

ANDERSON MATHIAS HOLTZ

**Interações tritróficas afetando os surtos de
pragas em Myrtaceae**

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

**VIÇOSA
MINAS GERAIS – BRASIL
2001**

ANDERSON MATHIAS HOLTZ

Interações tritróficas afetando os surtos de pragas em Myrtaceae

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

APROVADA: 27 de Julho de 2001.

Prof. Dirceu Pratissoli

Dr.^a. Madelaine Venzon

Prof. José Cola Zanuncio
(Conselheiro)

Prof. Og F. F. DeSouza
(Conselheiro)

Prof. Angelo Pallini Filho
(Orientador)

“Entregou às lagartas as suas colheitas e aos gafanhotos, o fruto do seu trabalho.”
(Salmos 78: 46)

A Deus, que nos deu a vida e a ciência do espírito.

Agradeço

À minha esposa Selma e ao meu filho Filipe, pelo amor e carinho dedicados.

*Aos meus pais, Belmiro e Madalena, que me instruíram para a vida.
Ao meu irmão Alessandro, às minhas cunhadas Sueli e Sônia e às minhas amigas Márcia e Girlene, pelo afeto e companheirismo.*

Dedico

*Ao amigo e mestre, Angelo Pallini, pela amizade e ensinamentos.
Aos cientistas e aos brasileiros.*

Ofereço

AGRADECIMENTO

Agradeço a Deus, em primeiro lugar, por Seu amor infinito e pela sabedoria, que me permitiram alcançar esta vitória.

A minha esposa Selma, pelo seu amor, amizade, respeito e companheirismo.

Ao meu filho Filipe, ainda tão pequeno, o qual é a minha alegria de viver.

Minha família maior (pai, mãe, irmão, avós, tios, sogra e cunhados) pelo amor, os quais mesmo estando longe, sempre estão no meu coração e na minha lembrança.

Ao Prof. Angelo Pallini, pessoa que aprendi a gostar e admirar; pelo apoio e ensino.

Aos meus conselheiros Profs. José Cola Zanuncio e Og Francisco Fonseca de Souza, pela amizade, pelos ensinamentos e pela disposição em servir.

A Dr^a. Madelaine Venzon, pela amizade e conhecimentos dispensados na execução desta pesquisa e pela aceitação do convite para compor a banca de defesa.

Ao amigo e mestre Prof. Dirceu Pratissoli, pelos ensinamentos dispensados durante a minha graduação e pela aceitação do convite para compor a banca de defesa.

Aos demais professores do Setor de Entomologia, pelos ensinamentos e pela amizade.

Aos amigos e colegas de pesquisa: José Roberto, Arildisson Nunes Ribeiro, Cláudia, Carlos, Carolina, Cristina, Hamilton, Marcelo, Edivan, Rosenilson e Jacimar pelo companheirismo e força no decorrer do curso.

A minha amiga Cida, pela dedicação e amor para com a minha família.

Aos funcionários da pós-graduação em Entomologia, Maria Paula, Francisco Ribeiro e José Evaristo, pela amizade, competência e dedicação ao trabalho.

Aos funcionários do Insetário, Lélis, José Cláudio e Sr. Antônio, pela amizade e ajuda na coleta de dados.

Às amigas Maira e Carla, pelo carinho e pela colaboração nas análises estatísticas.

À FAPEMIG, pela bolsa de aperfeiçoamento, à CAPES, pela bolsa de mestrado, e à Universidade Federal de Viçosa, pela oportunidade de realização deste curso.

Enfim, a todas as pessoas que de alguma forma contribuíram para a realização desta pesquisa e para minha formação profissional e humana.

BIOGRAFIA

ANDERSON MATHIAS HOLTZ, filho de Belmiro Jacobsen Holtz e Maria Madalena Mathias Holtz, nasceu em Vila Velha, ES, no dia 13 de maio de 1974.

Em dezembro de 1998, graduou-se Engenheiro Agrônomo, pela Universidade Federal do Espírito Santo.

No período de março de 1999 a julho 1999 aperfeiçoou-se na área de Controle Biológico e Manejo de Pragas Florestais na Universidade Federal de Viçosa, com bolsa da FAPEMIG, sob orientação do Prof. José Cola Zanuncio.

Em Agosto de 1999, iniciou o curso de Mestrado em Entomologia, área de Controle Biológico, concentrando seus estudos em Ecologia Aplicada.

Em julho de 2001, submeteu-se à defesa de tese para obtenção do título de “Magister Scientiae”.

CONTEÚDO

	Página
RESUMO	x
ABSTRACT	xii
1. INTRODUÇÃO GERAL.....	01
2. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	05
3. CAPÍTULO 1.....	07
3.1. Mecanismos de Defesa de Plantas Contra Herbivoria	07
3.1.1. Defesa Constitutiva.....	08
3.1.2. Defesa Induzida	11
3.1.3. O Papel dos Voláteis de Plantas contra Herbivoria.....	13
3.1.4. Inimigos Naturais.....	16
3.2. Referências Bibliográficas	20
4. CAPÍTULO 2.....	28
4.1. Desenvolvimento de <i>Thyriniteina arnobia</i> Stoll (Lepidoptera: Geometridae) em folhas de eucalipto e goiaba: o hospedeiro nativo não é um bom hospedeiro?	28
4.1.1. Introdução	30
4.1.2. Materiais e Métodos	33

4.1.2.1. Instalações, criação e manutenção de <i>Thyrinteina. arnobia</i>	33
4.1.2.2. Estudo da biologia de <i>Thyrinteina arnobia</i>	34
4.1.3. Resultados	35
4.1.4. Discussão	40
4.1.5. Referências Bibliográficas.....	46
5. CAPÍTULO 3.....	49
5.1. Forrageamento de <i>Podisus nigrispinus</i> (Heteroptera: Pentatomi- dae) por <i>Thyrinteina arnobia</i> (Lepidoptera: Geometridae) em eucalipto e goiaba: quando o hospedeiro nativo faz a diferença.....	49
5.1.1. Introdução	51
5.1.2. Materiais e Métodos	55
5.1.2.1. Preferência de <i>P. nigrispinus</i> por eucalipto (<i>Eucalypt- tus cloesiana</i>) e goiaba (<i>Psidium guajava</i>).....	55
5.1.2.2. Parâmetros avaliados	56
5.1.2.3. Gaiola de observação e sistema de liberação dos percevejos	56
5.1.2.4. Plantas de eucalipto e goiaba.....	57
5.1.2.5. Testes.....	58
5.1.2.5.1. Atratividade de plantas de eucalipto <i>versus</i> goiaba, sem injúria, ao <i>P. nigrispinus</i>	58
5.1.2.5.2. Atratividade de plantas de eucalipto com e sem in- júria causada por lagartas de <i>T. arnobia</i> , mas sem a presença das mesmas, ao <i>P. nigrispinus</i>	58
5.1.2.5.3. Atratividade de plantas de goiaba com e sem injú- ria causada por lagartas de <i>T. arnobia</i> , mas sem a presença das mesmas, ao <i>P. nigrispinus</i>	59
5.1.2.5.4. Atratividade de plantas de eucalipto <i>versus</i> goiaba, com usada por <i>T. arnobia</i> , mas sem presença das mesmas, ao <i>P. nigrispinus</i>	59

5.1.2.5.5. Atratividade de plantas de eucalipto <i>versus</i> goiaba, com injúria e presença de lagartas de <i>T. arnobia</i> , das mesmas, ao <i>P. nigrispinus</i>	60
5.1.3. Análise Estatística.....	60
5.1.4. Resultados	63
5.1.4.1. Atratividade de plantas de eucalipto <i>versus</i> goiaba, sem injúria, ao <i>P. nigrispinus</i>	63
5.1.4.2. Atratividade de plantas de eucalipto com e sem injúria causada por lagartas de <i>T. arnobia</i> , mas sem a presença das mesmas, ao <i>P. nigrispinus</i>	63
5.1.4.3. Atratividade de plantas de goiaba com e sem injúria causada por lagartas de <i>T. arnobia</i> , mas sem a presença das mesmas, ao <i>P. nigrispinus</i>	64
5.1.4.4. Atratividade de plantas de eucalipto <i>versus</i> goiaba, com injúria causada por <i>T. arnobia</i> , mas sem presença das mesmas, ao <i>P. nigrispinus</i>	65
5.1.4.5. Atratividade de plantas de eucalipto <i>versus</i> goiaba, com injúria e presença de lagartas de <i>T. arnobia</i> , das mesmas, ao <i>P. nigrispinus</i>	66
5.1.5. Discussão	73
5.1.6. Referências Bibliográficas.....	78
6. CAPÍTULO 4.....	82
6.1. Mortalidade de <i>T. arnobia</i> em campo e em laboratório por defesa induzida de plantas.....	82
6.1.1. Introdução	84
6.1.2. Materiais e Métodos	86
6.1.2.1. Mortalidade de <i>T. arnobia</i> em campo em eucalipto e goiaba.....	86

6.1.2.2. Mortalidade de <i>T. arnobia</i> em folhas de plantas de eucalipto previamente atacadas por <i>T. arnobia</i> versus plantas de eucalipto não atacadas.....	87
6.1.3. Resultados	88
6.1.4. Discussão	96
6.1.5. Referências Bibliográficas.....	100
7. CONCLUSÕES GERAIS	103

RESUMO

HOLTZ, Anderson Mathias, M.S., Universidade Federal de Viçosa, julho de 2001. **Interações tritróficas afetando os surtos de pragas em Myrtaceae.** Orientador: Angelo Pallini Filho. Conselheiros: José Cola Zanuncio e Og Francisco Fonseca DeSouza.

As Myrtaceae nativas do Brasil (goiabeira, guabirobeira, jaboticabeira, etc.) abrigam uma entomofauna indígena, a qual sobrevive nestes hospedeiros sem, aparentemente, apresentar surtos populacionais. No eucalipto, que é também uma Myrtaceae, porém exótica, observa-se um aumento do número de espécies de insetos herbívoros que vêm causando sérios prejuízos à eucaliptocultura nacional. Assim, indaga-se por que um mesmo inseto é praga em uma espécie de planta (eucalipto) e em outra não (goiaba). O crescimento, o desenvolvimento e a reprodução dos insetos dependem da quantidade e qualidade do alimento que utilizam. Sabe-se que plantas possuem compostos químicos, e que quando atacadas por insetos herbívoros, tais compostos são utilizados como defesa da planta, prejudicando a performance da praga e/ou servindo como guia (voláteis) para os inimigos naturais (IN) encontrarem estes insetos herbívoros. Em razão do exposto, este trabalho foi dividido em três etapas que abordaram o potencial de sobrevivência e reprodução do inseto herbívoro *Thyriniteina arnobia* (Lepidoptera: Geometridae) e a atração do predador *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae) em duas espécies de plantas: *Eucalyptus cloesiana* (eucalipto) e *Psidium guajava* (goiaba). Na primeira etapa, avaliou-se o desenvolvimento (biologia) deste herbívoro em folhas de goiaba e eucalipto em laboratório através do cálculo da taxa intrínseca de crescimento (r_m). O r_m encontrado mostrou que o desenvolvimento de *T. arnobia* foi melhor no hospedeiro eucalipto (0,103) do que no seu hospedeiro de origem (0,067) (goiaba). Possivelmente, plantas de goiaba possuem compostos químicos que agem negativamente sobre populações de herbívoros e, em eucalipto, aparentemente este tipo de defesa foi suplantado por estes herbívoros. A segunda etapa avaliou a preferência de forrageamento de *P. nigrispinus* às duas espécies de plantas aqui estudadas. Os ensaios foram realizados utilizando-se três plantas (controle) intercaladas com outras três plantas testes formando um hexágono. No centro desse hexágono foi liberado, em cada teste, um total de 100 percevejos. O experimento constou de quatro repetições para os seguintes tratamentos: (a) plantas de goiaba e eucalipto sem injúria; (b) plantas de eucalipto injuriadas por lagartas de *T. arnobia*, mas sem a permanência das mesmas nas plantas, e plantas sem injúria; (c) plantas de goiaba injuriadas por lagartas de *T. arnobia*, mas sem a permanência das mesmas nas plantas, e plantas sem injúria; (d) plantas de eucalipto e goiaba

injurizadas por lagartas de *T. arnobia*, mas sem a permanência das mesmas nas plantas; (e) plantas de eucalipto e goiaba injurizadas por lagartas de *T. arnobia*, com a permanência das mesmas nas plantas. *P. nigrispinus* preferiu plantas de goiaba injurizadas por lagartas de *T. arnobia* com a permanência das mesmas nas plantas. Adicionalmente, plantas injurizadas, por lagartas de *T. arnobia*, sem a permanência das mesmas nas plantas, foram preferidas pelos percevejos, mesmo quando foram comparadas plantas da mesma espécie nos testes. Plantas sem injúria (limpas) também atraíram os percevejos, porém, a porcentagem de recaptura em plantas de goiaba foi maior que em plantas de eucalipto. Os resultados obtidos neste trabalho demonstram que o predador *P. nigrispinus* além de discriminar entre os odores liberados por espécies de plantas nativas (goiaba) e eucalipto, também discrimina voláteis associados à herbivoria. A terceira etapa avaliou a mortalidade de *T. arnobia* em campo em plantas de goiaba e eucalipto, e em laboratório, quando se induziu o sistema de defesa da planta. Em campo, a mortalidade foi maior no hospedeiro goiaba (70,77%) do que no hospedeiro eucalipto (22,00%). No teste de laboratório, para a avaliação de defesa induzida, foram utilizadas folhas de plantas de eucalipto limpas (sem terem sofrido nenhum tipo de injúria) e folhas de plantas de eucalipto injurizadas por lagartas de *T. arnobia*, para verificar se plantas de eucalipto injurizadas ativam seu mecanismo de defesa contra a herbivoria. A mortalidade larval foi de 30,00% em plantas injurizadas contra 10,00% em plantas limpas. Estes resultados demonstram que, quando atacadas por herbívoros, as plantas de eucalipto ativam seu mecanismo de defesa, o que afeta negativamente o desenvolvimento dos herbívoros. De acordo com os resultados apresentados nesse trabalho, é possível concluir que, as plantas de goiaba não são um hospedeiro adequado para o desenvolvimento e estabelecimento de populações de *T. arnobia* (apesar de ser um de seus hospedeiros nativos), devido à defesas químicas diretas (que agem sobre o herbívoro) ou indiretas (que atraem IN para predarem herbívoros). Por outro lado, *T. arnobia* vem, aparentemente, se desenvolvendo, adaptando-se e mantendo suas populações em plantios de eucalipto. De uma forma ou de outra, os herbívoros vêm conseguindo quebrar as barreiras de defesa das plantas em eucalipto, ao contrário com plantas de goiaba, onde esses herbívoros têm maior dificuldade em se estabelecer.

ABSTRACT

HOLTZ, Anderson Mathias, M. S., Universidade Federal de Viçosa, July of 2001. **Tritrophic interactions affecting pest outbreaks in Myrtaceae.** Adviser: Angelo Pallini Filho. Co- Adviser: José Cola Zanuncio and Og Francisco Fonseca DeSouza.

Native Myrtaceae of Brazil (guava tree, guabiroba tree, jaboticaba tree, etc.) they shelter an indigenous entomofauna, which survives in these hosts without, seemingly, present in populational outbreak. In the eucalyptus, that is also a Myrtaceae, even so exotic, an increase of the number of species of herbivore insects is observed that come causing serious damages to the national eucalyptus crop. Thus, the question is, why the same insect is a plague in a type of plant (eucalyptus) and not in other (guava). The growth, the development and the reproduction of the insects depend on the amount and quality of the food that is used. It is known that plants have chemical compounds, and that when attacked by herbivore insects, such compounds are used as a defense of the plant, harming the performance of the pest outbreaks and/or serving as guide (volatile) for the natural enemies (IN) they find these herbivore insects. In reason of the exposed, this work was divided in three stages that approached the survival potential and reproduction of the insect herbivore *Thyriniteina arnobia* (Lepidoptera: Geometridae) and the attraction of the predator *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae) in two species of plants: *Eucalyptus cloesiana* (eucalyptus) and *Psidium guajava* (guava). In the first stage, the development was evaluated (biology) of this herbivore in guava leaves and eucalyptus in laboratory through the calculation of the rate growth intrinsic (r_m). The found r_m showed that the development of *T. arnobia* was better in the host eucalyptus (0.103) than in its origin host (0.067) (guava). Possibly, guava plants possess chemical compounds that act negatively on populations of herbivores and, in eucalyptus, seemingly this kind of defense was supplanted by these herbivores. The second stage evaluated the preference of foraging of *P. nigrispinus* to the two species of plants studied here. The rehearsals were accomplished using three plants (it controls) inserted with other three test plants forming an hexagon. In the center of that hexagon it was liberated, in each test, a total of 100 true bug. The experiment consisted of four repetitions for the following treatments: (a) guava plants and eucalyptus without offense; (b) eucalyptus plants reviled by caterpillars of *T. arnobia*, but without the permanence of the same ones in the plants, and plant without offense; (c) guava plants reviled by caterpillars of *T. arnobia*, but without the permanence of the same ones in the plants, and plant without offense; (d) eucalyptus plants and guava reviled by caterpillars of *T. arnobia*, but without the permanence of the same ones in the plants; (e)

eucalyptus plants and guava reviled by caterpillars of *T. arnobia*, with the permanence of the same ones in the plants. *P. nigrispinus* preferred guava plants reviled by caterpillars of *T. arnobia* with the permanence of the same ones in the plants. Additionally, reviled plants, by caterpillars of *T. arnobia*, without the permanence of the same ones in the plants, they were favorite for the true bug, same when plants of the same species were compared in the tests. Plants without offense (clean) they also attracted the true bug, even so, the percentage of its recaptures in guava plants was larger than in eucalyptus plants. The results obtained in this work demonstrate that the predator *P. nigrispinus* besides discriminating among the scents liberated by species of native plants (guava) and eucalyptus, also discriminates volatile associated to the herbivory. The third stage evaluated the mortality of *T. arnobia* in field in guava plants and eucalyptus, and in laboratory, when the system of defense of the plant was induced. In field, the mortality was larger in the host guava (70.77%) than in the host eucalyptus (22.00%). In the laboratory test, for the evaluation of induced defense, leaves of clean eucalyptus plants were used (without having suffered any, kind of offense) and leaves of eucalyptus plants reviled by caterpillars of *T. arnobia*, to verify if plants of reviled eucalyptus activate its defense mechanism against the herbivory. The larval mortality was of 30.00% in plants reviled against 10.00% in clean plants. These results demonstrate that, when attacked by herbivores, the eucalyptus plants activate their defense mechanism, what affects the development of the herbivores negatively. In agreement with the results presented in that work, it is possible to conclude that, the guava plants are not an adequate host for the development and establishment of populations of *T. arnobia* (in spite of being one of its native host), due to direct chemical defenses (that act on the herbivore) or insinuations (that attract IN for herbivore predation). On the other hand, *T. arnobia* comes, seemingly, developing, it self adapting and maintaining its populations in eucalyptus plantations. One way or another, the herbivores are getting to break the barriers of defense of the plants in eucalyptus, to the contrary with guava plants, where those herbivores have larger difficulty in settling down.

1. Introdução Geral

As Myrtaceae nativas do Brasil (goiabeira, guabirobeira, etc.) abrigam uma entomofauna indígena que sobrevive nesses hospedeiros aparentemente sem apresentarem surtos populacionais. Com o incremento da eucaliptocultura, uma cultura exótica, no território nacional, tem-se observado que um crescente número de espécies nativas de insetos, provenientes das Myrtaceae nativas, vêm se adaptando ao eucalipto, tais como: *Eupseudosoma aberrans* e *E. involuta* (Arctiidae), *Automeris* spp., *Eacles imperialis* e *Hylesia* spp. (Saturniidae), *Sabulodes caberata*, *Thyrinteina arnobia* e *Oxydia vesulia* (Geometridae), entre outras (Otero 1974 e Anjos *et al.* 1987). Zanuncio *et al.* (1990a, b) relataram que essas espécies de insetos vivem em hospedeiros filogeneticamente próximos ao eucalipto e são capazes de causar danos consideráveis em reflorestamentos, uma vez que se encontram em processo de franca adaptação ao *Eucalyptus* spp. (espécie nativa da Austrália). Nair e Col (1986) citados por Ohmart (1990) relataram que mais de 177 espécies de insetos indígenas têm atacado plantios de eucaliptos no Brasil.

Os insetos desfolhadores afetam o crescimento das árvores, através da interferência na taxa e no equilíbrio dos processos fisiológicos internos; o impedimento, a deficiência no crescimento, ou mesmo a morte, são precedidos de um desarranjo fisiológico nas árvores (Freitas 1988).

Anjos *et al.* (1987) verificaram que quando a pressão populacional de *T. arnobia* sobre plantas de eucalipto é intensa, lagartas dessa espécie podem se alimentar de goiabeiras e araçazeiros, os quais segundo Zanuncio, J. C. (comunicação pessoal) são hospedeiros de origem deste inseto. No início da década de 80, em João Pinheiro, Minas Gerais, registrou-se um surto em goiabeira de *T. arnobia* com alta população de lagartas, sendo que, aquelas que se alimentavam de folhas de goiaba, em campo, eram visivelmente mais vigorosas do que as que se alimentavam de eucalipto (Anjos *et al.* 1987).

Os principais problemas de pragas agrícolas têm sua origem em áreas caracterizadas por monoculturas, nas quais se reduz intensamente a riqueza faunística e se simplifica a flora (Alteri *et al.* 1988 e 1978; Lutzemberger 1978; Solomon 1980). Segundo Ohmart *et al.* (1991) os tipos de defesas existentes nas plantas (defesa química e física) podem reduzir a herbivoria e incrementar a vantagem adaptativa (“fitness”) das plantas. Muitas plantas utilizam defesas múltiplas, as quais variam em intensidade e efetividade, e podem atuar sobre diferentes escalas espaciais e temporais e sobre diferentes agressores. Por exemplo, as folhas de algumas solanáceas possuem tricomas que produzem toxinas (Duffey & Stout 1996).

A simplificação de um ecossistema tem também reflexo na atuação dos inimigos naturais (IN) pela redução das fontes de alimento tais como pólen, néctar e abrigo (Van Emdem *et al.* 1974; De Loach 1970; Risch 1981). O desenvolvimento da maior heterogeneidade de plantas é apontado por Stern *et al.* (1959) como maneira de se aumentar os IN. Há uma maior quantidade e diversidade de IN de insetos-praga em ecossistemas diferentes daqueles de monoculturas, porque uma maior diversidade de presas, hospedeiros, microhabitats e fontes alternativas de alimento estão disponíveis dentro de tais ambientes complexos, o que conseqüentemente diminui a estabilidade da densidade populacional das pragas (Pimentel 1961).

O controle biológico torna-se cada vez mais importante como estratégia ao controle fitossanitário, especialmente porque futuramente o uso de pesticidas deverá ser reduzido drasticamente como uma tendência mundial (van Lenteren 1990). Desde uma década atrás, pesquisadores têm se alertado mais ao papel que plantas desempenham nas interações entre pragas e inimigos naturais (IN). Tumlinson *et al.* (1992) comentaram o seguinte: "O vasto potencial dos parasitóides (e outros IN) para o controle biológico de insetos-praga não foi ainda decodificado. É imperativo que conheçamos a maioria dos fatores que afetam os seus comportamentos de forrageamento" e "na atual agricultura, precisamos alistar a ajuda dos IN para o controle de insetos-praga. Para fazer isto efetiva e economicamente, precisamos entender como estes IN trabalham. Nós, agora, sabemos que eles são animais muito sofisticados e que em forrageamento à procura de seus hospedeiros/presas eles usam uma variedade de pistas e táticas químicas. É chegada a hora de se desenvolver caminhos mais efetivos para usar esses insetos benéficos para o controle biológico de pragas baseado em nossos conhecimentos sobre o seu comportamento e sobre os fatores que mediam tal comportamento".

Para a realização deste trabalho, observou-se o fato de que a goiabeira (espécie nativa de regiões tropicais, conforme Gonzaga Neto & Soares 1995) é hospedeira natural de lagartas de *T. arnobia* (Zanuncio, J. C., comunicação pessoal). Nesse hospedeiro, no entanto, não são observados danos de grandes conseqüências quando são explorados como monocultura – assim como é feita na monocultura do eucalipto. Entretanto, na cultura do eucalipto (espécie nativa da Austrália) há ocorrência de surtos populacionais constantes de *T. arnobia* (Zanuncio 1990b). Logo, por que ocorrem surtos de *T. arnobia* em Eucalipto e não em goiaba, sendo as duas plantas filogeneticamente próximas (Myrtaceae)?

Neste trabalho, estudou-se a espécie *T. arnobia*, sendo a mesma coletada no campo em plantio de eucalipto (*Eucalyptus* spp.), com o propósito de se testar as seguintes hipóteses:

- a) plantas de goiaba apresentam compostos químicos com ação de defesa que desfavorecem o desenvolvimento de *T. arnobia*;
- b) *T. arnobia* suplantou o sistema de defesa química em plantas de eucalipto (compostos químicos secundários em plantas de eucalipto não agem na população do inseto como em plantas de goiaba);
- c) inimigos naturais respondem de maneira distinta às plantas de eucalipto e goiaba atacadas por *T. arnobia*.

Os compostos químicos de ação de defesa das plantas, juntamente com a ação de inimigos naturais têm o potencial de inibir o ataque de insetos herbívoros, embora evidências que apoiam esta afirmativa sejam circunstanciais. Então, considerando que a espécie *T. arnobia* tem, constantemente, migrado de hospedeiros nativos (nos quais não se constitui como praga, como é o caso em goiabeiras) para a cultura do eucalipto causando surtos, o objetivo desta pesquisa foi estudar as hipóteses citadas anteriormente. O teste dessas hipóteses poderá produzir informação explicando o que levou a adaptação dessa espécie à cultura do eucalipto.

No capítulo 1 foram abordados os mecanismos de defesa da planta. No capítulo 2 foi abordada a defesa constitutiva, ou seja, se os compostos químicos existentes tanto em eucalipto como em goiaba interferem na performance e no desenvolvimento de *T. arnobia*, testando portanto a hipótese “a”. No capítulo 3 foi verificado se os voláteis induzidos pelos herbívoros atuam como atraentes (pistas) para os IN na localização da presa e do hospedeiro, testando desta forma, a hipótese “c”. No capítulo 4 foram feitos estudos em campo com lagartas de *T. arnobia* em eucalipto e goiaba, sendo observado o desempenho dessas lagartas nos referidos hospedeiros, ou seja, se em goiaba (hospedeiro de origem) ocorre uma maior taxa de mortalidade desses indivíduos comparado com o hospedeiro eucalipto, e, se quando

atacada por herbívoros, as plantas de eucalipto ativam a defesa induzida para sua proteção. Estes resultados foram comparados com os resultados obtidos em laboratório (capítulo 2), para constatar se ocorre a mesma tendência tanto em laboratório como em campo. Através desse capítulo 4, testou-se a hipótese “b”.

2. Referências Bibliográficas

- Altieri, M.A. 1988.** A ecologia dos herbívoros tropicais em ecossistemas de policultivo, p. 69. In SIMPÓSIO INTERNACIONAL SOBRE ECOLOGIA EVOLUTIVA DE HERBÍVOROS TROPICAIS, 1, Campinas. *Anais...* Campinas, UNICAMP.
- Altieri, M.A., Francis, C.A. & Van. Schoonhoven, A. 1978.** A review of insect prevalence in maize (*Zea mays* L.) and bean (*Phaseolus vulgaris* L.) polycultural systems. *Field Crops Research*, Amsterdam, 1: 33-49.
- Anjos, N., Santos, G.P. & Zanuncio, J.C. 1987.** A lagarta-parda, *Thyrintina arnobia* Stoll, 1782 (Lepidoptera:Geometridae) desfolhadora de eucaliptos. EPAMIG, 56p. (Boletim Técnico, 25).
- De Loach, C.J. 1970.** The effect of habitat diversity on predation, p. 223-241. In PROCEEDINGS TALL TIMBERS CONFERENCE ON ECOLOGY ANIMAL CONTROL BY HABITAT MANAGEMENT, 2, Tallahassee.
- Duffey, S.S. & Stout, M.J. 1996.** Antinutritive and toxic components of plant defence against insects. *Arch. Insect Biochem. Physiol*, 32: 3-37.
- Freitas, S. 1988.** Efeito do desfolhamento na produção de *Eucalyptus grandis* Hill Ex Maiden (Myrtaceae) visando avaliar os danos causados por insetos desfolhadores. Piracicaba, ESALQ, 99p. (Tese – Doutorado).
- Gonzaga Neto, L. & Soares, J.M. 1995.** A cultura da goiaba. Brasília, Serviço de Produção de Informação – SPI, 75p. (Coleção Plantar; 27).
- Lutemberger, J.A. 1978.** Fim do futuro? Manifesto ecológico brasileiro. Porto Alegre, UFRGS, 100p.
- Ohmart, C.P. & Edwards, P.B. 1991.** Insect herbivory on *Eucalyptus*. *Ann. Rev. Entomol.*, 36: 637-657.

