamentais dos indivíduos têm sido evolutivamente moldadas pela sazonalidade na qualidade do habitat. Neste caso, natalidade e migração, processos com fortes componentes adaptativos, podem ser tão ou mais importantes para a sua dinâmica cíclica quanto a mortalidade.

O início de cada ciclo sazonal de crescimento populacional pode ser atribuído a apenas uma ou mais das seguintes causas proximais: 1) redução da mortalidade local, 2) aumento da natalidade local, 3) redução da emigração e 4) aumento da imigração. Por razões históricas e metodológicas, estudos empíricos de populações de insetos tendem a enfatizar as causas locais de mortalidade (Cornell & Hawkins 1995, Cornell *et al* 1998), ao passo que a natalidade e o comportamento de oviposição são geralmente subestimados (Price *et al* 1990). Entretanto, padrões populacionais podem ser ditados essencialmente pelo comportamento seletivo de oviposição das fêmeas (por ex. Ohgushi & Sawada 1985, Capítulo 3). Quando a fêmea é capaz de discriminar a qualidade do habitat, a mortalidade da prole é prevenida ou minimizada (Thompson & Pellmyr 1991), de modo que, ao longo do tempo evolutivo, ela perderia para a natalidade a sua importância proximal na geração do padrão populacional. Entretanto, a capacidade seletiva da fêmea soluciona o problema da mortalidade localmente e deveria explicar principalmente padrões populacionais de pequena escala (por ex. Capítulo 3). Em escala regional, a atividade migratória pode evoluir como um mecanismo capaz de contornar tanto um aumento previsível na mortalidade quanto uma diminuição na fecundidade. Se as condições regionais estão mudando de modo a afetar negativamente a sobrevivência ou a fecundidade, os indivíduos podem procurar outro habitat que lhes ofereça maiores chances de sucesso reprodutivo (Southwood 1962). Ao longo do tempo evolutivo, natalidade e mortalidade perderiam sua importância proximal para a atividade migratória. Aumentos na abundância de insetos, quando historicamente sazonais, deveriam ter a imigração como uma de suas causas proximais mais frequentes. De fato, sazonalidade tropical no habitat, como nas regiões de clima temperado, parece ser contornada com diapausa pré-imaginal e reprodutiva (fuga no tempo) ou migração (fuga no espaço) (Janzen 1987, Jones 1987, Denlinger 1986, Wolda 1988, Braby 1995, Nechols *et al* 1999).

Este estudo teve dois objetivos. O primeiro foi testar se a disponibilidade de recursos é responsável por ciclos sazonais em populações de *P. xylostella*. O segundo foi testar a hipótese de que o início dos ciclos populacionais têm relação de dependência direta com fluxos imigratórios previsíveis. Como muitos outros insetos de importância agrícola (Stinner *et al* 1983, Lamp & Zhao 1993, Pedgley 1993), esta espécie também possui grande habilidade migratória, inclusive por longas distâncias (Chu 1986, Shirai 1995).

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. O sistema local

As plantas da família Cruciferae são na maioria efêmeras e, nos trópicos, cultivos agrícolas de muitas delas ocorrem o ano inteiro, embora no Brasil geralmente sejam distribuídos em pequenas manchas irregulares no espaço e no tempo. A amostragem populacional de *P. xylostella* foi feita em plantios de repolho (*Brassica oleraceae* var. *capitata* cv. Matsukase) no “campus” da Universidade Federal de Viçosa, MG - Brasil. O cultivar utilizado é recomenda-do para plantios durante todo o ano. Os cultivos também foram usados em experimento de manipulação populacional. Durante o período amostral, havia sempre cultivos adjacentes de outras brássicas, embora visivelmente menos atacados. Fora da área, não havia outros cultivos dessas plantas num raio de pelo menos quinze quilômetros. Populações locais de *P. xylostella* e de outros insetos das brássicas não têm historicamente alcançado níveis suficientemente altos que justificassem seu controle artificial. Portanto, em épocas anteriores recentes e durante a amostragem não foram usados inseticidas químicos. Também não se fez uso de herbicidas, mas os cultivos eram mecanicamente mantidos limpos. O solo, rico em matéria orgânica, dispensava adubação química. Irrigações por aspersão eram feitas em intervalos irregulares, mas sempre que necessárias. Nos três anos em que a população foi monitorada, as temperaturas médias do dia nunca estiveram abaixo de 13 nem acima de 27 °C.

2.2. A amostragem populacional de imaturos e adultos ao longo do tempo

Larvas do segundo ao quarto e último ínstar e também pupas de *P. xylostella* foram amostradas durante os anos de 1998 a 2000. Cada cultivo de repolho continha cerca de 1000 plantas espaçadas a 1,0 m x 0,5 m e distribuídas em 10 a 12 fileiras com 45 m de comprimento. Os cultivos tinham uma duração de dez semanas, do transplante das mudas até a colheita das cabeças. Um novo cultivo era plantado antes que o anterior fosse colhido, de modo que dois ou três deles freqüentemente estavam disponíveis para amostragem semanal. Ao longo dos três anos foram tomadas amostras contínuas durante o desenvolvimento de 25 cultivos. A área útil do cultivo limitava-se a oito fileiras centrais com 60 plantas cada. A cada semana, seis plantas por fileira da área útil eram sorteadas para amostragem, totalizando 48 plantas por cultivo. Foi então calculado o número médio de indivíduos (larvas + pupas) por planta em cada cultivo amostrado na semana. Cada uma dessas densidades médias foi usada como uma repetição no cálculo de densidades médias

semanais e quinzenais. Assim, o número de repetições variou em função do número de cultivos disponíveis para amostragem em cada intervalo de tempo considerado.

Mariposas foram amostradas simultaneamente aos imaturos. Quatro armadilhas com feromônio sexual (modelo delta) eram distribuídas dentro de cada cultivo e funcionavam ininterruptamente. As pastilhas com feromônio eram trocadas a cada mês. Os machos capturados no cartão adesivo eram semanalmente quantificados. O número médio de indivíduos por armadilha/semana foi então calculado para cada cultivo. Cada uma dessas densidades médias foi considerada uma repetição no cálculo das densidades médias semanais e quinzenais.

