



unesp

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"
Campus de Botucatu



EFEITOS TIPO BOTTOM-UP E TOP-DOWN EM UM SISTEMA
TRITRÓFICO FORMADO POR *Ricinus communis* L.
(EUPHORBIACEAE), *Spodoptera frugiperda* (LEPIDOPTERA:
NOCTUIDAE) E SEUS INIMIGOS NATURAIS

PAULA ROBERTA DE SIBIO

Tese apresentada ao Instituto de
Biociências, Campus de Botucatu, UNESP,
para obtenção do título de Doutor no
Programa de Pós-Graduação em Ciências
Biológicas (Botânica), Área de
Concentração: Morfologia e Diversidade
Vegetal.

BOTUCATU – SP

-2012-



unesp

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"
Campus de Botucatu



**UNESP – UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
CAMPUS DE BOTUCATU
INSTITUTO DE BIOCIÊNCIAS**

**EFEITOS TIPO BOTTOM-UP E TOP-DOWN EM UM
SISTEMA TRITRÓFICO FORMADO POR *Ricinus communis* L.
(EUPHORBIACEAE), *Spodoptera frugiperda* (LEPIDOPTERA:
NOCTUIDAE) E SEUS INIMIGOS NATURAIS**

PAULA ROBERTA DE SIBIO

PROF. DR. MARCELO NOGUEIRA ROSSI

ORIENTADOR

Tese apresentada ao Instituto de Biociências, Campus de Botucatu, UNESP, para obtenção do título de Doutor no Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Botânica), Área de Concentração: Morfologia e Diversidade Vegetal.

BOTUCATU – SP

- 2012 -

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO DE AQUIS. E TRAT. DA INFORMAÇÃO
DIVISÃO TÉCNICA DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - CAMPUS DE BOTUCATU - UNESP
BIBLIOTECÁRIA RESPONSÁVEL: **ROSEMEIRE APARECIDA VICENTE**

De Sibio, Paula Roberta.

Efeitos tipo bottom-up e top-down em um sistema tritrófico formado por *Ricinus communis* L. (Euphorbiaceae), *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) e seus inimigos naturais/ Paula Roberta De Sibio. Botucatu : [s.n.], 2012

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências de Botucatu.

Orientador: Marcelo Nogueira Rossi

Capes: 20303033

1. Botânica. 2. Ecologia vegetal. 3. Euphorbiaceae. 4. Lepidoptera. 5. Relação inseto-planta. 6. Mamona.

Palavras-chave: Efeitos bottom-up e top-down; Herbivoria; Interação inseto-planta; Mamona; Parasitóides; *Podisus*.

Gratidão à

Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP)
Processo 09/50937-3

pelo auxílio financeiro para o desenvolvimento do projeto de pesquisa.

Dedico

Aos meus pais, Antônio Roberto e Maria Inês

e a minha irmã Maria Teresa, em agradecimento ao incentivo

e compreensão durante toda a minha vida.

Ofereço

Aos meus avós Abílio e Maria,

Antonio (in memorian) e Tereza (in memorian)

e ao tio Cláudio.

Agradecimentos

Ao Prof. Dr. Marcelo Nogueira Rossi pela orientação, pela enorme paciência, amizade e exemplo profissional.

A todos os professores do Departamento de Botânica.

Aos funcionários do Departamento de Botânica, em especial à secretária Maria Helena Godoy, e aos técnicos: Auro Pires, Inara Regiane Moreira Coneglian, José Eduardo Costa e Kleber Alexandre Campos, sempre pacientes e prontos para ajudar no que fosse preciso.

Aos funcionários da pós-graduação sempre muito pacientes e "quebrando galinhos" no que fosse possível.

Aos Professores do Departamento de Bioestatística: Dra. Cláudia Pio, Dr. Luciano Barbosa, Dra. Luzia Aparecida Trinca, Dr. Paulo Fernando de Arruda Mancera, Dr. Rogério Antônio de Oliveira pela ajuda nas dúvidas estatísticas.

Ao Prof. Dr. José Roberto Postali Parra e a técnica Neide Graciano Zério por me receberem no Laboratório de Biologia de Insetos, Esalq, Piracicaba, para que eu pudesse aprender técnicas de criação de insetos.

Ao Prof. Dr. José Cola Zanuncio e ao Dr. Rosenilson Pinto pela doação dos primeiros percevejos (*Podisus*) e besouros (*Tenebrio*) para o início da criação de manutenção.

Ao Prof. Dr. Marcos Gomes Nogueira pelo empréstimo do Estereomicroscópio Trinocular e ao Danilo Naliato por me ajudar com as medições dos parasitóides.

Aos amigos: Clívia Carolina Fiorilo Possobom, Daniel Baron, Felipe Giroto, Jaqueline Malagutti Corsato, Juliana Iassia, Juliana de Fazzio, Leticia Souto, Luís Paulo Benetti Mantoan, Maria Gorete Teixeira, Sergio Akira Adachi, Thaís Ribeiro Carboni, Talita Silveira Amador, Tatiana Marquini Machado e Yve Canaveze, obrigada pela convivência e amizade.

À amiga de departamento, carona-laboratório, Juliana Cichinato de Oliveira, obrigada pelos papos e principalmente com a ajuda para cuidar dos meus "bichinhos".

Às queridas amigas de laboratório: Débora Kestring Klein e a Gabi, Lígia Maria da Silva Rodrigues, Maria Carolina de Carvalho Ricardo e a Isa, Maristela Leiva e a Camila, muito

obrigada por todos esses anos de amizade, convivência, paciência, ajudas, conselhos, risadas, se não fossem vocês tudo seria mais difícil.

Às amigas queridas, Carol Guerreiro, Carol Batista, Élen Cruz, Eliriane Jamas, Érica Léles, Everly Saraiva, Gilsara Alves, Letícia Gushi, Natália Tamburine, Roberta Protetti muito obrigada pela amizade, estamos um tantinho distantes ultimamente, mas nunca me esqueço de vocês!!!

Ao pessoal da Clínica Médica, Camila Corrêa, Corina Corrêa, Damiana Pierine, Dani Tomaz, Fernanda Fontes, Keize Nagamati, Loreta Casquel, Miriane Oliveira, Regiane Olimpio, Tamara Ferreira, obrigada pela amizade e companhia nos almoços na copa da experimental.

A todos os amigos da Água Nova, minha segunda família, obrigada pelos finais de semana animados, pelas festas e todo apoio.

À minha família que esteve sempre presente, em especial Vó Maria, Vô Abílio e ao tio Cláudio, obrigada por me emprestarem um pedacinho de terra para o cultivo das mamonas de um dos meus experimentos, pela ajuda no cultivo e manutenção das minhas mamoninhas, obrigada por todo apoio e carinho.

Ao Wilker Régis Orfeu "xuxu", agradeço por todo o seu amor, respeito, amizade e principalmente pela paciência, por entender o meu estresse nos momentos de relatórios, qualificação, redação da tese, obrigada por estar sempre ao meu lado, por fazer parte da minha vida.

E as pessoas mais importantes na minha vida, minha base, Mãe, Pai e Maria Teresa, por estarem sempre ao meu lado, obrigada pelas imensas ajudas com os meus "bichinhos", principalmente nos finais de semana e feriados... se não fossem vocês eu não chegaria até aqui.... Obrigada por tudo !!!

A Deus, que me permitiu passar por mais essa etapa na minha vida.

"Há um tempo em que é preciso abandonar as roupas usadas, que já tem a forma do nosso corpo e esquecer os caminhos que nos levam sempre aos mesmos lugares. É o tempo da travessia; e se não ousarmos fazê-la, teremos ficado, para sempre, à margem de nós mesmos."

Fernando Teixeira de Andrade

"Aqueles que passam por nós, não vão sós, não nos deixam sós. Deixam um pouco de si, levam um pouco de nós."

Antoine de Saint-Exupéry

SUMÁRIO

<i>Introdução Geral</i>	01
<i>Objetivos Gerais</i>	11
<i>Referências Bibliográficas</i>	12

CAPÍTULO 1

Efeito da herbivoria e da qualidade da planta na produção de óleo e de néctar em nectários extraflorais em *Ricinus communis* L. (Euphorbiaceae)

<i>Resumo</i>	21
<i>Abstract</i>	22
<i>Introdução</i>	23
<i>Materiais e Métodos</i>	25
<i>Resultados</i>	35
<i>Discussão</i>	42
<i>Referências Bibliográficas</i>	45

CAPÍTULO 2

Efeito cascata em um sistema tritrófico: influência da qualidade da planta no desempenho do inseto herbívoro *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) e seus inimigos naturais *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae) e *Trichogramma pretiosum* (Hymenoptera: Trichogrammatidae)

<i>Resumo</i>	51
<i>Abstract</i>	53
<i>Introdução</i>	54
<i>Materiais e Métodos</i>	56
<i>Resultados</i>	66
<i>Discussão</i>	80
<i>Referências Bibliográficas</i>	84
<i>Considerações finais</i>	88

Introdução

Geral

Introdução Geral

1. Qualidade da planta em interações tritróficas

As relações tróficas entre insetos e plantas são fundamentais para a evolução dos dois grupos, pois 26% da biota é constituída de insetos herbívoros e 22% de plantas (Strong, 1984). Segundo Price (2002), 90% de toda a energia nos sistemas terrestres é fixada autotroficamente pelas plantas e quase toda a fauna terrestre depende desta produção, seja diretamente como alimento, abrigo ou micro-habitat, ou indiretamente quando predadores e parasitas se utilizam do segundo nível trófico (i.e., herbívoros) (Del-Claro, 2009).

Os insetos herbívoros podem interferir no desempenho da planta, removendo nutrientes, reduzindo a área de captura de luz, aumentando a incidência de patógenos e até mesmo causando a sua morte (Dirzo & Dominguez, 1995). No entanto, as plantas possuem características físicas, morfológicas e químicas que lhes conferem proteção e que podem alterar o comportamento dos insetos e interferir na sua biologia (Coley & Barone, 1996).

As plantas possuem diversos mecanismos de defesa contra insetos herbívoros, essas defesas podem ser constitutivas ou induzidas (Melo & Silva-Filho, 2002). A defesa induzida somente é expressa após a injúria, atuando diretamente sobre os insetos herbívoros ou em seus inimigos naturais. Este último caso é conhecido como defesa induzida indireta, quando uma planta libera compostos voláteis, ou ocorrem alterações em caracteres morfológicos, que atraem seus inimigos naturais, como predadores e parasitóides (Gadd *et al.*, 2001; Karban, 2011). Já a defesa constitutiva não depende da presença de herbívoros, ela é expressa de modo contínuo. Segundo Karban & Baldwin (1997), os componentes da defesa constitutiva das plantas são compostos químicos e estruturas morfológicas que podem dificultar o acesso dos herbívoros às plantas, podendo afetar alguns parâmetros do ciclo biológico, como o desenvolvimento e a reprodução dos insetos, e essa defesa pode ser indireta quando, por exemplo, as plantas possuem nectários que atraem inimigos naturais (Heil, 2001).

Sabe-se que as populações de insetos freqüentemente apresentam flutuações em tamanho, e este fato tem gerado diversas especulações sobre quais fatores limitam o tamanho destas populações, principalmente em insetos que apresentam herbivoria. Hairston *et al.* (1960) argumentaram que como os herbívoros raramente consomem todos os recursos disponíveis, suas populações devem ser limitadas pelos inimigos naturais, e não pela abundância de recursos. No entanto, atualmente já é bem conhecido que as populações de

insetos herbívoros podem ser limitadas tanto pelo tipo de recurso disponível (forças do tipo ‘bottom-up’), como pela ação de inimigos naturais (forças do tipo ‘top-down’) (Roininem *et al.*, 1996; Hunter *et al.*, 1997; Stiling & Rossi, 1997; Turlings & Benrey, 1998; Walker *et al.*, 2008). Assim, o sucesso no desenvolvimento dos insetos herbívoros está diretamente relacionado à qualidade nutricional das plantas utilizadas como recursos, sendo um exemplo importante de força do tipo bottom-up em cadeias tróficas (Price, 1992; Crawley, 1996; Stiling & Rossi, 1997; Stiling, 1999).

Considerando que tanto os macronutrientes como os micronutrientes são distribuídos de forma não uniforme entre as plantas, ou mesmo dentro de uma mesma planta, os insetos herbívoros são diferentemente adaptados a explorar as plantas hospedeiras, onde apenas uma parte do recurso disponível é geralmente utilizada como alimento (Strauss & Zangerl, 2002). A combinação do modo de alimentação e diferenças nutricionais entre plantas e partes das plantas implica que dificilmente os insetos herbívoros apresentarão um tempo de desenvolvimento exatamente igual, mesmo em casos de grande especialização entre a planta hospedeira e o inseto herbívoro. Conseqüentemente, tal variabilidade de desenvolvimento é agente causador de heterogeneidade no desenvolvimento e desempenho dos herbívoros, com conseqüências diretas na dinâmica da cadeia trófica (Jolivet, 1998; Herrera & Pellmyr, 2002). A qualidade nutricional do solo pode causar pequenas diferenças no estado nutricional das plantas, acarretando mudanças nos níveis populacionais dos insetos herbívoros (Raven, 1996). Desta forma, a qualidade da planta hospedeira pode comprometer a fecundidade, o desenvolvimento e a longevidade dos insetos herbívoros, tanto em escala individual como populacional (Awmack & Leather, 2002; Herrera & Pellmyr, 2002).

Em particular, a heterogeneidade na qualidade nutricional das plantas pode afetar significativamente o tamanho corporal dos insetos herbívoros (Price, 1992; Teder & Tammaru, 2002; Kagata *et al.*, 2005). Em contrapartida, o tamanho corporal de um inseto adulto é freqüentemente um bom indicador dos parâmetros de história de vida (i.e., fecundidade, longevidade e sobrevivência), com implicações diretas para a dinâmica populacional (Nylin & Gotthard, 1998; Awmack & Leather, 2002). Em muitos insetos herbívoros a fecundidade está correlacionada com as medidas de tamanho, como por exemplo, peso da pupa ou do adulto e medições como o tamanho da tíbia (Awmack & Leather, 2002).

O termo “qualidade da planta” refere-se aos componentes da planta hospedeira que afetam positiva ou negativamente o desempenho de insetos herbívoros e seus inimigos

naturais, como os níveis de carbono, nitrogênio e compostos de defesa (Awmack & Leather, 2002). Efeitos positivos na densidade ou desempenho dos insetos herbívoros (i.e., fecundidade, crescimento, desenvolvimento e sobrevivência) podem ocorrer quando a planta recebe dosagens adicionais de nitrogênio (Cisneros & Godfrey, 2001). Mattson & Scriber (1987) consideram o nitrogênio e a água como importantes mediadores nas relações de herbivoria; o nitrogênio é considerado o nutriente mais limitante em termos de crescimento das plantas, sendo necessário em maiores quantidades. Esse elemento representa de 1,3 a 6,0 % da massa seca da planta e é um constituinte essencial de todos os organismos (Marschner, 1995). Aproximadamente 80 a 90% do nitrogênio vegetal estão sob a forma de proteínas, definindo o estado nutricional das plantas.

Além de interferir de forma significativa no desempenho dos insetos herbívoros, a variação da qualidade nutricional das plantas também afeta o terceiro nível trófico, ou seja, os parasitóides e os predadores (Moon & Stiling, 2002; Teder & Tammaru, 2002; Hunter, 2003; Kagata *et al.*, 2005). Lill *et al.* (2002) demonstraram que as taxas de parasitismo em diversas espécies de Lepidoptera ocorrentes em sistemas florestais do Canadá são fortemente dependentes da planta hospedeira. Os dados analisados por Lill *et al.* (2002) fornecem importantes evidências de que a variação na qualidade nutricional das plantas é determinante para a ecologia populacional dos parasitóides. Por exemplo, plantas de qualidade nutricional inferior afetam de forma adversa o crescimento e desenvolvimento de insetos herbívoros, os quais, por sua vez, afetam o desempenho de seus inimigos naturais (Kagata *et al.*, 2005). Além disso, o longo tempo de desenvolvimento dos insetos herbívoros, associado à baixa qualidade nutricional das plantas, deve aumentar suas chances de exposição aos parasitóides (Benrey & Denno, 1997; Lill & Marquis, 2001; Awmack & Leather, 2002; Cornelissen & Stiling, 2006).