- Ohmart, C.P. 1990.** Insect pests in intensively-managed eucalypt plantations in Australia: Some thoughts on this challenge to a new era in forest management. *Aust. For.*, 53: 7-12.
- Otero, L.S. 1974.** Contribuição ao conhecimento da entomofauna do Parque Florestal da Tijuca. *Bras. Florest.*, 5: 37-39.
- Pimentel, D. 1961.** Species diversity and insect population outbreaks. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 54: 76-86.
- Risch, S.J. 1981.** Insect herbivore abundance in tropical monocultures and polycultures: an experimental test of two hypothesis. *Ecology*, 62: 1325-1340.
- Solomon, M.E. 1980.** Dinâmica de populações. São Paulo, E.P.U., 78p.
- Stern, V.M.; Smith, R.F.; van den Bosch, R. & Hage, K.S. 1959.** The integration of chemical and biological control of the spotted alfalfa aphid. *Hilgardia*, 29: 81-129.
- Tumlinson, J.H., Turlings, T.C.J. & Lewis, W.J. 1992.** The semiochemical complexes that mediate insect parasitoid foraging. *Agric. Zool. Rev.*, 5: 221-252.
- Van Emdem, H.F. & Williams, G.F. 1974.** Insect stability and diversity in agro-ecosystems. *Ann. Rev. Entomol.*, 19: 455-475.
- Van Lenteren, J.C. & Woets, J. 1990.** Biological and integrated pest control in greenhouses. *Ann. Rev. Entomol.*, 33: 239-269.
- Zanuncio, J.C., Garcia, J.F., Santos, G.P., Zanuncio, T.V., Nascimento, E.C. 1990a.** Biologia e consumo foliar de lagartas de *Euselasia apisaon* (Dalman, 1823) (Lepidoptera:Riodinidae) em *Eucalyptus* spp. *Rev. Árvore*, 14: 45-54.
- Zanuncio, J.C., Fagundes, M., Anjos, N., Zanuncio, T.V. & Capitani, L.R. 1990b.** Levantamento e flutuação populacional de lepidópteros associados à eucaliptocultura: V- Região de Belo Oriente, Minas Gerais, junho de 1986 a maio de 1987. *Rev. Árvore*, 14: 35-44.

3. Capítulo 1

3.1. Mecanismos de Defesa de Plantas contra Herbivoria

As relações tróficas ou de alimentação são marcantes entre insetos e plantas. O crescimento, o desenvolvimento e a reprodução dos insetos dependem diretamente da quantidade e da qualidade do alimento que utilizam (Hagen *et al.*1984). É também conhecido que as plantas apresentam em sua estrutura compostos químicos, que quando atacadas por herbívoros, tais compostos são utilizados como defesa da planta, prejudicando a performance da praga e/ou servindo como guia (voláteis) pelos inimigos naturais (IN) para encontrar estes herbívoros (Nordlund & Lewis 1976, Dicke & Sabelis 1988b).

Substâncias químicas usadas na comunicação entre organismos, são denominadas semioquímicos. Essas substâncias podem fazer parte de interações fisiológicas e comportamentais, e podem ser intraespecíficas (feromônios) ou interespecíficas (aleloquímicos). De modo geral, as plantas são ricas em substâncias químicas do metabolismo secundário, que são utilizadas para a própria defesa do vegetal, agindo diretamente contra o inseto ou atraindo os IN destas pragas através de voláteis, afetando, assim, a performance das populações de insetos herbívoros, seja diretamente com os compostos químicos e/ou indiretamente através dos voláteis para a atração de IN, (Edwards & Whitham 1981).

A seguir, é apresentada uma sucinta revisão de literatura mostrando os tipos de defesa de plantas a insetos herbívoros.

3.1.1. Defesa Constitutiva

A defesa constitutiva de plantas é formada por compostos ou substâncias produzidas pelas próprias plantas, que podem afetar a biologia, o desenvolvimento e a reprodução dos insetos herbívoros (Karban & Baldwin, 1997). Esses compostos são longamente conhecidos e utilizados, inclusive, como inseticidas. Lara (1991) cita como exemplo a *nicotina*, que é um excelente aficida e parece ser a causa de resistência de algumas variedades de *Nicotiana* a certos insetos. Estima-se que atualmente o número desses compostos químicos deve estar entre 100 e 400 mil; a maioria deles enquadra-se quimicamente nas classes de compostos nitrogenados, terpenóides e fenólicos (Lara 1991).

A presença desses compostos nas plantas faz com que os insetos as evitem, porque funcionam como repelentes, sendo muitas vezes, responsáveis pela sua resistência à herbivoria. Isso foi testado por Hubbell *et al* (1983) com formigas para verificar porque elas evitam algumas plantas, como por exemplo o jatobá, *Hymenea courbaril* L. (Leguminosae: Caesalpinioideae). Após alguns ensaios, os autores verificaram que o epóxido de cariofileno era o único composto responsável pela resistência nessa espécie de planta. Substâncias químicas repelentes são mais comuns do que substâncias químicas atrativas em plantas potencialmente hospedeiras. Tal afirmação foi comprovada por Hubbell & Howard (1984) quando estudaram a resistência química das folhas de 42 espécies de plantas a *Atta cephalotes*.

Os compostos relacionados à resistência química constitutiva das plantas (também chamados de compostos secundários) podem ser encontrados em uma ou mais partes da planta e, normalmente, suas concentrações variam com a idade da mesma. Um exemplo da presença de tais compostos relacionada com a idade de plantas, foi verificado por Cherrett & Seaforth (1970), quando observaram que *A. cephalotes* e *Acromyrmex octospinosus*

(Reich, 1793) preferem folhas novas a folhas velhas de amora, sugerindo que esta preferência se deve à presença de compostos químicos repelentes nas folhas velhas.

A folhagem de *Eucalyptus* contém altas concentrações de compostos secundários, tais como taninos, fenóis e óleos essenciais. Trabalhos com outros sistemas inseto/planta indicam que esses compostos poderiam ter uma influência significativa nas interações inseto-eucalipto. Para os insetos estudados, compostos secundários parecem influenciar padrões e quantidades de herbívoros e a performance larval (Ohmart & Edwards, 1991). Por exemplo, uma alta concentração de tanino e fenol não afeta o crescimento e eficiência no uso do nitrogênio (N) por *Paropsis atomaria* (Coleoptera, Chrysomelidae) (Fox & Macauley 1977). Isto é surpreendente na medida que N é o componente que mais influencia o desenvolvimento dos insetos desfolhadores de eucalipto (Ohmart & Edwards, 1991). Quando alimentadas em *Eucalyptus viminalis*, com um teor de 2,33% de N, larvas de *Paropsis charybdis* assimilaram 59% do N, mas só 7% da energia do alimento, e adultos assimilaram 55% do N, mas 39% de energia (Edwards & Whiteman, 1984 citados por Ohmart & Edwards, 1991). As folhas de eucalipto tem menor teor de N, e por isso os desfolhadores de eucalipto podem necessitar consumir maior quantidade para obter N suficiente para o desenvolvimento (Fox & Macauley 1977).

Muitas plantas utilizam defesas múltiplas, as quais variam em intensidade e efetividade e podem atuar sobre diferentes escalas espaciais e temporais e sobre diferentes agressores. Por exemplo, as folhas de algumas solanáceas possuem tricomas que produzem toxinas (Duffey & Stout 1996), ou seja, junto com a defesa constitutiva, podem ocorrer caracteres físicos que ajudam na defesa da planta ao ataque de insetos herbívoros (Vincent 1990a).

Cutículas espessas têm sido relatadas como causa de resistência de certas plantas a insetos herbívoros, reduzindo a sua alimentação, ou impedindo (ou dificultando) sua penetração. Esse fator, *espessura*, parece

atuar principalmente em insetos de pequeno porte e sobre seus primeiros ínstars. Epidermes de textura rígida (dureza) também constituem barreiras mecânicas a algumas espécies (Lara 1991).

O comportamento do inseto herbívoro pode ser afetado pela *textura* da epiderme da planta, principalmente no que se refere à oviposição. Sabe-se que as fêmeas de *Callosobruchus maculatus* (F.), por exemplo, preferem colocar seus ovos em substratos (sementes) lisos, evitando as superfícies rugosas (Domenichini 1951).

Outro fator morfológico que se destaca pela sua atuação sobre o comportamento dos insetos herbívoros é a *pilosidade*, que em alguns casos é fator de suscetibilidade e, noutros, de resistência. Um exemplo é encontrado na espécie *Eucalyptus torelliana*, que apresenta grande densidade de pêlos (tricomas) nas folhas. Em seu experimento, Santana (1988) observou que essa espécie teve uma média de carregamento de 100% das amostras ao serem submetidas durante 30 minutos a formigas das espécies *Atta laevigata* e *Atta sexdens rubropilosa*, demonstrando que nessa espécie de *Eucalyptus* a pilosidade é fator de suscetibilidade. Quando se trata de tricomas normais eles podem atuar diretamente sobre o indivíduo, afetando sua oviposição, alimentação, locomoção, ou seu comportamento em relação ao abrigo fornecido através de duas características principais, quais sejam: a *densidade* e o *tamanho*, constituindo-se num fator de resistência.

Lara (1991) observou que nas folhas com baixa ou moderada pilosidade, as lagartas apresentam um movimento linear e direcional, que é interrompido de tempo em tempo, quando a lagarta levanta sua cabeça e tórax e efetua movimentos laterais, após o quê, torna a caminhar na mesma direção. Já nas variedades pilosas, resistentes, as lagartas mudam de direção com muita freqüência, sobem nos tricomas individuais e despendem alguns minutos movimentando a cabeça, para em seguida caminhar novamente em círculos, mostrando estarem desorientadas. Concluiu, então, que essa característica é altamente promissora como fonte de resistência a uma praga do algodão,

Pectinophora gossypiella (Saund.), pois além de sua atuação direta, a pilosidade faz com que as lagartas fiquem mais tempo expostas aos inimigos naturais e às variações climáticas.

3.1.2. Defesa Induzida

A defesa induzida pode ser definida como qualquer mudança na qualidade da planta, que é resultado de dano causado pelo inseto herbívoro e tem um efeito negativo na preferência do inseto herbívoro ou no seu desempenho na planta (Karban & Myers 1989; Karban & Baldwin 1997). Muitas características das plantas podem variar, em resposta ao dano causado pelo inseto herbívoro (Karban & Baldwin 1997). Essas mudanças podem ocorrer nos constituintes químicos, formando substâncias repelentes a insetos herbívoros, ou constituir variações na densidade de espinhos apresentados por determinadas plantas, ou ainda, variações na quantidade de tricomas nas folhas de algumas plantas. Karban & Myers (1989) e Karban & Baldwin (1997), encontraram resistência induzida em uma vasta variedade de sistemas de planta-herbívoro, envolvendo plantas anuais e perenes, ervas e plantas lenhosas, e insetos herbívoros sedentários e móveis. Um exemplo de mudança nos constituintes químicos, num sistema planta-herbívoro, foi estudado por Koptur (1985), observando que plantas altas de ingá utilizavam um novo complexo de defesas, incluindo altas concentrações de fenóis, quando ausente a proteção das formigas. O estímulo da atividade enzimática com produção de substâncias induzidas ocorre ao redor do tecido vegetal recém-necrosado (Kué 1982). As defesas agem localmente, pois fitoalexinas não são transportadas no tecido vegetal (Mansfield & Bailey 1982).

Dois aspectos do período de resistência induzida deveriam influenciar a interação entre a resistência e a dinâmica do inseto herbívoro: o atraso entre o dano e a resistência induzida, e a decadência na taxa de

resistência induzida na ausência de herbivoria. Um atraso entre dano e resposta da planta, retardaria a ação de resistência induzida. Esta demora deveria aumentar os ciclos na população de insetos herbívoros a longo prazo (Benz 1974; Rhoades 1985; Myers 1988b), desde que, o atraso na dependência de densidade cause uma dinâmica cíclica em ambos os modelos de populações de uma única espécie (Berryman *et al.* 1987). Atrasos poderiam surgir se o mecanismo para resistência aumentada não trabalhasse instantaneamente (por exemplo, se a resistência induzida só é expressada em partes da planta produzida depois do dano), ou, se um grau de dano deve ser excedido para provocar resistência induzida (Wallner & Walton 1979; Willians & Myers 1984). Isso significa que a planta, uma vez induzida, torna-se resistente, e essa resistência pode diminuir na ausência de dano. Se não houvesse essa decadência, deveria ser reduzido o “feed-back” para o tamanho da população do inseto herbívoro, pois as plantas só podem responder a aumentos na população do inseto herbívoro, não a diminuições do mesmo. Edelstein-Keshet & Rausher (1989) e Lundberg *et al* (1994) sugerem que a decadência na taxa de resistência induzida, pode afetar a regulação na população de inseto herbívoro a longo prazo. Respostas induzidas auxiliam a defesa fenotípica e talvez produzam um ambiente não propício para o desenvolvimento dos insetos herbívoros (Karban & Myers 1989; Karban & Baldwin 1997; Agrawal 1998a).

Estudos que mediram o impacto de resistência induzida em populações de insetos herbívoros no campo, mostram que a resistência induzida é capaz de reduzir a taxa de crescimento da população (Hougen-Eitzman & Karban 1995; Karban & Baldwin 1997). No entanto, a resistência induzida pode ser aumentada através da combinação com outros fatores (como os físicos), que provavelmente estão agindo nas populações de insetos herbívoros no campo.

Outros fatores que afetam o impacto de resistência induzida em dinâmica de insetos herbívoros são sua mobilidade e sua seletividade

(habilidade para descobrir e responder à variação na qualidade da planta; Bernays & Chapman 1994). Muitos modelos de resistência induzida, estudados por Lewis (1994) e Morris & Dwyer (1997), assumiram que insetos herbívoros são móveis e não seletivos. Porém, são conhecidos insetos herbívoros que podem variar sua mobilidade e sua seletividade. A velocidade relativa de resistência induzida e o movimento do inseto podem afetar o impacto de resistência induzida em populações de insetos herbívoros e o grau de heterogeneidade em resistência induzida entre plantas. Insetos herbívoros seletivos poderiam ser menos afetados por resistência induzida porque eles podem escolher plantas menos resistentes, assumindo que a resistência induzida varia entre plantas.

Com menos insetos herbívoros na população, algumas plantas estão livres de insetos herbívoros e voltam a abaixar os níveis de resistência induzida. Flutuações nas populações de insetos herbívoros também mantêm variância em resistência induzida, porque flutuações populacionais às vezes são pequenas. A variação da qualidade entre plantas pode causar herbivoria seletiva para promover mais a procura de hospedeiros satisfatórios (Schultz 1983).

Dados experimentais nos efeitos de resistência induzida em aspectos de dinâmica populacional a longo prazo, como regulação na população e flutuação, são ainda raros porque tais dados são difíceis de se obter (Harrison & Cappuccino 1995; Underwood 1997).

3.1.3. O Papel dos Voláteis de Plantas contra Herbivoria

As plantas desempenham um papel importante para a localização de pragas pelos IN. As plantas quando atacadas liberam compostos voláteis para atração de predadores e parasitóides (Vet & Dicke 1992). Portanto, predadores e parasitóides freqüentemente necessitam que as plantas liberem

informações para que estes localizem suas presas ou hospedeiros. Além dos voláteis que as plantas liberam para a atração dos IN, estes também podem ser atraídos por sinais visuais, tais como arquitetura e coloração das folhas das plantas (Nordlund *et al.* 1988; Lewis & Martin 1990; Dicke 1994; Whitman & Nordlund 1994; Turlings *et al.* 1995; Takabayashi & Dicke 1996; Bertschy *et al.* 1997; Sullivan *et al.* 1997; Powell *et al.* 1998).

Os voláteis liberados pelas plantas quando atacadas pelos herbívoros, são denominados de infoquímicos, os quais são utilizados como guia pelos IN para a localização de suas presas (Dicke & Sabelis 1988b). Esses voláteis agem como um dos mecanismos de defesa das plantas, afetando, portanto, a performance do herbívoro em determinado hospedeiro (Karban *et al.* 1995; Agrawal & Karban 1997).

Muito se tem estudado sobre o papel dos infoquímicos na atração de IN de insetos herbívoros (Elzen *et al.* 1983 e 1984; Vinson *et al.* 1987; Nasavero & Elzen 1989; Martin *et al.* 1990; Turlings *et al.* 1991a, b e 1995; Benrey *et al.* 1997; Takabayashi *et al.* 1998). Esses mesmos autores determinam que muitas espécies de IN utilizam esses voláteis liberados pelas plantas para localizarem seu hospedeiro e suas presas. Os voláteis liberados são resultado da injúria sofrida pelas plantas atacadas por herbívoros, e estes voláteis são conhecidos como atrativos aos IN (Steinberg *et al.* 1993). Pistas químicas produzidas por plantas são informações indiretas da presença de herbívoros. Enquanto que pistas químicas produzidas por herbívoros são informações confiáveis da presença dos mesmos, apesar de serem menos detectáveis a longas distâncias e, voláteis de plantas fornecem pistas a distâncias mais longas da provável presença de herbívoros, porém, não são tão confiáveis (Vet & Dicke 1992). Esses mesmos autores determinam que os IN, todavia, podem combinar essas duas características vantajosas: confiabilidade e detectabilidade da informação. Quando plantas são infestadas por herbívoros, elas liberam voláteis e produzem informações confiáveis sobre a

presença deles, sendo também, mais fácil sua detecção a distâncias mais longas.

Dicke & Sabelis (1988a) e Dicke *et al.* (1990a) mostraram que plantas de feijão atacadas pelo ácaro rajado (*Tetranychus urticae*) produzem uma série de voláteis, a maioria terpenóides, que são atrativos a ácaros predadores do ácaro rajado. Plantas artificialmente injuriadas não produziram estes voláteis, mas o oposto ocorreu com as partes não infestadas de plantas infestadas (Dicke *et al.* 1990b). Adicionalmente, foi descoberto um ativador que é produzido em partes infestadas e que, uma vez adicionado à água, dispara a produção dos mesmos voláteis (Dicke *et al.* 1993). Os herbívoros também podem tirar vantagem da comunicação das plantas com os IN. Pallini *et al.* (1997) verificaram que o ácaro rajado é atraído por plantas de pepino infestadas por coespecíficos, mas rejeita fortemente plantas infestadas por heteroespecíficos (os tripes *Frankliniella occidentalis*). Neste caso, os ácaros utilizam voláteis produzidos pela interação planta-herbívoro para evitar tanto a competição por alimento em plantas já atacadas previamente por um competidor como também a predação, pois esta espécie de tripes é um predador “intraguilda” (Pallini *et al.* 1997).

Além disso, em alguns casos, as plantas unicamente não sinalizam o ataque do herbívoro, mas também fornecem informação específica da identidade ou do estágio de desenvolvimento do ataque causado pelo herbívoro (Turlings *et al.* 1990b, 1993b; Takabayashi *et al.* 1995; DeMoraes *et al.* 1998). Em tais casos, esses sinais podem facilitar o “recrutamento” de IN especialistas.

Recentemente, várias revisões foram feitas a respeito das interações tritróficas enfocando, principalmente, como as interações entre plantas e IN podem ser usadas para melhorar as práticas do controle biológico (Nordlund *et al.* 1988; Dicke *et al.* 1990b e 1993; Tumlinson *et al.* 1992; Tumlinson *et al.* 1993; Sabelis *et al.* 1998; Dicke 1998). Em todas essas revisões, a idéia expressa é que as plantas e os IN cooperam-se: as plantas

auxiliam os IN facilitando o seu acesso a presa/hospedeiro e os IN livram estas de seus herbívoros. Essas idéias, no entanto, são baseadas em interações de cadeias alimentares tritróficas lineares consistindo de uma espécie de planta, uma espécie de praga e uma espécie de IN (Pallini, 1998).

3.1.4. Inimigos Naturais

O controle biológico assume maior importância no combate a pragas de grandes culturas, sendo uma das medidas utilizadas para manter as pragas com baixo nível populacional sem o uso de agrotóxicos, juntamente com os métodos de controle como resistência constitutiva e induzida de plantas a insetos. O apoio à evidência de predadores e parasitóides como fatores reguladores, vem de várias fontes. Segundo Lotka (1924), Volterra (1926) e Nicholson & Bailey (1935), citados por Price (1997), os modelos de predação sugerem que populações de presa podem ser completamente reguladas por predadores ou parasitóides. Mortalidade alta pode ser causada por parasitóides em populações de insetos (Baltensweiler 1968; Waloff 1968a; Price & Tripp 1972; Faeth & Simberloff 1981a, b; Washburn & Cornell 1981), e Berryman (1996) têm discutido que parasitóides provavelmente são os agentes geradores de ciclos de Lepidoptera em florestas.

Faeth & Simberloff (1981a) colocaram em gaiola uma pequena árvore de carvalho e aumentaram a densidade de uma espécie de traça minadora de folhas, *Cameraria* sp., preparando, também, uma árvore de controle fora da gaiola. Observaram que a emergência de adultos na geração seguinte foi muito mais alta na gaiola do que na árvore fora da gaiola em dois anos consecutivos, e não havia nenhuma evidência de um efeito densidade-dependente de competição intraespecífica. Porém, predadores e parasitóides foram considerados responsáveis por, aproximadamente, 60-70% da mortalidade da larva da traça na árvore fora da gaiola, considerando-os largamente excluídos da população na gaiola.

Em uma infestação de vespa, *Xanthoteras politum*, sobre um carvalho de crescimento rápido, brotando depois de uma queimada, parasitóides e predadores eram constantemente o principal fator de mortalidade (Washburn & Cornell 1981). O seu impacto no hospedeiro causou um aumento de 31 para 74% de mortalidade em 3 anos consecutivos e, provavelmente, causou a extinção local da vespa (Price 1997).

A vasta literatura sobre controle biológico também indica a importância dos IN. Quando espécies de herbívoros migram para áreas novas, na ausência de IN, eles se tornam pragas (Elton 1958). Segundo Price *et al.* (1980), é necessário considerar a atuação de IN nas interações insetos-plantas quando associam-se culturas: a) pela influência das plantas associadas sobre os IN; b) e devido à presença de presas e hospedeiros alternativos sobre as espécies de plantas associadas.

Altieri (1988) explicou a diminuição na abundância de insetos herbívoros em ecossistemas diversificados em relação a monoculturas, através de vários fatores: 1) aumento nas taxas de imigração de herbívoros; 2) dificuldade na localização do hospedeiro; 3) diminuição no tempo de permanência nas plantas e 4) incremento na pressão de predação e atividade de parasitóides. Ressalta-se, ainda, a existência de uma interação entre vários fatores, o que culmina na menor ocorrência de pragas em ecossistemas diversificados. Em particular comenta-se que, a hipótese da “atuação de IN” prevê, nesses sistemas, um aumento na abundância e eficácia dos predadores e parasitóides. A hipótese da “concentração de recursos”, segundo terminologia do autor, sugere que a maior abundância de insetos herbívoros em monoculturas é devida à maior probabilidade de localização da planta hospedeira, ao maior tempo de permanência e taxa de alimentação, e ao maior sucesso reprodutivo de insetos herbívoros. Esses processos (IN e “concentrações de recursos”) podem estar atuando em plantios de eucalipto no Brasil e podem ser os responsáveis pela geração dos ciclos de Lepidoptera na cultura.

O eucalipto é originário da Austrália e pertencente à família Myrtaceae. Por ser uma espécie exótica no Brasil, sofre ataques de insetos que migram de hospedeiros nativos da rica flora brasileira. Isso é facilitado pela fonte constante de alimento e pela fragilidade desse novo ecossistema que dificulta o desenvolvimento dos IN das pragas (Anjos *et al.*, 1986). Como os plantios de eucalipto, no Brasil, caracterizam-se por áreas extensas e contíguas, isto promove uma maior quantidade de abrigos para insetos daninhos, ocasionando surtos, cada vez mais freqüentes e significativos desses indivíduos (Santos *et al.* 1982; Santos *et al.* 1985; Santos *et al.* 1996a; Santos *et al.* 1996b e Anjos *et al.* 1987). Esta é a explicação destes autores; porém, não é só devido às áreas de plantio de eucalipto serem extensas, que irão promover maior quantidade de abrigos para insetos-praga. Se há abrigo para insetos-praga, deveria haver alimento para seus predadores. A razão pela qual a quantidade de IN é menor em monoculturas, já foi citada por Moraes *et al.* (1983), que afirma que além das presas e hospedeiros, os predadores e parasitos necessitam de certas condições para acasalamento e de espécies de plantas alternativas para alimentação de adultos (parasitos), como pólen e néctar de flores, e também liberação de odores emitidos pelas plantas ou até mesmo pelos próprios insetos herbívoros (infoquímicos), servindo de pista para a atração dos predadores. Além de serem usados para a comunicação intraespecífica (feromônios), os infoquímicos também são usados em relações interespecíficas (aleloquímicos) e na detecção de fonte alimentar (Nordlund & Lewis 1976 e Dicke & Sabelis 1988a). Insetos vivem em um mundo de odores e esses odores sinalizam a presença de um indivíduo e seu estado a outros “amigos ou inimigos” (Price 1981).

Na verdade, existem estudos que apóiam fortemente a hipótese de que as plantas começam a produzir voláteis específicos somente quando elas são atacadas por herbívoros e que esses voláteis são atrativos aos IN dos herbívoros. Nadel & van Alphen (1987) obtiveram algumas evidências de que plantas de mandioca atacadas pela cochonilha *Phenacoccus manihoti* podem

ativamente atrair os IN desta cochonilha através da produção de voláteis. Além disso, os autores mostraram que em uma planta infestada, folhas superiores não infestadas também são atrativas ao parasitóide da cochonilha.

Outra sólida evidência para o ativo papel das plantas na comunicação química vem do trabalho de Dicke e co-autores (Dicke & Sabelis 1988a; Dicke *et al.* 1990a). Eles mostraram que plantas de feijão atacadas pelo ácaro rajado (*Tetranychus urticae*) produzem uma série de voláteis, a maioria terpenóides, que são atrativos a ácaros predadores, IN do ácaro rajado. Plantas artificialmente injuriadas não produziram estes voláteis, mas o oposto ocorreu com partes não infestadas de plantas infestadas (Dicke *et al.* 1990b). Adicionalmente, foi descoberto um ativador que é produzido em partes infestadas e que uma vez adicionado à água dispara a produção dos mesmos voláteis (Dicke *et al.* 1993). Os herbívoros também podem tirar vantagem da comunicação das plantas com os inimigos naturais. Pallini *et al.* (1997) verificaram que o ácaro rajado é atraído por plantas de pepino infestadas por coespecíficos, mas rejeitam fortemente as plantas infestadas por heteroespecíficos (os tripes *Frankliniella occidentalis*). Neste caso, os ácaros utilizam voláteis produzidos pela interação planta-herbívoro para evitar tanto a competição por alimento em plantas já atacadas previamente por um competidor como também predação, pois esta espécie de tripes é um predador intraguilha.

A defesa constitutiva e a induzida, juntamente com a ação de IN, são consideradas úteis para o controle ou diminuição das populações de insetos herbívoros. O potencial para resistência induzida e constitutiva é forte para causar redução de herbivoria local, e conseqüente redução de injúrias nas plantas. Porém, a regulação pode ser menos comum em sistemas de colheitas anuais do que em sistemas de florestas naturais ou agrícolas, conforme sugere Karban (1991). O que parece confuso neste cenário, é a causa da ausência de IN em hospedeiros novos. Com a formação de populações de herbívoros em hospedeiros novos, qualquer predador que começasse explorando estas

populações escaparia da competição intraespecífica e interespecífica. Porém, a localização de presas em plantas hospedeiras novas pode não ser fácil. Presas são frequentemente difíceis de serem encontradas e muitos predadores conseqüentemente confiam em voláteis de plantas induzidos por herbívoros, para descobrirem plantas com presas (Sabelis *et al.* 1999). Esses voláteis são específicos para espécie de planta hospedeira e espécie de herbívoro (Dicke 1999; Takabayashi *et al.* 1994), e as novas misturas de voláteis produzidas através de plantas hospedeiras novas, simplesmente podem não ser reconhecidas pelo inseto predador. Além disso, outras características da planta hospedeira nova podem também impedir o forrageamento próspero por IN como foi citado anteriormente.

3.2. Referências Bibliográficas

- Agrawal, A.A. 1998a.** Induced responses to herbivory and increased plant performance. *Science*, 279: 1201-1202.
- Agrawal, A.A. & Karban, R. 1997.** Domatia mediate plant–arthropod mutualism. *Nature*, 387: 562–563.
- Altieri, M.A. 1988.** A ecologia dos herbívoros tropicais em ecossistemas de policultivo. p. 69. In SIMPÓSIO INTERNACIONAL SOBRE ECOLOGIA EVOLUTIVA DE HERBÍVOROS TROPICAIS, 1, Campinas. *Anais...* Campinas, UNICAMP.
- Altieri, M.A., Francis, C.A. & Van Schoonhoven, A. 1978.** A review of insect prevalence in maize (*Zea mays* L.) and bean (*Phaseolus vulgaris* L.) polycultural systems. *Field Crops Research*, 1: 33-49.
- Anjos, N., Santos, G.P. & Zanuncio, J.C. 1987.** A lagarta-parda, *Thyrintina arnobia* Stoll, 1782 (Lepidoptera: Geometridae) desfolhadora de eucaliptos. EPAMIG, 56p. (Boletim Técnico, 25).
- Anjos, N., Santos, G.P. & Zanuncio, J.C. 1986.** Pragas do eucalipto e seu controle. *Informe Agropecuário*. 12: 50-8.