2.3. Identificação e descrição de padrões de variação temporal nas densidades de imaturos e adultos na população local

As densidades de imaturos e adultos foram plotados em escala quinzenal para análise gráfica inicial (Figura 1). Os três anos tiveram tendências similares e foram considerados como repetições para se calcular as densidades médias quinzenais de imaturos e adultos. Com base nas médias gerais, foram ajustados modelos não-lineares para descrever, separadamente para imaturos e adultos, o ciclo sazonal de crescimento e declínio na população local (Figura 2).

2.4. A imigração como processo iniciador do ciclo populacional

Se o aumento na densidade de adultos acontecesse significativamente antes do aumento na densidade de imaturos, poderia ser aceita a hipótese de que a imigração (ou o término de um período de diapausa no local) foi o processo responsável pelo início do ciclo. Assim, as densidades médias semanais totais (médias de três anos) de imaturos foram analisadas por regressão linear em função das densidades médias de adultos amostrados nas semanas: a) seguinte, b) correspondente, c) primeira anterior, d) segunda anterior, e) terceira anterior e f) quarta anterior. A menor variância indicaria o tempo de retardamento na relação de causa e efeito (Figura 3).

Se uma infestação (imigração) artificial resultasse no estabelecimento de um ciclo populacional precoce, poderia ser aceita a hipótese de que o início dos ciclos naturais não aconteceram antes no tempo porque, independentemente de indivíduos residentes no local, ele dependia dos fluxos migratórios com data previsível. Portanto, durante a segunda quinze-na do mês de abril de 2000, em meados do outono, foi feita a infestação artificial das plantas. Já havia sido observado que, durante o outono, a população era sempre muito

pequena, praticamente extinta localmente (Figura 1). O inseto foi criado em grande número em casa-de-vegetação, sobre plantas de repolho cultivadas em vasos. Pupas foram coletadas das plantas com pinça e, com base no peso de 100 delas, foi então separada uma massa equivalente a aproximadamente dez mil indivíduos. Estas pupas foram divididas entre duas bandejas cobertas, suspensas na altura média das plantas e dispostas no centro de dois cultivos com idades de quatro e oito semanas. Os adultos emergiram quatro ou cinco dias após. Enquanto isso, a amostragem de adultos por armadilhas e de imaturos nas plantas prosseguia rotineiramente.

3. RESULTADOS

Ao longo de três anos em que a população local de *P. xylostella* foi monitorada, imaturos e adultos ocorreram de julho a dezembro, mas foram esporadicamente amostrados durante todo o primeiro semestre, com exceção do ano 2000 (Figura 1). Mas neste caso tratou-se de condição artificial provocada pela infestação da área, no momento em que a população já se encontrava extinta. De dez mil pupas levadas ao campo, a maioria dos adultos emergidos abandonou o local imediatamente (logo após a infestação, a captura média foi de 8,4 machos por armadilha/semana). Entretanto, os adultos restantes no local foram suficientes para o estabelecimento uma população precoce por, no mínimo, dois meses, até o início do ciclo natural do segundo semestre (Figura 1).

Os ciclos naturais de aumento e declínio da população local tiveram as maiores densidades ocorrendo em setembro, outubro e início de novembro. O pico estimado de adultos precedeu o de imaturos no tempo (Figura 2). Na equação $y = a \cdot \exp(-0,5 \cdot ((x - b) / c)^2)$, o parâmetro [b] é a estimativa da quinzena na qual ocorreu a densidade máxima estimada em [a]. Portanto, em média para os três anos, os adultos foram mais abundantes na sexta quinzena do segundo semestre, mas o pico de imaturos aconteceu somente quinze dias depois (coeficientes [b] estimados respectivamente em 6,3 e 7,3).

Considerando os dados quinzenais dos três anos ininterruptos (Figura 1), a variação no número de imaturos amostrados nas plantas correlacionou-se significativamente com a variação no número de machos capturados pelas armadilhas (regressão linear de imaturos em função de adultos com $r^2 = 0,57$; $F = 76,9$ e $P < 0,0001$). Relações de causa e efeito entre as duas variáveis podem se confundir durante o ano. Entretanto, uma análise gráfica da fase ascendente dos ciclos populacionais (Figuras 1 e 2) sugere um aumento na densidade de adultos precedendo o aumento na densidade de imaturos. No início de cada ciclo, quando imaturos ainda eram raramente amostrados, a quantidade de mariposas vistas voando na área também parecia desproporcionalmente maior que o pequeno número de imaturos existentes nas semanas precedentes ou mesmo correspondentes. Os primeiros adultos não parecem ter sido desenvolvidos dentro da população local. De fato, a densidade de imaturos correlacionou-se melhor e de modo mais significativo com a densidade de adultos de duas a três semanas anteriores (Figura 3D,E). Por outro lado, não houve correlação significativa da densidade de imaturos com a densidade de adultos das semanas seguintes (Figura 3A). O padrão de variação na densidade de adultos parece ter tido, portanto, função causal sobre o padrão de variação na densidade de imaturos (Figura 2).