2. Parasitóides, predadores e a resposta funcional

Os parasitóides são insetos que requerem e se alimentam de apenas um animal durante suas vidas, vivendo como larvas dentro ou sobre os hospedeiros, os quais são necessariamente levados à morte (Gullan & Cranston, 2000). Entretanto, durante a fase adulta, podem ser responsáveis pela morte de vários hospedeiros, pois depositam ovos dentro, sobre ou próximos dos hospedeiros (Price, 1997). Eles ocorrem em diferentes grupos de insetos, particularmente nas ordens Diptera e Hymenoptera (Godfray, 1994). Os parasitóides possuem

grande importância biológica e ecológica por participarem de mais de 50% das cadeias alimentares terrestres (LaSalle & Gauld, 1991), e estima-se que representam 10% ou mais de todas as espécies do mundo (Begon *et al.*, 2007). Além disso, os parasitóides também possuem destacada importância econômica, pois inúmeras espécies têm sido estudadas e utilizadas em programas de controle biológico de pragas (ex. DeBach & Rosen, 1991; Ives & Hochberg, 2000).

Predadores típicos são principalmente animais que consomem outros organismos, levando-os à morte, influenciando significativamente a dinâmica populacional (Stiling, 1999; Molles, 2002). Portanto, a atuação dos predadores no controle ou regulação populacional das presas leva em consideração a relação entre a densidade de presas e o número de presas atacadas, aspecto fundamental na dinâmica predador-presa (O'Neil, 1990; Turchin, 2003). Assim, um aumento na disponibilidade de presas pode levar a um aumento de consumo pelo predador por unidade de tempo, uma vez que as oportunidades de encontro e ataque serão maiores, até sua saciação. Dependendo do predador, da presa e das condições ambientais, a taxa de predação em relação à densidade de presas pode originar três tipos básicos de curvas de resposta, chamadas de resposta funcional. O conceito de resposta funcional foi originalmente introduzido por Solomon (1949) e desenvolvido posteriormente por Holling (1959).

A resposta funcional é definida como a mudança na taxa de captura de presas por um predador, com a mudança na densidade de presas. Três tipos básicos de resposta funcional foram definidos por Holling (1959, 1961). Na resposta funcional do tipo I, o número de presas capturadas pelo predador aumenta linearmente com o aumento na densidade de presas. Na resposta funcional do tipo II, o número de presas capturadas pelo predador aumenta, mas com uma taxa de captura decrescente com o aumento da densidade de presas, gerando uma resposta curvilínea, que atinge uma assíntota na parte superior. A resposta do tipo III é também conhecida como resposta sigmóide, e nela o número de presas capturadas por predador por unidade de tempo aumenta de forma acelerada dentro de um determinado limite de densidade de presas. A partir deste ponto, o tempo de manuseio da presa e/ou a saciação dos predadores promovem o declínio no número de presas capturadas por predador em função do aumento da densidade de presas, até que uma assíntota superior seja atingida. Este último tipo de resposta funcional é o único que pode produzir mortalidade dependente da densidade na ausência de resposta numérica (Holling, 1959, 1961; Hassell, 2000; Turchin, 2003). Os componentes básicos que definem a resposta funcional são: o tempo em que o predador e a

presa interagem, a taxa de ataque do predador (a) e o tempo de manipulação da presa, ou tempo de manuseio ($HT = Handling Time$) (Holling, 1961; Tostowaryk, 1972; Coll & Ridgway, 1995).

A resposta funcional é geralmente empregada para avaliar o potencial de determinado inimigo natural em controlar e/ou regular a densidade populacional de sua presa, e tal efeito pode ser investigado em diversas situações, como falta ou excesso de presas, em ambiente natural, protegido ou controlado (laboratório). Fatores como temperatura, tipo de presa, e presença de fonte alimentar alternativa, também podem influenciar diretamente a resposta funcional (De Clercq *et al.*, 2000; Menezes *et al.*, 2005). Outro fator que deve influenciar o tipo de resposta funcional é a qualidade do recurso (planta) oferecido às presas, uma vez que deve afetar a quantidade de presas consumidas pelo predador por unidade de tempo (taxa de ataque), bem como o tempo de manuseio de cada presa. Este efeito tipo bottom-up tem implicações diretas na cadeia trófica, pois interfere na eficiência dos predadores. No entanto, pouco se sabe sobre os efeitos da qualidade da planta nos padrões de resposta funcional em interações predador-presa. Portanto, mais estudos em condições experimentais, tanto no laboratório como no campo, são necessários para avaliar os efeitos da qualidade do recurso na resposta funcional e, conseqüentemente, na cadeia trófica.

3. A família Euphorbiaceae e *Ricinus communis* L.

A família Euphorbiaceae Juss. é uma das maiores das Angiospermas, compreende aproximadamente 290 gêneros e 7.500 espécies distribuídas por todo o mundo, principalmente nas regiões tropicais e subtropicais (Cronquist, 1981; Barroso *et al.*, 1991), e cerca de 70 gêneros e 1.000 espécies são encontradas no Brasil (Barroso *et al.*, 1991, Souza & Lorenzi, 2005). Segundo Webster (1994) são reconhecidas cinco subfamílias, Phyllanthoideae, Oldfieldioideae, Acalyphoideae, Crotonoideae e Euphorbioideae, sendo que as duas primeiras apresentam dois óvulos por lóculo, e as outras três um único óvulo por lóculo. De acordo com APG II (2003), Euphorbiaceae está inserida na ordem Malpighiales e é representada por indivíduos que apresentam somente um óvulo por lóculo; com isso, Phyllanthoideae foi reorganizada em Phyllanthaceae, e Oldfieldioideae em Picrodendraceae.

Dentre as Euphorbiaceae, ocorrem muitas plantas reconhecidas pelo grande interesse econômico, tais como *Manihot esculenta*, *Hevea brasiliensis* e *Ricinus communis*, além de numerosas espécies ornamentais (Souza & Lorenzi, 2005). Além do uso industrial das

borrachas naturais, as Euphorbiaceae destacam-se economicamente pela produção de óleos que apresentam diversos usos na indústria de tintas, plásticos, plastificantes, sabões duros, sabões têxteis, fibras sintéticas, pigmentos para tecidos, perfumes, batons, cosméticos, papel, fertilizantes, ou como lubrificante de motores de alta rotação e turbinas de aviões a jato, especialmente os extraídos de espécies do gênero *Ricinus* L. (Braga, 1976).

Ricinus communis L. é uma espécie invasora encontrada em todas as regiões do país, sendo a espécie responsável pela produção do óleo de rícino (Souza & Lorenzi, 2005). Geralmente é caracterizada como de porte arbustivo (\approx 2m de altura) (Baker *et al.*, 1978), e é conhecida popularmente pelas seguintes sinónimas: Mamona, Mamoneira, Carrapateira, Rícino, Bafureira, Figueira do Inferno, Palma-Christi e Palma-de-Cristo (Rodrigues *et al.*, 2002). A mamoneira é nativa do continente africano, possivelmente da Etiópia, e apresenta seis subespécies e 25 variedades botânicas, além de diversos cultivares comerciais em todo o mundo (Savy-Filho *et al.*, 1999). Suas folhas são alternas, palmatiformes, medindo geralmente de 15 a 30 centímetros de diâmetro, podendo alcançar 40 centímetros. A mamoneira é comumente encontrada em ambientes perturbados, crescendo em áreas abandonadas, normalmente no início de estágios sucessionais (Beltrão, 2004).

Com relação à importância econômica, as folhas da mamona podem servir de alimento para o bicho-da-seda; a haste, além da celulose para a fabricação de papel, pode fornecer matéria-prima para tecidos grosseiros; já a torta, proveniente do esmagamento das sementes, é utilizada como adubo orgânico possuindo, também, efeito nematicida (Embrapa, 2007). Por se tratar de uma planta com capacidade de produzir satisfatoriamente bem sob condições de baixa precipitação pluvial, apresenta-se como boa alternativa para o semiárido brasileiro (Azevedo *et al.*, 2001). O cultivo de *R. comunis* tem crescido consideravelmente no Brasil devido, principalmente, a produção de biodiesel (Beltrão, 2004).

O óleo de mamona contém 90% de ácido graxo ricinoléico, o que lhe confere características singulares e versáteis, possibilitando uma ampla gama de utilização industrial, com a vantagem de ser um produto renovável e barato (Azevedo *et al.*, 1997; Freire, 2001). O óleo pode ser empregado, por exemplo, na manufatura de muitos cosméticos e diferentes tipos de drogas farmacêuticas. Apesar de sua importância comercial e propriedades medicinais, existem poucos estudos sobre a mamona dentro de um contexto ecológico (Santo, 2007). Mesmo sendo uma planta rústica, com grande capacidade de adaptação a todas as regiões do Brasil, a mamoneira, ao contrário do que se acredita, é bastante afetada por vários microorganismos, tais como fungos, bactérias e vírus, que podem causar prejuízos

econômicos. Além disso, esta planta também é atacada por insetos, como alguns lepidópteros e homópteros, e pouco se sabe sobre a influência destes insetos na produção de óleos, conhecimento este relevante dentro de um contexto ecológico, econômico e social.

3.1 *Ricinus communis*: herbívoros associados e seus inimigos naturais

Espécies de lepidópteros têm sido relatadas em associação à cultura da mamona no Brasil. Entre essas espécies, estão os noctuídeos *Spodoptera frugiperda* (Smith) (Lepidoptera: Noctuidae), *S. ornithogalli*, *S. marima* e *Agrotis ipsilon* (Ferraz, 1991; Viana, 1991; Batista *et al.*, 1996, Ribeiro & Costa, 2008), e os esfingídeos *Rothschildia jacobaeae* e *Erinnyis ello* (Gallo *et al.*, 2002; Ribeiro & Costa, 2008). Algumas espécies de lagartas pertencentes ao gênero *Spodoptera* alimentam-se das folhas da mamoneira podendo causar desfolha total (Lakshminarayana, 2005). Em geral, as lagartas de *Spodoptera* são de coloração marrom ou parda, medindo em torno de 40 mm de comprimento, quando totalmente desenvolvidas. As mariposas medem de 39 a 45 mm de envergadura apresentando asas com coloração parda ou amarela, com dimorfismo sexual (Gallo *et al.*, 2002).

Spodoptera frugiperda (Lepidoptera: Noctuidae), também conhecida como lagarta do cartucho, é uma das mais importantes pragas da cultura do milho no Brasil (Gallo *et al.*, 2002). Segundo Rassini (2002), esta praga também pode causar danos às seguintes culturas: alfafa, alface, algodão, amendoim, arroz, arroz irrigado, batata, cana-de-açúcar, feijão, mamona, milho, pastagens, pimentão, soja, sorgo e trigo. Os ovos são depositados em massa e em camadas, na face superior das folhas, cobertos por escamas de coloração acinzentada; as lagartas apresentam coloração variando de parda a escura, ou verde até quase preta. Apresentam três linhas longitudinais branco-amareladas na parte dorsal e cinco pares de falsas pernas. Desenvolvem-se em seis instares e apresentam sutura adfrontal não chegando ao vértice da cabeça. As pupas são de coloração marrom avermelhada e se localizam no solo, e os adultos são mariposas com cerca de 35mm de envergadura, com asas anteriores pardo-escuras e as posteriores acinzentadas, sendo que nos machos as asas anteriores apresentam manchas acinzentadas. O período de incubação dos ovos é de cerca de quatro dias, e em média o estágio larval tem duração de dois dias para cada instar. O período pupal é de 10 dias e a longevidade dos adultos é de 15 dias (Gallo *et al.*, 2002).

Dentre alguns insetos inimigos naturais de *S. frugiperda*, destacam-se os parasitóides, principalmente os parasitóides de ovos, que são considerados importantes agentes reguladores

das populações do hospedeiro (Cruz, 1995; Figueiredo *et al.*, 1999). Entre estes, destaca-se a espécie *Telenomus remus* (Hymenoptera: Scelionidae), que apresenta alta capacidade de dispersão e de busca pelo hospedeiro, sendo viável para uso em programas de manejo integrado de *S. frugiperda* (Cruz, 1995; Figueiredo *et al.*, 1999). Além dos parasitóides, muitas lagartas de lepidópteros da família Noctuidae servem de alimento para espécies do gênero *Podisus*, que apresentam hábito generalista e são encontrados em diferentes ecossistemas (Zanuncio *et al.*, 1996; Oliveira *et al.*, 1999; Mohaghegh *et al.*, 2001). Existem estudos que investigam a predação de lagartas de *Spodoptera* por predadores sugadores como *Podisus*. Por exemplo, De Clercq *et al.* (2000), estudando a predação de *S. exigua* por *Podisus nigrispinus* (Dallas) (Heteroptera: Pentatomidae), utilizando plantas de berinjela, pimentão e tomate, constataram repostas funcionais dos tipos II e III, dependendo da planta hospedeira utilizada. Mohaghegh *et al.* (2001), estudando a predação por *P. maculiventris* e *P. nigrispinus* em lagartas de *S. exigua*, comparando o desempenho da resposta funcional em três diferentes temperaturas (18, 23 e 27 °C), mostraram que houve maior taxa de predação por ambas espécies em temperatura mais elevada (27 °C). Estudos de resposta funcional entre *P. nigrispinus* e *Spodoptera* são relativamente fáceis de conduzir, pois estes insetos são facilmente criados em laboratório (Oliveira *et al.*, 2004; Zanuncio *et al.*, 2001), fornecendo um modelo apropriado para estudos de interação predador-presa em condições controladas.

Podisus nigrispinus pertence à subfamília Asopinae, família Pentatomidae (Hemiptera: Heteroptera). Estes percevejos predadores são encontrados praticamente em todo o território nacional e são muito utilizados no controle de lagartas desfolhadoras. O ciclo de vida de *P. nigrispinus* inclui fase de ovo, ninfa (cinco estádios) e a fase adulta. Ninfas (exceto as de 1º estádio) e adultos atacam principalmente insetos das ordens Lepidoptera, Coleoptera e Hymenoptera (Pires *et al.*, 2009). Devido à adequabilidade do sistema, estudos focados na dinâmica *Spodoptera-Podisus* são promissores, justamente pela possibilidade de manipulação experimental, em que as forças do tipo bottom-up e top-down podem ser investigadas e quantificadas apropriadamente, gerando informações importantes dentro de um contexto de ecologia trófica.

3.2 Nectários extraflorais e *Ricinus communis*

Os nectários são glândulas especializadas em exportar açúcares. Estão presentes em inúmeras espécies de plantas, tanto dicotiledôneas como monocotiledôneas. São classificados como floral quando situados na estrutura da flor e extrafloral quando localizados nas partes vegetativas da planta (Shuel, 1992). Nectários extraflorais (NEFs) são glândulas secretoras de néctar não envolvidas diretamente com a polinização (Fiala & Maschwitz, 1991; Del-Claro *et al.*, 1996). Estas estruturas podem ocorrer em todas as partes aéreas da planta e associadas a órgãos reprodutivos (Keeler & Kaul, 1984; Morellato & Oliveira, 1994). O néctar extrafloral é uma substância rica em açúcares, aminoácidos, vitaminas, água e outros compostos orgânicos (Baker *et al.*, 1978). É, portanto, um valioso recurso alimentar para muitos artrópodes (Oliveira & Brandão, 1991; Ruhren & Handel, 1999).

A mamoneira possui nectários extraflorais que estão distribuídos por todo o pecíolo e folhas. Cada folha possui aproximadamente de 3 a 7 nectários. Eles possuem pedicelo curto e extremidade achatada, normalmente com 2 mm de comprimento. Sua estrutura é composta de uma camada epidermal, possuindo sistema vascular e cavidades contendo antocianina (Baker *et al.*, 1978). O néctar extrafloral de mamoneira é basicamente composto de seiva do floema modificada com pequena contribuição de fluídos do xilema. A composição do açúcar do néctar extrafloral da mamona é similar à observada em outras plantas nectaríferas, com os açúcares compreendendo 97% da matéria seca do néctar, sendo a sacarose, glicose e frutose os principais açúcares presentes (Baker *et al.*, 1978).

Existem evidências de que a herbivoria por *Spodoptera* pode causar aumento na produção de néctar em nectários extraflorais de *R. communis*, caracterizando um efeito tipo ‘top-down’ na cadeia trófica (Herrera & Pellmyr, 2002). Wäckers *et al.* (2001), investigando o efeito da alimentação de *Spodoptera littoralis* (Boisd.) sobre a produção de néctar dos nectários extraflorais em plantas de mamona, notaram que com o consumo das lagartas a produção de néctar aumentou. Tal constatação tem importantes implicações na cadeia trófica, uma vez que inimigos naturais podem ser atraídos com mais intensidade pelas plantas com maiores quantidades de néctar, o que acarretaria num aumento da mortalidade do inseto herbívoro (Heil *et al.*, 2000; Ness, 2003; Pulice & Packer, 2008). No entanto, é possível que plantas com diferentes níveis de nutrição apresentem diferenças na quantidade de néctar produzido. Além disso, sabe-se que plantas com diferenças na qualidade nutricional afetam diferentemente a taxa de consumo dos insetos herbívoros (Hunter, 2003; Kagata *et al.*, 2005).