- Baltensweiler, W. 1968.** The cyclic population dynamics of the grey larch tortrix *Zeiraphera griseana* Hübner (= *Semasia diniana* Guenée) (Lepidoptera: Tortricidae), p. 88-97. In T.R.E. Southwood (ed.), Insect abundance. *Symp. R. Entomol. Soc.*, London, 4, Royal Entomological Society of London.
- Benrey, B., Denno, R.F. & Kaiser, L. 1997.** The influence of plant species on attraction and host acceptance in *Cotesia glomerata* (Hymenoptera: Braconidae). *J. Insect Behav.* 10: 619-630.
- Benz, G. 1974.** Negative feedback by competition for food and space, and by cyclic induced changes in the nutritional base as regulatory principles in the population dynamics of the larch budmoth, *Zeiraphera diniana* (Guenée) (Lep., Tortricidae). *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, 76: 196-228.
- Bernays, E.A. & Chapman, R.G. 1994.** Host-plant selection by phytophagous insects. New York, Chapman & Hall.
- Berryman, A.A. 1996.** What causes population cycles of forest Lepidoptera. *Trends Ecol. Evol.* 11: 28-32.
- Berryman, A.A., Stenseth, N.C. & Isaev, A.S. 1987.** Natural regulation of herbivorous forest insect populations. *Oecologia*, 71: 174-184.
- Bertschy, C., Turlings, T.C.J., Bellotti, A.C., & Dorn, S. 1997.** Chemically-mediated attraction of three parasitoid species to mealybug-infested cassava leaves. *Fla. Entomol.*, 80: 383-395.
- Cherret, J.M. & Seaforth, C.E. 1970.** Phytochemical arrestants for leaf cutting ants, *Atta cephalotes* (L.) and *Acromyrmex octospinosus* (Reich), with some notes on the ants response. *Bull. Ent. Res.*, 59: 615-625.
- DeMoraes, C.M., Lewis, W.J., Pare, P.W., Alborn, H.T., & Tumlinson, J.H. 1998.** Herbivore-infested plants selectively attract parasitoids. *Nature*, 393: 570-573.
- Dicke, M. & Sabelis, M.W. 1988a.** How plants obtain predatory mites as bodyguard. *Neth. J. Zool.*, 38: 148-165.
- Dicke, M. & Sabelis, M.W. 1988b.** Infochemical terminology: based on cost-benefit analysis rather than origin of compounds. *Funct. Ecol.*, 2: 131-139.
- Dicke, M., van Beek, T.A., Posthumus, M.A., Ben Dom, N., van Bokhoven, H. & de Groot, A.E. 1990a.** Isolation and identification of volatile kairomone that affects acarine predator-prey interactions: involvement of host plant in its production. *J. Chem. Ecol.*, 16: 381-396.
- Dicke, M., Sabelis, M.W., Takabayashi, J., Bruin, J. & Posthumus, M.A. 1990b.** Plant strategies of manipulating predator-prey interactions through allelochemicals: prospects for application in pest control. *J. Chem. Ecol.*, 16: 3091-3118.

- Dicke, M., van Baarlen, P., Wessels, R. & Dijkman, H., 1993.** Herbivory induces systematic production of plant volatiles that attract predators of the herbivore: extraction of endogenous elicitor. *J. Chem. Ecol.*, 19: 581-599.
- Dicke, M. 1998.** Evolution of induced indirect defense of plants. In C.D. Harvell & R. Tollrian (eds.), *Evolution of Induced Defenses*. Princeton University Press. (in press).
- Dicke, M. 1999.** Evolution of induced defenses. *Entomol. Exp. Appl.*, 91: 131-142.
- Domenichini, G. 1951.** *Bull. Zool. Agric. Bachic.*, 17: 101-122.
- Duffey, S.S. & Stout, M.J. 1996.** Antinutritive and toxic components of plant defence against insects. *Arch. Insect Biochem. Physiol.*, 32: 3-37.
- Edelstein-Keshet, L. & Rausher, M.D. 1989.** The effects of inducible plant defenses on herbivore populations. I. Mobile herbivores in continuous time. *American Naturalist*, 133: 787-810.
- Edwards, P.J & Wratten, S.D. 1981.** *Ecologia das interações entre insetos e plantas*. São Paulo, EDUSP.
- Elton, C.S. 1958.** *The ecology invasions by animals and plants*. London, Methuen.
- Elzen, G.W., Williams, H.J. & Vinson, S.B. 1983.** Response by the parasitoid *Campoletis sonorensis* (Hymenoptera: Ichneumonidae) to chemicals (Synomones) in plants: implications for host habitat location. *Environ. Entomol.*, 12: 1873-1877.
- Elzen, G.W., Williams, H.J. & Vinson, S.B. 1984.** Isolation and identification of cotton synomones mediating searching behavior by parasitoid *Campoletis sonorensis*. *J. Chem. Ecol.*, 10: 1251-1264.
- Faeth, S.H. & Simberloff, D. 1981a.** Population regulation of a leaf-mining insect, *Cameraria* sp. nov., at increased field densities. *Ecology*, 62: 620-624.
- Faeth, S.H. 1981b.** Experimental isolation of oak host plants: Effects on mortality, survivorship, and abundances of leaf-mining insects. *Ecology*, 62: 625-635.
- Fox, L.R. & Macauley, B.J. 1977.** Insect grazing on *Eucalyptus* in response to variation in leaf tannins and nitrogen. *Oecologia*, 29: 145-162.
- Hagen, K.S., Dadd, R.H. & Reese, J. 1984.** The food of insects, p. 79-112. In C.B. Huffaker & R.L. Rabb (eds.), *Ecological Entomology*. New York, J. Wiley & Sons.

- Harrison, S. & Cappuccino, N. 1995.** Using density-manipulation experiments to study population regulation, p. 131-147. In N. Cappuccino & P.W. Price (eds.), *Population dynamics: new approaches and synthesis*. New York, Academic Press.
- Hougen-Eitzman, D. & Karban, R. 1995.** Mechanisms of interspecific competition that result in successful control of pacific mites following inoculations of Willamette mites on grapevines. *Oecologia*, 103: 157-161.
- Hubbell, S.P. & Wiemer, D.F. 1983.** Host plant selection by an attini ant. *Social Insects In The Tropics*, 2: 133-153.
- Hubbell, S.P. & Howard, J.J. 1984.** Chemical leaf repelency to an attine ant: seasonal distribution among potential host plant species. *Ecology*, 65: 1076-1080.
- Karban, R. 1991.** Inducible resistance in agricultural systems, p. 403-419. In D.W. Tallamy & M.J. Raupp (eds.), *Phytochemical induction by herbivores*. New York, Wiley.
- Karban, R. & Myers, J.H. 1989.** Induced plant responses to herbivory. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 20: 331-348.
- Karban, R. & Baldwin, I.T. 1997.** *Induced responses to herbivory*. Chicago, Univ. of Chicago Press.
- Karban, R., Englishloeb, G., Walker, M.A. & Thaler, J. 1995.** Abundance of phytoseiid mites on *Vitis* species-Effects of leaf hairs, domatia, prey abundance, and plant phylogeny. *Exp. Appl. Acar.*, 19: 189-197.
- Koptur, S. 1985.** Alternative defenses against herbivores in *Inga* (Fabaceae: Mimosoideae) over an elevational gradient. *Ecology*, 66: 1639-1650.
- Lara, F.M. 1991.** *Princípios de resistência de plantas a insetos*. 2.ed. São Paulo, Ícone, 336p.
- Lewis, M.A. 1994.** Spatial coupling of plant and herbivore dynamics: the contribution of herbivore dispersal to transient and persistent “waves” of damage. *Theoretical Population Biology*, 45: 277-312.
- Lewis, W.J. & Martin Jr., W.R. 1994.** Semiochemicals for use with parasitoids: Status and future. *J. Chem. Ecol.*, 16: 3067-3089.
- Lundberg, S., Jaremo, J. & Nilsson, P. 1994.** Herbivory, inducible defense and population oscillations: a preliminary theoretical analysis. *Oikos*, 71: 537-539.
- Martin Jr., W.R., Nordlund, D.A. & Nettles Jr., W.C. 1990.** Response of parasitoid *Eucelatoria bryani* to selected plant material in an olfactometer. *J. Chem. Ecol.*, 16: 499-508.

- Morris, W.F. & Dwyer, G. 1997.** Population consequences of constitutive and inducible plant resistance: herbivore spatial spread. *American Naturalist*, 149: 1071-1090.
- Myers, J.H. 1988b.** The induced defence hypothesis: does it apply to the population dynamics of insects?, p. 345-365. In K.C. Spencer (ed.), *Chemical mediation of coevolution*. San Diego, Calif., Academic Press.
- Nadel, H. & van Alphen, J.J.M. 1987.** The role of host and host-plant odours in the attraction of a parasitoid *Epidinocarsis lopezei* to the habitat of its host the cassava mealybug *Phenacoccus manihoti*. *Entomol. Exp. Appl.*, 45: 181-186.
- Navasero, R.C. & Elzen, G.W. 1989.** Responses of *Microplitis croceipes* to host and nonhost plants of *Heliothis virescens* in a windtunnel. *Entomol. Exp. Appl.*, 53: 57-63.
- Nordlund, D.A. & Lewis, W.J. 1976.** Terminology of chemical releasing stimuli in intraspecific and interspecific interactions. *J. Chem. Ecol.*, 2: 211-20.
- Nordlund, D.A., Lewis, W.J. & Altieri, M.A. 1988.** Influences of plant-induced allelochemicals on the host/prey selection behavior of entomophagous insects, p. 65-90. In P. Barbosa & D.K. Letourneau (eds.), *Novel aspects of insect-plant interactions*. New York, Wiley.
- Ohmart, C.P. & Edwards, P.B. 1991.** Insect herbivory on *Eucalyptus*. *Annu. Rev. Entomol.*, 36: 637-657.
- Pallini, A., Janssen, A. & Sabelis M.W. 1997.** Odour-mediated responses of phytophagous mites to conspecific and heterospecific competitors. *Oecologia*, 110: 179-185.
- Pallini, A. 1998.** Odour-mediated indirect interactions in arthropod food web. University of Amsterdam. 91p. (Ph.D. thesis).
- Price, P.W. 1997.** *Insect ecology*. 3rd. ed. New York, John Wiley. 874p.
- Price, P.W. 1981.** Semiochemicals in evolutionary time. In D.A. Norlund, R.L. Jones & W.J. Lewis (eds.), *Semiochemicals - their role in pest control*. New York, Wiley, p. 251-279.
- Price, P.W., Bouton, C.E., Gross, P., Mcpherson, B.A., Thompson, J.N. & Weis, A.E. 1980.** Interactions among three trophic levels: influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11: 45-65.
- Price, P.W. & Tripp, H.A. 1972.** Activity patterns of parasitoids on the Swaine jack pine sawfly, *Neodiprion swainei* (Hymenoptera: Diprionidae), and parasitoid impact on the host. *Can. Entomol.*, 104: 1003-1016.

- Powell, W., Pennacchio, F., Poppy, G.M. & Tremblay, E. 1998.** Strategies involved in the location of hosts by the parasitoid *Aphidius ervi* Haliday (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiidae). *Biol. Control*, 11: 104-112.
- Rhoades, D.F. 1985.** Offensive-defensive interactions between herbivores and plants: their relevance in herbivore population dynamics and ecological theory. *American Naturalist*, 125: 205-238.
- Sabelis, M.W., van Baalen, M., Bakker, F., Bruin, J., Drukker, B., Egas, M., Janssen, A., Lesna, I., Pels, B., van Rijn, P. & Scutareanu, P. 1998.** The evolution of direct and indirect plant defence against herbivorous arthropods. In H. Olf, L.K. Brown & R.H. Drent (eds.), *Herbivores: between plants and predators*. Oxford, Blackwell Science.
- Sabelis, M.W., Janssen, A., Pallini, A., Venzon, M., Bruin, J., Drukker, B. & Scutareanu, P. 1999.** In A. Agrawal, S. Tuzun, E. Bent (eds.), *Induced plant defenses against pathogens and herbivores*. *Am. Phytopath. Soc.*, p. 269-296.
- Santana, D.L.Q. 1988.** Resistência de *Eucalyptus* spp. às formigas cortadeiras *Atta sexdens rubropilosa* Forel, 1908 e *Atta laevigata* (F. Smith, 1958) (Hymenoptera : Formicidae). Viçosa: UFV. 95p. (Dissertação – Mestrado).
- Santos, G.P., Anjos, N., Zanuncio, J.C. 1985.** Biologia de *Apatelodes sericea* Schau (Lepidoptera: Eupterotidae), desfolhador de eucalipto. *Revista Árvore*, 9: 171-179.
- Santos, G. P., Zanuncio, J. C. & Zanuncio, T. V. 1996a.** Pragas do eucalipto. *Inf. Agropecuário*.
- Santos, G. P., Zanuncio, T. V., Dias, O. S. & Zanuncio, J. C. 1996b.** Aspectos biológicos e descritivos de *Glena unipennaria* (Guenée) (Lepidoptera: Geometridae) em *Eucalyptus urophylla*. *An. Soc. Entom. Brasil.*, 25: 245-249.
- Santos, G.P., Zanuncio, J.C. & Anjos, N. 1982.** Novos resultados sobre a biologia de *Prorocampa denticulata* Schaus (Lepidoptera: Notodontidae), desfolhadora de eucalipto. *Revista Árvore*, 6: 212-232.
- Schultz, J.C. 1983.** Habitat selection and foraging tactics of caterpillars in heterogeneous trees, p. 61-90. In R.F. Denno & M.S. McClure (eds.), *Variable plants and herbivores in natural and managed systems*. New York, Academic Press.
- Steinberg, S., Dicke, M. & Vet, L.E.M. 1993.** Relative importance of infochemicals from first and second trophic level in longrange host location by the larval parasitoid *Cotesia glomerata*. *J. Chem. Ecol.*, 19: 47-59.

- Sullivan, B.T., Berisford, C.W. & Dalusky, M.J. 1997.** Field response of southern pine beetle parasitoids to some natural attractants. *J. Chem. Ecol.*, 23: 837-856.
- Takabayashi, J. & Dicke, M. 1996.** Plant-carnivore mutualism through herbivore-induced carnivore attractants. *Trends Plant Sci.*, 1: 109-113.
- Takabayashi, J., Dicke, M., Posthumus, M.A. & van Beek, T.A. 1994.** Leaf age affects composition of herbivore-induced synomones and attraction of predatory mites. *J. Chem. Ecol.*, 20: 373-386.
- Takabayashi, J., Takahashi, S., Dicke, M. & Posthumus, M. 1995.** Developmental stage of herbivore *Pseudaletia separata* affects production of herbivore-induced synomone by corn plants. *J. Chem. Ecol.*, 21: 273-287.
- Takabayashi, J., Sato, Y., Horikoshi, M., Yamaoka, R., Yano, S., Ohsaki, N. & Dicke, M. 1998.** Plant effects on parasitoid foraging: Differences between two tritrophic systems. *Biol. Control*, 11: 97-103.
- Tumlinson, J.H., Turlings, T.C.J. & Lewis, W.J. 1992.** The semiochemical complexes that mediate insect parasitoid foraging. *Agric. Zool. Rev.*, 5: 221-52.
- Turlings, T.C.J., Loughrin, J.H., McCall, P.J., Ro'se, U.S.R., Lewis, W.J. & Tumlinson, J.H. 1995.** How caterpillar-damaged plants protect themselves by attracting parasitic wasps. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 92: 4169-4174.
- Turlings, T.C.J., Tumlinson, J.H. & Lewis, W.J. 1990a.** Exploitation of herbivore-induced plant odors by host-seeking parasitic wasps. *Science*, 250: 1251-1253.
- Turlings, T.C.J., Scheepmaker, J.W.A., Vet, L.E.M., Tumlinson, J.H. & Lewis, W.J. 1990b.** How contact foraging experiences affect preferences for host-related odors in the larval parasitoid *Cotesia marginiventris* (Cresson) (Hymenoptera: Braconidae). *J. Chem. Ecol.*, 16: 1577-1589.
- Turlings, T.C.J., Wa'ckers, F.L., Vet, L.E.M., Lewis, W.J. & Tumlinson, J.H. 1993b.** Learning of host-finding cues by hymenopterous parasitoids, p. 51-78. In D.R. Papaj & A.C. Lewis (eds.), *Insect Learning*. New York, Chapman & Hall.
- Underwood, N. 1997.** The interaction of plant quality and herbivore population dynamics. Durham, N.C, Duke University. (Ph.D. diss).
- Vet, L.E.M. & Dickie, M. 1992.** Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context. *Ann. Rev. Entomol.*, 37: 141-172.
- Vincent, J.F.V. 1990a.** Structural biomaterials. Revised ed. Princeton, NJ, Princeton Univ. Press.

- Vinson, S.B., Elzen, G.W. & Williams, H.J. 1987.** The influence of volatile plant allelochemicals on the third trophic level (parasitoids) and their hosts, p. 109-114. In V. Labeyrie, G. Fabres, & D. Lachaise (eds.), *Insect-Plants*. Junk, Dordrecht, The Netherlands.
- Wallner, W.E. & Walton, G.S. 1979.** Host defoliation: a possible determinant of gypsy moth population quality. *Annals of the Entomological Society of America*, 72: 62-67.
- Waloff, N. 1968a.** A comparison of factors affecting different insect species on the same host plant, p. 76-87. In T. R. E. Southwood (ed.). *Insect abundance*. Symp. R. Entomol. Soc. London, 4, *Royal Entomological Society of London*.
- Washburn, J.O. & Cornell, H.V. 1981.** Parasitoids, patches, and phenology: Their possible role in the local extinction of a cynipid gall wasp population. *Ecology*, 62: 1597-1607.
- Williams, K.S. & Myers, J.H. 1984.** Previous herbivore attack of red alder may improve food quality for fall webworm larvae. *Oecologia*, 63: 166-170.
- Whitman, D. & Nordlund, D.A. 1994.** Plant chemicals and the location of herbivorous arthropods by their natural enemies, p. 207-248. In T. N. Anan-thakrishnan (ed.), *Functional dynamics of phytophagous insects*. New Delhi, India, Oxford and IBH Publishing.

4. Capítulo 2.

4.1. Desenvolvimento de *Thyriniteina arnobia* Stoll (Lepidoptera: Geometridae) em folhas de eucalipto e goiaba: o hospedeiro nativo não é um bom hospedeiro?

Resumo

O desenvolvimento de lagartas de *Thyriniteina arnobia* (Lepidoptera: Geometridae), em folhas de eucalipto, *Eucalyptus cloesiana* (Myrtaceae), e de goiaba, *Psidium guajava* (Myrtaceae) foi estudado em laboratório para observar se plantas de goiaba (hospedeiro de origem de *T. arnobia*) e de eucalipto apresentam compostos químicos com ação de defesa que não favorecem o desenvolvimento de *T. arnobia*. A taxa intrínseca de crescimento (r_m) mostrou que o desenvolvimento de *T. arnobia* foi melhor no hospedeiro eucalipto (0,103) do que no seu hospedeiro de origem (0,067) (goiaba). Isso pôde ser comprovado através dos parâmetros avaliados, todos com diferenças significativas ($p < 0,05$), tais como o número total de ovos/fêmea, que em eucalipto foi de 998,95 ovos/fêmea contra 657,80 em goiaba e, conseqüentemente, observou-se um maior número de lagartas originadas de dieta em eucalipto (829,05) do que em goiaba (437,00). O período de incubação dos ovos foi maior em goiaba (12,28 dias) do que em eucalipto (10,20 dias). A mortalidade de lagartas foi mais acentuada em plantas de goiaba (75,00%) quando comparada com plantas de eucalipto (12,50%). Porém, o ciclo larval apresentou-se menor quando alimentadas com folhas de goiaba (29,07 dias) do que quando alimentadas com eucalipto (31,37 dias). Esses resultados, aliados aos outros parâmetros que foram estudados, demonstram que plantas de goiaba não são bons hospedeiros para *T. arnobia*, apesar de ser um de seus hospedeiros nativos. Possivelmente plantas de goiaba apresentam em sua estrutura compostos químicos que agem negativamente sobre populações de herbívoros e, em eucalipto, aparentemente esse tipo de defesa foi suplantado por esses herbívoros.

Palavras-chave: Defesa constitutiva, eucalipto, goiaba, herbivoria, biologia.

Development of *Thyriniteina arnobia* Stoll (Lepidoptera: Geometridae) in eucalyptus leaves and guava: the native host is not a good host?

Abstract

The development of caterpillars of *Thyriniteina arnobia* (Lepidoptera: Geometridae), in eucalyptus leaves, *Eucalyptus cloesiana* (Myrtaceae), and guava leaves, *Psidium guajava* (Myrtaceae) it was studied in laboratory to observe if plants of guava (original host of *T. arnobia*) and plants of eucalyptus present chemical compositions with action of defense that don't favor the development of *T. arnobia*. The intrinsic growth rate (r_m) showed that the development of *T. arnobia* was better in the eucalyptus host (0.103) than in its original host, guava (0.067). That could be checked through the appraised parameters, all of them with significant differences ($p < 0.05$), such as the total number of eggs/female, which in eucalyptus was of 998.95 eggs/female against 657.80 in guava and, consequently, a larger number of originated caterpillars of diet in eucalyptus was observed (829.05) than in guava (437.00). The period of incubation of the eggs was larger in guava (12.28 days) than in eucalyptus (10.20 days). The mortality of caterpillars was more emphasized in guava plants (75.00%) when compared to eucalyptus plants (12.50%). Even so, the larval cycle showed it self smaller when fed with guava leaves (29.07 days) than when fed with eucalyptus leaves (31.37 days). These results, together with other studied parameters, demonstrate that guava plants are not good hosts for *T. arnobia*, in spite of being one of its native hosts. Possibly, guava plants present in their structure chemical compounds that act negatively on populations of herbivores and, in eucalyptus, seemingly, this kind of defense was supplanted by those herbivores.

key Words: Constitutive defense, eucalyptus, guava, herbivory, biology.

4.1.1. Introdução

Plantas e insetos herbívoros têm competido durante muito tempo, em que, devido à coevolução, as plantas tentam reduzir o efeito de ataque de herbívoros sobre o seu desenvolvimento, enquanto os insetos herbívoros fazem o mesmo para sobreviver aos mecanismos de defesa da planta (Futuyma & Keese 1992; Harborne 1993; Mauricio & Rausher 1997). Devido a essa coevolução, as plantas desenvolveram mecanismos de defesa (sendo um dos mecanismos, as defesas químicas) (Agrawal & Karban 1997) que podem ser expressas como defesa constitutiva e defesa induzida (Karban & Baldwin 1997; Agrawal 1998).

A defesa constitutiva pode afetar a biologia, o desenvolvimento e a reprodução dos insetos herbívoros. (Karban & Baldwin, 1997). Os compostos químicos com função de defesa são longamente conhecidos e utilizados, inclusive, como inseticidas. Um exemplo citado por Lara (1991), foi a *nicotina*, que é um excelente aficida e parece ser a causa de resistência de algumas variedades de *Nicotiana* a certos insetos.

A presença de alguns compostos faz com que os insetos evitem certas plantas, porque funcionam como repelentes, sendo muitas vezes, responsáveis pela resistência das plantas as pragas. Tal fato foi estado por Hubbell *et al* (1983) com formigas para verificar porque elas evitam algumas plantas, como por exemplo o jatobá, *Hymenea courbaril* L. (Leguminosae: Caesalpinioideae). Após alguns ensaios, esses autores verificaram que o epóxido de cariofileno era o único composto responsável pela resistência nessa espécie de planta. Substâncias químicas repelentes são mais comuns do que substâncias químicas atrativas em plantas potencialmente hospedeiras. Tal afirmação foi comprovada por Hubbell & Howard (1984) quando estudaram a resistência química das folhas de 42 espécies de plantas a *Atta cephalotes*.

Os compostos químicos, que são utilizados como defesa contra insetos herbívoros pelas plantas, são denominadas de aleloquímicos (Hagen *et al.*1984). De modo geral, as plantas são ricas em substâncias químicas do metabolismo secundário, as quais, aparentemente, não são relacionadas aos processos metabólicos normais da fotossíntese, respiração e crescimento (Seigler & Price 1976). Porém, segundo Edwards & Wratten (1981), nem todas as substâncias do metabolismo secundário deixam de ter uma função metabólica na planta. Assim sendo, as substâncias do metabolismo secundário de uma planta, na maioria das vezes são utilizadas para a própria defesa do vegetal.

Um aleloquímico pode ser deterrente para um inseto generalista e estimulante para um inseto especialista. Dessa maneira, uma mesma substância pode ter classificações diferentes, dependendo da relação de benefício entre emissor e receptor. Em uma interação tritrófica, por exemplo, uma mesma substância produzida por uma planta pode atuar como: cairomônio, se atrai o herbívoro ou é fagoestimulante para esse; como alomônio, se reduz os processos digestivos do herbívoro ou é tóxica para esse; como sinomônio, se atrai inimigos naturais desse herbívoro que a está atacando (Karban & Baldwin 1997). De uma maneira geral, essas substâncias químicas nas plantas têm o potencial de afetar a abundância, o ataque de insetos herbívoros, a sobrevivência, a fecundidade e o desenvolvimento de tais insetos (Gould 1998; Karban & Baldwin 1997). Porém, os insetos herbívoros, para fugirem dessa pressão que as plantas exercem sobre sua população, também desenvolveram mecanismos de defesa, e um desses mecanismos seria a migração para novos hospedeiros (Agrawal 1998 e 1999b). Isso pode ter ocorrido em eucalipto.

O gênero *Eucalyptus* possui cerca de 600 espécies e variedades. As primeiras mudas, oriundas da Austrália, foram trazidas para o Brasil em 1824. A partir de 1904, o eucalipto foi plantado com fins econômicos (Andrade, 1961). Porém, só na década de 1970, devido à expansão da indústria

siderúrgica, que utilizava carvão vegetal, e a indústria de papel e celulose, observou-se a implantação dos grandes maciços florestais no Brasil (Freitas 1988). Assim, além de exótica, a eucaliptocultura é recente no Brasil. Os insetos fitófagos, que antes alimentavam-se exclusivamente de mirtáceas nativas (como a goiabeira), passaram a atacar também o eucalipto (Zanuncio & Lima 1975), como é o caso da *Thyriniteina arnobia* Stoll (Lepidoptera: Geometridae). Como esses insetos encontram-se em processo de franca adaptação ao eucalipto, estão causando danos consideráveis a este tipo de reflorestamento. Isso pode estar relacionado com o fato de que plantas do gênero *Eucalyptus*, mesmo possuindo, em sua composição, grande quantidade de compostos do metabolismo secundário, principalmente óleos essenciais e também taninos são, comumente, atacadas por estes insetos desfolhadores. Um dos precursores desse fato poderia ser o nitrogênio, que tem um papel muito importante em todos os processos metabólicos e na codificação genética. A quantidade e a qualidade desses compostos limita o crescimento e a fecundidade de insetos (Panizzi & Parra 1991). Lagartas tendem a se alimentar, em maior quantidade, dos tecidos com baixas concentrações de nutrientes essenciais, como o nitrogênio, e por esse motivo espécies de plantas, com níveis de nitrogênio mais baixos, são mais consumidas do que espécies com níveis maiores, na tentativa de se compensar a deficiência desse nutriente (Lara 1991). Baixos níveis de nitrogênio, portanto, aumentam a presença do herbívoro nas plantas, aumentando a injúria nas mesmas.

O objetivo deste trabalho foi estudar o ciclo de vida de *T. arnobia* em eucalipto e goiaba, e, desta forma, avaliar se plantas de goiaba, hospedeiro nativo desse herbívoro, favorecem ou não o desenvolvimento do herbívoro e, conseqüentemente, dificultam o seu estabelecimento em plantios de goiaba comparados com plantios de eucalipto.

4.1.2. Materias e Métodos

4.1.2.1. Instalações, criação e manutenção de *T. arnobia*

As criações foram desenvolvidas no Departamento de Biologia Animal da Universidade Federal de Viçosa utilizando salas climatizadas com temperatura a 25 ±2°C, fotofase de 12 horas e umidade relativa de 60 ±10%. Para a criação e manutenção de *T. arnobia*, foram usados adultos provenientes de coleta em campo em plantios de eucalipto, no Estado de Minas Gerais. Os adultos foram trazidos para o laboratório, separados em casais e acondicionados em potes plásticos (capacidade = 500ml) com tampa de plástico tendo um furo no centro, o qual foi vedado com uma tela de malha fina, tipo organza. Dentro desses potes, foram colocadas tiras de papel presas à tampa, para que nelas fossem efetuadas as posturas. Havendo eclosão dos ovos, as lagartas foram colocadas dentro de caixas teladas (0,45 x 0,45 x 0,45m) que passaram a ser utilizadas como gaiolas de criação. Essas gaiolas têm sua estrutura constituída por madeira e os lados são fechados com um tecido de malha fina, tipo organza. Um dos lados é constituído por uma tampa de vidro que funciona como porta da gaiola para facilitar o manuseio dos insetos. As lagartas foram criadas e mantidas exclusivamente em folhas de eucalipto (*Eucalyptus cloesiana*) e de goiaba (*Psidium guajava*) por 4 gerações (para ocorrer um condicionamento desta espécie em outro tipo de hospedeiro). Dentro das gaiolas, foram colocados galhos de cada hospedeiro dentro de frascos de 300ml contendo água destilada. A limpeza das gaiolas e a troca dos galhos foram realizadas diariamente.

Devido à grande população obtida dessa espécie de inseto e para evitar o manuseio diário, como é feito quando se utilizam gaiolas (podendo este tipo de operação afetar o desenvolvimento das lagartas), as lagartas foram divididas em grupos, sendo mantidas em folhas de eucalipto e goiaba (como descrito anteriormente). Essas lagartas foram colocadas dentro de “sacos” constituídos com um tecido de tela fina tipo organza (0,70 x 0,40m) que

passaram a ser utilizados em galhos de plantas dos dois hospedeiros correspondentes (eucalipto e goiaba) (os sacos envolviam os galhos dos hospedeiros que eram compostos de folhas intactas). A troca de galhos nos primeiros ínstar era realizada quando as folhas começavam a secar. A partir do quarto ínstar, no qual as lagartas alimentam-se mais vorazmente, as observações para a troca dos galhos eram mais frequentes, ou seja, quando não havia mais folhas para se alimentarem. Com esta metodologia, a espécie era criada em campo e, os riscos de interferência no seu desenvolvimento eram menores, principalmente no primeiro ínstar, que é o mais susceptível e de difícil manuseio (devido o período mais prongado para o manuseio e troca dos galhos).