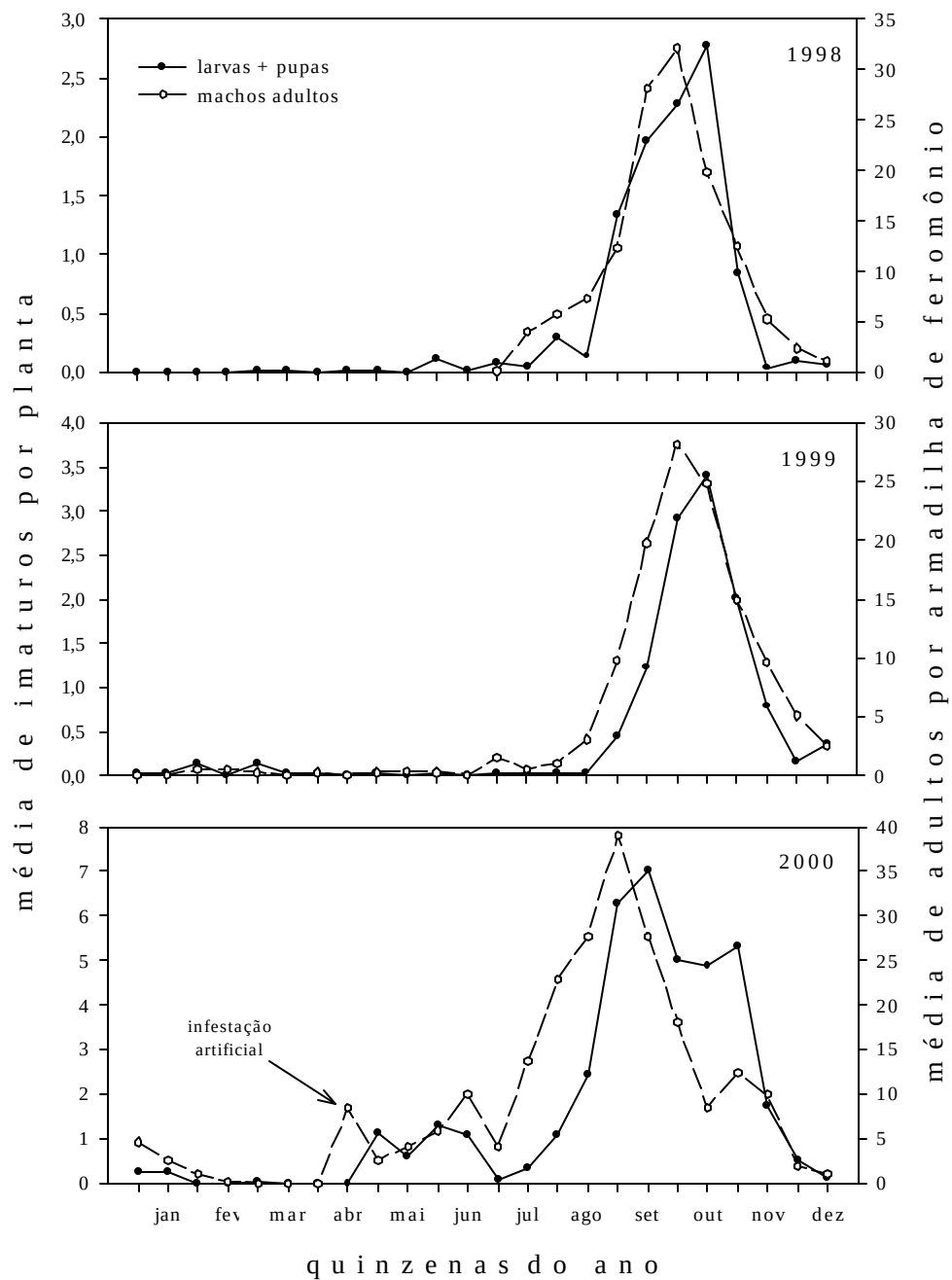


Figura 1. Variação quinzenal nas densidades populacionais de imaturos e adultos de *P. xylostella* em local de cultivos ininterruptos de repolho durante três anos consecutivos. No primeiro semestre do ano 2000, a densidade da população local foi manipulada pela liberação de pupas.

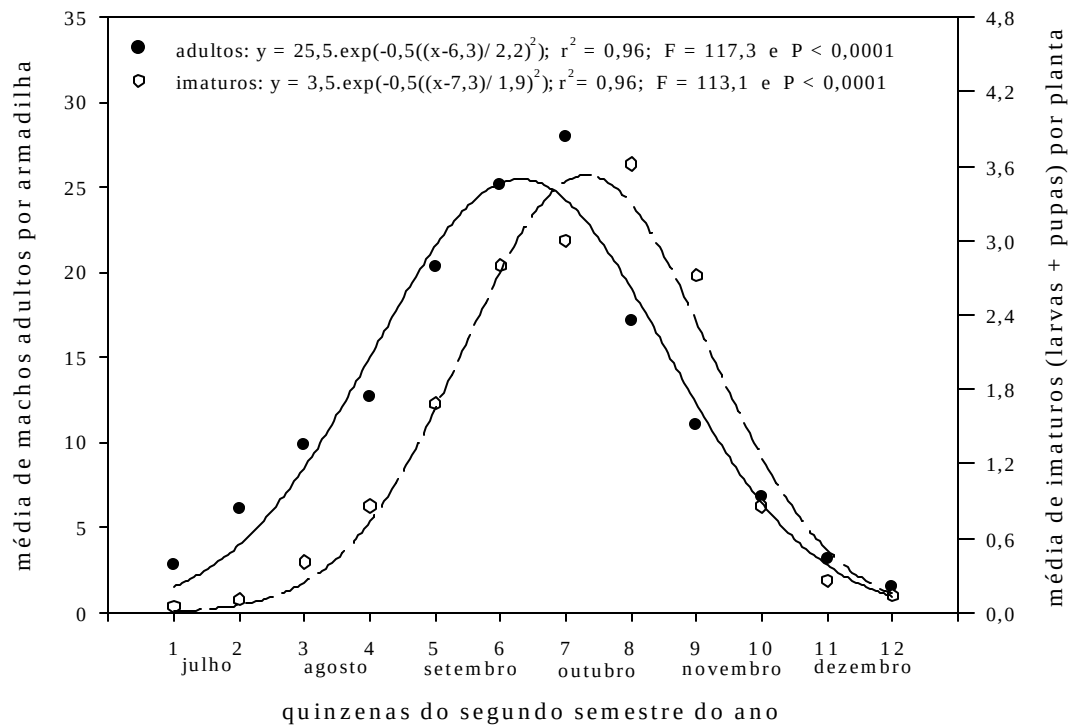


Figura 2. Padrão temporal cíclico de crescimento e declínio numa população de *P. xylostella* em local de cultivo ininterrupto de repolho Durante o primeiro semestre anual, a população encontrava-se extinta (Figura 1). O pico na densidade de adultos aconteceu aproximadamente quinze dias antes do pico na densidade de imaturos (quinzenas estimadas pelos modelos em 6,3 e 7,3 respectivamente). Cada ponto no gráfico representa a densidade média geral de três anos (Figura 1).