Portanto, plantas com diferentes níveis de nutrição podem responder de forma diferente, no que diz respeito à produção de néctar, quando submetidas à herbivoria. Mas pouco se sabe sobre o efeito destas variáveis (nutrição x ataque por herbívoros) na produção de néctar em nectários extraflorais.

Objetivos gerais

O presente estudo teve como objetivo estudar efeitos tipo bottom-up e top-down em um sistema tritrófico, formado por plantas de *R. communis*, o inseto herbívoro *S. frugiperda* e inimigos naturais, como o predador *P. nigrispinus* e parasitóides de ovos. Foi investigado se o consumo foliar pelo herbívoro, associado a diferenças na qualidade da planta, interferia na produção de óleos e de néctar em nectários extraflorais. Também foi estudado se a qualidade da planta afetava o desempenho dos insetos herbívoros e seus inimigos naturais, interferindo na intensidade de predação e parasitismo.

Objetivos específicos

- 1) Investigar se a produção de óleos e de néctar em nectários extraflorais nas plantas de *R. communis* varia em função da qualidade da planta após consumo por *S. frugiperda*.
- 2) Verificar se a qualidade das plantas de *R. communis* interfere no desenvolvimento de *S. frugiperda* e do predador *P. nigrispinus*.
- 3) Examinar se a taxa de predação é intensificada quando os predadores são alimentados por lagartas provenientes de plantas mais bem nutridas, interferindo na força de interação, estimada através de ajustes de modelos de resposta funcional e investigação da resposta numérica.
- 4) Investigar se a intensidade de parasitismo e o tamanho corporal dos parasitóides de ovos de *S. frugiperda*, em condições de campo, são maiores quando provenientes de mariposas que se alimentaram de plantas de melhor qualidade nutricional durante o estágio imaturo.

4. Referências Bibliográficas

- APG II (2003) An update of the angiosperm phylogeny group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **141**, 399-436.
- Awmack, C.S. & Leather, S.R. (2002) Host plant quality and fecundity in herbivorous insects. *Annual Review of Entomology*, **47**, 817-844.
- Azevedo, D.M.P., Beltrão, N.E.M., Lima, E.F. & Batista, F.A.S. (1997) *Efeito da População de Plantas nos Rendimentos da Mamoneira*. Campina Grande, Embrapa- CNPA (Comunicado Técnico, 54).
- Azevedo, D.M.P., Nóbrega, L.B., Lima, E.F., Batista, F.A.S. & Beltrão, N.E.M. (2001) Manejo cultural, In: Azevedo, D.M.P & Lima, E.F (eds.). *O Agronegócio da Mamona no Brasil*. Campina Grande, Embrapa Informação Tecnológica, pp. 121-160.
- Baker, D.A., Hall, J.L. & Thorpe, J.R. (1978) A study of the extrafloral nectaries of *Ricinus communis*. *New Phytologist*, **81**, 129-137.
- Barroso, G.M., Peixoto, A.L., Costa, C.G., Ichaso, C.L.F., Guimarães, E.F. & Lima, H.C. (1991) *Sistemática de Angiospermas do Brasil*. Imprensa Universitária, Viçosa.
- Batista, F.A.S., Lima, E.F., Soares, J.J. & Azevedo, D.M.P. (1996) *Doenças e Pragas da Mamoneira (Ricinus communis L.) e seu Controle*. Campina Grande, EMBRAPA-CNPA (Circular Técnica, 21).
- Begon, M., Townsend, C.R. & Harper, J.L. (2007) *Ecologia: de Indivíduos a Ecossistemas*. Artimed, Porto Alegre.
- Beltrão, N. E. M. (2004) *A Cadeia da Mamona no Brasil, com Ênfase para o Segmento “Pesquisa e Desenvolvimento”*: Estado da Arte, Demandas de Pesquisa e Ações Necessárias para o Desenvolvimento. Campina Grande, Embrapa (Documentos, 129).
- Benrey, B. & Denno, R.F. (1997) The slow-growth-high-mortality hypothesis: a test using the cabbage butterfly. *Ecology*, **78**, 987-999.
- Braga, R. (1976) *Plantas do Nordeste Especialmente do Ceará*. Imprensa Oficial, 3a edição, Fortaleza.
- Cisneros, J. J. & Godfrey, L. D. (2001) Midseason pest status of the cotton aphid (Homoptera: Aphididae) in California cotton: is nitrogen a key factor? *Environmental Entomology*, **30**, 501-510.

- Coley, P.D. & Barone, J.A. (1996) Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **27**, 305-335.
- Coll, M. & Ridgway, R.L. (1995) Functional and numerical responses of *Orius insidiosus* (Heteroptera: Anthocoridae) to its prey in different vegetable crops. *Annals of the Entomology Society of America*, **88**, 732-738.
- Cornelissen, T. & Stiling, P. (2006) Does low nutritional quality act as a plant defence? An experimental test of the slow-growth, high-mortality hypothesis. *Ecological Entomology*, **31**, 32-40.
- Crawley, M.J. (1996) *Plant Ecology*. Blackwell Science, Oxford, UK.
- Cronquist, A. (1981) *An Integrated System of Classification of Flowering Plants*. Columbia University Press, New York.
- Cruz, I. (1995) A lagarta-do-cartucho na cultura do milho. Sete Lagoas: EMBRAPA – CNPMS, (Circular Técnica Número 21). 45p.
- DeBach, P. & Rosen, D. (1991) *Biological Control by Natural Enemies*. Cambridge, Cambridge University Press.
- De Clercq, P., Mohaghegh, J. & Tirry, L. (2000) Effect of host plant on the functional response of the predator *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae). *Biological Control*, **18**, 65-70.
- Del-Claro, K., Berto, V. & Réu, W. (1996) Effect of herbivore deterrence by ants increase fruit set in an extrafloral nectary plant, *Qualea multiflora* (Vochysiaceae). *Journal of Tropical Ecology*, **12**, 887-892.
- Del-Claro K. & Torezan-Silingardi H. (2009) Insect-plant interactions: new pathways to a better comprehension of ecological communities in Neotropical savannas. *Neotropical Entomology*, **38**, 159-164.
- Dirzo, R. & Domínguez, C.A. (1995) Plant-herbivore interactions in Mesoamerican tropical dry forests. In: Bullock, S.H., Medina, E. & Mooney, H.A. (eds.). *Seasonally Dry Tropical Forests*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp. 304-325.
- Embrapa(2007)<<http://sistemasdeproducao.cnptia.embrapa.br/FontesHTML/Mamona/SistemaProducaoMamona/principais.htm>> Acesso : Dezembro 2008.
- Ferraz, J.M.G. (1991) *Estudos Bioecológicos de Spodoptera frugiperda (Abbot e Smith, 1797) (Lepidoptera: Noctuidae) como subsídio ao manejo de integrado de pragas na cultura do milho*. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, São Paulo.

- Fiala, B. & Maschwitz, U. (1991) Extrafloral nectaries in the genus *Macaranga* (Euphorbiaceae) in Malaysia: comparative studies of their possible significance as predispositions for myrmecophytism. *Biological Journal of the Linnean Society*, **44**, 287-305.
- Figueiredo, M.L.C., Cruz, I. & Della-Lucia, T.M.C. (1999) Controle Integrado de *Spodoptera frugiperda* (Smith & Abbott) utilizando-se o parasitóide *Telenomus remus* (Nixon). *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, **34**, 1975-1982.
- Freire, R.M.M. (2001) Ricinoquímica, In: Azevedo, D.M.P. & Lima, E.F. (eds.). *O Agronegócio da Mamona no Brasil*. Campina Grande, Embrapa-Informação Tecnológica, pp. 295-335.
- Gadd, M.E., Young, T.P. & Palmer, T.M. (2001) Effects of simulated shoot and leaf herbivory on vegetative growth and plant defense in *Acacia drepanolobium*. *Oikos*, **92**, 515–521.
- Gallo, D., Nakano, O., Silveira Neto, S., Carvalho, R.P.L., Batista, G.C., Berti Filho, E., Parra, J.R.P., Zucchi, R.A., Alves, S.B., Vendramim, J.D., Marchini, L.C., Lopes, J.R.S. & Omoto, C. (2002) *Entomologia Agrícola*. FEALQ, Piracicaba.
- Godfray, H. C. J. (1994) *Parasitoids: Behavioral and Evolutionary Ecology*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Gullan, P. J. & Cranston, P. S. (2000) *The Insects: an Outline of Entomology*. Blackwell Science, Oxford, UK.
- Hairston, N.G., Smith, F.E. & Slobodkin, L.B. (1960) Community structure, population control and competition. *American Naturalist*, **94**, 421-425.
- Hassell, M.P. (2000) *The Spatial and Temporal Dynamics of Host-Parasitoid Interactions*. Oxford University Press, Oxford.
- Heil, M., Fiala, B., Baumann, B. & Linsenmair, K.E. (2000) Temporal, spatial and biotic variations in extrafloral nectar secretion by *Macaranga tanarius*. *Functional Ecology*, **14**, 749-757.
- Heil, M., T. Koch, A. Hilpert, B. Fiala, W. Boland, & Linsenmair, K. E. (2001) Extrafloral nectar production of the ant-associated plant, *Macaranga tanarius*, is an induced, indirect, defensive response elicited by jasmonic acid. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **98**, 1083–1088.
- Herrera, C.M. & Pellmyr, O. (2002) *Plant-Animal Interactions: An Evolutionary Approach*. Blackwell Publishing, Oxford, UK.

- Holling, C.S. (1959) The components of predation as revealed by a study of small mammal predation of the European sawfly. *Canadian Entomologist*, **91**, 293-320.
- Holling, C.S. (1961) Principles of insect predation. *Annual Review of Entomology*, **6**, 163-182.
- Hunter, M.D., Varley, G.C. & Gradwell, G.R. (1997) Estimating the relative roles of top-down and bottom-up forces on insect herbivore populations: a classic study revisited. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **94**, 9176-9181.
- Hunter, M.D. (2003) Effects of plant quality on the population ecology of parasitoids. *Agricultural and Forest Entomology*, **5**, 1-8.
- Ives, A.R. & Hochberg, M.E. (2000) Conclusions: debating parasitoid population biology over the next twenty years, In: Hochberg, M.E. & Ives, A.R. (eds.). *Parasitoid Population Biology*. Princeton University Press, New Jersey, USA, pp. 278-304.
- Jolivet, P. (1998) *Interrelationship between Insects and Plants*. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Kagata, H., Nakamura, M. & Ohgushi, T. (2005) Bottom-up cascade in a tri-trophic system: different impacts of host-plant regeneration on performance of a willow leaf beetle and its natural enemy. *Ecological Entomology*, **30**, 58-62.
- Karban, R. & Baldwin, I.T. (1997) *Induced Responses to Herbivory*. University of Chicago Press, Chicago.
- Karban, R. (2011) The ecology and evolution of induced resistance against herbivores. *Functional Ecology*, **25**, 339-347.
- Keeler, K.H. & Kaul, R.B. (1984) Distribution of defense nectaries in *Ipomoea* (Convolvulaceae). *American Journal of Botany*, **71**, 1364-1372.
- Lakshminarayana, M. (2005) Studies on antixenosis in castor, *Ricinus communis* L., against major insect pests. *Indian Journal of Plant Protection*, **33**, 216-219.
- La Salle, J. & Gauld, I.D. (1991) Parasitic Hymenoptera and biodiversity crisis. *Redia*, **74**, 315-334.
- Lill, J.T. & Marquis, R.J. (2001) The effects of leaf quality on herbivore performance and attack from natural enemies. *Oecologia*, **126**, 418-428.
- Lill, J.T., Marquis, R.J. & Ricklefs, R.E. (2002) Host plants influence parasitism of Forest caterpillars. *Nature*, **417**, 170-173.
- Marschner, H. (1995) *Mineral Nutrition of Higher Plants*. Academic Press, San Diego.

- Mattson, W.J. & Scriber, J.M. (1987) Nutricional ecology of insect folivores of wood plants: nitrogen, water, fiber and mineral considerations, In: Slansky, F. & Rodriguez, J.G. (eds.). *Nutricional ecology of insects, mites, spiders and related invertebrates*. John Wiley, New York, pp. 105-146.
- Melo, M.O. & Silva-Filho, M.C. (2002) Plant-insect interaction: an evolutionary arms race between two distinct defense mechanisms. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, **14**, 71-81.
- Menezes, L.C.C.R.; Rossi, M.N. & Reigada, C. (2005) Consequences of refuge for the functional response of *Dermestes ater* (Coleoptera: Dermestidae) to *Musca domestica* (Diptera: Muscidae). *Population Ecology*, **47**, 213-219.
- Mohaghegh, J., De Clercq, P. & Tirry, L. (2001) Functional response of the predators *Podisus maculiventris* (Say) and *Podisus nigrispinus* (Dallas) (Heteroptera: Pentatomidae) to the beet armyworm, *Spodoptera exigua* (Hubner) (Lepidoptera: Noctuidae): Effect of temperature. *Journal of Applied Entomology*, **125**, 131-134.
- Molles, M.C. (2002) *Ecology: Concepts and Applications*. McGraw-Hill, Boston.
- Moon, D.C. & Stiling, P. (2002) The effects of salinity and nutrients on a tritrophic salt-marsh system. *Ecology*, **83**, 2465-2476.
- Morellato, L.P.C. & Oliveira, P.S. (1994) Extrafloral nectaries in the tropical tree *Guarea macrophylla* (Meliaceae). *Canadian Journal of Botany*, **72**, 157-160.
- Ness, J. (2003) *Catalpa bignonioides* alters extrafloral nectar production after herbivory and attracts ant bodyguards. *Oecologia*, **134**, 210-218.
- Nylin, S. & Gotthard, K. (1998) Plasticity in life-history traits. *Annual Review of Entomology*, **43**, 63-83.
- O'Neil, R.J. (1990) Functional response of arthropod predators and its role in the biological control of insects pests in agricultural systems, In: Dunn, P.E. & Baker, R.R. (eds.). *New Direction in Biological Control: Alternatives for Suppressing Agricultural Pests and Diseases*. Alan R. Liss., Inc, New York, pp. 83-96.
- Oliveira, P.S. & Brandão, C.R.F. (1991) The ant community associated with extrafloral nectaries in the Brazilian cerrados. In: Cutler, D.F. & Huxley, C.R. (eds.). *Ant-Plant Interactions*. Oxford University Press, Oxford, pp. 198-212.

- Oliveira, H.N., Zanuncio, J.C., Sossai, M.F. & Pratisoli, D. (1999) Body weight increment of *Podisus nigrispinus* (Stal) (Heteroptera: Pentatomidae), fed on *Tenebrio molitor* L. (Coleoptera: Tenebrionidae) or *Musca domestica* L. (Diptera: Muscidae). *Brenesia*, **51**, 77-83.
- Oliveira, H.N., Espindula, M.C., Pratisoli, D. & Pedruzzi, E.P. (2004) Ganho de peso e comportamento de oviposição de *Podisus nigrispinus* utilizando lagartas de *Spodoptera frugiperda* e larvas de *Tenebrio molitor* como presas. *Ciência Rural*, **34**, 1945-1948.
- Pires, E.M., Pinto, R., Soares, M.A., Santos, G.P., Zanuncio, T.V. & Zanuncio, J.C. (2009) *Produção de Percevejos Predadores*. Suprema, Visconde do Rio Branco, MG.
- Price, P. (1992) Plant resources as the mechanistic basis for insect herbivore population dynamics, In: Hunter, M.D., Ohgushi, T. & Price, P.W. (eds.). *Effects of Resource Distribution on Animal-Plant Interactions*. Academic Press, San Diego, California, pp. 139-173.
- Price, P. W. (1997) *Insect Ecology*. John Wiley & Sons, New York, NY.
- Price, P.W. (2002) Species interactions and the evolution of biodiversity, In: C.M. Herrera & O. Pellmyr (eds.). *Plant-Animal Interactions: An evolutionary Approach*. Oxford, Blackwell Science, pp. 3-25.
- Pulice, C.E. & Packer, A.A. (2008) Simulated herbivory induces extrafloral nectary production in *Prunus avium*. *Functional Ecology*, **22**, 801-807.
- Rassini, J.B. (2002) Manejo da água de irrigação para alfafa num Latossolo Vermelho-Amarelo. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, **37**, 503-507.
- Raven, H. P.; Evert, F.R.; Eichhorn, S.E. (1996) *Biologia Vegetal*. Editora Guanabara Koogan S.A., Rio de Janeiro.
- Ribeiro, L.P. & Costa, E.C. (2008) Ocorrência de *Erinnyis ello* e *Spodoptera marima* na cultura da mamona no Rio Grande do Sul. *Ciência Rural*, **38**, 2351-2353.
- Rodrigues, R.F.O., Oliveira, F. & Fonseca, A.M. (2002) As folhas de Palma Christi – *Ricinus communis* L. (Euphorbiaceae Jussieu). Revisão de conhecimentos. *Revista Lecta, Bragança Paulista*, **20**, 183-194.
- Roininem, H., Price, P.W. & Tahvanainen, J. (1996) Bottom-up and top-down influences in the trophic system of a willow, a galling sawfly, parasitoids and inquiline. *Oikos*, **77**, 44-50.
- Ruhren, S. & Handel, S.N. (1999) Jumping spiders (Salticidae) enhance the seed production of a plant with extrafloral nectaries. *Oecologia*, **119**, 227-230.