4.1.2.2. Estudo da biologia de *T. arnobia*

Para o estudo da biologia, lagartas de *T. arnobia*, foram separadas em laboratório, em dois grupos de 40 indivíduos para serem criadas em folhas de *Eucalyptus cloesiana* e em folhas de *Psidium guajava*. As lagartas recém emergidas de cada grupo foram individualizadas em placas plásticas de Petri (diâmetro = 15,0cm e altura = 1,5cm), recebendo uma folha da planta correspondente, com o pecíolo envolto em algodão umedecido em água destilada, para mantê-la túrgida. Diariamente, por ocasião da substituição das folhas, as placas eram limpas, retirando-se fezes e resíduos alimentares. A partir do quinto ínstar, devido ao aumento do volume do corpo, as lagartas foram individualizadas em potes plásticos (500ml) e aí mantidas até o início do período de pré-pupa. Para se obter pupas suficientes para estudos das fases pupal e adulta (porque neste grupo de 40 lagartas observou-se também a mortalidade larval em cada hospedeiro), foi mantida, nas mesmas condições ambientais e alimentares, uma criação paralela com, aproximadamente, 500 lagartas em cada dieta, como criação estoque. Foram observados os números de ínstar, duração de cada ínstar, tamanho da lagarta em cada ínstar, ciclo

larval, mortalidade em cada ínstar e total, período de pré-pupa, peso pupal, ciclo pupal e viabilidade da fase de pupa (nessa fase de pupa foi utilizado um total de 100 pupas). Para análise da fase adulta foram feitas 20 repetições em cada dieta, sendo cada repetição composta por um casal de *T. arnobia*. Cada casal foi acondicionado em um pote plástico (capacidade de 500ml). Dentro desses potes, foram colocadas tiras de papel presas à tampa, para que nelas fossem efetuadas as posturas. Foram observados os períodos de pré-oviposição e período de oviposição, número total de ovos/fêmea, período de incubação dos ovos, número de ovos eclodidos, número de óvulos retidos no abdome, longevidade dos adultos e o ciclo total (período de incubação dos ovos até emergência de pupa).

A análise estatística para interpretar os resultados obtidos neste teste, foram feitas por ANOVA e pelo cálculo da taxa intrínseca de crescimento populacional (r_m).

4.1.3. Resultados

Analisando-se a biologia de *T. arnobia* criada sob duas dietas (Tabela 1), observa-se que houve diferença significativa ($p < 0,05$) entre a dieta eucalipto e goiaba na maioria dos parâmetros mensurados, não sendo observadas diferenças significativas apenas para os parâmetros de pré-oviposição e período de oviposição.

As fêmeas criadas na dieta eucalipto apresentaram maior número total de ovos/fêmea do que as fêmeas criadas com folhas de goiaba, e conseqüentemente um maior número total de lagartas/fêmea (Tabela 1).

O período de incubação dos ovos também apresentou diferença significativa ($p < 0,05$) entre os dois tratamentos. A dieta com eucalipto apresentou um menor número de dias para eclosão de ovos, comparada com a dieta goiaba (Tabela 1). O número de óvulos retidos no abdome foi menor em

fêmeas provenientes de eucalipto do que de goiaba (Tabela 1). Porém, a longevidade dos adultos foi maior em insetos provenientes de goiaba do que em insetos provenientes de eucalipto (Tabela 1).

O ciclo larval foi menor em lagartas criadas com folhas de goiaba do que com folhas de eucalipto (Tabela 1). Porém, a mortalidade larval foi altamente significativa ($p < 0,05$) entre as duas dietas, apresentando alta mortalidade em goiaba (Tabela 1), sendo esta mortalidade larval em goiaba sempre maior em todos os ínstaes, comparando com a dieta eucalipto (Figura 1).

Analisando-se o comprimento da lagarta, observou-se que este parâmetro foi maior em folhas de eucalipto, ou seja, apresentaram um maior comprimento final nesta dieta (Tabela 1) e, esta diferença ocorreu exatamente no segundo, quinto e sexto ínstar (Figura 2).

O período de pré-pupa foi maior em goiaba, porém o peso das pupas foi maior em eucalipto, tanto para machos como para fêmeas (Tabela 1). A viabilidade pupal foi melhor em eucalipto, onde estas também apresentaram um ciclo pupal menor (Tabela 1). De uma forma geral, o ciclo total (abrangendo o período de incubação, ciclo larval, período de pré-pupa e ciclo pupal) foi menor em eucalipto do que em goiaba (Tabela 1). Isso pode ser comprovado observando que a taxa intrínseca de crescimento (r_m) apresentou valor maior na dieta eucalipto do que na dieta goiaba (Tabela 1), mostrando assim, que o desenvolvimento de *T. arnobia* foi melhor em eucalipto se comparado com goiaba.

Tabela 1. Biologia de *Thyrintaina arnobia* criada em dois hospedeiros: *Eucalyptus cloesiana* (eucalipto) e *Psidium guajava* (goiaba).

Parâmetros	Eucalipto	Goiaba
Pré-oviposição (dias)	1,55 ± 0,39 a	1,25 ± 0,44 a
Período de Oviposição (dias)	4,10 ± 1,41 a	5,25 ± 2,43 a
Número Total de Ovos/Fêmea	998,95 ± 387,22 a	657,80 ± 445,97 b
Número Total de Lagartas/Fêmea	829,05 ± 391,35 a	437,00 ± 371,94 b
Período de Incubação (dias)	10,20 ± 0,92 b	12,28 ± 0,60 a
Nº de Óvulos Retidos no Abdome	22,20 ± 41,71 b	196,20 ± 230,87 a
Longevidade de Adultos (dias)	7,05 ± 2,26 b	9,30 ± 2,11 a
Ciclo Larval (dias)	31,37 ± 0,47 a	29,07 ± 0,43 b
Mortalidade Larval (%)	12,50 ± 0,33 b	75,00 ± 0,44 a
Comprimento da Lagarta (cm)	3,27 ± 0,29 a	2,80 ± 0,31 b
Período de Pré-pupa	2,28 ± 0,45 b	2,67 ± 0,67 a
Peso da Pupa (g) (?)	0,2946 ± 0,02 a	0,2246 ± 0,05 b
Peso da Pupa (g) (?)	0,7769 ± 0,13 a	0,6355 ± 0,18 b
Viabilidade Pupal (%)	78,87 ± 1,32 a	25,00 ± 1,17 b
Ciclo Pupal (dias)	9,48 ± 1,08 b	10,95 ± 1,08 a
Ciclo Total (dias)	53,33 ± 0,87 b	54,67 ± 0,91 a
Taxa Intrínseca de Crescimento (r_m)	0,103	0,067

Médias seguidas de, pelo menos, uma mesma letra nas linhas, não diferem entre si, pelo teste F, ao nível de 5% de significância.

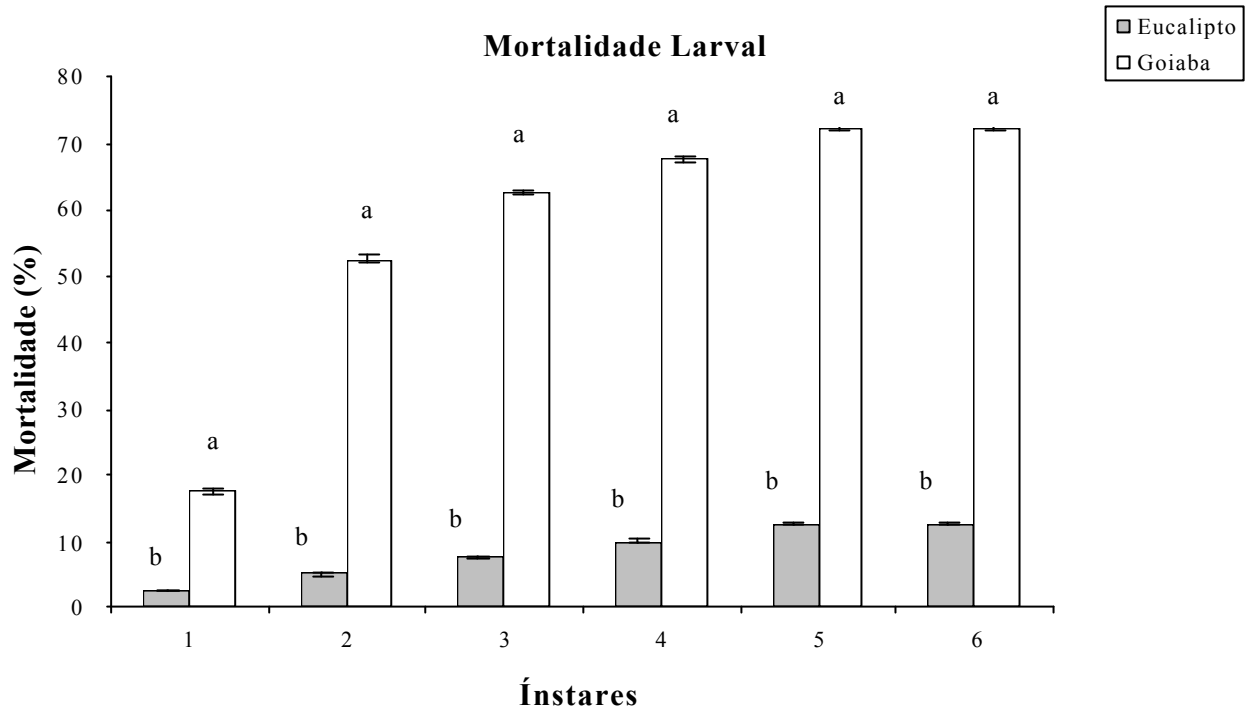


Figura 1. Mortalidade de lagartas de *Thyrinteina arnobia* criadas em dois hospedeiros: eucalipto e goiaba. Médias seguidas de, pelo menos, uma mesma letra nas barras em cada instare, não diferem entre si, pelo teste F, a 5% de significância.

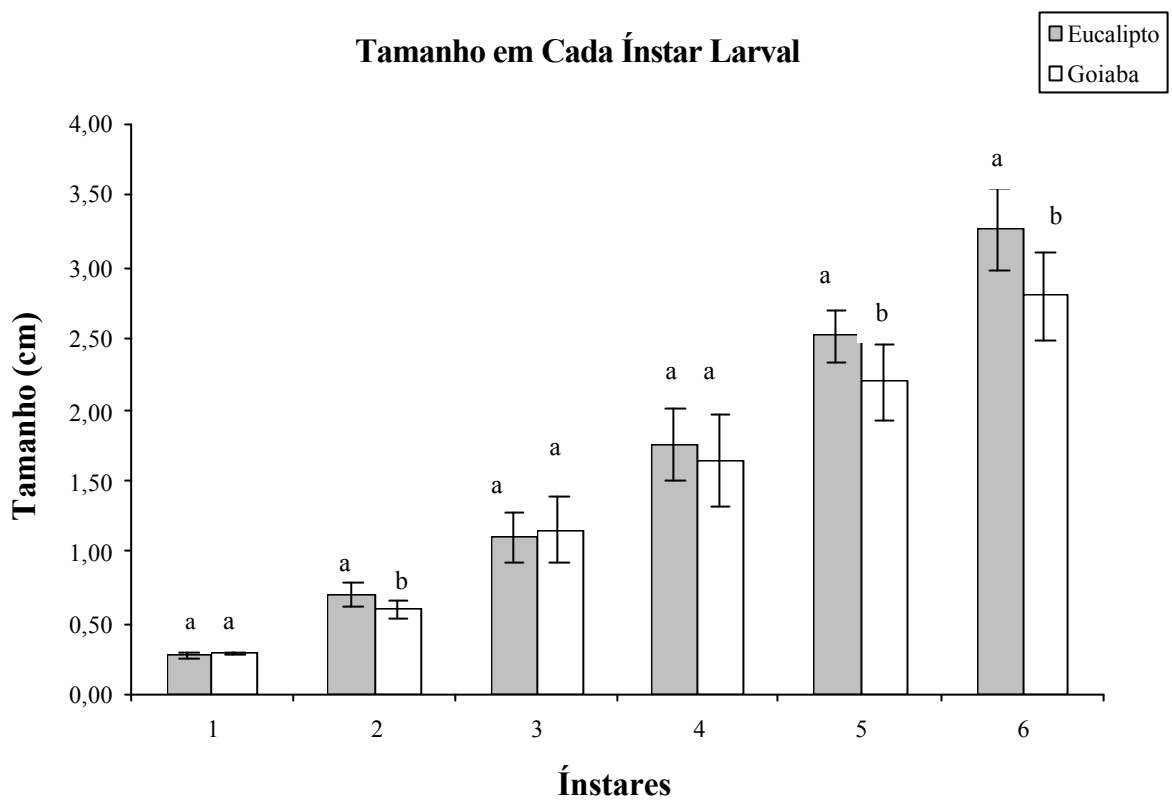


Figura 2. Tamanho em cada ínstar larval de *Thyrinteina arnobia* criada em dois hospedeiros: eucalipto e goiaba. Médias seguidas de, pelo menos, uma mesma letra nas barras em cada ínstar, não diferem entre si, pelo teste F, a 5% de significância.

4.1.4. Discussão

Como observado nos resultados, a espécie *T. arnobia* apresentou melhor desenvolvimento [taxa intrínseca de crescimento (r_m)] no hospedeiro eucalipto, demonstrando que estas plantas são melhores hospedeiros para esse herbívoro do que o seu hospedeiro de origem (goiaba), mesmo quando se observa um ciclo larval menor desse herbívoro quando alimentados com plantas de goiaba. Atenção deve ser dada aqui para o caso de se observar ou quantificar isoladamente o ciclo larval do herbívoro. Isto poderia levar pesquisadores a acreditar que esse herbívoro estaria se desenvolvendo melhor em seu hospedeiro de origem, pois com um menor ciclo larval, esse herbívoro poderia apresentar um maior número de gerações, superando as populações existentes em eucalipto. Santos *et al.* (2000), em seu trabalho utilizando eucalipto e goiaba como hospedeiros, encontraram resultados semelhantes para o ciclo larval de *T. arnobia*. Porém, através dos parâmetros avaliados neste trabalho, tais como, número total de ovos/fêmea, número total de lagartas e, principalmente a mortalidade larval, observa-se que plantas de eucalipto são melhores para o desenvolvimento deste herbívoro do que o seu hospedeiro de origem. Isto demonstra que plantas de goiaba apresentam em sua estrutura compostos químicos que estão atuando negativamente sobre a população dos herbívoros.

As plantas de eucalipto, também apresentam em sua estrutura compostos secundários como óleos essenciais e taninos, que são considerados potentes anti-herbívoros (Fox & Macauley 1977; Panizzi & Parra 1991), mas aparentemente esses compostos não estão afetando a atuação desses herbívoros nessas plantas. Provavelmente, isso está ocorrendo porque esses herbívoros conseguiram suplantar as barreiras químicas provenientes das plantas de eucalipto. A qualidade nutricional e a digestibilidade dos alimentos vegetais são críticos para os herbívoros (Jãremo *et al.* 1999). Estes mesmos

autores determinam que muitas plantas usam substâncias químicas para reduzir a disponibilidade de proteínas aos herbívoros. Por exemplo, os taninos armazenados em vacúolos nas folhas de carvalho e de outras plantas combinam-se com as proteínas das folhas e enzimas digestivas nos intestinos dos herbívoros, e assim dificultam a digestão das proteínas. Deste modo, os taninos diminuem consideravelmente o crescimento das lagartas e outros herbívoros, reduzindo a qualidade dos possuidores de tanino como alimento vegetal. Os insetos, por sua vez, podem reduzir os efeitos inibitórios do tanino através da produção de surfactantes semelhantes aos detergentes nos fluidos de seus intestinos, os quais tendem a desagregar os complexos tanino-proteína (Jãremo *et al.* 1999). Isso pode ser o que está acontecendo em plantios de eucalipto. Por ser uma espécie exótica, os herbívoros podem estar tendo uma maior facilidade em quebrar estes compostos.

O trabalho realizado por Santos *et al.* (2000), com a mesma espécie de herbívoro e os mesmos hospedeiros (goiaba e eucalipto), mostrou em seus resultados que, em plantas de goiaba, *T. arnobia* se desenvolve melhor do que em plantas de eucalipto, principalmente quando se observa os resultados do parâmetro “mortalidade larval” (5 % de mortalidade em goiaba e 46,5% em eucalipto), sendo totalmente diferente dos resultados apresentados neste trabalho [75% em goiaba e 12,5% em eucalipto (tabela 1)]. Esta diferença pode estar relacionada com acondicionamento (adaptação) do inseto ao novo hospedeiro, pois esses autores realizaram os trabalhos com posturas originárias de coleta de campo, sem acondicionar os insetos provenientes de outro hospedeiro (eucalipto) neste novo hospedeiro (goiaba) por algumas gerações como foi feito no trabalho atual. Não fazendo este acondicionamento, esses herbívoros podem suplantar os compostos químicos existentes neste novo hospedeiro em uma primeira geração, porém, a partir da segunda geração e gerações subseqüentes, a população do herbívoro pode ser afetada pelos compostos químicos. Se goiaba fosse realmente o melhor hospedeiro para o desenvolvimento de populações de herbívoros, então porque ocorre surtos

periódicos em eucalipto e não ocorre em goiaba? Além dos resultados mostrados aqui, outros fatores poderiam estar envolvidos, como a maior presença de inimigos naturais nesta cultura.

Outros parâmetros avaliados, que demonstram que os compostos químicos existentes em plantas de eucalipto, aparentemente não afetam a performance desse herbívoro, mas, que os compostos químicos existentes em plantas de goiaba o afetam, são: o período de incubação dos ovos (menor número de dias para a eclosão quando utilizado plantas de eucalipto), longevidade dos adultos (menor nesse hospedeiro, podendo apresentar, desta forma, um maior número de ciclos), viabilidade pupal (alta porcentagem de emergência e, conseqüentemente, um maior número de indivíduos, que promoverá um maior número de posturas), ciclo pupal (menor em eucalipto, podendo desta forma, apresentar um maior número de ciclos) e número de óvulos retidos no abdome (fêmeas provenientes de goiaba retém maior número de óvulos) (Tabela 1). As barreiras químicas incluem a produção de toxinas e, principalmente, redução da digestibilidade do inseto, afetando desta forma a sua performance no hospedeiro e seu desenvolvimento na população atual, bem como nas suas próximas gerações (Maurício & Rausher 1997).

Outros parâmetros testados (Tabela 1), demonstram também, como os compostos secundários de plantas de goiaba estão agindo negativamente sobre o desenvolvimento desses insetos. De uma forma geral, os resultados demonstram que *T. arnobia*, através das gerações, não conseguiu suplantar as barreiras químicas existentes em seu hospedeiro de origem (goiaba) e que para fugir da pressão que este hospedeiro exerce sobre sua população, provavelmente, em situação de campo, ocorre migração para outras espécies de plantas. Como os plantios de eucalipto ocorrem em áreas extensas com baixa riqueza faunística e, como esses plantios são pobres em diversificação vegetal, pode-se inferir que este quadro está afetando diretamente o estabelecimento das populações de IN, que além de suas presas, necessitam de outras fontes de alimento para armazenar energia para vôo e

para o próprio acasalamento. Esses herbívoros, por sua vez, podem estar quebrando as barreiras químicas existentes no novo hospedeiro (eucalipto) através da formação de uma nova raça induzida pelo hospedeiro.

Os herbívoros reduzem sua aptidão por uma determinada espécie de planta através de seleção natural, que favorece a evolução de mecanismos defensivos das plantas (Agrawal 1998). Genotipicamente, determinou-se resistência constitutiva como os compostos químicos que podem diminuir o ataque de herbívoros ou até mesmo impedi-lo (Berenbaum & Zangerl 1996). Um exemplo foi demonstrado com plantas de curcubitáceas, que apresentam em sua estrutura terpenóides, que são efetivos contra o ataque de ácaros, besouros e lagartas (Metcalf & Chalk 1979; Agrawal *et al.* 1999b). Na maioria das espécies de plantas, as defesas químicas são constitutivas e, estas evitam o ataque de muitos herbívoros. Porém, algumas espécies de herbívoros conseguem suplantar e consumir tais plantas, mas na maioria das vezes, esses tipos de defesa afetam o desempenho e desenvolvimento do herbívoro (Karban & Baldwin 1997).

Alguns autores afirmam que esses tipos de resistência são hereditários dentro das populações de plantas, e tal hereditariedade varia com o tempo (Houle & Simard 1996). Então, se existe variação hereditária na resistência dentro das populações de plantas, por que nem todas as plantas são extremamente resistentes à herbivoria? A seleção para resistência aumentada poderia ser reprimida pelos caracteres que afetam a aptidão. Também, se os custos de alocação para manter os mecanismos para resistência forem suficientemente grandes nos ambientes onde os herbívoros são escassos ou insignificantes, as plantas não resistentes poderiam ser favorecidas (Houle & Simard 1996). Tanto o genótipo por interações ambientais surgindo dos custos de alocação, quanto as correlações genéticas negativas entre resistência e outros caracteres que afetam a aptidão (como a resistência à herbivoria) poderiam diminuir ou evitar a fixação de alelos para a resistência máxima dentro das populações (Mutikainen & Walls 1995; Järems *et al.* 1999).

A resistência à herbivoria pode ser resultado da evolução sob seleção dos herbívoros em populações naturais de plantas e é comum comparar-se fisiológica e morfológicamente os atributos nas espécies que diferem em sua capacidade para tolerar danos (van der Meijden *et al.* 1988; Prins & Verkaar 1992; Rosenthal & Welter 1995; Lehtilä & Syrjanen 1995; Welter & Steggal 1993). Embora esse método possa ser poderoso, ele requer muita repetição a nível de espécie porque as espécies diferem em atributos além da capacidade para tolerar danos causados pelos herbívoros. Além disso, deve-se considerar a história filogenética dos caracteres associados à resistência. Comparações ideais são aquelas feitas entre espécies nas quais há múltiplas origens independentes de resistência aumentada. Apesar dessas advertências, as comparações interespecíficas são muito úteis para se compreender as mudanças macroevolucionárias que podem estar associadas com a resistência aumentada à herbivoria (Cyr & Pace 1993; Lehtilä & Strauss 1999; Prins & Verkaar 1992).

Outro fator que pode favorecer a adaptação de insetos a plantios de eucalipto, pode ser devido às áreas extensas dos mesmos. Isto facilita a adaptação de herbívoros pela abundância de alimento e pela dificuldade de estabelecimento dos IN, porque além de presas, os IN necessitam de outras fontes de alimento, tais como pólen e néctar (Whitman 1994; Jervis & Kidd 1996). Este parâmetro será abordado no capítulo 3.

Assim, conclui-se, através dos resultados obtidos neste estudo, que plantas de goiaba, aparentemente apresentam em sua estrutura, compostos químicos do metabolismo secundário que não favorecem o estabelecimento e desenvolvimento de *Thyrintina arnobia* quando comparado com plantas de eucalipto. Todavia, conforme mostrado neste estudo, a resistência apresentada pelas plantas é um fator condicionante na biologia dos indivíduos, podendo contribuir para um processo de seletividade negativa quanto ao vigor dos indivíduos. O hospedeiro de origem aparentemente apresenta sistemas de defesa que atuam diretamente sobre o herbívoro, enquanto que em plantas de

eucalipto, as barreiras químicas, que deveriam estar agindo também sobre o inseto, aparentemente são pouco efetivas. A resistência de plantas ocorre através de evolução e co-evolução e, como o eucalipto é uma planta exótica e com pouco tempo de adaptação no Brasil, e provavelmente, usando de seus mecanismos de defesa, esses herbívoros migraram para os plantios de eucalipto, quebrando as barreiras químicas existentes em sua estrutura, conseguindo, então, estabelecer sua população nesse hospedeiro em condições melhores que em seu hospedeiro de origem.

4.1.5. Referências Bibliográficas

- Agrawal, A.A. 1998.** Induced responses to herbivory and increased plant performance. *Science*, 279: 1201-1202.
- Agrawal, A.A. & Karban, R. 1997.** Domatia mediate plant-arthropod mutualism. *Nature*, 387: 562-563.
- Agrawal, A.A. Straus, S.Y. & Stout, M.J. 1999b.** Effects of induced responses and tolerance to herbivory on male and female fitness components of annual wild radish plants. *Evolution*.
- Andrade, E.D. 1961.** O eucalipto. Jundiaí, Oficina Topográfica da Companhia Paulista de Estradas de Ferro, 667p.
- Berennbaum, M.R. & Zangerl, A.R. 1996.** Constraints on chemical coevolution: wild parsnips and the parsnip webworm. *Evolution*, 40: 1215-1228.
- Cyr, H. & Pace, M.L. 1993.** Magnitude and patterns of herbivory in aquatic and terrestrial ecosystems. *Nature*, 361: 148-151.
- Edwards, P.J. & Wratten, S.D. 1981.** Ecologia das interações entre insetos e plantas. São Paulo, E.P.U., 71p.
- Freitas, S. 1988.** Efeito do desfolhamento na produção de *Eucalyptus grandis* Hill Ex Maiden (Myrtaceae) visando avaliar os danos causados por insetos desfolhadores. Piracicaba, ESALQ, 99p. (Tese – Doutorado).
- Fox, L.R. & Macauley, B.J. 1977.** Insect grazing on *Eucalyptus* in response to variation in leaf tannins and nitrogen. *Oecologia*, 29: 145-162.
- Futuyma, D.J. & Keese, M.C. 1992.** Evolution and coevolution of plants and phytophagous arthropods, p. 439-475. In G.A. Rosenthal & M.R. Berenbaum (eds.), Herbivores: their interactions with secondary plant metabolites. Vol. 2: Evolutionary and ecological processes. 2nd ed., San Diego, Academic Press.
- Gould, F. 1998.** Sustainability of transgenic insecticidal cultivars: Integrating pest genetics and ecology. *Annu. Rev. Entomol.*, 43: 701-726.
- Hagen, K.S., Dadd, R.H. & Reese, J. 1984.** The food of insects, p. 79-112. In C.B. Huffaker & R.L. Rabb (eds.), Ecological entomology. New York, John Wiley & Sons.
- Harborne, J.B. 1993.** Introduction to ecological biochemistry. London, Academic Press.

- Hubbell, S.P. & Howard, J.J. 1984.** Chemical leaf repellency to na attine ant: seasonal distribution among potential host plant species. *Ecology*, 65: 1076-1080.
- Hubbell, S.P. & Wiemer, D.F. 1983.** Host plant selection by na attini ant. *Social Insects In The Tropics*, 2: 133-153.
- Houle, G. & Simard, G. 1996.** Additive effects of genotype, nutrient availability and type of tissue damage on the compensatory response of *Salix planifolia* ssp. *planifolia* to stimulated herbivory. *Oecologia*, 107: 373-378.
- Karban, R. & Baldwin, I.T. 1997.** Induced responses to herbivory. Chicago, Univ. of Chicago Press.
- Jāremo, J. et al. 1999.** Plant adaptations to herbivory: mutualistic versus antagonistic coevolution. *Oikos*, 84: 313-320.
- Jervis, M.A. & Kidd, N.A.C. 1996.** Phytophagy, p. 375-394. In M. Jervis & N. Kidd (eds.), *Insect natural enemies: practical approaches in their study and evaluation*. London, Chapman & Hall.
- Lara, F.M. 1991.** Princípios de resistência de plantas a insetos. 2.ed. São Paulo, Ícone, 336p.
- Lehtilä, K.P. & Syrjanen, K. 1995.** Compensatory responses of two *Melampyrum* species after damage. *Func. Ecol.*, 9: 511-517.
- Lehtilä, K.P. & Strauss, S.Y. 1999.** Effects of foliar herbivory on male and female reproductive traits of wild radish, *Raphanus raphanistrum*. *Ecology*, 80: 116-124.
- Mauricio, R. & Rausher, M.D. 1997.** Variation in the defense strategies of plants: are resistance and tolerance mutually exclusive? *Ecology*, 78: 1301-1311.
- Metcalf, C.R. & Chalk, L.C. 1979.** Anatomy of the Dicotyledons. Oxford, Clarendon, Vol 1.
- Mutikainen, P. & Walls, M. 1995.** Growth, reproduction and defense in nettles: responses to herbivory modified by competition and fertilization. *Oecologia*, 104: 487-495.
- Panizzi, A.R. & Parra, J.R.P. 1991.** Ecologia nutricional de insetos e suas aplicações no manejo de pragas. São Paulo, Manole, 391 p.
- Prins, A.H. & Verkaar, H.J. 1992.** Defoliation: do physiological and morphological responses lead to (over) compensation?, p. 13-31. In P.G. Ayres (ed.), *Pests and pathogens: plant responses to foliar attack..* Bios Scientific.

- Rosenthal, J.P. & Welter, S.C. 1995.** Tolerance to herbivory by a stem-boring caterpillar in architecturally distinct maizes and wild relatives, *Oecologia*, 102: 146-155.
- Santos, G.P., Zanuncio, T.V. & Zanuncio, J.C. 2000.** Desenvolvimento de *Thyrinteina arnobia* Stoll (Lepidoptera: Geometridae) em folhas de *Eucalyptus urophilla* e *Psidium guajava*. *An. Soc. Entomol. Brasil*, 29: 13-22.
- Seigler, D. & Price, P.W. 1976.** Secondary compounds in plants: primary functions. *Amer. Natur.*, 110: 101-105.
- van der Meijden, E., Wijn, M. & Verkaar, H.J. 1988.** Defense and regrowth, alternative plant strategies in the struggle against herbivores. *Oikos*, 51: 355-363.
- Welter, S.C. & Stegall, J.W. 1993.** Constrating the tolerance of wild and domesticated tomatoes to herbivory: agroecological implications. *Ecol. Appl.*, 3: 271-278.
- Whitman, D.W. 1994.** Plant bodyguards: mutualistic interactions between plants and the third trophic level, p. 133-159. In T. N. Ananthakrishnan, (ed.), *Functional dynamics of phytophagous insects*. New Delhi, India, Oxford and IBH Publishing.
- Zanuncio, J.C. & Lima, J.O.G. 1975.** Ocorrência de *Sarsina violascens* (Henrich – Shaeffer, 1856) em eucaliptais de Minas Gerais. *Br. Flor.*, 6: 48-50.