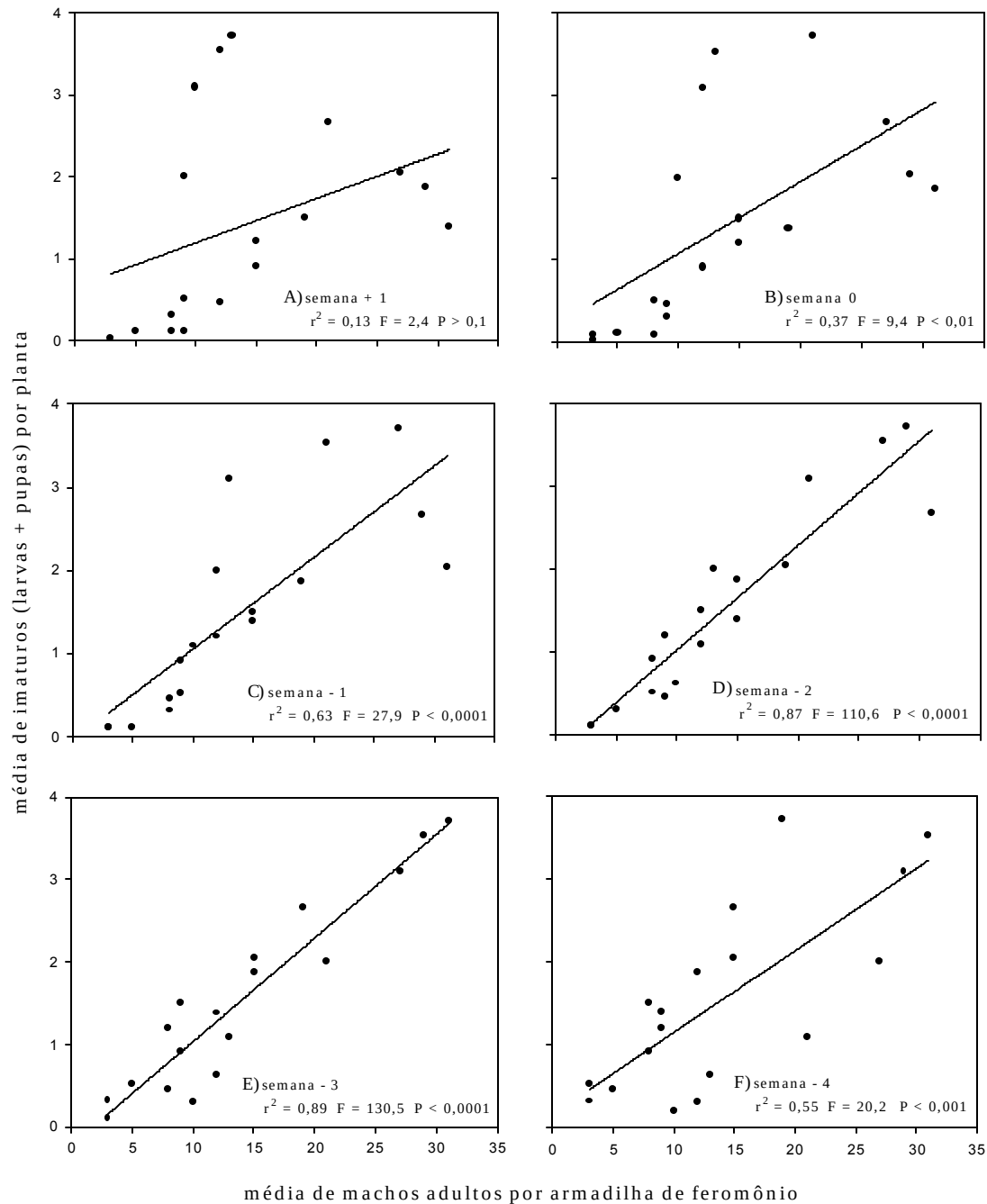


Figura 3. Variação na densidade de imaturos de *P. xylostella* em função da densidade de adultos amostrados nas semanas: A) seguinte, B) correspondente, c) primeira anterior, D) segunda anterior, E) terceira anterior e F) quarta anterior. Os pontos nos gráficos indicam valores médios gerais para três anos e correspondem às densidades observadas durante as dezoito primeiras semanas dos ciclos semestrais de crescimento e declínio da população (veja Figuras 1 e 2).

4. DISCUSSÃO

4.1. A sazonalidade da população e a disponibilidade permanente do recurso

Em nenhum momento, durante três anos, faltaram plantas hospedeiras no local, seja de repolho ou de outras brássicas. Os cultivos irrigados de repolho também foram feitos de modo a haver sobreposição de plantas de diferentes idades. Ainda assim, *P. xylostella* apresentou uma tendência sazonal de variação na sua abundância (Figuras 1 e 2). A hipótese de que ciclos sazonais em populações de herbívoros são determinados pela variação temporal na disponibilidade de recursos não pode ser aceita neste caso. Outros mecanismos devem explicar por que, em ocasiões regulares durante três anos sucessivos, ocorreu o aumento e depois o declínio na população local. Hipóteses alternativas podem ser inicialmente divididas em duas categorias. Aquelas que tratam das causas do crescimento e aquelas que tratam do declínio e extinção da população.

4.2. O crescimento previsível da população

O aumento na densidade de adultos ocorreu quando imaturos eram raramente amos-trados no local. O crescimento significativamente correspondente na densidade de larvas e pupas aconteceu em torno de quinze dias depois (Figuras 2 e 3). A não ser breves períodos de letargia, em temperaturas abaixo do seu limiar mínimo de desenvolvimento, não existem evidências seguras da ocorrência de diapausa em *P. xylostella* (Smith & Sears 1982, Honda 1992, Talekar & Shelton 1993, Saito 1994). É improvável que adultos ou pupas tenham passado todo o verão e o outono no local para emergir no inverno. É muito menos provável ainda que ovos e larvas o tenham feito, porque adultos surgiram primeiro. Portanto, ainda que as condições no inverno eventualmente tenham favorecido um aumento da natalidade, uma redução da mortalidade e uma inibição da saída de alguns raros indivíduos residentes, estes processos não tiveram importância populacional. Caso contrário, o aumento no número de adultos não teria precedido o de imaturos de modo tão significativo. Surto imigratórios regulares foram a causa proximal dos ciclos sazonais de crescimento da população.