- Santo, M.M.E. (2007) Secondary seed dispersal of *Ricinus communis* Linnaeus (Euphorbiaceae) by ants in secondary growth vegetation in Minas Gerais. *Revista Árvore*, **31**, 1013-1018.
- Savy-Filho, A., Banzatto, N.V., Barboza, M.Z., Miguel, A.M.R.O., Nazario, L.H., Carvalho, L.O. & Ribeiro, F.M. (1999) *Oleaginosas no Estado de São Paulo: Análise e Diagnóstico-Mamona*. Documento Técnico Cati, **107**, 29-39.
- Shuel, R.W. (1992) The production of nectar and pollen, In: Graham, J. M. (ed.). *The Hive and the Honey Bee*. Datant, Hamilton, Illinois, pp. 401-436.
- Solomon, M.E. (1949) The natural control of animal populations. *Journal of Animal Ecology*, **18**, 1-35.
- Souza, V.C. & Lorenzi, H. (2005) *Botânica Sistemática: Guia Ilustrado para Identificação das Famílias de Angiospermas da Flora Brasileira, Baseado em APG II*. Editora Plantarum, Nova Odessa.
- Stiling, P.D. (1999) *Ecology: Theories and Applications*. Prentice Hall, New Jersey, NJ.
- Stiling, P. & Rossi, A.M. (1997) Experimental manipulations of top-down and bottom-up factors in a tri-trophic system. *Ecology*, **78**, 1602-1606.
- Strauss, S.Y. & Zangerl, A.R. (2002) Plant-insect interactions in terrestrial ecosystems, In: Herrera, C.M. & Pellmyr, O. (eds.). *Plant-Animal Interactions: An Evolutionary Approach*. Blackwell Publishing, Oxford, UK, pp. 77-106.
- Strong, D.R., Lawton, J.H. & Southwood, S.R. (1984) *Insect on Plants, Community Patterns and Mechanisms*. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- Teder, T. & Tammaru, T. (2002) Cascading effects of variation in plant vigour on the relative performance of insect herbivores and their parasitoids. *Ecological Entomology*, **27**, 94-104.
- Tostowaryk, W. (1972) The effect of prey defense on the functional response of *Podisus modestus* (Hemiptera: Pentatomidae) to densities of the sawflies *Neodiprion swainei* and *N. branksianae* (Hymenoptera: Neodiprionidae). *The Canadian Entomologist*, **104**, 9-18.
- Turchin, P. (2003) *Complex Population Dynamics: a Theoretical Empirical Synthesis*. Monographs in Population Biology (35), Princeton University Press, Princeton.
- Turlings, T.C.J & Benrey, B. (1998) Effects of plant metabolites on the behavior and development of parasitic wasps. *Ecoscience*, **5**, 321-333.

- Viana, P.S. (1991) *Insetos e Ácaros Associados à Cultura da Mamona (Ricinus communis L.) e sua Importância Relativa*. Dissertação (Mestrado em Agronomia) - Curso de Pós-graduação em Agronomia, Universidade Federal do Ceará.
- Wäckers, F.L., Zuber, D., Wunderlin, R. & Keller, F. (2001) The effect of herbivory on temporal and spatial dynamics of foliar nectar production in cotton and castor. *Annals of Botany*, **87**, 365-370.
- Walker, M., Hartley, S.E. & Jones, H. (2008) The relative importance of resources and natural enemies in determining herbivore abundance: thistles, tephritids and parasitoids. *Journal of Animal Ecology*, **77**, 1063-1071.
- Webster, G.L. (1994) Synopsis of the genera and suprageneric taxa of Euphorbiaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **81**, 33-144.
- Zanuncio, T.V., Zanuncio, J.C., Saavedra, J.L.D. & Lopes, E.D. (1996) Desenvolvimento de *Podisus nigrispinus* (Dallas) (Heteroptera: Pentatomidae) com *Zophobas confusa* Gebien (Coleoptera: Tenebrionidae) comparado a duas outras presas alternativas. *Revista Brasileira de Zoologia*, **13**, 159-164.
- Zanuncio, J.C., Molina-Rugama, A.J., Serrão, J.E. & Pratisoli, D. (2001) Nymphal development and reproduction of *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae) fed with combinations of *Tenebrio molitor* (Coleoptera: Tenebrionidae) pupae and *Musca domestica* (Diptera: Muscidae) larvae. *Biocontrol Science and Technology*, **11**, 331-337.

CAPÍTULO 1

**Efeito da herbivoria e da qualidade da planta na produção de óleo
e de néctar em nectários extraflorais em *Ricinus communis* L.
(Euphorbiaceae)**

Efeito da herbivoria e da qualidade da planta na produção de óleo e de néctar em nectários extraflorais em *Ricinus communis* L. (Euphorbiaceae)

RESUMO: A produção de néctar em nectários extraflorais tem sido frequentemente associada à defesa indireta das plantas contra herbívoros, uma vez que são atrativos para os inimigos naturais, mediando a proteção via mutualismo. O aumento da produção de néctar durante e logo após o ataque por herbívoros poderia ser então uma estratégia importante, caracterizando uma resposta induzida. Respostas induzidas devido ao ataque por herbívoros têm sido mais bem documentadas no caso de defesas químicas, e pouco se sabe sobre os efeitos da herbivoria na produção de néctar em nectários extraflorais. Menos ainda se conhece sobre como a qualidade da planta interfere neste processo. Além da produção de néctar, os efeitos da herbivoria sobre a produção de óleos são muito pouco conhecidos, bem como a intensidade destes efeitos, dependendo da qualidade da planta. No presente estudo, foi investigada a hipótese de que a herbivoria pode alterar a produção de néctar em nectários extraflorais e de óleos, caracterizando uma resposta induzida, estando este efeito diretamente relacionado com a qualidade da planta. Para tanto, o sistema composto pelo herbívoro *Spodoptera frugiperda* e por plantas de *Ricinus communis* L. (Euphorbiaceae) foi utilizado como modelo. Em uma série de experimentos com delineamento fatorial conduzidos em casa de vegetação, plantas cultivadas com fertilização recomendada (melhor estado nutricional) e com 1/3 de fertilização (pior estado nutricional) foram submetidas ao consumo foliar por lagartas de *S. frugiperda*. A quantidade produzida de néctar em nectários extraflorais foi então registrada imediatamente antes e após a introdução das lagartas nas folhas, em intervalos de 48 horas, até serem completados oito dias da primeira coleta de néctar após remoção das lagartas. A avaliação do teor de óleo nas sementes de *R. communis* foi feita através de Ressonância Magnética Nuclear (RMN). Os resultados mostraram que houve um aumento bem representativo da produção de néctar nas plantas que sofreram herbivoria, caracterizando uma resposta induzida, embora esta resposta não tenha sido dependente da qualidade da planta. Esta maior produção de néctar perdurou por seis dias, mesmo após a remoção das lagartas. Este resultado sugere que plantas de *R. communis* podem atrair mais inimigos naturais após sofrerem dano, aumentando a proteção contra herbívoros. As plantas que sofreram herbivoria apresentaram maior teor de óleo somente quando cultivadas em 1/3 de fertilização, sugerindo que houve um maior investimento de suas reservas na parte reprodutiva.

Palavras-chave: Defesa indireta; Herbivoria; Nectário extrafloral; Resposta induzida; *Spodoptera*; Teor de óleo.

**Effect of herbivory and plant quality in oil and extrafloral nectaries production on
Ricinus communis L. (Euphorbiaceae)**

ABSTRACT: Nectar production by extrafloral nectaries (EFNs) has been associated to indirect defenses by plants against herbivores, since its compounds are attractive to natural enemies, mediating protection by mutualism. Therefore, increasing nectar production during and after herbivory could be an efficient strategy, characterizing an induced response. Induced responses triggered by herbivores have been mainly associated to chemical defenses, and very few is known about the effects of herbivory on nectar production by EFNs. Currently, much less is understood about the contribution of plant quality in this process. Additionally, herbivory effects on oil production are poorly known, as well as whether the intensity of such effects is depending of plant quality. In this study, it was investigated the hypothesis that herbivory can alter nectar production by EFNs and oil concentration, characterizing an induced response, being this effect directly related to plant quality. To achieve this goal, the system composed by the herbivore *Spodoptera frugiperda* and *Ricinus communis* L. (Euphorbiaceae) plants was used as a study model. In factorial greenhouse experiments, plants with standard fertilization (high-quality plants) and with 1/3 of standard fertilization (low-quality plants) were consumed by *S. frugiperda* larvae. Nectar production by EFNs was recorded right before and after larval consumption of leaves, in 48 hours intervals, until the eighth day from the first nectar collection after larvae removal. The estimation of oil concentration on *R. communis* seeds was done through Nuclear Magnetic Resonance (NMR). Results showed a significant increase in nectar production in response to herbivory, characterizing an induced response, even though this effect was not dependent of plant quality. Increased nectar production lasted for six days, even after larval removal. This finding suggests that *R. communis* plants may attract more natural enemies after leaf damage, increasing the protection against herbivores. Seeds from insect-damaged plants showed greater oil concentration only when harvested from low-quality plants, suggesting that these plants invested more on their reproductive parts.

Key-words: Extrafloral nectary; Herbivory; Indirect defense; Induced response; Oil concentration; *Spodoptera*.

1. Introdução

Segundo Price (2002), 90% de toda a energia nos sistemas terrestres é fixada autotroficamente pelas plantas e quase toda a fauna terrestre depende desta produção, seja diretamente como alimento, abrigo ou micro-habitat, ou indiretamente quando predadores e parasitas se utilizam do segundo nível trófico, ou seja, dos herbívoros (Del-Claro, 2009).

As plantas possuem diversos mecanismos de defesa contra insetos herbívoros, essas defesas podem ser constitutivas ou induzidas (Melo & Silva-Filho, 2002). A defesa induzida somente é expressa após a injúria, atuando diretamente sobre os insetos herbívoros ou, indiretamente, em seus inimigos naturais, como no caso da defesa induzida indireta, quando uma planta é atacada por insetos herbívoros liberando compostos voláteis que atrairão seus inimigos naturais, como predadores e parasitóides (Karban, 2011). Já a defesa constitutiva não depende da presença de herbívoros, ela é expressa de modo contínuo. Segundo Karban & Baldwin (1997) os componentes da defesa constitutiva das plantas são compostos químicos e estruturas morfológicas que podem dificultar o acesso dos herbívoros às plantas, podendo afetar alguns parâmetros do ciclo biológico, como o desenvolvimento e a reprodução dos insetos, e essa defesa pode ser indireta, quando, por exemplo, as plantas possuem nectários que atraem inimigos naturais (Heil, 2001).

A família Euphorbiaceae Juss. é uma das maiores das Angiospermas, compreendendo aproximadamente 290 gêneros e 7.500 espécies distribuídas por todo o mundo, principalmente nas regiões tropicais e subtropicais (Cronquist, 1981; Barroso *et al.*, 1991), e cerca de 70 gêneros e 1.000 espécies são encontradas no Brasil (Barroso *et al.*, 1991; Souza & Lorenzi, 2005). Dentre as Euphorbiaceae, muitas plantas são reconhecidas pelo grande interesse econômico, tais como *Manihot esculenta*, *Hevea brasiliensis* e *Ricinus communis*, além de numerosas espécies ornamentais (Souza & Lorenzi, 2005).

Ricinus communis L. é uma espécie invasora encontrada em todas as regiões do país, sendo a espécie responsável pela produção do óleo de rícino (Souza & Lorenzi, 2005). *Ricinus communis* é geralmente caracterizada como de porte arbustivo ($\approx 2,0$ m de altura) (Baker *et al.*, 1978) e é conhecida popularmente pelas seguintes sinonímias: Mamona, Mamoneira, Carrapateira, Rícino, Bafureira, Figueira do Inferno, Palma-Christi e Palma-de-Cristo (Rodrigues *et al.*, 2002). O óleo de mamona contém 90% de ácido graxo ricinoléico, o que lhe confere características singulares e versáteis, possibilitando uma ampla gama de utilização industrial, com a vantagem de ser um produto renovável e barato (Azevedo *et al.*,

1997; Freire, 2001). O óleo pode ser empregado, por exemplo, na manufatura de muitos cosméticos e diferentes tipos de drogas farmacêuticas. Apesar de sua importância comercial e propriedades medicinais, existem poucos estudos sobre a mamona dentro de um contexto ecológico (Santo, 2007). Por exemplo, muito pouco se sabe sobre o efeito da herbivoria na produção de óleos, bem como sobre a magnitude deste efeito dependendo da qualidade das plantas de *R. communis*.

Espécies de lepidópteros têm sido relatadas em associação à cultura da mamona no Brasil. Entre essas espécies, estão os noctuídeos *Spodoptera frugiperda* (Smith) (Lepidoptera: Noctuidae), *S. ornithogalli*, *S. marima* e *Agrotis ipsilon* (Ferraz, 1991; Viana, 1991; Batista *et al.*, 1996, Ribeiro & Costa, 2008), e os esfingídeos *Rothschildia jacobaeae* e *Erinnyis ello* (Gallo *et al.*, 2002; Ribeiro & Costa, 2008). Algumas lagartas de *Spodoptera* alimentam-se das folhas da mamoneira podendo causar desfolha total. Por exemplo, na Índia, maior produtor mundial de mamona, *S. litura* (Lepidoptera: Noctuidae) tem sido relatada danificando a superfície foliar dessa cultura (Lakshminarayana, 2005). Em geral, as lagartas de *Spodoptera* são de coloração marrom ou parda, medindo em torno de 40 mm de comprimento, quando totalmente desenvolvidas. As mariposas medem de 39 a 45 mm de envergadura apresentando asas com coloração parda ou amarela, com dimorfismo sexual (Gallo *et al.*, 2002).

Existem evidências de que a herbivoria por *Spodoptera* pode causar aumento na produção de néctar em nectários extraflorais de *R. communis*, caracterizando um efeito tipo ‘top-down’ na cadeia trófica (Herrera & Pellmyr, 2002). Wäckers *et al.* (2001), investigando o efeito da alimentação de *Spodoptera littoralis* (Boisd.) sobre a produção de néctar dos nectários extraflorais em plantas de mamona, notaram que com o consumo das lagartas a produção de néctar aumentou significativamente. Tal constatação tem importantes implicações na cadeia trófica, uma vez que predadores podem ser atraídos com mais intensidade pelas plantas com maiores quantidades de néctar, o que acarretaria num aumento da predação (Heil *et al.*, 2000; Ness, 2003; Pulice & Packer, 2008). No entanto, é possível que plantas com diferentes níveis de nutrição apresentem diferenças na quantidade de néctar produzido e respondam diferentemente à herbivoria, já que plantas com diferenças na qualidade nutricional podem afetar diferentemente a taxa de consumo dos insetos herbívoros (Hunter, 2003; Kagata *et al.*, 2005).

Hipótese

No presente estudo foi investigada a hipótese de que o consumo foliar de *R. communis* por lagartas de *S. frugiperda* interfere na produção de óleos e de néctar em nectários extraflorais, estando este efeito diretamente relacionado com a qualidade da planta.

2. Materiais e métodos

2.1 Locais de execução dos experimentos

Os experimentos foram conduzidos em casa de vegetação, situada junto ao Departamento de Botânica, bem como no Laboratório de Ecologia de Interações Tróficas, ambos pertencentes à Universidade Estadual Paulista (Unesp), Departamento de Botânica (Botucatu-SP).