5. Capítulo 3.

5.1. Forrageamento de *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae) por *Thyriniteina arnobia* (Lepidoptera: Geometridae) em eucalipto e goiaba: quando o hospedeiro nativo faz a diferença

Resumo

Este estudo demonstra a necessidade de se considerar plantas como um componente interativo e essencial para as práticas de controle biológico. Objetivou-se aqui estudar a preferência de *Podisus nigrispinus* a espécies de *Eucalyptus cloesiana* (espécie exótica) e *Psidium guajava* (espécie nativa). Os ensaios foram realizados utilizando-se três plantas testes (um tratamento) intercaladas com outras três plantas testes (outro tratamento) formando um hexágono, sendo liberado no centro desse hexágono e em cada teste um total de 100 percevejos. O experimento constou de quatro repetições, para os seguintes tratamentos: (a) plantas de goiaba e eucalipto sem injúria; (b) plantas de eucalipto injuriadas por lagartas de *T. arnobia*, mas sem a permanência das mesmas nas plantas, e plantas sem injúria; (c) plantas de goiaba injuriadas por lagartas de *T. arnobia*, mas sem a permanência das mesmas nas plantas, e plantas sem injúria; (d) plantas de eucalipto e goiaba injuriadas por lagartas de *T. arnobia*, mas sem a permanência das mesmas nas plantas; (e) plantas de eucalipto e goiaba injuriadas por lagartas de *T. arnobia*, com a permanência das mesmas nas plantas. *P. nigrispinus* preferiu plantas de goiaba injuriadas por lagartas de *T. arnobia* com a permanência das mesmas nas plantas. Adicionalmente, plantas injuriadas, por lagartas de *T. arnobia*, sem as mesmas nas plantas, foram preferidas pelos percevejos, mesmo quando comparou-se plantas da mesma espécie nos testes. Plantas sem injúria (limpas) também atraíram os percevejos, porém, a porcentagem de recaptura em plantas de goiaba foi maior que em plantas de eucalipto. Os resultados obtidos neste trabalho demonstram que o predador *P. nigrispinus* além de discriminar entre os odores liberados por espécies de plantas nativas (goiaba) e eucalipto, também discrimina voláteis associados à herbivoria. As plantas não possuem unicamente compostos químicos com ação direta e defesa morfológica contra os herbívoros, mas também se beneficiam quando atacadas por tais herbívoros, atraindo IN.

Palavras-chave: Infoquímicos, forrageamento, *P. nigrispinus*, *T. arnobia*.

**Foraging of *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae) for
Thyrinteina arnobia (Lepidoptera: Geometridae) in eucalyptus and guava:
when the native host makes the difference**

Abstract

This study demonstrates the need to consider plants as an interactive and essential component for the practices of biological control. It was objectified here to study the preference of *Podisus nigrispinus* to species of *Eucalyptus cloesiana* (exotic species) and *Psidium guajava* (native species). The rehearsals were accomplished using three testing plants (a treatment) inserted with three other test plants (another treatment) forming an hexagon, being liberated in the center of that hexagon and in each test a total of 100 true bugs. The experiment consisted of four repetitions, for the following treatments: (a) guava plants and eucalyptus without offense; (b) eucalyptus plants reviled by caterpillars of *T. arnobia*, but without the permanence of the same ones in the plants, and plant without offense; (c) guava plants reviled by caterpillars of *T. arnobia*, but without the permanence of the same ones in the same plants, and you plant without offense; (d) eucalyptus plants and guava reviled by caterpillars of *T. arnobia*, but without the permanence of the same ones in the plants; (e) eucalyptus plants and guava reviled by caterpillars of *T. arnobia*, with the permanence of the same ones in the plants. *P. nigrispinus* preferred guava plants reviled by caterpillars of *T. arnobia* with the permanence of the same ones in the plants. Additeonally, reviled plants for caterpillars of *T. arnobia*, without the same ones in the plants, they were favorite for the true bugs, even when it was compared plants of the same species in the tests. Plants without offenses (clean) also attracted the true bugs, even so, the percentage of recaptures in guava plants was larger than in eucalyptus plants. The results obtained in this work demonstrate that the predator *P. nigrispinus* besides discriminating among the scents liberated by species of native plants (guava) and eucalyptus, they also discriminate volatile associated to the herbivory. The plants don't only possess chemical compositions with direct action and morphologic defense against the herbivores, but they also benefit when attacked by such herbivores, attracting natural enemies.

key Words: Infoquimics, foraging, *P. nigrispinus*, *T. arnobia*

5.1.1. Introdução

As relações tróficas ou de alimentação são marcantes entre os insetos e as plantas. O crescimento, o desenvolvimento e a reprodução dos insetos dependem diretamente da quantidade e da qualidade do alimento que utilizam (Hagen *et al.* 1984). Porém, as plantas podem produzir odores (infoquímicos) quando atacadas por herbívoros e esses odores são utilizados como repelentes de praga e/ou como guia para os inimigos naturais (IN) (Nordlund & Lewis 1976; Dicke & Sabelis 1988b).

Os infoquímicos são muito importantes para a comunicação dos insetos. Um exemplo espetacular é a comunicação entre machos e fêmeas de borboletas, no qual os machos podem, em alguns casos, identificar moléculas específicas de feromônio sexual produzidas por fêmeas virgens (Mustaparta 1996). Além de serem usados para comunicação intraespecífica (feromônios), os infoquímicos também são usados em relações interespecíficas (aleloquímicos) e na detecção de fonte alimentar (Nordlund & Lewis 1976; Dicke & Sabelis 1988a).

Insetos vivem em mundo de odores e esses odores sinalizam a presença de um indivíduo e seu estado a outros “amigos ou inimigos” (Price 1981). As substâncias químicas são percebidas por insetos em seu estado gasoso por meio da olfação. Os órgãos envolvidos nesse sentido são chamados de sensilas e estão especialmente adensados nas antenas, peças bucais e patas. A percepção do estímulo de encontro do hospedeiro pelo inseto provoca um movimento orientado em direção à fonte (Edwards & Whitten 1981). Adicionalmente, Price *et al.* (1990) através de suas investigações pioneiras, puderam evidenciar que interações entre insetos herbívoros e seus IN não podem ser entendidas sem levar em consideração a planta hospedeira, e que o terceiro nível trófico precisa ser considerado como parte de uma bateria de defesa da planta contra seus herbívoros (Price 1997).

Pistas químicas produzidas por plantas são informações indiretas da presença de herbívoros. Enquanto que pistas químicas produzidas por herbívoros são informações confiáveis da presença dos mesmos, apesar de serem menos detectáveis a longas distâncias. Já, voláteis de plantas fornecem pistas a distâncias mais longas da provável presença de herbívoros, porém, não são tão confiáveis (Vet & Dicke 1992). Esses mesmos autores determinam que os IN, todavia, podem combinar essas duas características vantajosas: confiabilidade e detectabilidade da informação. Quando plantas são infestadas por herbívoros, elas liberam voláteis e produzem informações confiáveis sobre a presença deles, sendo também, mais fácil sua detecção a distâncias mais longas.

Então, qual seria o melhor cenário para uma planta produzir voláteis para atrair IN? IN não devem, persistentemente reagir a esses voláteis mesmo quando não há motivo para tal, isto é, quando esses voláteis não estão associados com a presença de alimento. A produção contínua de voláteis não é um fenômeno esperado (a menos que a planta, por si só, possa produzir alimento para predadores) (Pallini, 1998). Um outro ponto é que os custos de uma contínua produção de voláteis podem não significar um ganho na capacidade de atração dos IN (Dicke & Sabelis 1989). O cenário mais provável seria aquele onde a produção de voláteis pelas plantas é induzida pelo ataque de um herbívoro (Dicke & Sabelis 1989; Sabelis *et al.* 1998; Dicke 1998).

Existem estudos que determinam que as plantas começam a produzir voláteis específicos somente quando são atacadas por herbívoros e que tais voláteis são atrativos aos IN dos herbívoros. Uma sólida evidência para o ativo papel das plantas na comunicação química vem do trabalho de Dicke & Sabelis (1988a) e Dicke *et al.* (1990a). Eles mostraram que plantas de feijão atacadas pelo ácaro rajado (*Tetranychus urticae*) produzem uma série de voláteis, a maioria terpenóides, que são atrativos a ácaros predadores do ácaro rajado.

Os herbívoros também podem tirar vantagem da comunicação das plantas com os IN. Pallini *et al.* (1997) verificaram que o ácaro rajado é atraído por plantas de pepino infestadas por coespecíficos, mas rejeitam fortemente plantas infestadas por heteroespecíficos (os tripes *Frankliniella occidentalis*). Neste caso, os ácaros utilizam voláteis produzidos pela interação planta-herbívoro para evitar tanto a competição por alimento em plantas já atacadas previamente por um competidor como também predação, pois esta espécie de tripes é um predador intraguilda.

Recentemente, várias revisões foram feitas a respeito das interações tritróficas enfocando, principalmente, como as interações entre plantas e IN podem ser usadas para melhorar as práticas do controle biológico (Nordlund *et al.* 1988; Dicke *et al.* 1990b e 1993; Tumlinson *et al.* 1992, Vet & Dicke 1992; Tumlinson *et al.* 1993; Sabelis *et al.* 1998; Dicke 1998). Em todas essas revisões, a idéia expressa é que as plantas e os IN cooperam-se: as plantas auxiliam os IN facilitando o seu acesso a presa/hospedeiro e os IN livram-nas de seus herbívoros. Essas idéias, no entanto, são baseadas em interações de cadeias alimentares tritróficas lineares consistindo de uma espécie de planta, uma espécie de praga e uma espécie de IN (Pallini, 1998).

Ecosistemas, entretanto, consistem de teias alimentares e todos os componentes dessas teias podem interagir (Price 1981; Price 1997). Uma vez liberados, os odores podem ser percebidos por todos os membros de uma teia alimentar e cada um pode utilizar esses sinais para seu próprio benefício. Analisando-se plantas, herbívoros e IN como parte de uma teia alimentar pode-se especular que as relações que aí ocorrem são diferentes daquelas de uma simples cadeia alimentar. Primeiro, porque plantas em uma teia alimentar não irão sempre se beneficiar da produção de odores sobre o ataque de herbívoros porque outras pragas podem usar esses odores para localizar o emissor (Birch *et al.* 1980; Poland & Borden 1994; Pallini *et al.* 1997). Segundo, porque interações entre várias espécies de herbívoros e IN podem

levar a dramáticas mudanças no comportamento de forrageamento de pragas e IN (Pallini *et al.* 1997).

Como discutido, predadores e parasitóides podem encontrar suas presas ou hospedeiros guiados por substâncias do metabolismo secundário, liberadas pelas plantas. Quando buscam um sinal de recurso, os insetos, como outros animais, tentam localizar um conjunto de fontes de interesse, ao passo que, quando já estão buscando o recurso dentro do próprio sinal, evitam deixá-lo até encontrar o que desejam (Bell 1991). Assim sendo, um inseto predador, que procura por presas, tenta localizar primeiro plantas onde se localizam as presas (conjunto de recursos) e, depois, já na planta (dentro do sinal de recurso), permanece buscando mais lentamente, até constatar sua presa (Cavalcanti 1995).

Neste conjunto de interações entre planta, herbívoros e IN, os percevejos predadores, como os hemípteros da família Pentatomidae, podem reduzir as populações de insetos-praga, pois atuam com sucesso no controle de várias pragas, principalmente lepidópteros. *Podisus maculiventris* (Say) (Heteroptera: Pentatomidae) é um dos predadores utilizados na América do Norte com eficácia, por ser generalista e ter grande capacidade de predação (Clausen 1940).

No Brasil, o predador *Podisus nigrispinus* (Dallas) (Heteroptera: Pentatomidae: Asopinae) vem sendo utilizado contra lepidópteros desfolhadores em plantios de eucalipto, por sua eficiência e facilidade de criação massal em laboratório (Zanuncio *et al.* 1990). Os insetos são criados e liberados em áreas de reflorestamento mas, seu estabelecimento é uma incógnita. Isto pode estar relacionado com o que já foi discutido no capítulo 1 no item 3.1.4, onde Dicke & Sabelis 1988a afirmam que além das presas e hospedeiros, os IN necessitam de certas condições para acasalamento e de espécies de plantas alternativas para alimentação de adultos (parasitos), como polén e néctar de flores, e também voláteis que sejam liberados pelas plantas e reconhecidos pelos IN.

A interação planta-herbívoros-IN é bastante complexa e é imprescindível entender melhor como algumas dessas interações ocorrem, para que se possa utilizar técnicas que beneficiem o homem nas suas ações de combate às pragas, com menor impacto ambiental. O objetivo deste trabalho foi avaliar o comportamento de forrageamento de *P. nigrispinus* em plantas de eucalipto e goiaba injuriadas ou não por *T. arnobia*, para tentar entender porque não ocorre o estabelecimento dessa espécie de IN (*P. nigrispinus*) em plantios de eucalipto.

5.1.2. Materias e Métodos

5.1.2.1. Preferência de visitação de *P. nigrispinus* por eucalipto (*Eucalyptus cloesiana*) e goiaba (*Psidium guajava*)

Para a avaliação da preferência de predadores por hospedeiros, os bioensaios foram realizados no Insetário da Universidade Federal de Viçosa (UFV), em Viçosa, Minas Gerais.

Os experimentos foram realizados com fêmeas de *P. nigrispinus* para evitar que tais insetos fossem atraídos pelo feromônio sexual do parceiro sobre a planta e que fossem quantificados como insetos atraídos pelo coespecífico. Os percevejos utilizados nos testes foram oriundos do Insetário da UFV, criados seguindo-se a metodologia de Zanuncio *et al.* (1990). Em cada repetição de cada teste realizado foram utilizados 100 percevejos adultos, com um a quatro dias de idade, os quais foram liberados dentro de uma gaiola (Figuras 1 e 2), no centro de um hexágono, contendo plantas das espécies utilizadas nos experimentos (Figura 3). Os testes foram constituídos por uma espécie de eucalipto e uma espécie de goiaba. Estes testes foram realizados segundo metodologia de Pallini *et al.* (1997) utilizando-se três plantas testes (um tratamento) intercaladas com outras três plantas testes (outro tratamento) formando um hexágono. Os testes realizados foram: (a) plantas de eucalipto *versus* goiaba, sem injúria (Testemunha); (b) plantas de eucalipto injuriadas por *T. arnobia* *versus* plantas limpas (da mesma espécie), sem injúria (as

lagartas para este teste foram criadas conforme metodologia descrita no capítulo 2 no item 4.1.2.1); (c) este teste seguiu a metodologia do teste anterior, mas utilizando somente plantas de goiaba (tanto no teste “b” e “c”, as lagartas de *T. arnobia* não permaneceram nas plantas injuriadas); (d) foram utilizadas plantas de eucalipto e goiaba injuriadas por *T. arnobia*, mas sem a presença das lagartas no decorrer do experimento; (e) foram utilizadas plantas de eucalipto e goiaba injuriadas por *T. arnobia* (lagartas criadas conforme metodologia descrita no capítulo 2 no item 4.1.2.1), permanecendo as mesmas nas plantas durante o decorrer do experimento. Cada teste foi constituído de quatro repetições, sendo que, em cada repetição havia três plantas de cada hospedeiro em estudo ou seis plantas do mesmo hospedeiro, conforme o tipo de teste realizado e que foi descrito anteriormente. A cada repetição foram utilizados novos animais testes e plantas que foram colocados na gaiola em posições diferentes das repetições anteriores (Figura 3) para evitar qualquer efeito de direcionalidade causado por luz, movimentação de correntes de ar e outros.

5.1.2.2. Parâmetros avaliados

Foi avaliado o número de percevejos encontrados por planta, em intervalos de uma hora, até completar 24 horas. As leituras com os intervalos de uma hora ocorreram até o anoitecer (pois este inseto é de hábito diurno, reduzindo suas atividades à noite), totalizando sete horas de observação. Decorridas as setes horas, foram feitas novas leituras à partir das sete horas da manhã do dia seguinte até completar 24 horas da montagem da repetição. Ao final dessas 24 horas, foi verificado o número total de percevejos recapturados por planta.

5.1.2.3. Gaiola de observação e sistema de liberação dos percevejos

A gaiola de observação (1,75 x 1,75 x 1 m) foi construída com ripas de madeira e tecido tipo “organza” nas laterais e na parte superior. As

laterais eram constituídas de “velcro”, que possibilitavam abri-la para a inserção do material em estudo (Figuras 1 e 2). A base da gaiola era de madeira, sendo constituída de seis furos equidistantes, formando um hexágono de um metro de diâmetro, onde eram encaixados os vasos com as plantas (Figura 4) dos referidos testes (descrito no item 5.1.2.1), para que os mesmos ficassem ao nível da base da gaiola. A base da gaiola foi coberta com solo umedecido, para que a madeira não ficasse exposta e interferisse de alguma forma com a escolha da planta pelo inseto. Dessa forma, as bordas dos vasos ficavam ao mesmo nível do solo da gaiola. Para se proceder à liberação dos percevejos, estes foram acondicionados individualmente em tubos de vidro de 10 cm de comprimento, tampados com algodão, 24 horas antes da montagem da repetição, permanecendo nesse período sem alimento. Esses tubos com os percevejos foram colocados minutos antes da liberação dentro da gaiola, no centro do hexágono, sendo posteriormente cobertos com solo, para evitar luminosidade, que poderia interferir na saída dos percevejos dos tubos, os quais eram liberados 30 minutos depois da montagem da repetição. Esta metodologia foi semelhante à utilizada por Venzon *et al.* (1999).

5.1.2.4. Plantas de eucalipto e goiaba

Para a avaliação da preferência de adultos de *P. nigrispinus* por uma das plantas, foram feitos testes utilizando pequenas plantas dos dois hospedeiros. Estas plantas foram produzidas em viveiro dentro de vasos plásticos e livres de ataque de artrópodos. Elas foram padronizadas em idade (4 meses) e tamanho (cerca de 30 cm). As plantas submetidas aos testes eram confinadas em gaiolas de madeira e tecido tipo “organza” (1 x 1 x 0,60m), as quais eram inoculadas, quando necessário, com lagartas de *T. arnobia* no terceiro ou quarto ínstar (período em que se alimentam mais) para serem injuriadas. Essas lagartas permaneciam durante um período de 48 horas nas plantas antes do início do teste.

5.1.2.5. Testes

5.1.2.5.1. Atratividade de plantas de eucalipto *versus* goiaba, sem injúria, ao *P. nigrispinus*

Para este teste foram utilizadas plantas de eucalipto e goiaba, sem qualquer tipo de injúria. A rotação delas no hexágono em cada repetição, o número de repetições, o tempo de observação, o número de percevejos e a liberação dos percevejos obedeceram à metodologia padrão descrita nos itens 5.1, 5.1.2.2, 5.1.2.3 e 5.1.2.4. Procurou-se estudar se mesmo sem injúria, as plantas atrairiam os percevejos e, atraindo, qual seria a planta que recapturaria o maior número de percevejos.

5.1.2.5.2. Atratividade de plantas de eucalipto com e sem injúria causada por lagartas de *T. arnobia*, mas sem a presença das mesmas, ao *P. nigrispinus*

Foram utilizadas seis plantas de eucalipto em cada repetição, sendo três delas injuriadas por lagartas de *T. arnobia*. As lagartas dessa espécie eram colocadas nas plantas 48 horas antes do início das observações, de modo que houvesse tempo para que as lagartas causassem injúria às folhas e, possivelmente, desencadeassem a liberação de compostos voláteis induzidos pela herbivoria. Essas lagartas eram retiradas cinco minutos antes da liberação dos percevejos. As outras três plantas da respectiva repetição não tinham nenhum tipo de injúria. Foram colocadas 10 lagartas por planta, totalizando 30 por repetição. As plantas com e sem injúrias foram colocadas dentro da gaiola em posições alternadas minutos antes do início dos testes. A rotação delas no hexágono em cada repetição, o número de repetições, o tempo de observação, o número de percevejos e a liberação dos percevejos obedeceram à metodologia padrão descrita nos itens 5.1, 5.1.2.2, 5.1.2.3 e 5.1.2.4. Assim, procurou-se avaliar se plantas de eucalipto com injúria atrairiam os percevejos, comparando-se com as plantas não injuriadas.

5.1.2.5.3. Atratividade de plantas de goiaba com e sem injúria causada por lagartas de *T. arnobia*, mas sem a presença das mesmas, ao *P. nigrispinus*

A metodologia utilizada para este teste foi a mesma descrita no item 5.1.2.5.2, porém, foram utilizadas apenas plantas de goiaba. Com isto procurou-se verificar se as plantas de goiaba injuriadas atrairiam um maior número de percevejos, comparado-se com as plantas que não foram injuriadas.

5.1.2.5.4. Atratividade de plantas de eucalipto *versus* goiaba, com injúria causada por *T. arnobia*, mas sem presença das mesmas, ao *P. nigrispinus*

Plantas de eucalipto e goiaba foram infestadas 48 horas antes do início das observações, de modo que houvesse tempo para que as lagartas provocassem injúria às folhas e, possivelmente, desencadeassem a liberação de compostos voláteis induzidos pela herbivoria. Foram colocadas 10 lagartas por planta, totalizando 60 por repetição. As lagartas eram retiradas cinco minutos antes da liberação dos percevejos. Essas plantas com injúrias e sem a presença de lagartas de *T. arnobia* foram colocadas dentro da gaiola em posições alternadas minutos antes do início dos testes. A rotação delas no hexágono em cada repetição, o número de repetições, o tempo de observação e a liberação dos percevejos obedeceram à metodologia padrão descrita nos itens 5.1, 5.1.2.2, 5.1.2.3 e 5.1.2.4. Observou-se se mesmo sem a presença das lagartas, as plantas atrairiam os percevejos e, atraindo, qual seria a espécie com mais recaptura.

5.1.2.5.5. Atratividade de plantas de eucalipto *versus* goiaba, com injúria e presença de lagartas de *T. arnobia*, ao *P. nigrispinus*

A metodologia utilizada para este teste foi a mesma descrita no item 5.1.2.5.4, porém, com a presença das lagartas de *T. arnobia*. Observou-se quais plantas (eucalipto e/ou goiaba) atrairiam mais percevejos.

Em todos os testes foi avaliado o comportamento de forrageamento do predador em planta de eucalipto e goiaba atacadas e/ou não por lagartas de *T. arnobia*.

5.1.3. Análise Estatística

A análise estatística para cada teste, foi feita por ANOVA multifatorial com as percentagens totais dos indivíduos recapturados nas plantas por tratamento sendo transformadas em arcoseno da raiz quadrada dividido por 100. Os tratamentos (plantas) e suas posições dentro da gaiola foram utilizados como fatores (Sokal & Rohlf 1995).

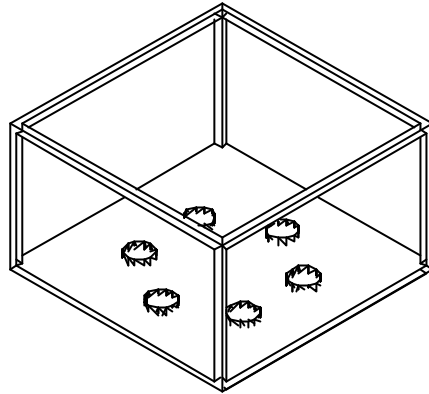


Figura 1. Gaiola de observação onde foram feitos os testes com plantas de eucalipto e goiaba injuriadas ou não por lagartas de *Thyrinteina arnobia* para atração de *Podisus nigrispinus*.

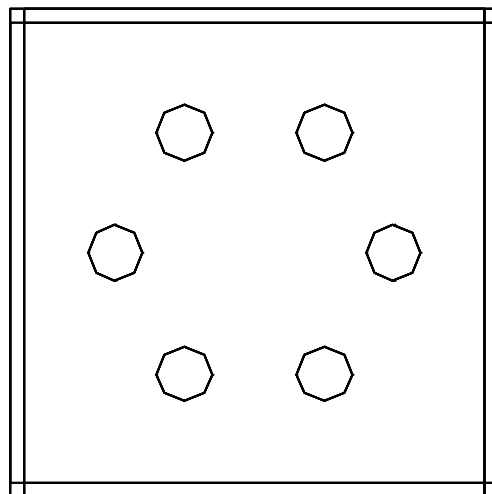


Figura 2. Planta baixa da gaiola de observação onde foram feitos os testes com plantas de eucalipto e goiaba injuriadas ou não por lagartas de *Thyrinteina arnobia* para atração de *Podisus nigrispinus*.

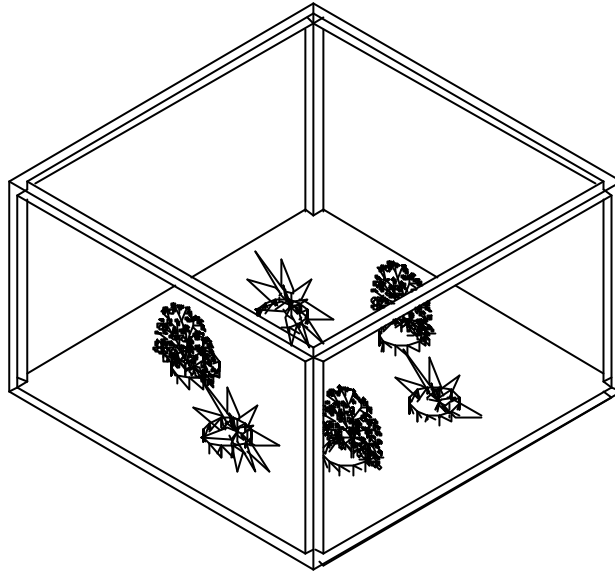


Figura 3. Representação das plantas, dentro da gaiola de observação, utilizadas para a atração de *Podisus nigrispinus*.

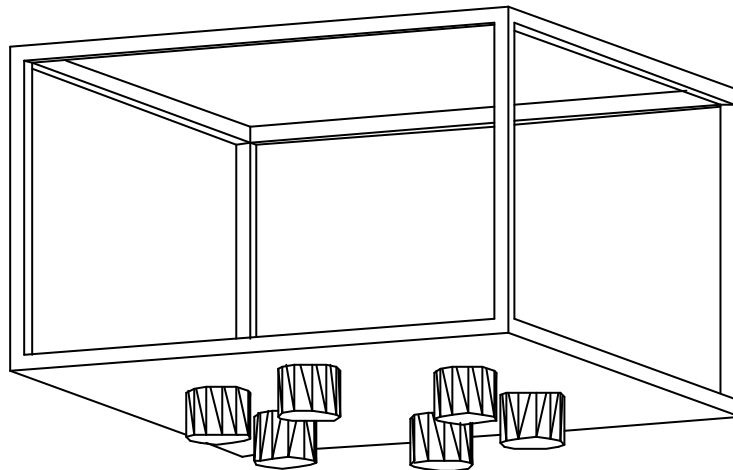


Figura 4. Representação do fundo da gaiola de observação com os encaixes para os baldes das plantas que foram utilizadas para a atração de *Podisus nigrispinus*.

5.1.4. Resultados

Para investigar o comportamento de forrageamento de *P. nigrispinus*, foi oferecida a eles a possibilidade de escolha entre plantas sem infestação (limpas) e infestadas com lagartas de *T. arnobia*, obtendo os seguintes resultados através dos testes:

5.1.4.1. Atratividade de plantas de eucalipto versus goiaba, sem injúria, ao *P. nigrispinus*

Quando se utilizaram plantas de eucalipto versus goiaba sem injúria, foi detectada diferença significativa ($p < 0,05$) na recaptura dos percevejos (*P. nigrispinus*) a essas espécies de plantas. As plantas de goiaba foram as que tiveram maior porcentagem de recaptura total de *P. nigrispinus* (24,35%) contra 7,68% em plantas de eucalipto (Figura 5). Não foi significativo o efeito da posição da planta na porcentagem de recaptura dos predadores *P. nigrispinus* (Tabela 1).

Tabela 1. Análise de variância, com dados transformados em arcoseno da raiz quadrada dividido por 100, da porcentagem de recaptura de *Podisus nigrispinus* em plantas de eucalipto e goiaba realizada em gaiola.

F.V.	G.L.	S.Q.	Q.M	F	P
Tratamento ¹	1	0,09670	0,09670	537,22222	0,00001
Posição ²	5	0,00249	0,00049	2,72222	0,70650
Resíduo	14	0,00265	0,00018		
Total	20	0,10184			

¹Tratamento refere-se às plantas de eucalipto e goiaba sem injúria

²Posição refere-se às posições dessas plantas dentro da gaiola

5.1.4.2. Atratividade de plantas de eucalipto com e sem injúria causada por lagartas de *T. arnobia*, mas sem a presença das mesmas, ao *P. nigrispinus*

Quando foram utilizadas plantas de eucalipto com injúria provocada por lagartas de *T. arnobia* e plantas de eucalipto sem injúria, foi observada diferença significativa ($p < 0,05$) na recaptura de *P. nigrispinus*

entre os tratamentos. A porcentagem de recaptura total de *P. nigrispinus* foi maior, com valores de 24,00% em plantas eucalipto injuriadas por lagartas de *T. arnobia* e de 16,50% em plantas eucalipto sem injúria (Limpo), sendo esta diferença de recaptura significativa a 5% (Figura 6). Não foi significativo o efeito da posição da planta na porcentagem de recaptura dos predadores *P. nigrispinus* (Tabela 2).