Do ponto de vista ecológico, a migração é um processo capaz de provocar mudanças repentinas tanto no tamanho das populações de origem quanto no das populações de destino. Do ponto de vista adaptativo, trata-se de um mecanismo que permite ao indivíduo aumentar suas chances de sobrevivência e sucesso reprodutivo (Dingle 1978). Quando o habitat está em deterioração, os indivíduos podem abandoná-lo em busca de outro onde terão maiores chances de deixar descendentes bem sucedidos (Southwood 1962). Inerente ao conceito, é o fato do processo não ser de natureza acidental

e as suas causas poderem estar tanto no habitat de origem quanto no de destino. É evidente que os fluxos imigratórios de *P. xylostella* não foram acidentais, porque ocorreram de modo previsível, sempre na mesma época do ano.

Movimentos migratórios não implicam necessariamente em colonização bem sucedida. O estabelecimento e o crescimento de uma nova população dependem de características favoráveis no destino. Caso sejam desfavoráveis, os migrantes morreriam, continuariam sua busca ou então deveriam adaptar-se para retardar sua migração e aguardar a melhoria sazonal das condições do habitat. A questão é se a época dos fluxos imigratórios e o conseqüente início do ciclo populacional de *P. xylostella* foram determinados por fatores externos, na origem dos migrantes, ou ocorreram no momento em que houve uma melhoria das condições locais.

4.2.1. Fatores locais

No outono, a temperatura não era suficientemente baixa para limitar o desenvolvimento do inseto, já que os fluxos imigratórios e a colonização aconteceram durante o inverno. A ação mecânica da chuva, afetando negativamente a sobrevivência e a atividade reprodutiva dos indivíduos, pode restringir o crescimento populacional de *P. xylostella* (Harcourt 1963, Tabashnik & Mau 1986, Sivapragasam *et al* 1988). Entretanto, no Estado de Minas Gerais, elas são menos intensas no final do verão e esporádicas no outono e no inverno. É também improvável que este fator impeça que o ciclo se inicie mais cedo no ano. Brássicas também são cultivadas continuamente em todo o Estado e o inseto dispõe de recursos não somente no local do estudo. Entretanto, poderia se imaginar haver fortes diferenças qualitativas fenotípicas entre plantas de diferentes estações do ano. Nos trópicos, é pouco provável que plantas geneticamente uniformes, irrigadas e preferidas pelo inseto, possam sofrer diferenças sazonais tão significativas quanto as diferenças genéticas entre as crucíferas que o herbívoro pode utilizar. Finalmente, o ataque por inimigos naturais poderia ser intenso durante as épocas em que a população está extinta e seu efeito detrimental declinaria somente no inverno. Mas isto implica que parasitóides deveriam possuir hospedeiros alternativos em abundância no local.

Não parece haver muitas esperanças para a hipótese de que fatores locais inibam a imigração e a colonização antes da sua época regular. A liberação artificial de pupas e o estabelecimento de uma população precoce, ainda durante o outono e começo do inverno (Figura 1), sugere que não havia fatores locais impedindo a colonização naquela época. Grande parte dos adultos emergidos das pupas liberadas abandonaram a área, mas talvez

isto não tenha tido relação com as condições locais. O comportamento dispersivo inato da espécie pode ter sido estimulado pelas condições estressantes da criação artificial. Especialmente a baixa qualidade de plantas cultivadas em vasos e a saturação na densidade larval. Por outro lado, o fato de poucos indivíduos terem sido suficientes para estabelecer uma população no outono, não permite aceitar a hipótese de que uma diminuição da mortalidade ou aumento da fecundidade no inverno determinam a época da imigração. As causas do início dos ciclos parecem ser externas. A dinâmica da população local não pode ser explicada de modo independente do que acontece noutras populações ou de processos afetando a movimentação do inseto.

4.2.2. Fatores externos

Insetos podem ser transportados passivamente pelo vento, utilizá-lo para maximizar vôos orientados ou ainda voar em sentido diferente ao da corrente de ar. Em ventos cuja velocidade é superior à de seu próprio vôo, geralmente em maiores altitudes, o inseto segue o sentido da corrente, inclusive podendo deixar se transportar passivamente (Rankin & Singer 1984, Drake & Farrow 1988). A migração pelo vôo passivo pode ser mais freqüente em insetos pequenos e deveria ser altamente compensadora, devido ao menor custo energético que ela representa (Gatehouse 1997). *P. xylostella* é capaz de controlar o rumo de seu vôo somente em ventos suaves, durante atividades triviais locais (Goodwin & Danthanarayana 1984). Fêmeas são inativas durante os ventos fortes, de modo que freqüentemente ocorrem falhas no acasalamento e na postura, e muitas morrem antes que a oviposição seja completada (Harcourt 1963). Por outro lado, o inseto pode usar correntes atmosféricas de maior altitude para transpor longas distâncias em muito pouco tempo (Smith & Sears 1982). Assim, atividades ordinárias locais deveriam ser realizadas durante ventos leves, enquanto os ventos mais fortes e de maior altitude deveriam favorecer a migração. É improvável que *P. xylostella* voe contra o vento durante seus movimentos migratórios.

Por serem carreados passivamente ou por voar a favor do vento, não significa que insetos pequenos, como *P. xylostella*, sejam encontrados espalhados pela atmosfera durante a migração. Ao contrário, eles concentram-se em camadas e acompanham correntes aéreas de trajetórias em sua maioria bem definidas (Gatehouse 1997, Reynolds *et al* 1997). A velocidade e o sentido dos ventos dependem de variáveis da superfície, tais como temperatura, topografia e capacidade térmica dos materiais, de forma que são

gerados padrões espaciais e temporais de correntes de ar em diferentes escalas de magnitude (Drake & Farrow 1988, Wellington *et al* 1999). Portanto, se o movimento dos insetos em parte é governado pelos ventos, a distribuição e a abundância desses organismos deveriam ser afetadas pela variável. De fato, trajetórias de correntes aéreas podem ser usadas para determinar locais de origem e de destino de fluxos migratórios (Reynolds *et al* 1997). Para muitas espécies, os vôos de longa distância, favorecidos pelo vento, são fundamentais para recolonizações periódicas de habitats instáveis, da mesma maneira que têm sido responsabilizados pela iniciação de surtos populacionais (Drake & Farrow 1988). Zonas de convergência de ventos são particularmente propícias para altas concentrações de insetos (Reynolds *et al* 1997, Wellington *et al* 1999), o que obviamente tem importantes implicações para a agricultura (Joyce 1983). Ciclos previsíveis em populações de *P. xylostella* poderiam ter relação causal com padrões sazonais de movimentação atmosférica.