2.2 Caracterização, correção e fertilização do solo para cultivo de *Ricinus communis*

Primeiramente, uma porção de solo com 20 cm de profundidade, caracterizado como Latossolo Vermelho Distrófico (anteriormente classificado como Latossolo Vermelho Escuro) (Carvalho *et al.*, 1983; Embrapa, 2006), de textura média, foi coletado na unidade Patrulha, Fazenda Experimental Lageado, em Botucatu-SP. O solo foi seco ao ar livre e então peneirado (malha de 4,0 mm). Em seguida, amostras aleatórias do solo foram coletadas, as quais foram encaminhadas para caracterização de atributos químicos. O resultado da análise química do solo está apresentado na Tabela 1. Com base na Tabela 1, foi realizado o cálculo de calagem pelo método de saturação de bases (Raij *et al.*, 1996), elevando-a a 60%. A correção da acidez do solo, bem como o fornecimento de Ca e Mg foram feitos com o uso de calcário dolomítico (CaO: 28%, MgO: 20%, PN: 99% e PRNT: 91%). A mistura do calcário com o solo foi feita manualmente e para cada vaso de 10L foram misturados 8,0g de calcário. Foram utilizados 40 vasos de 10L para a semeadura de *R. communis*. Antes da adubação de semeadura, o solo foi mantido por 60 dias nos vasos, sendo irrigado sempre que necessário. Para a semeadura, 20 vasos receberam a dosagem de nutrientes recomendada para a cultura de mamona, como se segue: 70 mg de nitrogênio, 100 mg de potássio e 300 mg de fósforo por dm^3 de solo. Os outros 20 vasos receberam 1/3 da dosagem recomendada. A disposição dos

vasos dentro da casa de vegetação foi definida por sorteio. Os nutrientes foram aplicados tendo como fontes sulfato de amônio, cloreto de potássio e superfosfato simples.

Para o cultivo, foram utilizadas sementes do cultivar de mamona Al Guarani 2002, desenvolvido pela Coordenadoria de Assistência Técnica Integral do Estado de São Paulo (CATI), obtido mediante seleção massal clássica para esta variedade. Foram colocadas três sementes por vaso (semeadura), realizando-se desbastes deixando apenas uma plântula por vaso aos 15 dias após a emergência (Severino *et al.*, 2006a). Para que não sofressem nenhum tipo de injúria durante o desenvolvimento, as plantas foram individualizadas em “gaiolas” com armação de madeira e cobertas com tecido do tipo *voil* (Fig. 1). Quarenta dias após a germinação foi feita uma adubação de cobertura com N e K.

2.3 Experimento preliminar para padronização da fertilização

Para a escolha da fertilização adequada de *R. communis* foi feito um experimento preliminar em Agosto de 2009. Foram semeadas 30 plantas, 10 com a dosagem de fertilizantes recomendada, 10 com 1/3 da dosagem recomendada e outras 10 sem fertilização (somente com a calagem do solo), caracterizando três tratamentos. As plantas destinadas para cada tratamento foram definidas ao caso e a disposição dos vasos dentro da casa de vegetação foi determinada por sorteio. Antes do florescimento foram coletados dados dos caracteres morfológicos, altura da planta, diâmetro do caule e número de nós, para verificar se ocorria diferença significativa no desenvolvimento das plantas entre os tratamentos (Fig. 2). Em Novembro de 2009, as plantas com fertilização recomendada e com 1/3 da fertilização iniciaram o florescimento, o que não ocorreu para as plantas sem fertilização. As plantas sem fertilização foram acompanhadas até Março de 2010 e não apresentaram florescimento. Os caracteres morfológicos das plantas diferiram significativamente entre os tratamentos pela análise de variância (ANOVA) (Zar, 1999) (Altura: $F = 383,245$; $gl = 2$; $P < 0,0001$; diâmetro do caule: $F = 149,091$; $gl = 2$; $P < 0,0001$; N° de nós: $F = 53,143$; $gl = 2$; $P < 0,0001$), sendo que as plantas sem fertilização apresentaram crescimento muito lento e, conseqüentemente, apresentaram os menores valores médios de altura ($20,10 \text{ cm} \pm 3,25$), diâmetro do caule ($0,5 \text{ cm} \pm 0,09$) e número de nós ($5,3 \pm 1,34$). Os maiores valores médios foram observados nas plantas que receberam a fertilização recomendada (Altura = $79,3 \text{ cm} \pm 4,24$; diâmetro do caule = $1,89 \text{ cm} \pm 0,23$; N° de nós = $12,3 \pm 1,42$).

Segundo Matos (2007), *R. communis* é muito exigente com relação à fertilidade do solo, tendo produtividade muito alta em solos de alta fertilidade natural ou que receberam adubação em quantidade adequada. Inicialmente, pretendia-se usar dois tratamentos, um com plantas que receberiam a fertilização recomendada e outro com plantas sem fertilização. No entanto, os resultados do experimento preliminar mostraram que seria inviável utilizar plantas sem fertilização. Portanto, foram utilizadas plantas com fertilização recomendada e com 1/3 da fertilização recomendada, para que os insetos utilizados neste estudo pudessem responder de forma significativa ao utilizarem os recursos provenientes das plantas, o que justifica o delineamento experimental descrito na metodologia.

2.4 Avaliação da qualidade de *Ricinus communis*

Para verificar se as plantas com dosagem de fertilização recomendada diferiam daquelas provenientes de 1/3 da fertilização recomendada, representando então plantas de melhor qualidade, dados morfológicos e bioquímicos foram obtidos para cada tratamento, após 60 dias de cultivo, como se segue:

- Altura das plantas

Para determinação da altura de cada planta considerou-se a distância entre o nível do solo e a extremidade mais alta da planta (última folha na parte apical), utilizando-se fita métrica com menor graduação em milímetros.

- Diâmetro do colmo

Para determinação do diâmetro do colmo, utilizou-se paquímetro digital. A medição do diâmetro foi feita no terço médio de cada planta.

- Número de nós

Para determinação do número de nós foram contados todos os nós da planta até a inflorescência.

- Diagnose foliar

Para avaliar o estado nutricional, em cada planta foi coletada a quarta folha a partir do ápice, as quais foram lavadas e secas em estufa a 65 °C por três dias. Após secagem, as folhas foram

pesadas, obtendo-se a massa seca (biomassa). Em seguida, as amostras foram trituradas até a obtenção de um pó fino. Para a determinação da concentração de cada elemento químico, três réplicas de cada tratamento foram obtidas do material moído. Os seguintes elementos químicos foram analisados: N, P, K, Ca, Mg, S (macronutrientes), B, Cu, Fe, Mn e Zn (micronutrientes). Os teores de macro e micronutrientes foram analisados no Laboratório de Nutrição Mineral de Plantas do Departamento de Recursos Naturais/Ciência do Solo, da FCA/Unesp (Botucatu-SP).

2.5 Criação de manutenção de *Spodoptera frugiperda*

Uma criação de manutenção de *S. frugiperda* foi mantida no Laboratório de Ecologia de Interações Tróficas no Departamento de Botânica, Unesp/Botucatu, sob condições de $25 \pm 2^\circ\text{C}$, $70 \pm 5\%$ UR e 12 horas de fotofase. Os insetos adultos de *S. frugiperda* foram mantidos em “gaiolas” do tipo PVC (Fig. 3) medindo 21,5 cm de altura e 10 cm de diâmetro, forradas com papel sulfite como substrato para oviposição. A parte superior da gaiola foi fechada com uma placa de Petri (15 cm de diâmetro x 2 cm de altura) e sua base apoiada sobre outra placa de Petri. Os adultos de *S. frugiperda* foram alimentados com solução de mel (10%) embebida em chumaço de algodão embutidos em pequenos tubos de vidro de 10 ml; a solução foi trocada a cada dois dias. Durante o período de oviposição, as posturas foram coletadas diariamente, recortando-se a massa de ovos (Fig. 4) juntamente com o papel sulfite, e colando-as na tampa de potes plásticos descartáveis (100 ml) contendo dieta artificial (Tabela 2). As lagartas ao eclodirem permaneceram nos potes contendo a dieta até atingirem o terceiro instar (aproximadamente uma semana) (Fig. 5). Após esse período a dieta foi preparada novamente, e foram colocadas duas lagartas de *S. frugiperda* por pote plástico. As lagartas foram separadas porque apresentam canibalismo e permaneceram nesses potes com a dieta artificial até a fase de pupa. As pupas foram então transferidas para placas de Petri (15 cm x 2 cm) com papel filtro umedecido, sexadas e em seguida acondicionadas nas gaiolas. Em cada gaiola foram colocadas 10 pupas, cinco machos e cinco fêmeas, e ali permaneceram até a transformação em adultos, fechando o ciclo de criação. A criação de *S. frugiperda* seguiu a metodologia adaptada por Cruz (2000).

2.6 Produção de néctar em nectários extraflorais

Foram utilizadas 40 plantas para a realização do experimento, 20 delas, definidas ao acaso, receberam fertilização recomendada para a cultura. As outras 20 plantas receberam 1/3 da fertilização recomendada. As plantas foram individualizadas em “gaiolas” com armação de madeira envoltas com tecido *voil*, para garantir que as plantas não sofressem nenhum tipo de injúria durante o desenvolvimento.

A distribuição da posição das plantas dentro da casa de vegetação foi feita através de sorteio. Antes do início do florescimento, dois meses após a semeadura, dez plantas com fertilização recomendada e dez plantas com 1/3 da fertilização recomendada foram selecionadas através de sorteio para a introdução das lagartas de quarto instar de *S. frugiperda*. Foram colocadas seis lagartas por planta, sendo uma por folha; nas plantas que possuíam menos de seis folhas, as folhas mais jovens receberam mais de uma lagarta. Nas outras 20 plantas, lagartas não foram introduzidas. Imediatamente antes da introdução das lagartas o néctar de todos os nectários extraflorais foi coletado através de microseringa de 10 µl e quantificado para cada planta (Wäckers *et al.*, 2001). Após 48 horas, as lagartas foram retiradas e em seguida o néctar foi novamente coletado em cada planta. A coleta de néctar continuou sendo feita em intervalos de 48 horas, até serem completados oito dias da primeira coleta de néctar, tempo necessário para que os efeitos da possível indução de produção de néctar devido à herbivoria diminuíssem (Wäckers *et al.*, 2001). Portanto, a coleta de néctar foi feita em cinco momentos distintos.

2.7 Produção de óleo

Para a determinação do teor de óleo, as mesmas plantas do experimento de produção de néctar foram utilizadas. Como descrito na etapa anterior, antes do início do florescimento e dois meses após a semeadura, seis lagartas foram colocadas em cada planta, sendo, na maioria das vezes, uma lagarta por folha. As lagartas permaneceram alimentando-se das folhas por um período de 48 horas e depois foram retiradas e retornadas à criação de manutenção. Durante o florescimento, novamente seis lagartas foram colocadas em cada planta, as quais foram retiradas após permanecerem se alimentando por 48 horas. O mesmo procedimento foi feito quando as plantas estavam produzindo frutos imaturos. Considerando que as folhas da

mamona são largas e de grande tamanho, as lagartas tiveram alimento disponível durante todo o período de experimentação.

Quatro tratamentos foram estabelecidos: 1) plantas com fertilização recomendada que receberam lagartas; 2) plantas com fertilização recomendada que não receberam lagartas; 3) plantas com 1/3 da fertilização recomendada que receberam lagartas, e 4) plantas com 1/3 da fertilização recomendada que não receberam lagartas. Para a determinação do teor de óleo, todos os frutos maduros foram coletados e homogeneizados em uma única amostra por tratamento. As sementes foram retiradas dos frutos e em seguida para cada tratamento as sementes foram divididas ao acaso em três amostras de 30 sementes cada, totalizando 12 amostras. As sementes foram pesadas em balança analítica (peso úmido) e mantidas em estufa de circulação de ar a $105 \pm 3^{\circ}\text{C}$ durante 24 horas (Brasil, 2009), identificando-se cada amostra. Após 24 horas as sementes foram retiradas da estufa e novamente pesadas (peso seco) para a determinação do teor de água.

As doze amostras de sementes de mamona foram enviadas para a Embrapa Instrumentação/São Carlos, aos cuidados do Prof. Dr. Luiz Alberto Colnago. As amostras enviadas foram acondicionadas individualmente em sacos de papel e depois colocadas em sacos plásticos contendo sílica, para reduzir o ganho de umidade durante o transporte. Mesmo com o uso da sílica, as amostras permaneceram em estufa a 60°C por mais 48 horas para a redução da umidade adquirida durante o transporte. Após secagem, as amostras foram mantidas em temperatura de 25°C até a realização das análises. As análises do teor de óleo foram realizadas através de Ressonância Magnética Nuclear (RMN) de campo baixo, modelo SLK 100 (Spinlock Magnetic Resonance Solution, Córdoba, Argentina) equipado com um ímã permanente de 0,23 T (9 MHz para ^1H) e uma sonda de 13 mm x 30 mm de área útil, utilizando o software Condor IDE e a sequência de pulso CPMG Qdamper, nas seguintes condições: $P_{90}=6,44$; $P_{180}=12,00$, $\tau=1$ ms, 100 ecos e 4 scans. A ressonância magnética nuclear (RMN) tem sido um método alternativo, apresentando as seguintes vantagens: rapidez da análise (segundos), não destrói a amostra, não precisa de preparação sofisticada, o que pode prescindir o uso de produtos químicos adicionais, as análises podem ser realizadas em tecidos vegetais in vivo e os resultados da análise podem ser coletados, processados e armazenados diretamente em microcomputador (Colnago, 1996).

Para a determinação do teor de óleo foi utilizada uma curva de calibração elaborada através de óleo de mamona, com ajuste linear (r) dos dados em 0,998 e coeficientes angular e

linear de 19,98 e 0,123, respectivamente. Como as sementes foram pesadas, determinando-se o teor de água e o peso seco, estas variáveis também foram comparadas entre os tratamentos.

2.8 Análise de dados

Os caracteres morfológicos e bioquímicos foram individualmente comparados entre plantas com fertilização recomendada e com 1/3 da fertilização, utilizando-se o teste-*t* para amostras independentes (Zar, 1999).

Para avaliar a produção de néctar, uma Análise de Variância (ANOVA) com Medidas Repetidas (Zar, 1999) foi aplicada, comparando-se a produção de néctar extrafloral provenientes de plantas com fertilização recomendada e com 1/3 de fertilização (2 níveis), submetidas ou não à herbivoria (2 níveis), introduzindo também o efeito do tempo (5 níveis), já que o néctar foi coletado a cada 48 horas durante cinco momentos distintos, antes e após a introdução das lagartas. A interação entre os níveis foi considerada na análise e os dados foram transformados em $\log(x+1)$ para atender a normalidade. Como não houve efeito de interação considerando o tipo de fertilização (ver Resultados), um gráfico mostrando o efeito da herbivoria ao longo do tempo foi apresentado (os dados foram transformados para as análises, mas as figuras apresentam os valores observados).

Para verificar se o teor de óleo, a biomassa e o teor de água das sementes diferiam entre os tratamentos, Análises de Variância (ANOVA) com esquema fatorial 2 x 2 (Zar, 1999) foram utilizadas, ou seja, plantas com fertilização recomendada e com 1/3 de fertilização, e cada grupo com plantas submetidas ou não à herbivoria. A interação entre os fatores também foi considerada em cada análise.

Tabela 1. Resultado da análise química do solo coletado para a realização do experimento. Os resultados foram utilizados para a realização da calagem, de acordo com a metodologia descrita por Raij *et al.* (2001). A análise foi realizada no Laboratório de Fertilidade do Solo do Departamento de Recursos Naturais/Ciência do Solo (FCA) da UNESP/Botucatu-SP.

pH	MO	P _{resina}	Al ³⁺	H+Al	K	Ca	Mg	SB	CTC	V%	S	B	Cu	Fe	Mn	Zn
CaCl ₂	g/dm ³	mg/dm ³	mmol/dm ³							mg/dm ³	mg/dm ³					
4,4	12	6	—	35	0,6	12	5	17	52	33	—	0,26	4,2	22	3,6	0,3

Tabela 2. Componentes necessários para o preparo da dieta artificial para criação massal de *Spodoptera frugiperda* em laboratório.