Tabela 2. Análise de variância, com dados transformados em arcoseno da raiz quadrada dividido por 100, da porcentagem de recaptura de *Podisus nigrispinus* em plantas de eucalipto com injúria provocada por lagartas de *T. arnobia* e plantas de eucalipto sem injúria (limpas) realizada em gaiola.

F.V.	G.L.	S.Q.	Q.M	F	P
Tratamento ¹	1	0,01744	0,01744	348,80000	0,00001
Posição ²	5	0,00064	0,00013	2,60000	0,05889
Resíduo	14	0,00064	0,00005		
Total	20	0,01868			

¹Tratamento refere-se às plantas de eucalipto com e sem injúria

²Posição refere-se às posições dessas plantas dentro da gaiola

5.1.4.3. Atratividade de plantas de goiaba com e sem injúria causada por lagartas de *T. arnobia*, mas sem a presença das mesmas, ao *P. nigrispinus*

Quando utilizou-se plantas de goiaba com injúria provocada por lagartas de *T. arnobia* e plantas de goiaba sem injúria (limpas), observou-se diferença significativa ($p < 0,05$) entre os tratamentos na recaptura dos percevejos (*P. nigrispinus*). As plantas de goiaba com injúria provocada pelas lagartas de *T. arnobia* foram as que atraíram uma maior porcentagem total de percevejos (Figura 7). Este teste apresentou um maior número de recaptura de percevejos quando comparado com o teste 5.1.4.2, onde foram utilizadas apenas plantas de eucalipto (42,00% de recaptura em plantas de goiaba injuriadas e 17,50% em plantas de goiaba limpas, contra 24,00% em plantas

de eucalipto injuriadas e 16,50% em plantas de eucalipto limpas). Não foi significativo o efeito da posição da planta na porcentagem de recaptura dos predadores *P. nigrispinus* (Tabela 3).

Tabela 3. Análise de variância, com dados transformados em arcoseno da raiz quadrada dividido por 100, da porcentagem de recaptura de *Podisus nigrispinus* em plantas de goiaba com injúria provocada por lagartas de *T. arnobia* e plantas de goiaba sem injúria (limpas) realizada em gaiola.

F.V.	G.L.	S.Q.	Q.M	F	P
Tratamento ¹	1	0,11680	0,11680	1946,6667	0,00001
Posição ²	5	0,00060	0,00012	2,00000	0,12668
Resíduo	14	0,00080	0,00006		
Total	20	0,11820			

¹Tratamento refere-se as plantas de goiaba com e sem injúria

²Posição refere-se as posições dessas plantas dentro da gaiola

5.1.4.4. Atratividade de plantas de eucalipto *versus* goiaba, com injúria causada por *T. arnobia*, mas sem presença das mesmas, ao *P. nigrispinus*

Quando se utilizaram plantas de eucalipto e de goiaba com injúria em ambas provocada por lagartas de *T. arnobia*, observou-se diferença significativa ($p < 0,05$) na recaptura dos percevejos (*P. nigrispinus*) às plantas de eucalipto e goiaba, havendo uma maior porcentagem de recaptura em plantas de goiaba (Figura 8) (44,75% em plantas de goiaba contra 21,00% em plantas de eucalipto). Não foi significativo o efeito da posição da planta na porcentagem de recaptura dos predadores *P. nigrispinus* (Tabela 4).

Tabela 4. Análise de variância, com dados transformados em arco-seno da raiz quadrada dividido por 100, da porcentagem de recaptura de *Podisus nigrispinus* em plantas de eucalipto e goiaba injuriadas por lagartas de *T. arnobia* realizada em gaiola.

F.V.	G.L.	S.Q.	Q.M	F	P
Tratamento ¹	1	0,09234	0,09234	151,84300	0,00001
Posição ²	5	0,00271	0,00054	0,88525	0,18130
Resíduo	14	0,00857	0,00061		
Total	20	0,10362			

¹Tratamento refere-se às plantas de eucalipto e goiaba sem injúria

²Posição refere-se às posições dessas plantas dentro da gaiola

5.1.4.5. Atratividade de plantas de eucalipto versus goiaba, com injúria e presença de lagartas de *T. arnobia*, ao *P. nigrispinus*

Quando se utilizaram plantas de eucalipto e de goiaba com injúrias provocadas por lagartas de *T. arnobia* e com presença das mesmas nas plantas, observou-se diferença significativa ($p < 0,05$) na porcentagem de recaptura de percevejos (*P. nigrispinus*), sendo o hospedeiro goiaba o que atraiu mais percevejos (Figura 9) (57,50% em plantas de goiaba contra 23,50% em plantas de eucalipto). Este teste foi o que apresentou a maior porcentagem de recaptura dos percevejos às plantas (de goiaba) quando comparado com os outros testes. Não foi significativo o efeito da posição da planta na porcentagem de recaptura dos predadores *P. nigrispinus* (Tabela 5).

Tabela 5. Análise de variância, com dados transformados em arco-seno da raiz quadrada dividido por 100, da porcentagem de recaptura de *Podisus nigrispinus* em plantas de eucalipto e goiaba injuriadas por lagartas de *T. arnobia* e permanência das mesmas nas plantas realizada em gaiola.

F.V.	G.L.	S.Q.	Q.M	F	P
Tratamento ¹	1	0,16623	0,16623	135,14634	0,00001
Posição ²	5	0,01238	0,00248	2,01626	0,13798
Resíduo	14	0,01717	0,00123		
Total	20	0,19578			

¹Tratamento refere-se às plantas de eucalipto e goiaba sem injúria

²Posição refere-se às posições dessas plantas dentro da gaiola

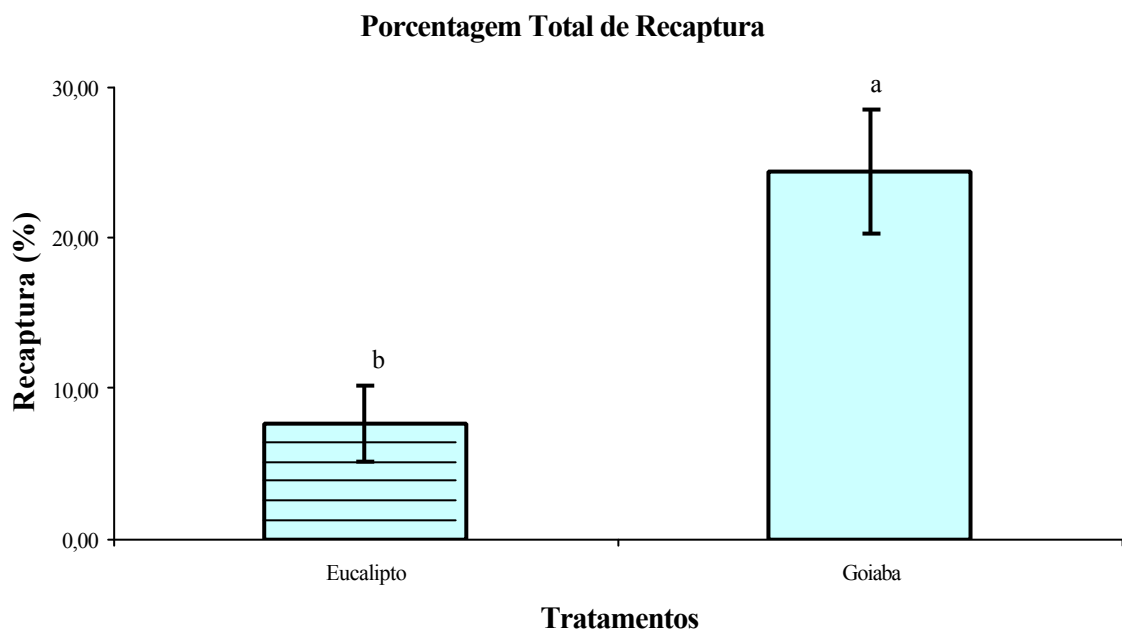


Figura 5. Porcentagem média acumulativa total de recaptura de *Podisus nigrispinus* em plantas de eucalipto e goiaba sem injúria, dentro de gaiola. Médias com letras diferentes, diferem entre si, pelo teste F, a 5% de significância.

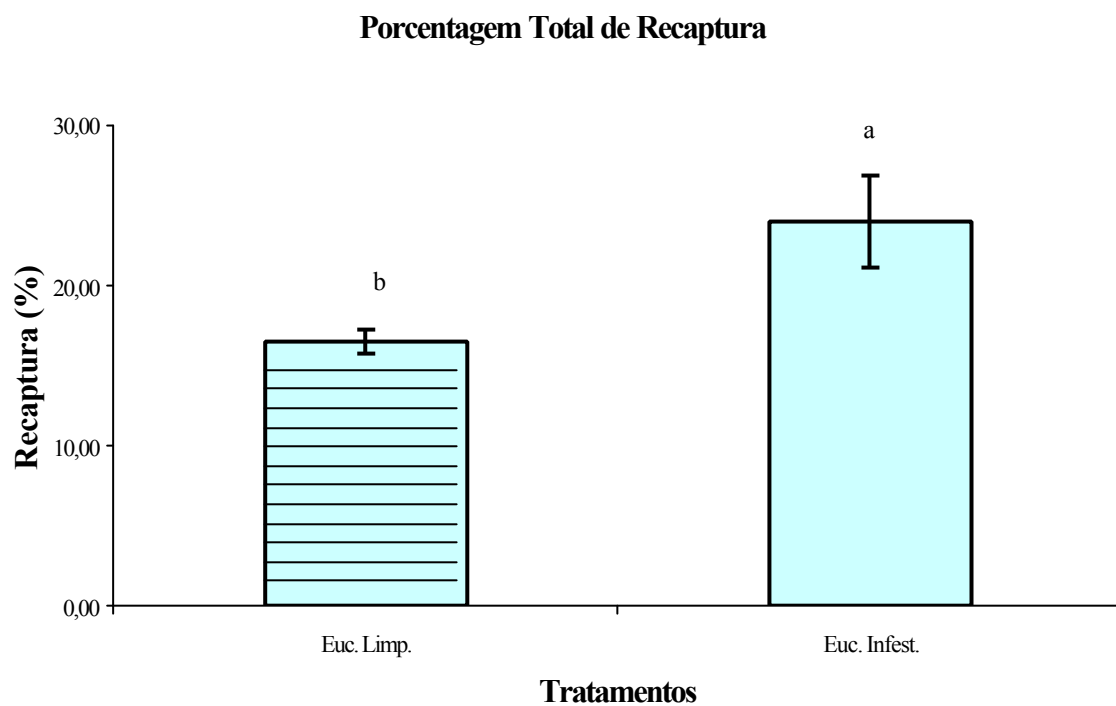


Figura 6. Porcentagem média acumulativa total de recaptura de *Podisus nigrispinus* em plantas de eucalipto sem injúria (limpas) e plantas de eucalipto injuriadas (infestadas) por lagartas de *Thyrintaina arnobia* sem a permanência das mesmas nas plantas, dentro de gaiola. Médias com letras diferentes, diferem entre si, pelo teste F, a 5% de significância.

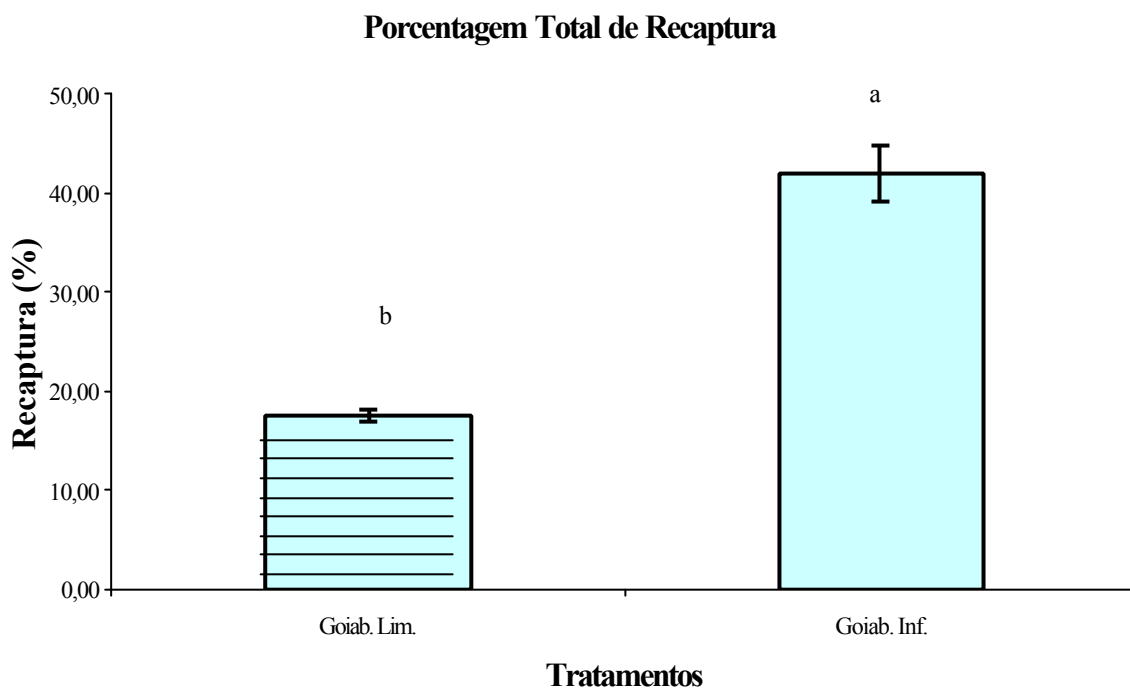


Figura 7. Porcentagem média acumulativa total de recaptura de *Podisus nigrispinus* em plantas de goiaba sem injúria (limpas) e plantas de goiaba injuriadas (infestadas) por lagartas de *Thyrintina arnobia* sem a permanência das mesmas nas plantas, dentro de gaiola. Médias com letras diferentes, diferem entre si, pelo teste F, a 5% de significância.

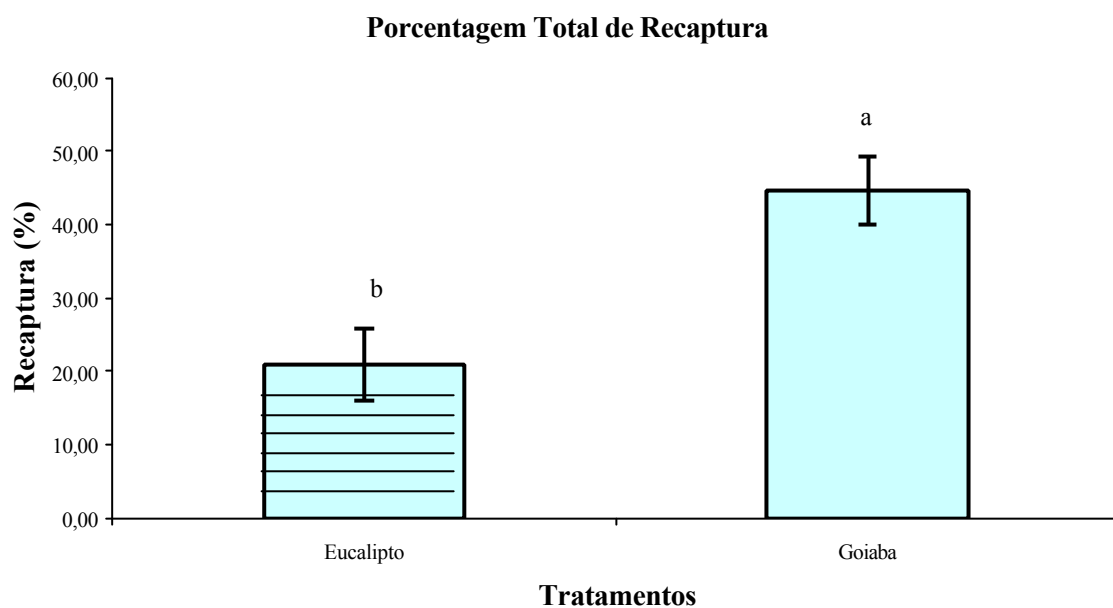


Figura 8. Porcentagem média acumulativa total de recaptura de *Podisus nigrispinus* em plantas de eucalipto e goiaba injuriadas por lagartas de *Thyrinteina arnobia* sem a permanência das mesmas nas plantas, dentro de gaiola. Médias com letras diferentes, diferem entre si, pelo teste F, a 5% de significância.

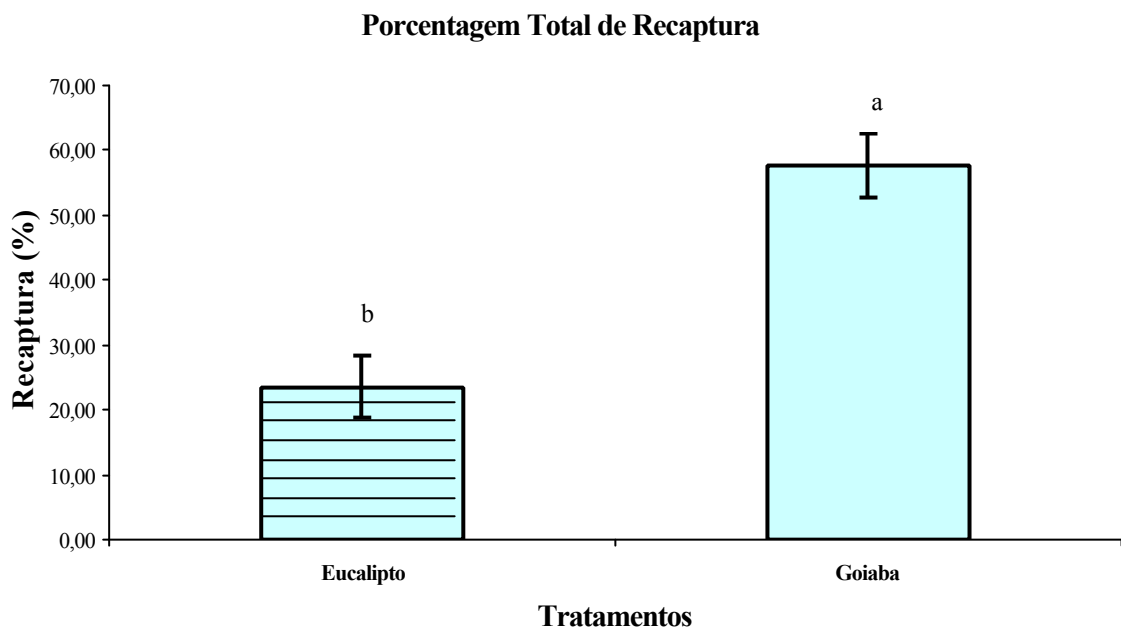


Figura 9. Porcentagem média acumulativa total de recaptura de *Podisus nigrispinus* em plantas de eucalipto e goiaba injuriadas por lagartas de *Thyriniteina arnobia*, permanecendo as mesmas nas plantas, dentro de gaiola. Médias com letras diferentes, diferem entre si, pelo teste F, a 5% de significância.

5.1.5. Discussão

Para investigar o comportamento de forrageamento de *Podisus nigrispinus*, foi oferecida a eles a possibilidade de escolha entre plantas sem infestação (limpas) e infestadas com lagartas de *T. arnobia*. Através dos resultados observados, houve a tendência de procura por plantas com injúria provocada por lagartas de *T. arnobia*, o que apresentou sempre uma maior preferência por plantas de goiaba. Possivelmente, voláteis liberados pelas plantas nativas são mais facilmente reconhecidos pelos predadores do que os voláteis liberados por plantas exóticas, como o eucalipto. Os voláteis de plantas induzidos por herbivoria atraem IN. Entretanto, IN não somente são atraídos, mas conseguem também distinguir, através da liberação destes voláteis, qual o hospedeiro que está sendo atacado pelos herbívoros. Isso foi demonstrado por Elzen *et al.* (1985 e 1986) com plantas de algodão, Dicke *et al.* (1990a), em plantas de feijão e Rapusas *et al.* (1996), em plantas de arroz. Portanto, ao invés desta seleção ser simplesmente ao acaso ou acidental, os voláteis liberados pelas plantas são reconhecidos por espécies de IN. Além disso, espécies de plantas que foram melhoradas geneticamente para produção comercial (como é o caso do eucalipto), talvez tenham tido enfraquecido este tipo de defesa indireta. Em algodão, por exemplo, uma comparação recente dos voláteis emitidos pelas plantas danificadas por herbívoros, mostraram que em cultivares comerciais esses voláteis foram emitidos abaixo da quantidade dos voláteis liberados por plantas de algodão selvagem (Loughrin *et al.* 1995).

Os infoquímicos são muito importantes para a comunicação dos insetos e podem ser indicadores específicos que são liberados apenas após a injúria provocada pelo herbívoro (Vet & Dicke 1992). Assim, plantas injuriadas por herbívoros aumentam, em grande quantidade, a emissão de voláteis, e IN que atacam insetos, em estágio de alimentação, utilizam essa informação para chegarem à planta, local provável para encontrar sua presa ou

hospedeiro (Vet & Dicke 1992). Além dos voláteis liberados pela planta, quando atacada pelo herbívoro, substâncias deixadas nas folhas pelo próprio herbívoro, como enzimas da saliva, fezes ou mesmo fios de seda, podem atuar como cairomônios e, também, contribuir para, ou provocar, a atração de inimigos naturais.

A injúria provocada por *T. arnobia* e a presença das lagartas causou maior atratividade do predador *P. nigrispinus* às plantas de goiaba (teste 5). Porém, quando as lagartas foram retiradas das plantas (testes 2, 3 e 4), as mesmas plantas tiveram menor preferência. Isto sugere que não é necessário, apenas, que o herbívoro injurie a planta, por tempo indeterminado, para que ela libere voláteis capazes de atrair IN, mas que o herbívoro permaneça na planta, injuriando-a e estimulando-a a liberar continuamente esses voláteis. Isso porque, pistas químicas produzidas por plantas são informações indiretas da presença de herbívoros, não sendo estas tão confiáveis, porém, as mesmas são percebidas a distâncias mais longas. Enquanto que pistas químicas produzidas por herbívoros são informações confiáveis da presença dos mesmos, apesar de serem menos detectáveis a longas distâncias (Vet & Dicke 1992). Esses mesmos autores determinam que os IN, todavia, podem combinar essas duas características vantajosas: confiabilidade e detectabilidade da informação. Quando plantas são infestadas por herbívoros, elas liberam voláteis e produzem informações confiáveis sobre a presença deles, sendo também, mais fácil sua detecção a distâncias mais longas. Os voláteis liberados por plantas como resultado de herbivoria, são excelentes para o aumento e eficiência de IN no campo, pois sua presença é um indicador de confiança da presença dos herbívoros e, em alguns casos, estes voláteis podem até mesmo informar qual a espécie de herbívoro que está presente e até mesmo o estágio de desenvolvimento do mesmo (Turlings *et al.* 1993b; Takabayashi *et al.* 1995; Du *et al.* 1996; DeMoraes *et al.* 1998).

A liberação desses voláteis induzidos por herbivoria tem um custo energético para as plantas, mas esse investimento é em prol de sua

própria defesa. Por isso, uma vez livre do ataque dos herbívoros, já que as lagartas de *T. arnobia* foram retiradas das plantas antes do início dos testes, não há motivo para as plantas continuarem liberando esses voláteis. Sabe-se que plantas gastam energia na defesa química, com produção, transporte, estocagem, prevenção de autotoxicação e liberação desses compostos químicos e que os mesmos têm que ser renovados mais frequentemente que compostos não-voláteis (Dicke & Sabelis 1989).

Os resultados encontrados neste trabalho são semelhantes aos encontrados por Vinson (1993), que testou o efeito de folhas de algodão em fêmeas do parasitóide *Campoletis sonorensis* (Ichneumonidae) de *Heliothis virescens*, sob tratamentos similares aos utilizados neste trabalho, mas em túnel de vento. A resposta do parasitóide a partes da planta de algodão foi, significativamente, maior para “folhas injuriadas + herbívoro” e “folhas injuriadas pelo herbívoro”, do que para plantas não injuriadas.

Um outro exemplo foi demonstrado por Janssen *et al.* (1999) e Venzon *et al.* (1999), onde experimentos realizados com olfatômetro para investigar o comportamento de forrageamento de predadores em plantas de pepino limpas e infestadas por ácaro-rajado, mostraram que das quatro espécies de predadores testados, *P. persimilis* e *Orius laevigatus* foram atraídos aos odores de plantas de pepino infestadas. *Neoseiulus cucumeris* não mostrou preferência quando foi oferecida a chance de escolha entre odores de plantas saudáveis e infestadas, enquanto que *I. degenerans* preferiu plantas saudáveis. Esses mesmos autores observaram com experimentos em casa de vegetação que os predadores *P. persimilis* e *O. laevigatus* quando liberados no solo no centro de um hexágono de seis plantas – metade das quais, saudáveis e a outra metade, infestadas por *T. urticae* - mostraram que tanto *P. persimilis*, como *Orius laevigatus* foram atraídos por plantas infestadas, confirmando os resultados encontrados nos testes realizados com olfatômetro.

Há uma vasta literatura sobre voláteis que são liberados pelas plantas quando as mesmas são injuriadas por herbívoros, atraindo IN para o

combate às pragas. Porém, no teste 1 que foi realizado neste experimento, no qual as plantas de eucalipto e goiaba utilizadas eram limpas, sem a presença e injúria provocada por lagartas de *T. arnobia*, observou-se que houve atração de *P. nigrispinus* às plantas, principalmente às plantas de goiaba. Isto pode estar relacionado com os odores intrínsecos produzidos pelas plantas ou por componentes visuais que podem ser importantes na atração do inseto à planta. O comportamento de insetos de hábito diurno pode ser influenciado não só pela luz, mas também pela cor, que é uma radiação refletida. Embora verde para o olho humano, a coloração de uma folha apresenta outros comprimentos de onda que os insetos provavelmente detectam mais (Cavalcanti 1995). Foi constatado que cigarrinhas do gênero *Empoasca* são muito atraídas para armadilhas adesivas amarelas e pouco para armadilhas de coloração azul, verde, preta e branca (Lara 1991). *Pieris* spp., por exemplo, é atraída, principalmente, por plantas com coloração verde-azulada. Em *Manduca sexta*, a coloração da planta hospedeira também é importante na atração, mas é o odor que determina o pouso na planta (Edwards & Written 1981). Isso demonstra que o inseto é capaz, não só de distinguir uma determinada cor, mas nuances dela. Portanto, a coloração, além da arquitetura da planta, tamanho e formato das folhas pode também ter sido fator contribuinte na atração de *P. nigrispinus* às plantas de eucalipto e goiaba limpas.

As revisões feitas a respeito das interações tritróficas enfocam, principalmente, como estas interações entre plantas e IN podem ser usadas para melhorar as práticas do controle biológico (Nordlund *et al.* 1988; Dicke *et al.* 1990b e 1993; Tumlinson *et al.* 1992, Vet & Dicke 1992; Tumlinson *et al.* 1993; Sabelis *et al.* 1998; Dicke 1998). Em todas essas revisões, a idéia expressa é que as plantas e os IN cooperam-se: as plantas auxiliam os IN facilitando o seu acesso a presa/hospedeiro e os IN livram-nas de seus herbívoros.

A preferência encontrada por predadores como *P. nigrispinus* por plantas de goiaba em relação às plantas de eucalipto, poderia ocorrer

também em campo. Plantios de eucaliptos são mais extensos que os de goiaba. Como os plantios de goiaba são restritos a áreas menores, há outras espécies de plantas ao redor desses plantios, favorecendo a permanência de um predador ou parasitóide, pois como já foi citado anteriormente, os predadores e parasitóides precisam de outras espécies de plantas que sirvam como abrigo para reprodução e como fonte alimentar alternativa (pólen e néctar). Porém, em plantios de eucalipto isso não ocorre devido às grandes áreas de plantio. Muitos membros do terceiro nível trófico não são exclusivamente carnívoros, mas também alimentam-se de vários produtos da planta, incluindo o pólen e o néctar floral (Whitman 1994; Jervis & Kidd 1996). A disponibilidade de fontes alternativas de alimentos são importante para fornecerem energia para locomoção ou vôo desses IN, além de manter alta longevidade e fecundidade para muitas espécies de IN (Taylor & Foster 1996; Baggen & Gurr 1998).

Como demonstrado ao longo deste capítulo, o IN *P. nigrispinus* foi atraído tanto por plantas de goiaba como por plantas de eucalipto, estando elas injuriadas ou não pela espécie herbívora *T. arnobia*. Entretanto, esta espécie de IN mostrou maior preferência por plantas de goiaba, principalmente quando as plantas estavam injuriadas e com a presença das lagartas de *T. arnobia*. Inimigos naturais podem encontrar suas presas/hospedeiros através de odores emitidos pelas plantas quando injuriadas pelos herbívoros. Tais odores, denominados de infoquímicos, possuem um importante papel nas teias alimentares, provocando profundas mudanças no comportamento de forrageamento de inimigos naturais. As plantas também apresentam um papel importante para a interação entre pragas e inimigos naturais, porém o controle biológico através desse sistema não depende unicamente da natureza da planta, herbívoros e inimigos naturais, mas deve-se considerar a interação entre eles. De uma forma geral, os infoquímicos (que estão relacionados diretamente com a interação citada acima) são um novo arsenal a ser explorado para o controle de pragas, mas, além de vê-los como uma arma potencial, é preciso aprofundar os conhecimentos sobre o papel que esses

voláteis possuem na estrutura das teias alimentares, e ter em mente que as interações indiretas entre os organismos podem ser tão importantes como as diretas.