Dependendo da velocidade do vento, insetos podem ou não alçar vôo, porque eles possuem receptores sensoriais que os habilitam para tomar tal decisão (Rankin & Singer 1984). Entretanto, ventos não são necessariamente causas imediatas da migração. Eles podem ser melhor interpretados como uma ferramenta utilizada pelos indivíduos maximizarem seu sucesso reprodutivo. Assim, é mais provável que o estímulo migratório seja proveniente de outras variáveis do habitat. Variações na temperatura, na precipitação, no fotoperíodo, na qualidade do recurso, na densidade populacional e até no ataque de inimigos naturais são estímulos mais prováveis e que estão diretamente relacionados com a qualidade do habitat (Rankin & Singer 1984, Denno & Peterson 1995, Gatehouse 1997, Nechols *et al* 1999).

O local e a época de ciclos sazonais em populações de *P. xylostella* não podem ser explicados sem que haja resposta para as seguintes perguntas: De onde são provenientes os fluxos imigratórios? Quais os fatores do habitat que estimulam a movimentação do inseto nas populações de origem? Qual a importância das correntes atmosféricas na movimentação do inseto? Mas enquanto o crescimento da população parece depender de fatores externos, sua fase de declínio e extinção deveria ser explicada por fatores de natureza local.

4.3. O declínio previsível da população

A fase de declínio na densidade foi iniciada previsivelmente em outubro e estendeu-se pelo restante da primavera. A população já se encontrava

praticamente extinta no início do verão (Figuras 1 e 2). Por que a população declinou repentinamente e foi incapaz de persistir até um novo fluxo migratório do inverno seguinte? São limitadas as conclusões que podem ser inferidas dos dados populacionais aqui obtidos por observação e a experimentação é necessária. Porém, há evidência de que a interrupção do fluxo migratório foi um fator importante. O declínio na densidade de adultos foi acompanhado, em torno de quinze dias depois, por uma redução correspondente na densidade de imaturos (Figuras 2 e 3). As causas da interrupção do fluxo migratório têm origem externa e explicam parcialmente a interrupção do aumento na densidade local. Entretanto, na ausência de pressões ecológicas locais, não ocorreria o declínio da população, mas o crescimento continuaria, ainda que a taxas menores ao fim do fluxo migratório. Fatores locais necessariamente afetaram negativamente os indivíduos e por extensão a população. Talvez o inseto já tenha desenvolvido respostas comportamentais adaptativas no sentido de abandonar o habitat antes da sua deterioração, de modo que adultos emigravam imediatamente à metamorfose, antes de se reproduzirem. Por outro lado, há duas explicações proximais, não exclusivas entre si, para o declínio e extinção da população: 1) adultos desenvolvidos no local tiveram a fecundidade fortemente reduzida na segunda metade do ciclo populacional e 2) a mortalidade foi intensa no local, especialmente no final da primavera.

As seguintes hipóteses são sugeridas e algumas estão sendo atualmente testadas: 1) O fotoperíodo age como estímulo para a emigração durante a fase de declínio da população. 2) A qualidade das plantas hospedeiras muda sazonalmente, de modo que aumenta a mortalidade, reduz a fecundidade e estimula a emigração durante o declínio da população e no tempo restante em que ela encontra-se extinta. 3) O aumento da temperatura, no final da primavera e no verão, afeta negativamente o desenvolvimento, a sobrevivência e a reprodução dos indivíduos. Por consequência, reduz as taxas ou potencial de crescimento da população. 4) O aumento das chuvas no final da primavera e começo do verão tem efeito mecânico negativo sobre as atividades reprodutivas e sobre a sobrevivência de imaturos e adultos. 5) O estabelecimento das populações de parasitóides no local sucede a colonização do hospedeiro, de modo que a mortalidade de imaturos é intensificada no final da primavera.

4.4. A escala espaço-temporal do ciclo sazonal observado localmente

As oscilações na densidade populacional de *P. xylostella* repetiram-se regularmente no tempo. Entretanto, elas seriam mais interessantes se ocorressem em várias populações distribuídas numa escala geográfica regional. Se outras espécies exibirem oscilação similar em diferentes habitats, então a explicação do fenômeno alcançaria maior poder de generalização. A questão agora é saber até que ponto o ciclo sazonal observado localmente na população de *P. xylostella* representa uma amostra isolada de um padrão ocorrendo em escala regional. Se mais espécies apresentam padrão semelhante, é possível identificar causas generalizadas de ciclos sazonais de insetos tropicais que vão além da variação na disponibilidade de recursos.

P. xylostella, assim como outros insetos herbívoros que exploram manchas isoladas de plantas efêmeras, podem apresentar um padrão populacional cíclico de escala local (Capítulo 3). Muitos cultivos agrícolas, incluindo brássicas, ocorrem o ano todo em escala regional, porém de forma temporalmente descontínua num mesmo lugar. É esperado que os insetos movimentem-se ativamente entre estas manchas de recursos (Capítulo 2). Assim, os ciclos locais, nas manchas temporárias de plantas, deveriam estar inseridos num padrão populacional de maior escala, acontecendo na região. Em *P. xylostella*, a metapopulação regional possuiria dinâmica sazonal. Se o padrão de flutuação aqui identificado é um evento de larga escala, manifestando-se localmente, suas causas precisariam ser investigadas na escala regional onde elas efetivamente atuam. Localidades funcionariam como repetições.