Componentes	Quantidade [†]
Feijão branco	112,50 g
Germe de trigo	90,00 g
Proteína de soja	45,00 g
Caseína	45,00 g
Levedura	56,30 g
Solução Vitamínica	13,50 ml
Ácido Ascórbico	5,40 g
Ácido Sórbico	2,70 g
Nipagin*	4,50 g
Tetraciclina	169,50 mg
Formaldeído (40%)	5,40 ml
Agar	34,50 g
Água Destilada	1800 ml

[†]Quantidade suficiente para 60 potes

*Metil parahidroxibenzoato de sódio



Fig. 1. Gaiolas com armação de madeira e cobertas com tecido do tipo *Voil*. **A.** Disposição das gaiolas em casa de vegetação. **B.** Detalhe de uma gaiola.

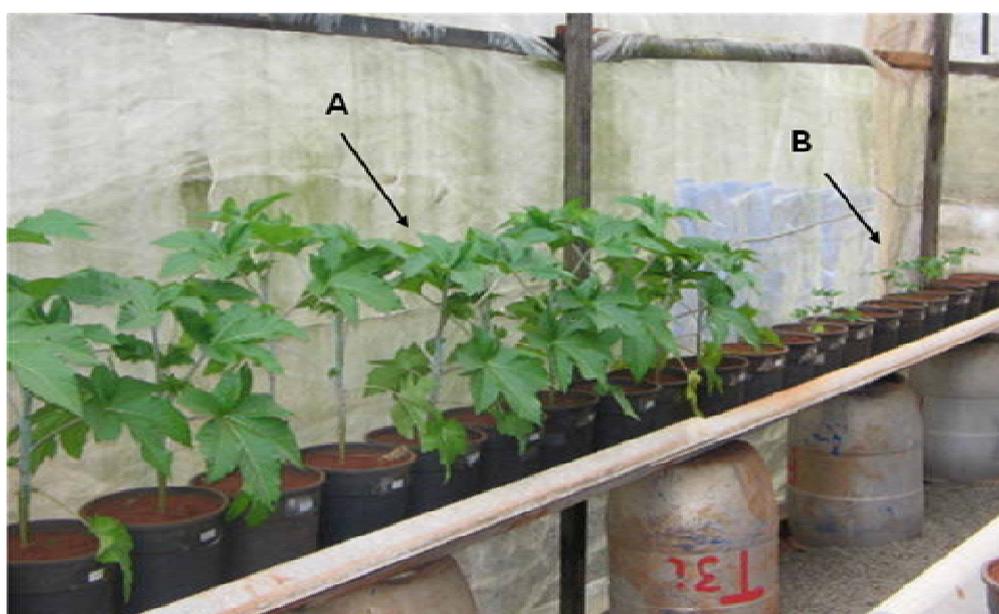


Fig. 2. Plantas de *Ricinus communis* utilizadas no experimento piloto. **A.** Plantas com fertilização. **B.** Plantas sem fertilização. Nota-se clara diferença no desenvolvimento das plantas.

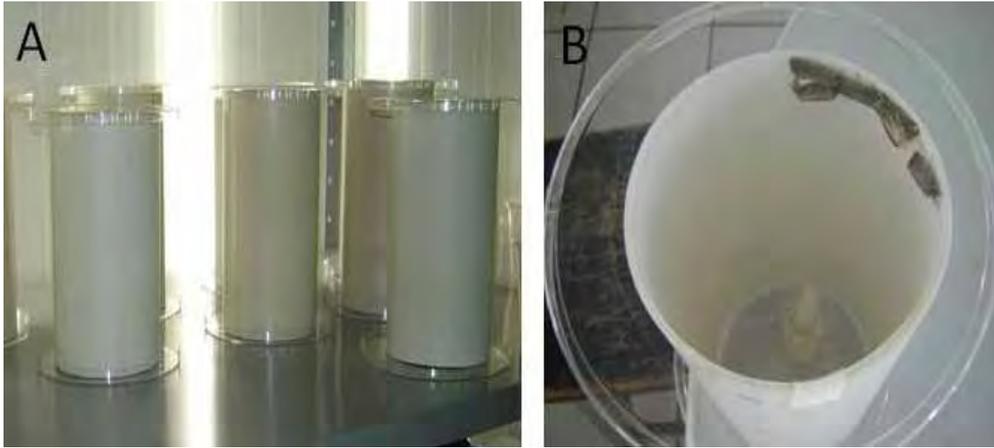


Fig. 3. Gaiolas de PVC para manutenção de adultos de *Spodoptera frugiperda*. **A.** Gaiolas na sala climatizada, fechadas com placas de Petri. **B.** Detalhe da gaiola com mariposas na parte superior; no fundo, pote de vidro com solução de mel.



Fig. 4. Massa de ovos, postura feita no papel sulfite.



Fig. 5. Lagartas de *Spodoptera frugiperda* em dieta artificial.

3. Resultados

3.1 *Qualidade de Ricinus communis*

As plantas que receberam fertilização recomendada foram maiores e apresentaram maiores valores médios de diâmetro do caule e número de nós do que as plantas que receberam apenas 1/3 da fertilização recomendada, sendo que as diferenças foram significativas para cada caractere morfológico (Figs. 6 e 7). No que diz respeito à análise bioquímica das folhas (diagnose foliar), as plantas submetidas a fertilização recomendada apresentaram, para a maioria dos elementos analisados, maiores valores nutricionais (Tabela 3). Por exemplo, as concentrações de N, P e K foram significativamente maiores nas plantas com fertilização recomendada (Tabela 3). Com relação aos macronutrientes, apenas a concentração de magnésio foi significativamente maior para as plantas que receberam 1/3 da fertilização recomendada (Tabela 3). No caso dos micronutrientes, apenas a concentração de Boro foi significativamente maior nas plantas submetidas a 1/3 de fertilização (Tabela 3). As concentrações de Ca, Cu e Fe não foram significativamente diferentes entre os tratamentos (Tabela 3). Portanto, constatou-se que as plantas com fertilização recomendada foram de melhor qualidade, quando comparadas com as plantas com 1/3 de fertilização, considerando tanto caracteres morfológicos como bioquímicos.

3.2 *Produção de néctar em nectários extraflorais*

Quando a produção de néctar foi comparada, constatou-se que houve efeito da herbivoria, do tempo (momento de coleta de néctar) e da interação entre herbivoria e tempo (Tabela 4). Não houve diferença significativa para o tipo de fertilização (Tabela 4). Portanto, os resultados mostram que a herbivoria aumentou significativamente o volume de néctar, já que no momento zero, sem a ação dos herbívoros, o volume de néctar era baixo e bem semelhante entre os tratamentos, mas após a introdução das lagartas este volume aumentou consideravelmente nas plantas com herbivoria (Tabela 4; Fig. 8). A partir de 48 horas (tempo 2) a produção de néctar caiu consideravelmente nas plantas submetidas à herbivoria, chegando, no tempo final, a níveis próximos daqueles antes da introdução das lagartas (Fig. 8).

3.3 Produção de óleo

Os resultados mostram que o tipo de fertilização utilizada influenciou significativamente a biomassa das sementes (Tabela 5), uma vez que as plantas que receberam fertilização recomendada apresentaram maiores valores médios do que as plantas provenientes de 1/3 da fertilização recomendada (Fig. 9). A herbivoria por si só não afetou a biomassa das sementes, já que não houve diferença significativa entre plantas submetidas ou não à herbivoria (Tabela 5). No entanto, quando a interação entre tipo de fertilização e herbivoria foi considerada, verificou-se diferença significativa (Tabela 5). As plantas que receberam fertilização recomendada apresentaram maiores valores de biomassa das sementes quando sem herbivoria (Fig. 9). Mas no caso das plantas que receberam apenas 1/3 da fertilização recomendada, nota-se que os maiores valores de biomassa foram constatados nas plantas submetidas à herbivoria (Fig. 9).

No caso da produção de óleo, os resultados mostram que tanto o tipo de fertilização como a ação do herbívoro afetaram significativamente o teor de óleo nas sementes (Tabela 6). Como no caso da avaliação da biomassa, as sementes das plantas que receberam fertilização recomendada apresentaram maior teor de óleo do que as plantas provenientes de 1/3 de fertilização (Fig. 10). Já no caso do efeito da herbivoria, as plantas que receberam lagartas apresentaram maior teor de óleo ($54,4\% \pm 2,77$) do que as plantas sem os herbívoros ($52,5\% \pm 4,93$). Quando a interação entre tipo de fertilização e herbivoria foi considerada, foi constatada diferença significativa (Tabela 6). Esta diferença na interação ocorreu devido ao maior teor de óleo nas sementes das plantas submetidas à herbivoria, mas que receberam apenas 1/3 de fertilização (Fig. 10), o que certamente influenciou o efeito geral, e significativo, da herbivoria mencionado anteriormente.

Comparando-se os valores médios do teor de água das sementes provenientes de fertilização recomendada e com 1/3 de fertilização, submetidas ou não à herbivoria, os resultados não foram significativos (Tabela 7).

Tabela 3. Comparação dos teores de macro (g.Kg^{-1}) e micronutrientes (mg.Kg^{-1}) provenientes da análise foliar das plantas submetidas a fertilização recomendada e 1/3 de fertilização.

Nutrientes	Tipo de fertilização (média \pm DP)		<i>t</i> *	<i>P</i>
	Fertilização recomendada	1/3 de fertilização		
N	42,33 \pm 0,58	32,67 \pm 0,58	20,51	< 0,001
P	3,33 \pm 0,06	1,80	46,00	< 0,001
K	24,33 \pm 0,58	15,00	28,00	< 0,001
Ca	15,33 \pm 0,58	16,33 \pm 0,58	-2,12	0,101
Mg	2,87 \pm 0,12	3,47 \pm 0,06	-8,05	< 0,01
S	8,70 \pm 0,26	5,43 \pm 0,06	20,89	< 0,001
B	21,67 \pm 1,15	32,00 \pm 1,00	-11,72	< 0,001
Cu	7,00	7,33 \pm 0,58	-1,00	0,374
Fe	92,00 \pm 3,61	84,67 \pm 4,04	2,35	0,079
Mn	350,67 \pm 1,15	240,67 \pm 5,69	32,84	< 0,001
Zn	39,33 \pm 1,15	30,00 \pm 1,00	10,58	< 0,001

*todas as comparações com 4 *gl*.

Tabela 4. Análise de Variância (ANOVA) com medidas repetidas comparando a produção de néctar extrafloral (μl) de *R. communis* provenientes de plantas com fertilização recomendada e com 1/3 de fertilização (2 níveis), submetidas ou não à herbivoria foliar por *S. frugiperda* (2 níveis), em cinco momentos distintos (medidas repetidas com 5 níveis). A interação entre os fatores também foi comparada. Para efeito de análise os dados foram transformados em $\log(x+1)$.

Fonte de variação	GL	QM	<i>F</i>	<i>P</i>
Fertilização (1)	1	0,114	1,730	0,197
Herbivoria (2)	1	2,332	35,318	< 0,0001
Tempo (3)*	4	0,511	33,180	< 0,0001
(1) x (2)	1	0,002	0,024	0,877
(1) x (3)	4	0,027	1,763	0,140
(2) x (3)	4	0,387	25,106	< 0,0001
(1) x (2) x (3)	4	0,027	1,741	0,144

* O néctar foi coletado em intervalos de 48 horas; a primeira coleta foi feita imediatamente antes da introdução das lagartas.

Tabela 5. Análise de Variância (ANOVA) comparando a biomassa das sementes de *R. communis* provenientes de plantas com fertilização recomendada e com 1/3 de fertilização, submetidas ou não à herbivoria foliar por *S. frugiperda* (Fatorial 2 x 2). A interação entre os fatores também foi comparada.

Fonte de variação	GL	QM	F	P
Fertilização (1)	1	10,51	306,06	< 0,0001
Herbivoria (2)	1	0,002	0,05	0,834
(1) x (2)	1	1,01	29,50	0,0006

Tabela 6. Análise de Variância (ANOVA) comparando o teor de óleo das sementes de *R. communis* provenientes de plantas com fertilização recomendada e com 1/3 de fertilização, submetidas ou não à herbivoria foliar por *S. frugiperda* (Fatorial 2 x 2). A interação entre os fatores também foi comparada.

Fonte de variação	GL	QM	F	P
Fertilização (1)	1	142,83	213,71	< 0,0001
Herbivoria (2)	1	10,83	16,20	0,004
(1) x (2)	1	11,60	17,36	0,003

Tabela 7. Análise de Variância (ANOVA) comparando o teor de água das sementes de *R. communis* provenientes de plantas com fertilização recomendada e com 1/3 de fertilização, submetidas ou não à herbivoria foliar por *S. frugiperda* (Fatorial 2 x 2). A interação entre os fatores também foi comparada.

Fonte de variação	GL	QM	F	P
Fertilização(1)	1	0,56	1,42	0,267
Herbivoria (2)	1	0,40	1,02	0,342
(1) x (2)	1	1,33	3,37	0,104

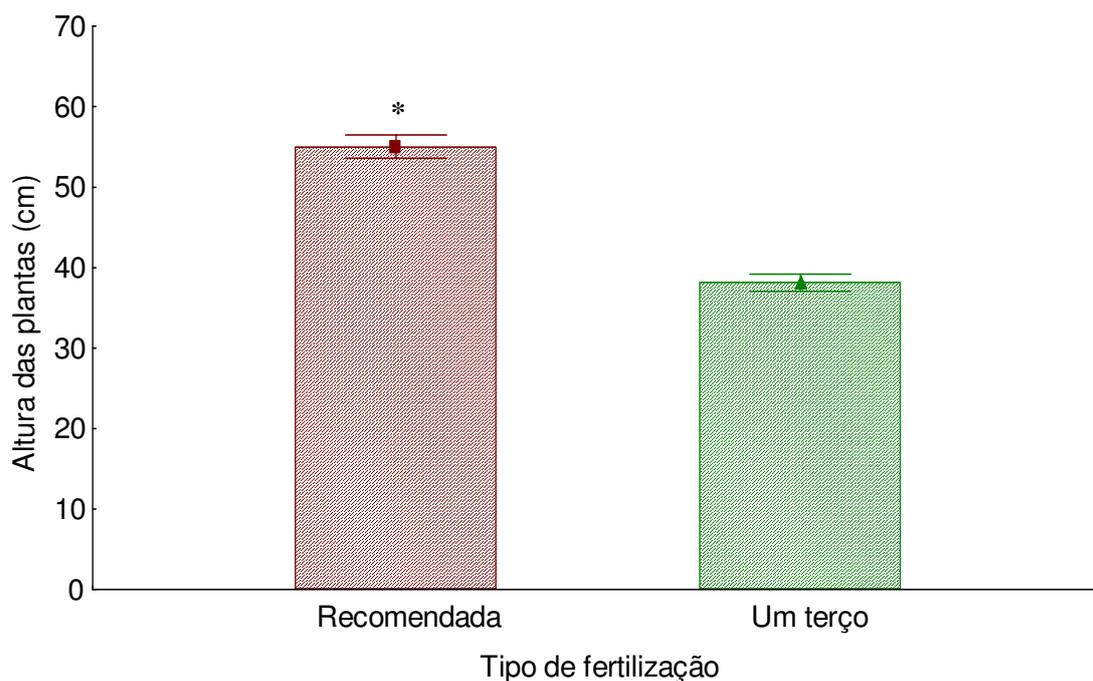


Fig. 6. Comparação dos valores médios (\pm EP) da altura das plantas cultivadas com fertilização recomendada e com 1/3 de fertilização. *As médias foram significativamente diferentes pelo teste- t ($t = 9,392$; $gl = 28$; $P < 0,0001$).