5.1.6. Referências Bibliográficas

- Baggen, L.R. & Gurr, G.M. 1998.** The influence of food on *Copidosoma koehleri* (Hymenoptera: Encyrtidae), and the use of flowering plants as a habitat management tool to enhance biological control of potato moth, *Phthorimaea operculella* (Lepidoptera: Gelechiidae). *Biol. Contr.*, 11: 9-17.
- Bell, W.J. 1991.** Searching behaviour. Cambridge, s. ed. 358p.
- Birch, M.C., Svirha, P., Paine, T.D. & Miller, J.C. 1980.** Influence of chemically mediated behavior on host tree colonization by four cohabiting species of bark beetles. *J. Chem. Ecol.*, 6: 395-414.
- Cavalcanti, M.G. 1995.** *Podisus nigrispinus* (Dallas) (Heteroptera: Pentatomidae), *Thyrinteina arnobia* Stoll (Lepidoptera: Geometridae) e espécies de *Eucalyptus*: interação entre os três níveis tróficos. Viçosa: UFV. 67p. (Tese – Mestrado).
- Clausen, C.P. 1940.** *Entomophagous insects*. New York, McGraw-Hill. p. 688.
- DeMoraes, C.M., Lewis, W.J., Pare, P.W., Alborn, H.T. & Tumlinson, J.H. 1998.** Herbivore-infested plants selectively attract parasitoids. *Nature*, 393: 570-573.
- Dicke, M. 1998.** Evolution of induced indirect defense of plants. In C.D. Harvell & R. Tollrian (eds.), *Evolution of induced defenses*. Princeton, Princeton University Press. (in press).
- Dicke, M. & Sabelis, M.W. 1988a.** How plants obtain predatory mites as bodyguard. *Neth. J. Zool.*, 38: 148-165.
- Dicke, M. & Sabelis, M.W. 1988b.** Infochemical terminology: based on cost-benefit analysis rather than origin of compounds. *Funct. Ecol.*, 2: 131-139.
- Dicke, M. & Sabelis, M.W. 1989.** Does it pay plants to advertize for bodyguards?, p. 341-358. In H. Lambers *et al.* (eds.): *Causes and consequences of variation in growth rate and reciprocity of higher plants*. The Hague, The Netherlands, SBP Academic Publishing.

- Dicke, M., van Beek, T.A., Posthumus, M.A., Ben Dom, N., van Bokhoven, H. & de Groot, A.E. 1990a.** Isolation and identification of volatile kairomone that affects acarine predator-prey interactions: involvement of host plant in its production. *J. Chem. Ecol.*, 16: 381-396.
- Dicke, M., Sabelis, M.W., Takabayashi, J., Bruin, J. & Posthumus, M.A. 1990b.** Plant strategies of manipulating predator-prey interactions through allelochemicals: prospects for application in pest control. *J. Chem. Ecol.*, 16: 3091-3118.
- Dicke, M., van Baarlen, P., Wessels, R. & Dijkman, H. 1993.** Herbivory induces systematic production of plant volatiles that attract predators of the herbivore: extraction of endogenous elicitor. *J. Chem. Ecol.*, 19: 581-599.
- Du, Y.J., Poppy, G.M. & Powell, W. 1996.** Relative importance of semiochemicals from first and second trophic levels in host foraging behavior of *Aphidius ervi*. *J. Chem. Ecol.*, 22: 1591-1605.
- Edwards, P.J & Wratten, S.D. 1981.** Ecologia das interações entre insetos e plantas. São Paulo, EDUSP.
- Elzen, G.W., Williams, H.J., Bell, A.A., Stipanovic, R.D. & Vinson, S.B. 1985.** Quantification of volatile terpenes of glanded and glandless *Gossypium hirsutum* L. cultivars and lines by gas chromatography. *J. Agric. Food Chem.*, 33: 1079-1082.
- Elzen, G.W., Williams, H.J. & Vinson, S.B. 1986.** Wind tunnel flight responses by hymenopterous parasitoid *Campoletis sonorensis* to cotton cultivars and lines. *Entomol. Exp. Appl.*, 42: 285-289.
- Freitas, G.D., Oliveira, A.C., Moraes, E.J. & Barcelos, J.A.V. 1990.** Utilização do hemíptera predador *Podisus connexivus* Bergroth, 1891 (Hemiptera: Pentatomidae) para controle de lagartas desfolhadeiras de *Eucalyptus* spp., p.65. In CONGRESSO FLORESTAL BRASILEIRO, 6, São Paulo, 1990. *Anais...*São Paulo, SIF.
- Hagen, K.S., Dadd, R.H. & Reese, J. 1984.** The food of insects, p. 79-112. In C.B. Huffaker & R.L. Rabb (eds.), *Ecological entomology*. New York, J. Wiley & Sons.
- Janssen, A., Pallini, A., Venzon, M. & Sabelis, M.W. 1999.** Absence of odour-mediated avoidance of heterospecific competitors by the predatory mite *Phytoseilus persimilis*. *Entomol. Exp. Appl.*, 92: 73-82.
- Jervis, M.A. & Kidd, N.A.C. 1996.** Phytophagy, p. 375-394. In M. Jervis & N. Kidd (eds.), *Insect natural enemies: practical approaches in their study and evaluation*, London, Chapman & Hall.
- Lara, F.M. 1991.** Princípios de resistência de plantas a insetos. 2.ed. São Paulo, Ícone, 336p.

- Loughrin, J.H., Manukian, A., Heath, R.R. & Tumlinson, J.H. 1995.** Volatiles emitted by different cotton varieties damaged by feeding beet armyworm larvae. *J. Chem. Ecol.*, 21: 1217-1227.
- Mustaparta, H. 1996.** Central mechanisms of pheromone-information processing. *Chem. Senses*, 21: 269-275.
- Nordlund, D.A. & Lewis, W.J., 1976.** Terminology of chemical releasing stimuli in intraspecific and interspecific interactions. *J. Chem. Ecol.*, 2: 211-220.
- Nordlund, D.A., Lewis, W.J. & Altieri, M.A. 1988.** Influences of plant-induced allelochemicals on the host/prey selection behavior of entomophagous insects, p. 65-90. In P. Barbosa & D.K. Letourneau (eds.), Novel aspects of insect-plant interactions. New York, Wiley.
- Pallini, A. 1998.** Odour-mediated indirect interactions in arthropod food web. University of Amsterdam. 91p. (Ph.D. thesis).
- Pallini, A., Janssen, A. & Sabelis M.W. 1997.** Odour-mediated responses of phytophagous mites to conspecific and heterospecific competitors. *Oecologia*, 110: 179-185.
- Poland, T.M. & Borden, J.H. 1994.** Semiochemical-based communication in interespecific interactions between *Ips pini* (Say) and *Pityogenes knechteli* (Swaine) (Coleoptera: Scolytidae) in lodgepole pine. *Can. Entomol.*, 126: 269-276.
- Price, P.W. 1981.** Semiochemicals in evolutionary time, p. 251-79. In: D.A. Norlund, R.L. Jones & W.J. Lewis (eds), Semiochemicals - their role in pest control. New York, Wiley.
- Price, P.W. 1997.** Insect ecology. 3.ed. New York, John Wiley, 874p.
- Price, P.W., Bouton, C.E., Gross, P., Mcpherson, B.A., Thompson, J.N. & Weis, A.E. 1980.** Interactions among three trophic levels: influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11:45-65.
- Rapusas, H.R., Bottrell, D.G. & Coll, M. 1996.** Intraspecific variation in chemical attraction of rice to insect predators. *Biol. Cont.*, 6: 394-400.
- Sabelis, M.W., van Baalen, M., Bakker, F., Bruin, J., Drukker, B., Egas, M., Janssen, A., Lesna, I., Pels, B., van Rijn, P. & Scutareanu, P. 1998.** The evolution of direct and indirect plant defence against herbivorous arthropods. In H. Olf, L.K. Brown & R.H. Drent (eds.), Herbivores: between plants and predators. Oxford, Blackwell Science. (in press).
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. 1995.** Biometry. 3rd ed. New York, Freeman.

- Takabayashi, J., Takahashi, S., Dicke, M. & Posthumus, M. 1995.** Developmental stage of herbivore *Pseudaletia separata* affects production of herbivore-induced synomone by corn plants. *J. Chem. Ecol.*, 21: 273-287.
- Taylor, R.M., & Foster, W.A. 1996.** Spider nectarivory. *Am. Entomol. Summer* 1996, 82-86.
- Tumlinson, J.H., Lewis, W.J. & Vet, L.E.M. 1993.** How parasitic wasps find their hosts. *Sci. Am.*, 268: 100-106.
- Tumlinson, J.H., Turlings, T.C.J. & Lewis, W.J. 1992.** The semiochemical complexes that mediate insect parasitoid foraging. *Agric. Zool. Rev.*, 5: 221-252.
- Turlings, T.C.J., Wackers, F.L., Vet, L.E.M., Lewis, W.J. & Tumlinson, J.H. 1993b.** Learning of host-finding cues by hymenopterous parasitoids, p. 51-78. In D.R. Papaj & A.C. Lewis (eds.), *Insect learning*. New York, Chapman & Hall.
- Vet, L.E.M. & Dickie, M. 1992.** Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context. *Ann. Rev. Entomol.*, 37: 141-172.
- Venzon, M., Janssen, A. & Sabelis, M.W. 1999.** Attraction of a generalist predator towards herbivore-infested plants. *Entomol. Exp. Applic.*.
- Vinson, S.B. 1993.** Parasitoid attraction by plants, p. 29-39. In CONGRESSO BRASILEIRO DE ENTOMOLOGIA, Piracicaba, *Anais...* Piracicaba, SEB.
- Whitman, D. & Nordlund, D.A. 1994.** Plant chemicals and the location of herbivorous arthropods by their natural enemies, p. 207-248. In T.N. Ananthakrishnan (ed.), *Functional dynamics of phytophagous insects*. New Delhi, India, Oxford and IBH Publishing,
- Zanuncio, J.C., Alves, J.B., Leite, J.E.M., Nascimento, C.E. & Sartório, R.C. 1990.** Tecnologia para criação de hemípteros predadores de lagartas, p. 155. In: SIMPÓSIO DE CONTROLE BIOLÓGICO, 2, Brasília. *Resumos...* Brasília, EMBRAPA/CENARGEN.

6. Capítulo 4

6.1. Mortalidade de *Thyrinteina arnobia* em campo e em laboratório por defesa induzida de plantas

Resumo

Desenvolveu-se, em campo, um estudo com lagartas de *T. arnobia* em plantas de eucalipto e goiaba para verificar se os resultados de mortalidade dessas lagartas eram similares com os resultados obtidos em laboratório. O experimento constou de dez repetições em cada hospedeiro, sendo que para cada repetição foi utilizado um “saco” constituído de um tecido de tela fina tipo organza (tamanho de 0,70 x 0,40m). Em cada “saco” foram colocadas 30 lagartas de *T. arnobia*, sendo estes sacos presos à planta, envolvendo os galhos com folhas intactas. As leituras foram feitas a cada 72 horas. Nessas condições, a sobrevivência larval em eucalipto foi de 78,00%, significativamente diferente de goiaba que foi de 29,33%. O ciclo larval foi de 27,90 dias em goiaba e de 30,30 dias em eucalipto. Após este teste, realizado em campo, foi desenvolvido em laboratório um teste para verificar se plantas de eucalipto quando injuriadas pela herbivoria, ativam seu mecanismo de defesa. Foram utilizadas folhas de plantas de eucalipto limpas (sem terem sofrido nenhum tipo de injúria) e folhas de plantas de eucalipto injuriadas por lagartas de *T. arnobia*. Para cada tratamento foram feitas trinta repetições, sendo que, em cada repetição foi colocada uma lagarta e uma folha de um dos referidos tratamentos dentro de uma placa de petri. As leituras foram feitas diariamente. Observou-se um ciclo larval de 32,89 dias para o eucalipto infestado contra 36,39 dias para as plantas limpas, porém, com uma mortalidade larval de 30,00% em plantas injuriadas contra 10,00% para plantas limpas. O comprimento larval final foi de 3,00cm em plantas injuriadas contra 3,47 para plantas limpas. A viabilidade pupal foi de 73,33% em plantas injuriadas contra 90,00% em plantas limpas e o ciclo pupal de 9,38 dias para plantas injuriadas contra 8,04 dias para as plantas limpas. Todos esses parâmetros avaliados foram significativamente diferentes ($p < 0,05$) entre os tratamentos avaliados. Estes resultados demonstram que, quando atacadas por herbívoros, as plantas de eucalipto ativam seu mecanismo de defesa, o que afeta negativamente o desenvolvimento dos herbívoros.

Palavras-chave: Mortalidade larval, defesa induzida, eucalipto, goiaba.

Mortality of *Thyriniteina arnobia* in field and in laboratory for induced defense of plants

Abstract

It was developed in field a study with caterpillars of *T. arnobia* in eucalyptus plants and guava plants to verify if the results of mortality of those caterpillars were similar to the results obtained in laboratory. The experiment consisted of ten repetitions in each host, and for each repetition a "sack" constituted of fine screen fabric like organza was used (size of 0.70 x 0.40m). In each "sack" 30 caterpillars of *T. arnobia* were placed, to the plant, involving the branches with intact leaves. The readings were made every 72 hours. In those conditions, the larval survival in eucalyptus was of 78.00%, significantly different from guava that was of 29.33%. The larval cycle was of 27.90 days in guava and of 30.30 days in eucalyptus. After this test was accomplished in field, it was developed in laboratory a test to verify if eucalyptus plant activate its defense mechanism when reviled by the herbivory. Leaves of clean eucalyptus plants were used (without suffering any type of offense) and leaves of eucalyptus plants reviled by caterpillars of *T. arnobia*. For each treatment they were made thirty repetitions, and, in each repetition it was placed a caterpillars and a leaf inside of one of the referred treatments of a petri plate. The readings were made daily. A larval cycle of 32.89 days was observed for the infested eucalyptus against 36.39 days for the clean plants, even so, with a larval mortality of 30.00% in plants reviled against 10.00% for clean plants. The final larval length was of 3.00cm in plants reviled against 3.47 for clean plants. The pupal viability was of 73.33% in plants reviled against 90.00% in clean plants and the pupal cycle of 9.38 days for plants reviled against 8.04 days for the clean plants. All those appraised parameters were significantly different ($p < 0,05$) among the appraised treatments. These results demonstrate that, when attacked by herbivores, the eucalyptus plants activate their defense mechanism, what affects the development of the herbivores negatively.

Key Words: Larval mortality, induced defense, eucalyptus, guava.

6.1.1. Introdução

Price (1981) descreve que as plantas formam o primeiro degrau da cadeia alimentar da qual todos os demais organismos dependem. Elas produzem substâncias envolvidas em funções primárias como a respiração, fotossíntese e crescimento. Entretanto, outros compostos que, aparentemente, não estão relacionados a essas funções mas, na maioria das vezes, relacionaram-se à defesa, são conhecidos como compostos do metabolismo secundário. Esses compostos, porém, podem ter múltiplas funções envolvendo tanto a defesa da planta quanto processos metabólicos primários (Seigler & Price 1976). Pelo fato das plantas serem sésseis, a única maneira de escaparem das pressões ambientais é por meio da defesa física (dureza de tecidos, conteúdos de fibras, pilosidade, etc) ou química (toxinas, redutores de digestibilidade e compostos secundários atuando no ciclo de vida do inseto) (Price 1997).

A capacidade de produção de compostos do metabolismo secundário é determinada geneticamente, mas as plantas apresentam ampla variação nas quantidades desses compostos em diferentes estádios de vida e pressão de ataque de herbívoros (Edwards & Whitham 1981). Plantas produzem voláteis que diferem entre si quanto ao número de compostos, quantidades absolutas, proporções e tipos de compostos. Além disso, podem diferir com a espécie, tipo, parte e idade da planta, além de ser afetada pelo ambiente, pressão de ataque por herbívoros e estado fisiológico (Alborn *et al.* 1997). Os mesmos autores determinam que além disso, a produção desses compostos voláteis pode mudar devido à localização da injúria, ao grau, ao tempo e ao seu tipo. As substâncias voláteis do metabolismo secundário podem, ainda, ser liberadas em quantidades aumentadas em resposta a diferentes herbívoros.

Agrawal *et al.* (1999b) sugeriram como resistência induzida um possível mecanismo para regulação de populações de herbívoros. Uma das várias exigências para que os mecanismos reguladores atuem sobre as

populações de insetos-herbívoros, é que os mesmos prolonguem seu ataque sobre a planta e, desta forma, a planta induz compostos secundários para afetar a dinâmica da população do inseto que a está atacando (Karban 1993; Bodnaryk 1992; Agrawal *et al.*1999a). Um exemplo disso foi demonstrado por Koptur (1995), observando que plantas altas de ingá utilizavam um novo complexo de defesas, incluindo altas concentrações de fenóis, quando ausente a proteção das formigas. O estímulo da atividade enzimática com produção de substâncias induzidas ocorre em volta do tecido vegetal recém-necrosado (Alborn *et al.* 1997). As defesas agem localmente, pois fitoalexinas não são transportadas no tecido vegetal (Agrawal *et al.* 1999b).

Van Emden (1974) também comenta que substâncias secundárias não são constantes nas suas concentrações durante a vida da planta. Essas concentrações aumentam de acordo com a pressão populacional que determinada espécie de inseto exerce sobre uma planta, reduzindo tais concentrações quando a planta está sem a presença do herbívoro.

Agrawal *et al.*(1999a) também relatam que embora a capacidade de produzir compostos secundários pela planta seja determinada geneticamente, esta apresenta uma ampla variação nas quantidades de substâncias que produz em diferentes estágios de sua vida e sob diferentes pressões que os herbívoros exercem, e tal variação deve ter implicações importantes para resistir ao ataque e/ou afetar o ciclo do herbívoro.

As plantas podem se beneficiar produzindo voláteis, porém, esses voláteis podem agir de maneira diferente sobre o inseto herbívoro, dependendo da planta ou da espécie da qual se alimenta. Diferentes dietas, alimentando uma mesma espécie de lagarta, podem influenciar na permanência e/ou desenvolvimento do herbívoro em uma espécie de planta (Stamp *et al.*1991).

De uma forma geral, a resistência induzida por herbívoros em plantas é um fenômeno geral encontrado em muitas espécies de plantas, sendo esta resistência caracterizada pela redução ou desempenho dos herbívoros em

plantas atacadas, comparando com plantas sem nenhum tipo de injúria causada por inseto (Karban & Baldwin 1997) e, pelo fato dos herbívoros nem sempre serem previsíveis no tempo e espaço, e considerando-se que as defesas impõem um custo, acredita-se que as plantas usam o dano como um sinal para induzirem à resistência contra os herbívoros. Tais respostas induzidas parecem ser comuns entre uma lista muito ampla de plantas (Karban & Baldwin 1997).

A interação planta-herbívoro é bastante complexa e é imprescindível entender melhor como algumas dessas interações ocorrem, e como seus tipos de defesas funcionam para o controle da herbivoria. O objetivo deste trabalho foi avaliar a mortalidade de lagartas de *T. arnobia* em campo (comparando com os dados obtidos em laboratório – capítulo 2) sobre plantas de eucalipto e goiaba. Desta forma, poder-se-á verificar se em campo a resposta é a mesma de laboratório, demonstrando realmente se plantas de goiaba apresentam compostos químicos com ação de defesa que não favorecem o desenvolvimento de *T. arnobia*; e, se plantas de eucalipto previamente atacadas desenvolvem mecanismos de resistência induzida e, por conseguinte, verificar se agem de forma diferente sobre a população do inseto quando comparada com plantas de eucalipto que não sofreram injúrias.

6.1.2. Materiais e Métodos

6.1.2.1. Mortalidade de *T. arnobia* em campo em eucalipto e goiaba

Para a avaliação da porcentagem de mortalidade de *T. arnobia* em eucalipto e goiaba em campo, foram realizados estudos no Insetário e no Departamento de Fitotecnia, Setor de Fruticultura da Universidade Federal de Viçosa (UFV), em Viçosa, Minas Gerais.

As lagartas de *T. arnobia* utilizadas neste teste foram adquiridas conforme a metodologia de criação descrita no capítulo 2 item 2.1. Em cada repetição realizada, tanto em plantas de eucalipto, como em plantas de goiaba,

foram utilizadas 30 lagartas de *T. arnobia*, que foram colocadas dentro de sacos constituídos com um tecido de tela fina tipo organza (tamanho de 0,70 x 0,40 m, conforme descrição feita no capítulo 2 item 2.1). Foi realizado um total de 10 repetições para cada hospedeiro.

Os sacos eram presos envolvendo os galhos das plantas dos hospedeiros correspondentes (esses galhos continham folhas intactas), sendo feitas as leituras a cada 72 horas até a fase de pré-pupa. Foi observado o número de lagartas mortas em cada leitura e em cada hospedeiro, além do ciclo larval, comprimento larval, período de pré-pupa, viabilidade pupal e ciclo pupal.

A análise estatística para interpretar os resultados obtidos para este teste foi feita por ANOVA.

6.1.2.2. Mortalidade de *T. arnobia* em folhas de plantas de eucalipto previamente atacadas por *T. arnobia* versus plantas de eucalipto não atacadas

Para este estudo, lagartas de *T. arnobia* foram obtidas conforme a metodologia de criação descrita no capítulo 1, item 2.1. Estas foram separadas em laboratório, em dois grupos de 30 indivíduos para serem criadas em folhas de *Eucalyptus cloesiana* previamente atacadas (passaram-se 5 gerações consecutivas de *T. arnobia* para o início do teste) e em folhas de *Eucalyptus cloesiana* sem ataque, respectivamente, para verificar se a pressão populacional prévia induziu a planta atacada a ativar mecanismos de defesa para inibir o ataque deste inseto. As plantas utilizadas foram aproximadamente da mesma idade (1,5 anos). As lagartas de cada grupo foram individualizadas em placas de Petri (de plástico, com diâmetro = 15,0 cm e altura = 1,2 cm), recebendo uma folha da planta correspondente, com o pecíolo envolto em algodão umedecido em água destilada, para mantê-la túrgida. Diariamente, por ocasião da substituição das folhas, as placas eram limpas, retirando-se fezes e

resíduos alimentares. A partir do quinto ínstar, devido ao aumento do volume do corpo, as lagartas foram transferidas para potes plásticos individuais (capacidade de 500ml, conforme descrição no capítulo 1, item 2.1), até o início do período de pré-pupa. Foram observados os números de ínstars, duração de cada ínstar, tamanho da lagarta em cada ínstar, mortalidade das mesmas, período de pré-pupa, viabilidade pupal e ciclo pupal. Através desses parâmetros pôde-se observar se plantas de eucalipto que sofrem uma pressão de ataque anterior ativam seus mecanismos de defesa e, desta forma, interferem no desempenho da espécie de inseto que a está atacando, isto é, comparando com plantas que não sofreram ataque.

A análise estatística para interpretar os resultados obtidos neste teste foram feitas por ANOVA.

6.1.3. Resultados

Analisando-se os dados obtidos em campo com *T. arnobia* criada sobre dois hospedeiros, observa-se que houve diferença significativa ($p < 0,05$) entre os hospedeiros eucalipto e goiaba. Nesses testes, a taxa de mortalidade de lagartas de *T. arnobia* foi maior em plantas de goiaba do que em plantas de eucalipto. Isto ocorreu em todas as leituras realizadas durante o teste, sendo significativa ($p < 0,05$) de uma dieta para outra (Figura 1). A porcentagem total de sobrevivência observada foi de 78,00% em eucalipto e de 29,33% em goiaba (Figura 2).

Ocorreu também diferença significativa ($p < 0,05$) no ciclo larval, onde lagartas de *T. arnobia* tiveram seu ciclo menor quando criadas em plantas de goiaba (27,90 dias) se comparado com lagartas criadas em plantas de eucalipto (30,30 dias) (Figura 3).

Analisando-se a biologia de *T. arnobia* criada sobre duas dietas (Tabela 1), todos os parâmetros apresentaram diferença significativa ($p < 0,05$)

entre a dieta “plantas de eucalipto injuriadas por lagartas de *T. arnobia*” e “plantas de eucalipto sem injúrias (limpas)”, exceto para o parâmetro de período de pré-pupa (Tabela 1).

O ciclo larval *T. arnobia* foi menor em eucalipto previamente atacado, comparado com o eucalipto sem injúria (32,89 dias contra 36,39 dias) (Tabela 1). A mortalidade larval também foi maior em eucalipto previamente atacado, em relação à plantas de eucalipto sem ataque (30,00% contra 10,00%) (Tabela 1), apresentando maiores porcentagens de mortalidade em todos os ínstaes (Figura 5).

O comprimento de lagartas de *T. arnobia* foi maior quando criadas com folhas de plantas de eucalipto sem injúrias (3,47cm contra 3,00 cm) (Tabela 1), porém, a diferença significativa ($p < 0,05$) só foi observada no final do ciclo larval desse inseto, ou seja, no sexto ínstar, não havendo diferenças significativas nos outros ínstaes (Figura 4).

A viabilidade pupal de *T. arnobia* foi maior em plantas de eucalipto sem injúrias do que em plantas de eucalipto previamente injuriadas por lagartas de *T. arnobia* (90,00% contra 73,33%) (Tabela 1). O ciclo pupal também apresentou melhor desenvolvimento na dieta com plantas de eucalipto sem injúrias (8,04 dias contra 9,38 dias) (Tabela 1).

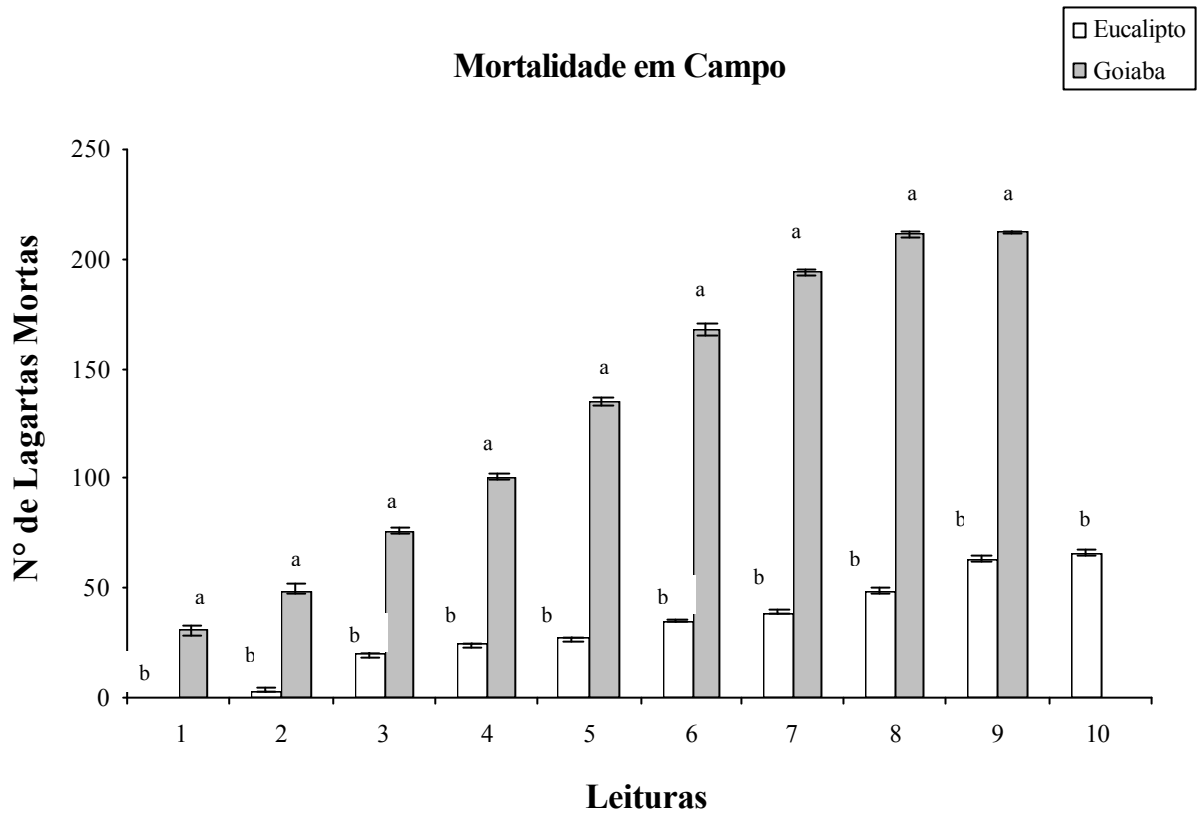


Figura 1. Número médio de lagartas mortas de *Thyrinteina arnobia* (Lepidoptera: Geometridae) em campo em plantas de eucalipto e goiaba. Médias seguidas com letras diferentes em barras duplas, diferem entre si, pelo teste F, a 5% de significância.