Ambos os ciclos populacionais em *P. xylostella*, locais (Capítulo 3) e sazonal-regional, são caracterizados por colonizações e extinções regulares, de modo que eles possuem em comum a migração como processo fundamental. Desse modo, populações regionais ou meta-populações também estão interligadas e os movimentos migratórios acontecem em duas escalas distintas, entre manchas locais, dentro da região, e entre regiões. A atividade migratória entre populações locais parece ser modulada diretamente pela idade da planta hospedeira (Capítulo 2), mas as causas evolutivas e os estímulos proximais dos fluxos migratórios sazonais podem ser outros.

5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ankersmit, G.W. 1954.** DDT-resistance in *Plutella maculipennis* (Curt.) (Lep.) in Java. Bull. Entomol. Research 44: 421-425.
- Araiza, M.D.S, H.B. Mojica, J.T. Arriaga & R.A. Rosas. 1990.** Preferencia de *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae) por crucíferas cultivadas y silvestres. Agrociencia - Serie Proteccion Vegetal 1: 33-42.
- Braby, M. F. 1995.** Reproductive seasonality in tropical satyrine butterflies: Strategies for the dry season. Ecological Entomology 20: 5-17.
- Butts, R.A. & F.L. McEwen. 1981.** Seasonal populations of the diamondback moth, *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae), in relation to day-degree accumulation. Can. Ent. 113: 127-131.
- Chu, Y.I. 1986.** The migration of diamondback moth. Pp. 77-81. In: Talekar, N.S. & T.D. Griggs. (Eds.). Diamondback moth management: Proceedings of the first international workshop. AVRDC, Shanhua, Taiwan.
- Cornell, H.V. & B.A. Hawkins. 1995.** Survival patterns and mortality sources of herbivorous insects: some demographic trends. Am. Nat. 145: 563-593.
- Cornell, H.V., B.A. Hawkins & M.E. Hochberg. 1998.** Towards an empirically-based theory of herbivore demography. Ecol. Entomol. 23: 340-349.
- Delinger, D.L. 1986.** Dormancy in tropical insects. Annu. Rev. Entomol. 31: 239-264.
- Denno, R.F. & M.A. Peterson. 1995.** Density-dependent dispersal and its consequences for population dynamics. Pp. 113-130. In: Cappuccino, N. & P.W. Price (Eds.). Population dynamics. New Approaches and Synthesis. Academic Press, San Diego.

- Dingle, H. 1978.** (Ed.). Evolution of insect migration and diapause. Springer-Verlag, New York.
- Drake, V.A. & R.A. Farrow. 1988.** The influence of atmospheric structure and motions on insect migration. *Annu. Rev. Entomol* 33: 183-210.
- Gatehouse, A.G. 1997.** Behavior and ecological genetics of wind-borne migration by insects. *Annu. Rev. Entomol.* 42: 475-502.
- Goodwin, S. & W. Danthanarayana. 1984.** Flight activity of *Plutella xylostella* (L.) (Lepidoptera: Yponomeutidae). *J. Aust. ent. Soc.* 23: 235-240.
- Harcourt, D.G. 1963.** Major mortality factors in the population dynamics of the diamondback moth, *Plutella maculipennis* (Curt.) (Lepidoptera: Plutellidae). *Mem. ent. Soc. Can.* 32: 55-66.
- Hardy, J.E. 1938.** *Plutella maculipennis* Curt., its natural and biological control in England. *Bull. Entomol. Reseach* 29: 343-372.
- Honda, K.I. 1992.** Hibernation and migration of diamondback moth in Northern Japan. Pp. 43-50. In: Talekar, N.S. (Ed.) Diamondback moth and other crucifer pests: Proceedings of the second international workshop. AVRDC. Tainan, Taiwan.
- Idris, A.B. & E. Grafius. 1996.** Effects of wild and cultivated host plants on oviposition, survival, and development of diamondback moth (Lepidoptera: Plutellidae) and its parasitoid *Diadegma insulare* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Environ. Entomol.* 25: 825-833.
- Janzen, D.H. 1987.** When, and when not to leave. *Oikos* 49: 241-243.
- Jones, R.E. 1987.** Reproductive strategies for the seasonal tropics. *Insect sci. Appl.* 8: 515-521.
- Joyce, R.J. V. 1983.** Aerial transport of pests and pest outbreaks. *Eur. Plant Protect. Org. Bull.* 13: 111-119.
- Lamp, W.O. & L. Zhao. 1993.** Prediction and manipulation of movement by polyphagous, highly mobile pests. *J. Agric. Entomol.* 10: 267-281.
- McGaughey, W.H. 1994.** Problems of insect resistance to *Bacillus thuringiensis*. *Agric. Ecosyst. & Environ.* 49: 95-102.
- Meyrick, E. 1928.** A revised handbook of British Lepidoptera. Watkins, London.
- Muhamad, O., R. Tsukuda, Y. Oki, K. Fujisaki & F. Nakasuji. 1994.** Influences of wild crucifers on life history traits and flight ability of the diamondback moth, *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Yponomeutidae). *Res. Popul. Ecol.* 36: 53-62.
- Mopper, S. & D. Simberloff. 1995.** Differential herbivory in an oak population: The role of plant phenology and insect performance. *Ecology* 76: 1233-1241.
- Nechols, J.R., M.J. Tauber, C.A. Tauber & S. Masaki. 1999.** Adaptations to hazardous seasonal conditions: dormancy, migration, and polyphenism. Pp. 159-200. In: Huffaker, C.B. & A.P. Gutierrez (Eds.). *Ecological entomology*. 2nd ed. Wiley, New York.
- Ohgushi, T. & H. Sawada. 1985.** Population equilibrium with respect to available food resource and its behavioural basis in an herbivorous lady beetle, *Henosepilachna niponica*. *J. Anim. Ecol.* 54: 781-796.
- Pedgley, D.E. 1993.** Managing migratory insects pests – a review. *Int. J. Pest Management* 39: 3-12.
- Price, P.W., N. Cobb, T.P. Craig, G. Wilson Fernandes, J.K. Itami, S. Mopper, & R.W. Preszler. 1990.** Insect herbivore population dynamics on trees and shrubs: New approaches relevant to latent and eruptive species and life table development. Pp. 1-38. In: Bernays, E. A. (Ed.) *Insect-plant interactions*. Vol. 2. CRC Press, Boca Raton, FL.
- Rankin, M.A. & M.C. Singer. 1984.** Insect movement: mechanisms and effects. Pp. 185-216. In: Huffaker, C.B. & R.L. Rabb (Eds.). *Ecological entomology*. Wiley, New York.
- Reynolds, D.R., J.R. Riley, N.J. Armes, R.J. Cooter, M.R. Tucker & J. Colvin. 1997.** Techniques for quantifying insect migration. Pp. 111-145. In: Dent, D.R. & M.P. Walton (Eds.) *Methods in ecological and agricultural entomology*. CAB International, Wallingford, UK.
- Saito, O. 1994.** Tolerance of the diamondback moth, *Plutella xylostella* (L.) (Lepidoptera: Yponomeutidae), to low constant temperature. *Ann. Rept. Plant Prot. North Japan* 45: 158-159.
- Salinas, P.J. 1997.** Studies on the ecology of the diamondback moth *Plutella xylostella* (L.) (Lepidoptera: Plutellidae). 1. Distribution and description of the different stages. *Acta Biol. Venez.* 9: 271-282.
- Shelton, A.M., J.A. Wyman, N.L. Cushing, K. Apfelbeck, T.J. Dennehy, S.E.R. Mahr & S.D. Eigenbrode. 1993.** Insecticide resistance of diamondback moth (Lepidoptera: Plutellidae) in North America. *Journal Econ. Entomol.* 86: 11-19.
- Shirai, Y. 1995.** Longevity, flight ability and reproductive performance of the diamondback moth, *Plutella xylostella* (L.) (Lepidoptera: Yponomeutidae), related to adult body size. *Res. Popul. Ecol.* 37: 269-277.