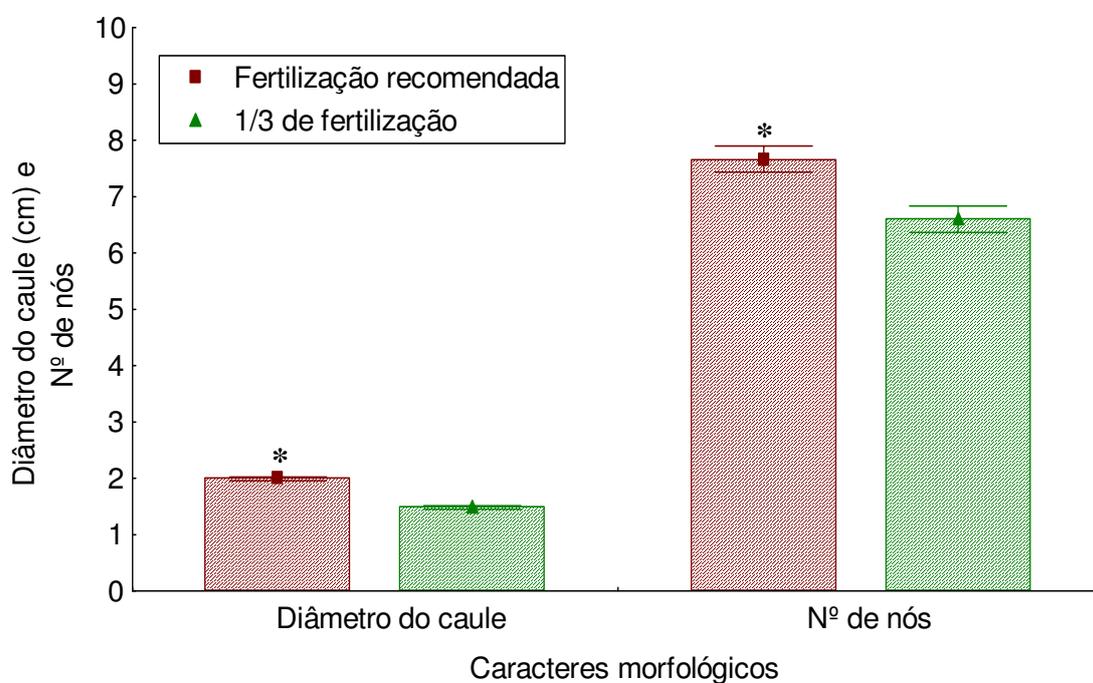


Fig. 7. Comparação dos valores médios (\pm EP) do diâmetro do caule e do número de nós das plantas cultivadas com fertilização recomendada e com 1/3 de fertilização. *As médias diferiram significativamente pelo teste- t (diâmetro: $t = 11,461$; $gl = 28$; $P < 0,0001$; Nº de nós: $t = 3,228$; $gl = 28$; $P = 0,003$).

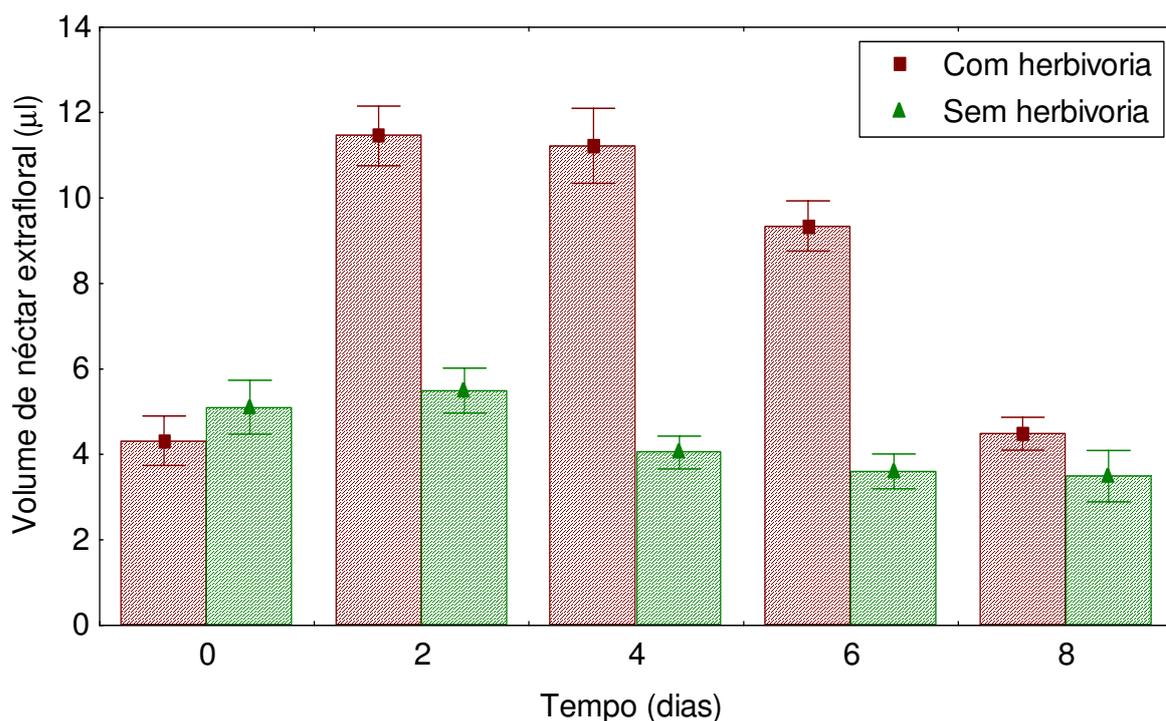


Fig. 8. Comparação dos valores médios (\pm EP) da produção de néctar extrafloral (μ l) de *R. communis* provenientes de plantas submetidas ou não à herbivoria foliar por *S. frugiperda*. O néctar foi coletado em intervalos de 48 horas. Os resultados indicam que o aumento no volume de néctar do tempo zero para o tempo 2 foi causado pela herbivoria (ver Tabela 4, Interação entre Herbivoria e Tempo).

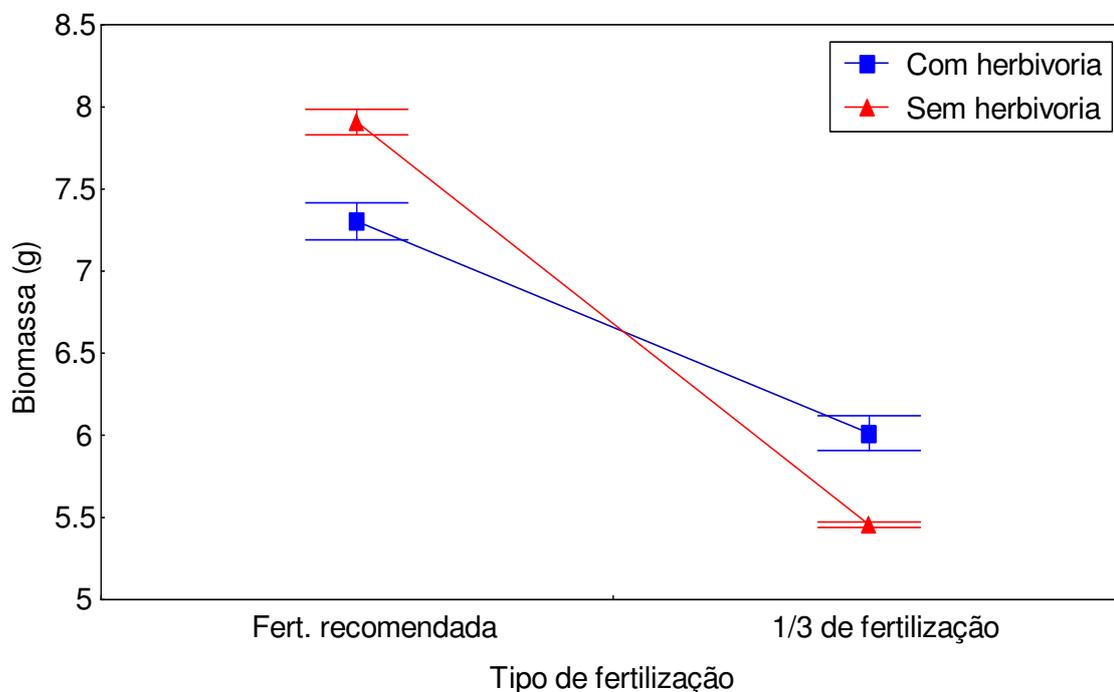


Fig. 9. Comparação dos valores médios (\pm EP) da biomassa das sementes de *R. communis* provenientes de plantas com fertilização recomendada e com 1/3 de fertilização, submetidas ou não à herbivoria foliar por *S. frugiperda*. O efeito do tipo de fertilização e a interação entre os fatores foram significativos, não ocorrendo o mesmo para o efeito da herbivoria (ver Tabela 5).

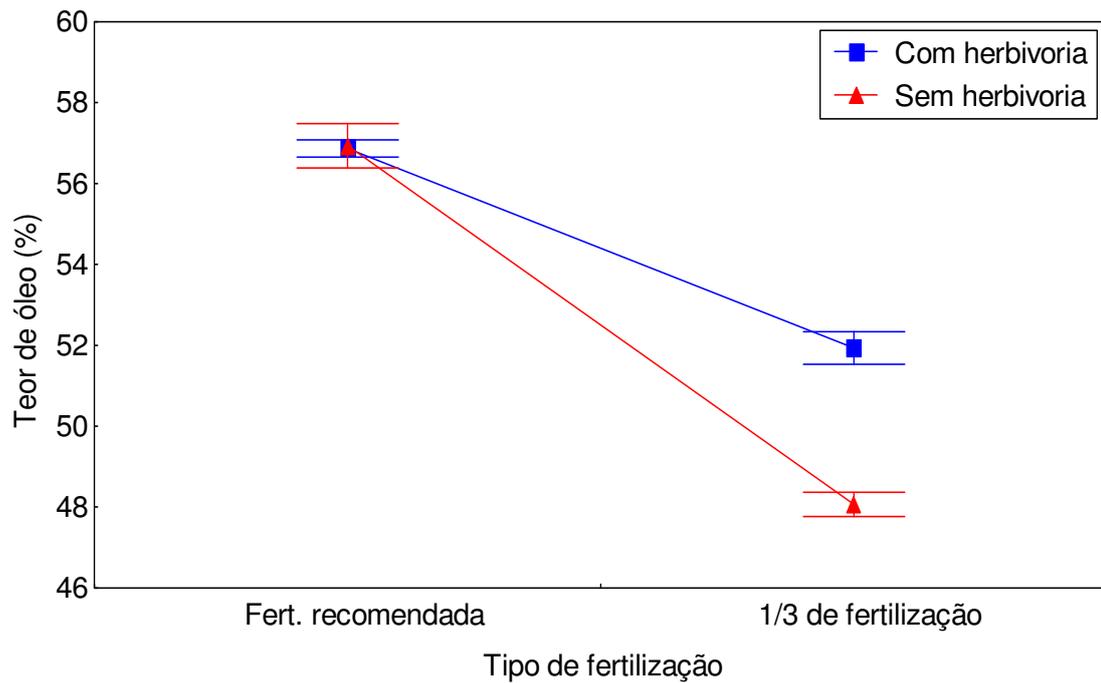


Fig. 10. Comparação dos valores médios (\pm EP) do teor de óleo das sementes de *R. communis* provenientes de plantas com fertilização recomendada e com 1/3 de fertilização, submetidas ou não à herbivoria foliar por *S. frugiperda*. Os efeitos do tipo de fertilização e da herbivoria foram significativos, bem como a interação entre os fatores (ver Tabela 6).

4. Discussão

A mamoneira é uma cultura sensível à acidez do solo e necessita de quantidades significativas de nutrientes para produção de grãos e para a síntese de óleo (Matos, 2007). A mamona também é sensível a baixos teores de Ca, Mg, S, B e Cu no solo (Santos *et al.*, 2004;), condição que impõe reduções na produtividade superiores a 50%. Ela é mais tolerante a deficiência de Fe, Mn, Mo e Zn, seja por sua baixa necessidade ou pela alta capacidade de extração desses nutrientes do solo (Santos *et al.*, 2004). Segundo Malavolta (1997), os níveis adequados de macronutrientes nas folhas da mamoneira são assim descritos: 40-50; 3-4; 30-40; 15-25; 2,5-3,5 e 3,4 g.kg⁻¹ para N, P, K, Ca, Mg e S, respectivamente. Os resultados dos teores de N, P, Ca e Mg estão de acordo com os indicados por Malavolta (1997), já o teor de K está um pouco abaixo e S acima (Tabela 3). No entanto, estas indicações são muito gerais, pois condições de solo, clima e variedade podem influenciar os teores de macro e micronutrientes. Nas plantas que receberam 1/3 da fertilização podemos observar que os teores médios de N, P, K estão abaixo do indicado (Tabela 3), uma vez que essas plantas receberam uma menor fertilização, apesar dos teores de Ca e Mg estarem de acordo com o indicado por Malavolta (1997). As plantas que receberam a dosagem de fertilizantes recomendada apresentaram maior altura, diâmetro de caule e número de nós do que as plantas que receberam 1/3 de fertilização (Figs 6 e 7), em concordância com os resultados obtidos por Severino *et al.* (2006b).

Sabe-se que caracteres físicos e químicos das plantas podem ser alterados após o ataque por insetos herbívoros, bem como alguns processos defensivos. A defesa induzida pode compreender mudanças físicas, químicas e nutricionais na planta que acontecem após o dano ou estresse causado pelo herbívoro (Karban & Baldwin, 1997). Portanto, estes caracteres podem ser plásticos, conferindo uma vantagem para as plantas, dependendo do nível de dano imposto (Valladares *et al.*, 2006). Fatores bióticos e abióticos podem então modular esta plasticidade fenotípica, como a herbivoria na produção de néctar (Ness, 2003) e a qualidade da planta na produção de nectários extraflorais (Mondor *et al.*, 2006). Por exemplo, Mondor *et al.* (2006) produziram danos foliares mecânicos em plantas de *Vicia faba*, simulando herbivoria, e notaram que houve um aumento de 33% na produção de nectários extraflorais. Aumentos significativos de nectários extraflorais também foram observados em plantas fertilizadas com NPK.

O aumento na produção de néctar extrafloral e/ou na liberação de compostos voláteis presentes nas folhas após dano causado por herbívoros pode ser uma resposta da planta à

herbivoria (Bronstein *et al.*, 2006; Bruinsma & Dicke, 2008). Wäckers *et al.* (2001), ao investigarem o efeito da alimentação de *S. littoralis* sobre a produção de néctar em nectários extraflorais de plantas de mamona, notaram que a produção de néctar aumentou significativamente após o consumo foliar pelas lagartas. De forma similar, no presente estudo verificou-se que a produção de néctar aumentou significativamente na presença de herbivoria, ocorrendo uma redução no volume de néctar após a remoção dos herbívoros (Fig. 8). A maior produção de néctar pode estar associada à defesa da planta por atrair diversos inimigos naturais de herbívoros, como formigas e parasitóides (Bakker & Klein, 1992; Stapel *et al.*, 1992; Bronstein, 1998; Pulice & Packer, 2008), caracterizando uma defesa induzida mediada por efeito indireto via mutualistas (Heil *et al.*, 2000). Portanto, a maior produção de néctar nos nectários extraflorais de *R. communis* após ataque por *S. frugiperda* pode ser uma resposta eficiente da planta com o intuito de atrair inimigos naturais, e este efeito pode ainda perdurar por seis dias após a eliminação do herbívoro, o que pode aumentar a eficiência de atratividade dos inimigos naturais e, conseqüentemente, as taxas de predação e parasitismo.

Alguns estudos têm demonstrado que o nível de fertilização pode estar diretamente relacionado com o teor de óleo das plantas. Por exemplo, Hornok (1983), estudando os efeitos da adubação em *Ocimum basilicum* L. (Lamiaceae), observou que o teor de óleo essencial aumentou proporcionalmente com os níveis de N, P e K. Pegoraro *et al.* (2010) constataram que a alta intensidade de luz e a adubação favoreceram a produção de biomassa em *Mentha x piperita* L. var. *piperita* (Lamiaceae), influenciando no rendimento de óleos essenciais. No presente estudo também foi constatada uma interação entre qualidade da planta, biomassa e teor de óleo, pois as sementes de *R. communis* apresentaram maior biomassa e teor de óleo nas plantas que sofreram fertilização recomendada.

Em um experimento de desfolha manual, Severino *et al.* (2010) quantificaram as mudanças no rendimento e evolução da maturação dos frutos de plantas de mamona submetidas a desfolhas quinzenais. Os resultados mostraram que a maturação dos frutos ocorreu mais cedo e o número de frutos por cacho não se alterou; no entanto, houve diminuição da produtividade de óleo. Um aumento significativo no teor de óleo nas sementes das plantas que sofreram 1/3 de fertilização que foram submetidas à herbivoria foi observado no presente estudo. Portanto, o aumento na produção de óleos nestas plantas sugere uma resposta à herbivoria, de forma que as plantas podem ter investido boa parte de suas reservas na parte reprodutiva, com menor investimento no desenvolvimento, já que são plantas menos nutridas quando comparadas com as plantas que sofreram fertilização recomendada. Esta

suposição de maior investimento na parte reprodutiva neste grupo de plantas é reforçada pela constatação de um aumento na biomassa das sementes nas plantas que sofreram herbivoria.

É interessante ainda notar que o aumento na produção de óleo poderia de alguma forma estar relacionado com o tamanho dos frutos, já que frutos maiores foram observados em plantas que sofreram adubação recomendada. Assim, frutos maiores poderiam estar produzindo sementes com maiores quantidades de óleo. No entanto, verificou-se que apesar de as plantas sem herbivoria submetidas à fertilização recomendada apresentarem sementes com maiores valores de biomassa, o teor de óleo foi aproximadamente igual entre plantas com e sem herbivoria. Portanto, o aumento na produção de óleo nas sementes das plantas submetidas a 1/3 de fertilização e com herbivoria pode ter ocorrido devido à ação direta dos herbívoros, não sendo apenas uma consequência do aumento do tamanho dos frutos.