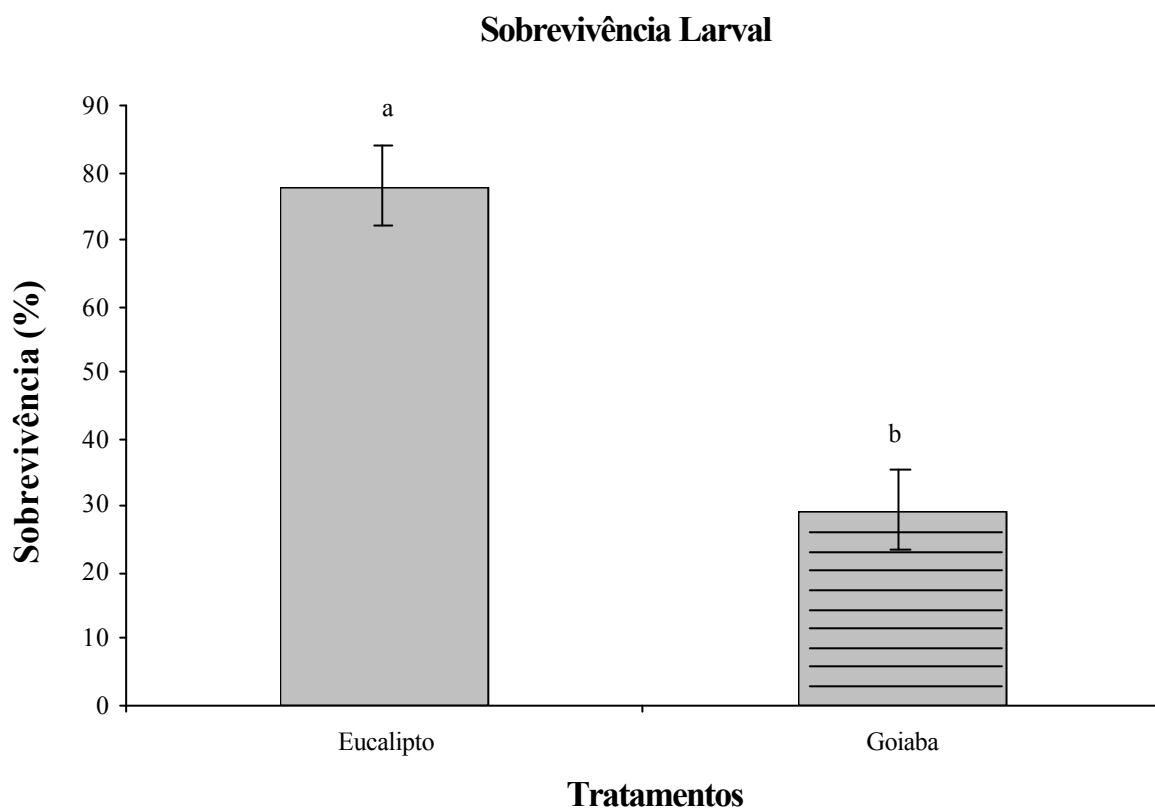


Figura 2. Sobrevivência (%) de lagartas de *Thyrinteina arnobia* (Lepidoptera: Geometridae) em plantas de eucalypto e goiaba em campo. Médias com letras diferentes, diferem entre si, pelo teste F, a 5% de significância.

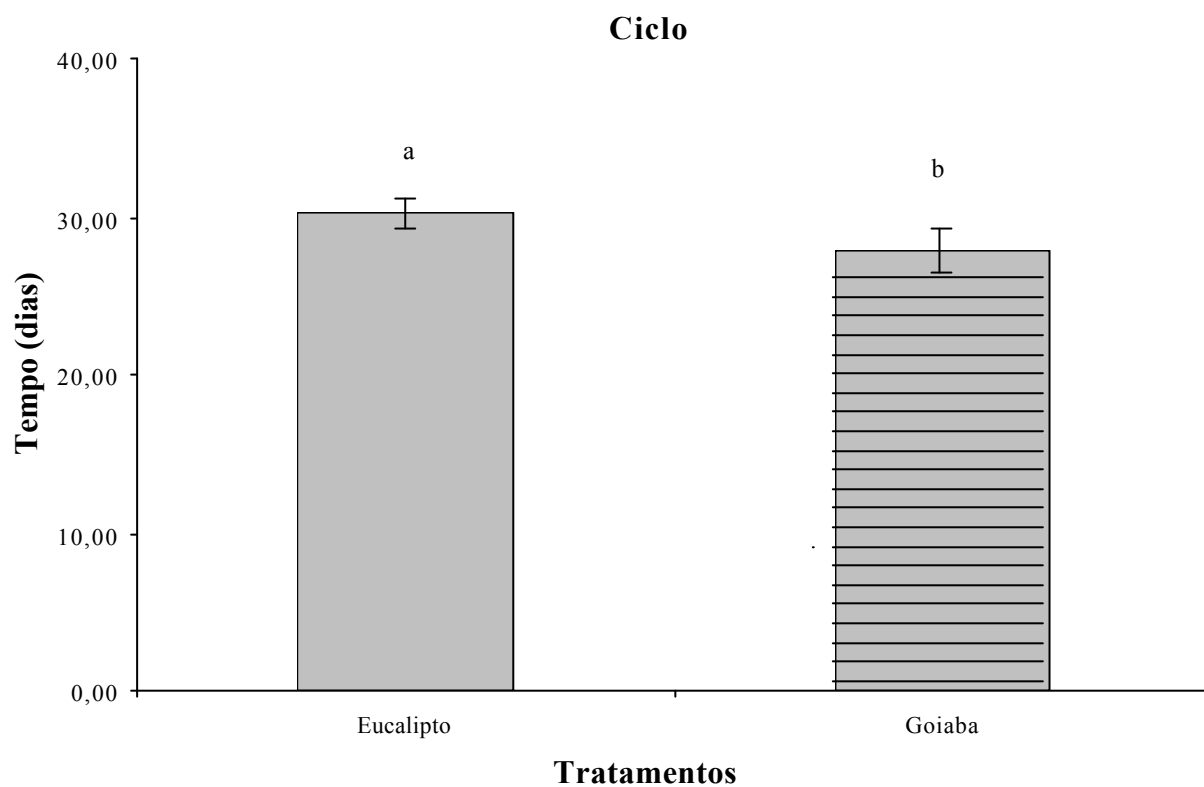


Figura 3. Duração do período larval (dias) de *Thyrinteina arnobia* (Lepidoptera: Geometridae) em plantas de eucalypto e goiaba em campo. Médias com letras diferentes, diferem entre si, pelo teste F, a 5% de significância.

Tabela 1. Aspectos biológicos de *Thyrinteina arnobia* (Lepidoptera: Geometridae) criada em *Eucalyptus cloesiana* injuriado por lagartas de *T. arnobia* versus plantas de eucalipto limpas.

Parâmetros	Eucalipto Atacado	Eucalipto Limpo
Ciclo Larval (dias)	32,89 ± 0,26 b	36,39 ± 0,47 a
Mortalidade Larval (%)	30,00 ± 0,61 a	10,00 ± 0,44 b
Comprimento da Lagarta (cm)	3,00 ± 0,35 b	3,47 ± 0,56 a
Período de Pré-pupa	2,24 ± 0,45 a	2,26 ± 0,81 a
Viabilidade Pupal (%)	73,33 ± 1,32 b	90,00 ± 1,32 a
Ciclo Pupal (dias)	9,38 ± 1,07 a	8,04 ± 0,76 b

Médias seguidas de, pelo menos, uma mesma letra nas linhas, não diferem entre si, pelo teste F, a 5% de significância.

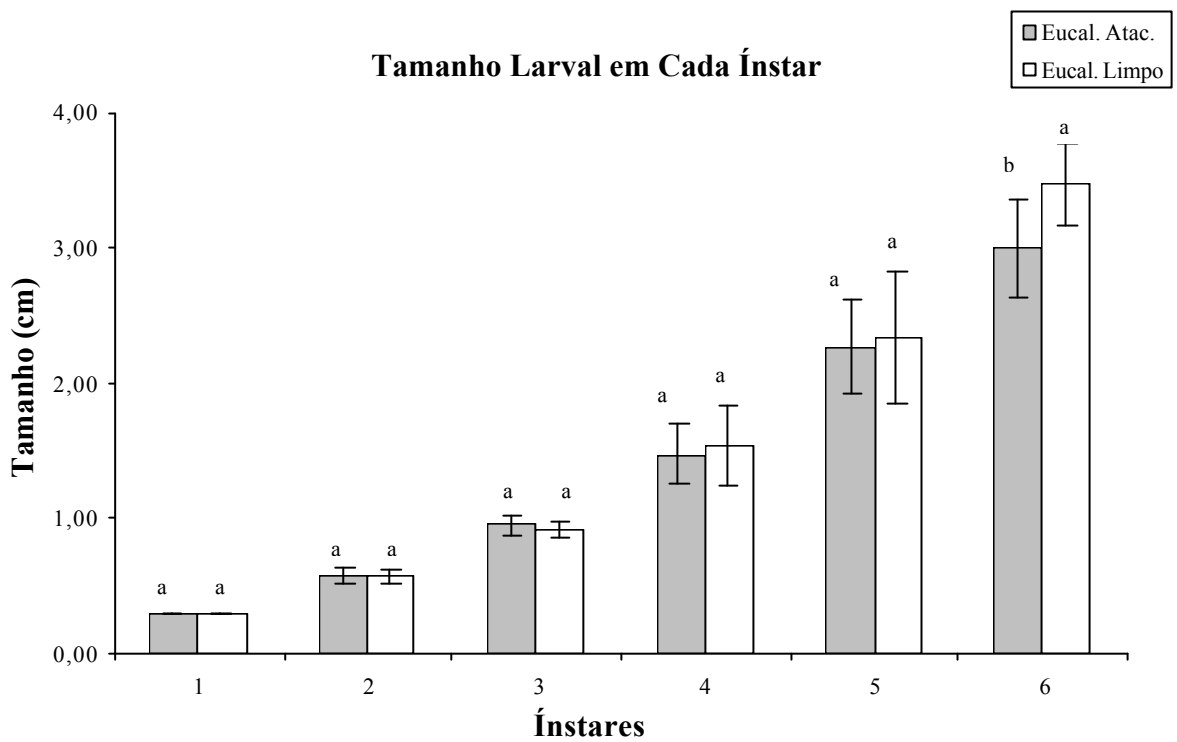


Figura 4. Tamanho de lagartas por ínstar de *Thyrinteina arnobia* (Lepidoptera: Geometridae) criadas em folhas de plantas de eucalipto injuriadas por *T. arnobia* versus plantas de eucalipto não atacadas (limpas). Médias seguidas de, pelo menos, uma mesma letra, não diferem entre si, pelo teste F, a 5% de significância.

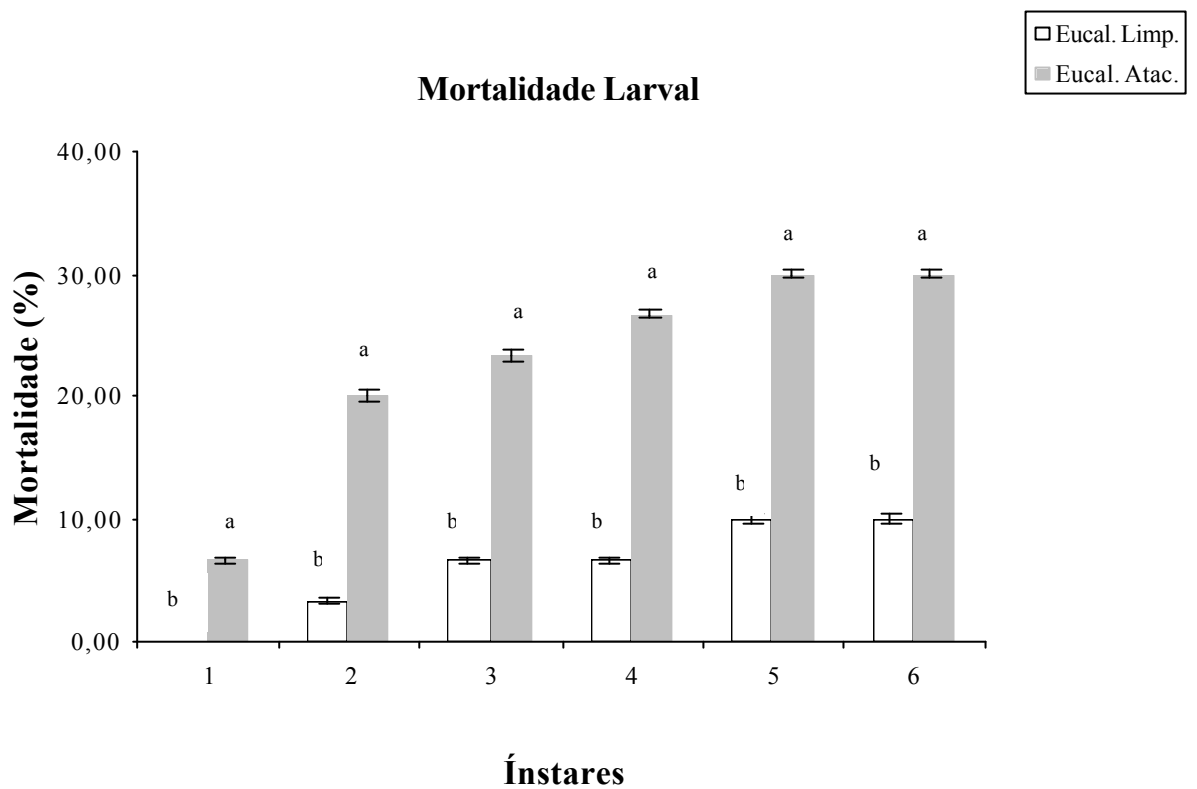


Figura 5. Mortalidade larval de *Thyrinteina arnobia* (Lepidoptera: Geometridae) em cada instar criadas em folhas de plantas de eucalipto injuriada por *T. arnobia* versus plantas de eucalipto não atacadas (limpas). Médias seguidas de letras diferentes em barras duplas, diferem entre si, pelo teste F, a 5% de significância.

6.1.4. Discussão

Os resultados do presente estudo mostram que lagartas de *T. arnobia* quando criadas em campo, no seu hospedeiro de origem (goiaba) e em eucalipto apresentam resultados semelhantes aos encontrados em experimentos de laboratório (capítulo 2). Isto é, em campo ocorreu uma mortalidade de 70,77% em plantas de goiaba e de 12,00% em plantas de eucalipto contra 75,00% em plantas de goiaba, e 12,50% em plantas de eucalipto quando criadas em laboratório. O ciclo larval foi de 30,30 dias em plantas de eucalipto e de 27,90 dias em plantas de goiaba, em campo, contra 31,37 dias em plantas de eucalipto e 29,07 dias em plantas de goiaba em laboratório. Isto demonstra que goiaba não é um bom hospedeiro para *T. arnobia* e possivelmente seu mecanismo de defesa está interferindo negativamente na performance desse inseto, mesmo apresentando um ciclo larval menor neste hospedeiro. Santos *et al.* (2000) mostraram resultados semelhantes em laboratório para o ciclo larval de *T. arnobia* criadas em plantas de eucalipto e goiaba. Isto levaria a crer que este hospedeiro de origem seria o melhor hospedeiro para desenvolvimento e manutenção da população desse herbívoro, porém, o mesmo poderia estar fugindo de tal hospedeiro para plantios de eucalipto porque: a) em plantios de eucalipto as áreas são extensas, havendo uma maior disponibilidade de alimento para o estabelecimento dessa população (Anjos *et al.* 1986); e b) como em monoculturas se reduz intensamente a riqueza faunística e se simplifica a flora (Altieri *et al.* 1988 e 1978; Lutzemberger 1978; Solomon 1980), esse herbívoro pode ter migrado de seu hospedeiro de origem para outros hospedeiros como eucalipto para fugirem da pressão que IN exercem sobre sua população, pois, como observado no capítulo 3, estes IN foram mais eficientes na procura por herbívoros em plantas de goiaba do que em plantas de eucalipto.

Porém, outros parâmetros podem estar relacionados com a adaptação desse herbívoro em plantios de eucalipto. Como observado nos

resultados, a mortalidade larval em campo também foi alta em plantas de goiaba (70,77%), sendo semelhante aos resultados encontrados em laboratório (75,00%) (capítulo 2). Isto demonstra que plantas de goiaba possuem em sua estrutura mecanismos de defesa que desfavorecem o estabelecimento e desenvolvimento desse herbívoro e, para fugir dessa pressão, provavelmente migrou para outros hospedeiros como o eucalipto, adaptando-se a este novo hospedeiro, mesmo este apresentando em sua estrutura compostos químicos, tais como óleos essenciais e taninos, que são considerados potentes anti-herbívoros (Fox & Macauley 1977; Panizzi & Parra 1991). Porém, aparentemente esse herbívoro está suplantando este tipo de defesa química, pois consegue estabelecer suas populações nesse hospedeiro (70,77% de mortalidade larval em plantas de goiaba contra 12,00% de mortalidade em plantas de eucalipto).

Isto só afirma o que Maurício e Rausher (1997) demonstraram em seu trabalho, que defesas químicas das plantas atuam como repelentes e reduzem a digestibilidade de insetos herbívoros, além de afetar a sua performance no hospedeiro e seu desenvolvimento na população atual, bem como nas próximas gerações. Porém, os herbívoros procuram quebrar os mecanismos de defesa das plantas procurando outros hospedeiros que não vão, aparentemente, afetar sua performance.

Todos os testes realizados neste trabalho mostraram que plantas de eucalipto, pelo menos as da espécie estudada, são susceptíveis ao ataque de herbívoros quando comparadas com o seu hospedeiro de origem (goiaba) (capítulos 2, 3 e 4). Porém, realizando testes que comparam plantas de eucalipto que foram injuriadas por lagartas de *T. arnobia* durante cinco gerações consecutivas com plantas da mesma espécie sem injúria (limpas), observou-se que a herbivoria foliar nas plantas de eucalipto resultou em respostas de defesa induzida pelo ataque prévio, afetando o desenvolvimento do herbívoro. As respostas das plantas, após a herbivoria (mortalidade larval de 30,00% em plantas injuriadas contra 10,00% em plantas sem injúria e

viabilidade pupal de 73,33% em plantas injuriadas contra 90,00% em plantas sem injúria), fornecem informações sobre os mecanismos responsáveis pela resistência aos herbívoros e são a medida mais comum da indução. As demonstrações de resistência induzida são menos comuns, e são necessárias para inferir o modo dos efeitos subseqüentes na performance do herbívoro na planta. Os efeitos da indução na aptidão da planta são quase completamente ausentes, porém afetam a biologia do inseto (Karban 1986 e 1993; Brown 1988; Baldwin *et al.* 1990; Karban & Baldwin 1997; Baldwin 1998). Vários estudos demonstram que a qualidade da dieta alimentar tem efeitos significativos sobre o desempenho biótico de insetos. Santos *et al.* (1989) mostraram que pupas de fêmeas e de machos de *Eustema sericea* Schaus (Lepidoptera: Notodontidae) provenientes de lagartas alimentadas com folhas de *Colubrina rufa* (Rhamnaceae) foram, respectivamente, 239 e 298% mais pesadas que aquelas provenientes de lagartas alimentadas com folhas de *Grevillea robusta* (Proteaceae). Estudos sobre viabilidade de percevejos predadores em criação massal em laboratório revelam que determinados tipos de presas alternativas, dietas artificiais e suplementação alimentar influem de maneira significativa no desenvolvimento biológico dos indivíduos, quando se compara a criação dos mesmos em substratos distintos (Zanuncio *et al.* 1997 e 1998; Assis Jr. *et al.* 1998).

Apesar de não ter-se encontrado trabalhos com plantas injuriadas ou não para uma mesma espécie de inseto, vários trabalhos têm mostrado que a qualidade do alimento afeta a biologia do herbívoro, e esta qualidade também está relacionada com os compostos químicos que as plantas apresentam em sua estrutura e, que quando injuriadas por herbivoria, estas plantas, como um sistema de defesa, ativam essas substâncias químicas para afetar o desempenho dos herbívoros nas mesmas. A resistência induzida é uma mudança na planta que reduz a preferência ou performance de herbívoros que atacam posteriormente (Baldwin 1991).

As interações entre herbívoros e plantas há muito são vistas como antagônicas, com cada participante tendo a capacidade para afetar a seleção do outro (McNaughton *et al.* 1997). Respostas das plantas para herbivoria são vistas como uma estratégia de defesa quase onipresente que, em algumas circunstâncias, provavelmente é adaptável. Porém, as complexidades dos efeitos de herbívoros em plantas e vice-versa ainda estão sendo estudadas. A dificuldade desses estudos aumentam com o fato de que as respostas induzidas correspondem ao grau de ataque do herbívoro e são diferentes entre plantas.

No decorrer deste trabalho observou-se que a mortalidade de *T. arnobia* foi maior em plantas de goiaba do que em plantas de eucalipto e, quando plantas de eucalipto são injuriadas por alguma espécie de herbívoro, estas plantas tem o seu sistema de defesa induzido para combater as populações posteriores de tal herbívoro. As respostas induzidas à herbivoria podem reduzir diretamente a preferência ou a performance dos herbívoros. A indução de defesas contra os herbívoros é também freqüentemente acompanhada pela indução dos voláteis que atraem IN para as plantas, podendo também fazer com que os adultos destes herbívoros procurem ovipositar em plantas que não sofreram ataque, e isso pode afetar a dinâmica populacional do herbívoro em campo. Além disso, uma diminuição na qualidade do alimento pode também fazer com que os herbívoros reduzam sua alimentação nas plantas e, desta forma, fiquem mais vulneráveis a predação pelos IN nessas plantas. O presente estudo fornece evidências para o benefício da indução de defesa de plantas por herbivoria, demonstrando que as respostas induzidas podem realmente exercer uma pressão negativa sobre a população de herbívoros em plantios de eucalipto.

6.1.5. Referências Bibliográficas

- Agrawal, A.A., Kobayashi, C. & Thaler, J.S. 1999a.** Influence of prey availability and induced host-plant resistance on omnivory by western flower thrips. *Ecology*, 80: 518-523.
- Agrawal, A.A., Strauss, S.Y. & Stout, M.J. 1999b.** Effects of induced responses and tolerance to herbivory on male and female fitness components of annual wild radish plants. *Evolution*.
- Alborn, H.T., Turlings, T.C.J., Jones, T.H. Stenhagen, G., Loughrin, J.H. & Tumlinson, J.H. 1997.** An elicitor of plant volatiles from beet armyworm oral secretion. *Science*, 276: 945-949.
- Altieri, M.A. 1988.** A ecologia dos herbívoros tropicais em ecossistemas de policultivo, p. 69. In: SIMPÓSIO INTERNACIONAL SOBRE ECOLOGIA EVOLUTIVA DE HERBÍVOROS TROPICAIS, 1, Campinas. *Anais...* Campinas, UNICAMP.
- Altieri, M.A., Francis, C.A. & Van. Schoonhoven, A. 1978.** A review of insect prevalence in maize (*Zea mays* L.) and bean (*Phaseolus vulgaris* L.) polycultural systems. *Field Crops Research*, 1: 33-49.
- Assis Jr., S.L., Zanuncio, T.V., Santos, G.P. & Zanuncio, J.C. 1998.** Efeito da suplementação de folhas de *Eucalyptus urophylla* no desenvolvimento e reprodução do predador *Supputius cincticeps* (Stal) (Heteroptera: Pentatomidae). *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil*, 27: 245-253.
- Anjos, N.; Santos, G.P.; Zanuncio, J.C. 1986.** Pragas do eucalipto e seu controle. *Informe Agropecuário*, 12: 50-58.
- Baldwin, I.T. 1991.** Damage-induced alkaloids in wild tobacco, p. 47-69 In D.W. Tallamy & M.J. Raupp, (eds.), *Phytochemical induction by herbivores*. New York, Wiley.
- Baldwin, I.T. 1998.** Jasmonate-induced responses are costly but benefit plants under attack in native populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 95: 8113-8118.
- Baldwin, I.T., Sims, C.L. & Kean, S.E. 1990.** The reproductive consequences associated with inducible alkaloidal responses in wild tobacco. *Ecology*, 71: 252-262.
- Bodnaryk, R.P. 1992.** Effects of wounding on glucosinolates in the cotyledons of oilseed rape and mustard. *Phytochemistry*, 31: 2671-2677.
- Brown, D.G. 1988.** The cost of plant defense: an experimental analysis with inducible proteinase inhibitors in tomato. *Oecologia*, 76: 467-470.

- Edwards, P.J. & Written, S.D. 1981.** Ecologia das interações entre insetos e plantas. São Paulo, E.P.U., 71p.
- Fox, L.R. & Macauley, B.J. 1977.** Insect grazing on *Eucalyptus* in response to variation in leaf tannins and nitrogen. *Oecologia*, Berlin, 29: 145-162.
- Karban, R. 1986.** Induced resistance against spider mites in cotton: field verification. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 42: 239-242.
- Karban, R. 1993.** Costs and benefits of induced resistance and plant density for a native shrub, *Gossypium thurberi*. *Ecology*, 74: 9-19.
- Karban, R. & Baldwin, I.T. 1997.** Induced responses to herbivory. Chicago, Univ. of Chicago Press.
- Koptur, S. 1985.** Alternative defenses against herbivores in *Inga* (Fabaceae: Mimosoideae) over an elevational gradient. *Ecology*, 66: 1639-1650.
- Mauricio, R. & Rausher, M.D. 1997.** Variation in the defense strategies of plants: are resistance and tolerance mutually exclusive? *Ecology*, 78: 1301-1311.
- McNaughton, S.J., Banyikwa, F.F. & McNaughton, M.M. 1997.** Promotion of the cycling of diet-enhancing nutrients by African grazers. *Science*, 278: 1798-1800.
- Panizzi, A.R. & Parra, J.R.P. 1991.** Ecologia nutricional de insetos e suas aplicações no manejo de pragas. São Paulo, Manole, 391 p.
- Price, P.W. 1997.** *Insect ecology*. 3rd. ed. New York, John Wiley, 874p.
- Price, P.W. 1981.** Semiochemicals in evolutionary time, p. 251-79. In D.A. Norlund, R.L. Jones & W.J. Lewis (eds.), *Semiochemicals - their role in pest control*. New York, Wiley.
- Santos, G.P., Anjos, N. & Zanuncio, J.C. 1989.** Biologia de *Eustema sericea* Schaus, 1922 (Lepidoptera: Notodontidae), desfolhadora de sobrasil, *Colubrina rufa* (Rhamnaceae). *Anais da Sociedade Entomológica do Brasil*, 18: 247-256.
- Santos, G.P., Zanuncio, T.V. & Zanuncio, J.C. 2000.** Desenvolvimento de *Thyrintina arnobia* Stoll (Lepidoptera: Geometridae) em folhas de *Eucalyptus urophylla* e *Psidium guajava*. *An. Soc. Entomol. Brasil*, 29: 13-22.
- Seigler, D. & Price, P.W. 1976.** Secondary compounds in plants: primary functions. *Amer. Natur.*, 110: 101-105.
- Stamp, N.E., Erskine, T. & Paradise, C.J. 1991.** Effects of rutin-fed caterpillars on an invertebrate predator depend on temperature. *Oecologia*, 88: 289-295.
- Solomon, M.E. 1980.** Dinâmica de populações. São Paulo, E.P.U., 78p.

- Van Emdem, H.F. & Williams, G.F. 1974.** Insect stability and diversity in agro-ecosystems. *Ann. Rev. Entomol.*, 19: 455-475.
- Zanuncio, T.V., Torres, J.B., Zanuncio, J.C. & Santos, G.P. 1988.** Ciclo de vida e reprodução de *Podisus distinctus* (Stal) (Heteroptera: Pentatomidae) alimentado com dois tipos de presas. *Revista Brasileira de Entomologia*, 41: 335-337.
- Zanuncio, J.C., Díaz, J.L.S., Zanuncio, T.V. & Santos, G.P. 1997.** Incremento en el peso de ninfas y adultos de *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae) alimentados com dois tipos de larva. *Rev. Biol. Trop.*, 44: 241-245.

7. Conclusões Gerais

A taxa intrínseca de crescimento (r_m), mostra que *T. arnobia* apresenta melhor desenvolvimento em plantas de eucalipto do que no seu hospedeiro de origem (goiaba), mesmo apresentando um ciclo larval menor quando criada em folhas de goiaba. Porém, através dos outros parâmetros avaliados, tais como, número total de ovos/fêmea, número total de lagartas e, principalmente, a mortalidade larval, foi maior em plantas de goiaba, tanto no laboratório como no campo, o que mostra que plantas de eucalipto são aptas para o desenvolvimento e manutenção desse herbívoro (capítulo 2). A mortalidade larval foi maior em plantas de goiaba do que nas plantas de eucalipto. Porém, quando as plantas de eucalipto estão injuriadas por herbivoria, demonstram uma certa resistência às populações futuras de herbívoros que a venham atacar, afetando negativamente a sua biologia (capítulo 4).

As plantas também utilizam suas defesas químicas para atrair IN. Com o predador *P. nigrispinus*, observou-se que o mesmo procura (prefere) mais plantas de goiaba (hospedeiro nativo) do que plantas de eucalipto (hospedeiro exótico), principalmente quando estavam sendo atacadas por lagartas de *T. arnobia*. Mesmo quando as plantas não eram injuriadas, este predador preferiu plantas de goiaba a plantas de eucalipto. Por ser uma espécie exótica, e mesmo liberando odores para atração de IN, talvez este predador não consiga distinguir esses odores de atração tão bem como em plantas de goiaba que são nativas (capítulo 3).

De acordo com os resultados apresentados nesse trabalho, é possível concluir que, as plantas de goiaba (nativa da América Tropical) não é um hospedeiro adequado para o desenvolvimento e estabelecimento de populações de *T. arnobia*, devido à defesas químicas diretas (que agem diretamente sobre o herbívoro) ou indiretas (que atraem IN para predarem herbívoros). Por outro lado, *T. arnobia* vem, aparentemente, se

desenvolvendo, adaptando-se e mantendo suas populações em plantios de eucalipto. De uma forma ou outra, os herbívoros vêm conseguindo quebrar as barreiras de defesa das plantas em eucalipto, ao contrário com plantas de goiaba, onde esses herbívoros têm maior dificuldade em se estabelecer.