- Sivapragasan, A., Y. Itô & T. Saito. 1988.** Population fluctuations of the diamondback moth, *Plutella xylostella* (L.) on cabbages in *Bacillus thuringiensis* sprayed and non sprayed plots and factors affecting within-generation survival of immatures. *Res. Popul. Ecol.* 30: 329-342.
- Smith, D.B. & M.K. Sears. 1982.** Evidence for dispersal of diamondback moth, *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae), into southern Ontario. *Proc. entomol. Soc. Ont.* 113: 21-28.
- Southwood, T.R.E. 1962.** Migration of terrestrial arthropods in relation to habitat. *Biol. Rev.* 37: 171-214.
- Stinner, R.E., C.S. Barfield, J.L. Stimac & L. Dohse. 1983.** Dispersal and movement of insect pests. *Annu. Rev. Entomol.* 28: 319-335.
- Tabashnik, B.E. & R.F.L. Mau. 1986.** Suppression of diamondback moth (Lepidoptera: Plutellidae) oviposition by overhead irrigation. *J. Econ. Entomol.* 79: 189-191.
- Talekar, N.S. 1992. (Ed.)** Diamondback moth and other crucifer pests: Proceedings of the second international workshop. AVRDC, Tainan, Taiwan.
- Talekar, N.S. & T.D. Griggs. 1986. (Eds.)** Diamondback moth management: Proceedings of the first international workshop. AVRDC, Shanhua, Taiwan.
- Talekar, N.S. & A.M. Shelton. 1993.** Biology, ecology and management of the diamondback moth. *Annu. Rev. Entomol.* 38: 275-301.
- Thompson, J.N. & O. Pellmyr. 1991.** Evolution of oviposition behavior and host preference in Lepidoptera. *Annu. Rev. Entomol.* 36: 65-89.
- Wellington, W.G., D.L. Johnson & D.J. Lactin. 1999.** Weather and insects. Pp. 313-353. In: Huffaker, C.B. & A.P. Gutierrez (Eds.). *Ecological entomology*. 2nd ed. Wiley, New York.
- Wolda, H. 1978a.** Fluctuations in abundance of tropical insects. *Am. Nat.* 112: 1017-1045.
- Wolda, H. 1978b.** Seasonal fluctuations in rainfall, food and abundance of tropical insects. *J. Anim. Ecol.* 47: 369-381.
- Wolda, H. 1988.** Insect seasonality: Why? *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 19: 1-18.

	CONCLUSÃO

Populações de insetos herbívoros podem apresentar tendências previsíveis de flutuação em diferentes escalas de espaço e tempo, de modo que seu funcionamento pode ser explicado de maneira mecanicista. Os mecanismos por trás dos diferentes padrões não são necessariamente os mesmos e provavelmente aumentam de complexidade com o aumento da escala considerada para definir a população. Por exemplo, o efeito de baixo para cima (bottom-up) do desenvolvimento da planta, sobre pequenas populações locais de insetos (Capítulo 3), não tem relação causal direta com a dinâmica sazonal (Capítulo 4), supostamente de dimensão regional, na mesma espécie de herbívoro.

O padrão cíclico em populações locais, delimitadas por manchas temporárias de plantas efêmeras, pode repetir-se previsivelmente no tempo e no espaço. A tendência pode ser generalizada entre espécies monófagas, oligófagas e polífagas (Capítulo 3). Provavelmente, toda a comunidade local de insetos é estruturada de baixo para cima, por efeito local das mudanças ontogenéticas no tamanho e na qualidade das plantas como alimento para os consumidores primários. Tais populações ou comunidades locais nunca são estáveis, mas caracterizadas pelas etapas de colonização, crescimento e extinção. As pequenas populações temporárias são necessariamente interdependentes e interligadas pela migração. Os insetos podem usar a própria idade fisiológica da planta como pista para modular esta atividade (Capítulo 2).

Os subgrupos locais menores de indivíduos (Capítulo 3) estão inseridos num conjunto maior, de dimensão regional (Capítulo 4). Entretanto, a flutuação temporal do conjunto não é a soma ou a média das flutuações dos subconjuntos, porque elas não ocorrem de maneira sincrônica. Há uma dinâmica própria para cada escala populacional. Na escala regional, os limites espaciais da metapopulação serão definidos pela extensão geográfica em que o padrão de flutuação sazonal acontece. As causas responsáveis por esse padrão precisam ser agora investigadas repetidamente na escala em que elas efetivamente atuam. Para que o modelo empírico ganhe poder de generalização, localidades dentro de uma vasta região deverão funcionar como repetições verdadeiras do padrão e das suas causas.