A resposta induzida das plantas à herbivoria tem sido mais frequentemente registrada dentro de um contexto de defesas químicas (Baldwin & Schultz, 1983; Karban & Baldwin, 1997; Kost & Heil, 2006). No entanto, alterações induzidas em caracteres morfológicos também podem ocorrer quando as plantas são atacadas por herbívoros (Gadd *et al.*, 2001), gerando, por exemplo, aumentos no número de flores e estruturas reprodutivas, no tamanho de espinhos, no volume de néctar e na produção de nectários extraflorais (Lennartson *et al.*, 1997; Wäckers *et al.*, 2001; Young *et al.*, 2003; Pulice & Packer, 2008). Ainda, a planta pode compensar os danos através da ativação do desenvolvimento, fazendo com que a produção seja maior do que seria sem o ataque de herbívoros (Pizzamiglio, 1991). Os resultados do presente estudo mostraram que a quantidade de néctar em nectários extraflorais de *R. communis* que sofreram a ação de herbívoros foi maior do que nas plantas que não sofreram herbivoria, caracterizando-se assim um efeito tipo “top-down”. No entanto, o teor de óleo nas sementes das plantas que sofreram herbivoria foi maior apenas nas plantas de menor qualidade nutricional, gerando uma interação entre efeito do tipo top-down e bottom-up.

5. Referências Bibliográficas

- Azevedo, D.M.P., Beltrão, N.E.M., Lima, E.F. & Batista, F.A.S. (1997) *Efeito da População de Plantas nos Rendimentos da Mamoneira*. Campina Grande, Embrapa- CNPA (Comunicado Técnico, 54).
- Baker, D.A., Hall, J.L. & Thorpe, J.R. (1978) A study of the extrafloral nectaries of *Ricinus communis*. *New Phytologist*, **81**, 129-137.
- Bakker, F.M., Klein M.E. (1992) Trantrophic interactions in cassava. *Experimental and Applied Acarology*, **14**, 293-311.
- Baldwin, I.T. & Schultz, J.C. (1983) Rapid changes in tree leaf chemistry induced by damage: evidence for communication between plants. *Science*, **221**, 277-279
- Barroso, G.M., Peixoto, A.L., Costa, C.G., Ichaso, C.L.F., Gimarães, E.F. & Lima, H.C. (1991) *Sistemática de Angiospermas do Brasil*. Imprensa Universitária, Viçosa.
- Batista, F.A.S., Lima, E.F., Soares, J.J. & Azevedo, D.M.P.(1996) *Doenças e Pragas da Mamoneira (Ricinus communis L.) e seu Controle*. Campina Grande: EMBRAPA-CNPA (Circular Técnica, 21).
- Brasil (2009) Ministério da Agricultura e Reforma Agrária. *Regras para Análise de Sementes*. Brasília: Mapa/ACS.
- Bronstein, J.L. (1998) The contribution of ant-plant protection studies to our understanding of mutualism. *Biotropica*, **30**, 150-161.
- Bronstein, J.L., Alarcón, R. & Geber, M. (2006) The evolution of plant-insect mutualism. *New Phytologist*, **172**, 412-428.
- Bruinsma, M. & Dicke, M. (2008) Herbivore-induced indirect defense: from induction mechanisms to community ecology, In: A. Schaller (ed.). *Induced plant resistance to herbivory*. New York: Springer, pp. 31-60.
- Carvalho, W.A., Espindola, C.R. & Paccola, A.A. (1983) Levantamento de solos da Fazenda Experimental “Presidente Medici”. *Boletim Científico da Faculdade de Ciências Agronômicas UNESP*, Botucatu, **1**, 95.
- Colnago, L.A. (1996). *Análise do teor de óleo em sementes por RMN*. Embrapa Instrumentação Agropecuária, São Carlos (Circular técnica, 3).
- Cronquist, A. (1981) *An Integrated System of Classification of Flowering Plants*. Columbia University Press, New York.

- Cruz, I. (2000) Métodos de criação de agentes entomófagos de *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith), In: Bueno, V.H.P. (ed.). *Controle Biológico de Pragas: Produção Massal e Controle de Qualidade*. Lavras, UFLA, pp. 111-135.
- Del-Claro, K. & Torezan-Silingardi, H. (2009) Insect-plant interactions: new pathways to a better comprehension of ecological communities in Neotropical savannas. *Neotropical entomology*, **38**, 159–164.
- Embrapa solos (2006) *Sistema Brasileiro de Classificação dos Solos*. Centro Nacional de Pesquisa de Solos, Rio de Janeiro.
- Ferraz, J.M.G. (1991) *Estudos Bioecológicos de Spodoptera frugiperda (Abbot e Smith, 1797) (Lepidoptera: Noctuidae) como subsídio ao manejo de integrado de pragas na cultura do milho*. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, São Paulo.
- Freire, R.M.M. (2001) Ricinoquímica, In: Azevedo, D.M.P. & Lima, E.F. (eds.). *O Agronegócio da Mamona no Brasil*. Campina Grande, Embrapa-Informação Tecnológica, pp. 295-335.
- Gadd, M.E., Young, T.P. & Palmer, T.M. (2001) Effects of simulated shoot and leaf herbivory on vegetative growth and plant defense in *Acacia drepanolobium*. *Oikos*, **92**, 515–521.
- Gallo, D., Nakano, O., Silveira Neto, S., Carvalho, R.P.L., Batista, G.C., Berti Filho, E., Parra, J.R.P., Zucchi, R.A., Alves, S.B., Vendramim, J.D., Marchini, L.C., Lopes, J.R.S. & Omoto, C. (2002) *Entomologia Agrícola*. Piracicaba, FEALQ.
- Heil, M., Fiala, B., Baumann, B. & Linsenmair, K.E. (2000) Temporal, spatial and biotic variations in extrafloral nectar secretion by *Macaranga tanarius*. *Functional Ecology*, **14**, 749-757.
- Heil, M., T. Koch, A. Hilpert, B. Fiala, W. Boland, & Linsenmair, K. E. (2001) Extrafloral nectar production of the ant-associated plant, *Macaranga tanarius*, is an induced, indirect, defensive response elicited by jasmonic acid. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **98**, 1083–1088.
- Herrera, C.M. & Pellmyr, O. (2002) *Plant-Animal Interactions: An Evolutionary Approach*. Blackwell Publishing, Oxford, UK.
- Hornok, L. (1983) Influence of nutrition on the yield and content of active compounds in some essential oil plants. *Acta Horticulturae*, Wageningen, **132**, 239-47.
- Hunter, M.D. (2003) Effects of plant quality on the population ecology of parasitoids. *Agricultural and Forest Entomology*, **5**, 1-8.

- Kagata, H., Nakamura, M. & Ohgushi, T. (2005) Bottom-up cascade in a tri-trophic system: different impacts of host-plant regeneration on performance of a willow leaf beetle and its natural enemy. *Ecological Entomology*, **30**, 58-62.
- Karban, R. & Baldwin, I.T. (1997) *Induced Responses to Herbivory*. University of Chicago Press, Chicago.
- Karban, R. (2011) The ecology and evolution of induced resistance against herbivores. *Functional Ecology*, **25**, 339-347.
- Kost, C. & Heil, M. (2006) Herbivore-induced plant volatiles induce an indirect defence in neighbouring plants. *Journal of Ecology*, **94**, 619-628.
- Lakshminarayana, M. (2005) Studies on antixenosis in castor, *Ricinus communis* L., against major insect pests. *Indian Journal of Plant Protection*, **33**, 216-219.
- Lennartson, T.; Nilsson, P. & Tuomi, J. (1997) Evidence for an evolutionary history of overcompensation in the grassland biennial herb *Gentianella campestris* (Gentianeae). *American Naturalist*, **149**, 1147-1155.
- Malavolta, E., Vitti, G.C., & Oliveira, S.A. (1997) *Avaliação do Estado Nutricional das Plantas: Princípios e Aplicações*. 2ª ed., Piracicaba, Potafos.
- Matos, E.H.S.F. (2007). *Cultivo da Mamona e Extração do Óleo*. Centro de Apoio ao Desenvolvimento Tecnológico da Universidade de Brasília – CDT/UnB, Dossiê Técnico.
- Melo, M.O. & Silva-Filho, M.C. (2002) Plant-insect interaction: an evolutionary arms race between two distinct defense mechanisms. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, **14**, 71-81.
- Mondor, E. B., Tremblay, M. N. & Messing, R. H. (2006) Extrafloral nectary phenotypic plasticity is damage and resource-dependent. *Biology Letters*, **2**, 583-585.
- Ness, J. (2003) *Catalpa bignonioides* alters extrafloral nectar production after herbivory and attracts ant bodyguards. *Oecologia*, **134**, 210-218.
- Pegoraro, R. L., Falkenberg, M.B., Voltolini, C. H., Santos, M. & Paulilo, M. T. S. (2010) Produção de óleos essenciais em plantas de *Mentha x piperita* L. var. *piperita* (Lamiaceae) submetidas a diferentes níveis de luz e nutrição do substrato. *Revista Brasileira de Botânica*, **33**, 631-637.
- Pizzamiglio, M.A. (1991) Ecologia das interações inseto-planta, In: Panizzi, A. & Parra, J.R. (eds.). *Ecologia Nutricional de Insetos e suas Implicações no Manejo de Pragas*. Manole Ltda, São Paulo, pp. 101-121.

- Price, P.W. (2002) Species interactions and the evolution of biodiversity, In: Herrera, C.M. & Pellmyr, O. (eds.). *Plant-animal interactions: An evolutionary approach*. Oxford, Blackwell Science, pp. 3-25.
- Pulice, C.E. & Packer, A.A. (2008) Simulated herbivory induces extrafloral nectary production in *Prunus avium*. *Functional Ecology*, **22**, 801-807.
- Raij, B. van. (1996) *Recomendações de calagem e adubação para o estado de São Paulo*. 2ª ed. Campinas: Instituto Agrônomo e Fundação IAC, 285p. (Boletim Técnico, 100).
- Raij, B. van. (2001) Pesquisa e desenvolvimento em micronutrientes e metais pesados, In: Ferreira, M.E., Cruz, M.C.P., Raij, B. van & Abreu, C.A. (eds.). *Micronutrientes e Elementos Tóxicos na Agricultura*. CPNp/Fapesp/Potafos, Jaboticabal, pp. 1-11.
- Ribeiro, L.P. & Costa, E.C. (2008) Ocorrência de *Erinnyis ello* e *Spodoptera marima* na cultura da mamona no Rio Grande do Sul. *Ciência Rural*, **38**, 2351-2353.
- Rodrigues, R.F.O., Oliveira, F. & Fonseca, A.M. (2002) As folhas de Palma Christi – *Ricinus communis* L. (Euphorbiaceae Jussieu). Revisão de conhecimentos. *Revista Lecta, Bragança Paulista*, **20**, 183-194.
- Santo, M.M.E. (2007) Secondary seed dispersal of *Ricinus communis* Linnaeus (Euphorbiaceae) by ants in secondary growth vegetation in Minas Gerais. *Revista Árvore*, **31**, 1013-1018.
- Santos, L.M., Redaelli, L.R., Diefenbach, L.M.G. & Efrom, C. F. S. (2004) Fertilidade e longevidade de *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) em genótipos de milho. *Ciência Rural*, **34**, 345-350.
- Severino, L.S., Ferreira, G. B., Moraes, C. R. A., Gondim, T. M. S., Cardoso, G. D., Viriato, J. R. & Beltrão, N.E.M. (2006a) Produtividade e crescimento da mamoneira em resposta à adubação orgânica e mineral. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, **41**, 879-882.
- Severino, L.S., Gilvan, B.F., Moraes, C.R.A., Gondim, T.M.S., Freire, W.S.A., Castro, D.A., Cardoso, G.D. & Beltrão, N.E.M. (2006b) Crescimento e produtividade da mamoneira adubada com macronutrientes e micronutrientes. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, **41**, 563-568.
- Severino, L. S., Freire, M. A. O., Lucena, A. M. A. & Valea, L. S. (2010) Sequential defoliations influencing the development and yield components of castor plants (*Ricinus communis* L.) *Industrial Crops and Products*, **32**, 400–404.

- Souza, V.C. & Lorenzi, H. (2005) *Botânica Sistemática: Guia Ilustrado para Identificação das Famílias de Angiospermas da Flora Brasileira, Baseado em APG II*. Editora Plantarum, Nova Odessa.
- Stapel, J.O., Cortesero, A.M., De Moraes, C.M., Tumlinson, J.H. & Lewis, W.J. (1997) Extrafloral nectar, honeydew and sucrose effects on searching behavior and efficiency of *Microplitis croceipes* Hymenoptera: Braconidae in cotton. *Environmental Entomology*, **26**, 617-623.
- Valladares, F., Sanchez-Gomez, D. & Zavala, M.A. (2006) Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *Journal of Ecology*, **94**, 1103–1116.
- Viana, P.S. (1991) *Insetos e Ácaros Associados à Cultura da Mamona (Ricinus communis L.) e sua Importância Relativa*. Dissertação (Mestrado em Agronomia), Curso de Pós-Graduação em Agronomia, Universidade Federal do Ceará.
- Wäckers, F.L., Zuber, D., Wunderlin, R. & Keller, F. (2001) The effect of herbivory on temporal and spatial dynamics of foliar nectar production in cotton and castor. *Annals of Botany*, **87**, 365-370.
- Young, T.P., Stanton, M.L. & Christian, C.E. (2003) Effects of natural and simulated herbivory on spine lengths of *Acacia drepanolobium* in Kenya. *Oikos*, **101**, 171–179.
- Zar, J. H. (1999). *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, Upper Saddle River, New Jersey.

CAPÍTULO 2

Efeito cascata em um sistema tritrófico: influência da qualidade da planta no desempenho do inseto herbívoro *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) e seus inimigos naturais *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae) e *Trichogramma pretiosum* (Hymenoptera: Trichogrammatidae)

Efeito cascata em um sistema tritrófico: influência da qualidade da planta no desempenho do inseto herbívoro *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) e seus inimigos naturais *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae) e *Trichogramma pretiosum* (Hymenoptera: Trichogrammatidae)

RESUMO: Sabe-se que efeitos tipo “bottom-up” (base-topo) têm implicações relevantes para a cadeia trófica, pois interferem diretamente e indiretamente no desempenho dos organismos, principalmente no caso de insetos herbívoros. Tais efeitos, por sua vez, também afetam outros níveis tróficos, como os predadores e parasitóides, podendo interferir nos efeitos “top-down” (topo-base), ou seja, nas respectivas taxas de predação e parasitismo. O presente estudo teve como objetivo investigar se a qualidade da planta afeta o desempenho dos insetos herbívoros e seus inimigos naturais, interferindo na força de interação trófica. Foi utilizado como modelo de estudo o sistema formado por plantas de *Ricinus communis*, o inseto herbívoro *Spodoptera frugiperda* e os inimigos naturais *Podisus nigrispinus* e *Trichogramma pretiosum*. A força de interação foi estimada através de ajustes de modelos de resposta funcional e determinação da resposta numérica do predador. A taxa de parasitismo e o tamanho corporal dos parasitóides também foram comparados quando provenientes de ovos de mariposas que, durante o estágio imaturo, se alimentaram de plantas de melhor e pior qualidade nutricional. Constatou-se que não houve diferença significativa entre o número de ovos de *S. frugiperda* alimentadas com dieta contendo extrato de folhas de plantas cultivadas com fertilização recomendada (melhor qualidade) e com 1/3 de fertilização (pior qualidade). Já o peso das pupas foi significativamente maior na dieta de melhor qualidade. No caso de *P. nigrispinus*, houve um aumento significativo no número de ovos depositados, bem como no peso seco e no tamanho da tibia dos adultos, quando alimentados com lagartas provenientes de dieta de melhor qualidade. Os ajustes de resposta funcional mostraram que o modelo que melhor se ajustou a todos os dados foi o da resposta do tipo II, não havendo diferenças entre machos e fêmeas e entre o tipo de fertilização. No entanto, dependendo da densidade de presas, as fêmeas consumiram mais do que os machos e um maior consumo de presas também foi observado pelos predadores que consumiram lagartas provenientes de dietas de melhor qualidade. Para as densidades de 5, 10, 15 e 25 presas, o número de ovos depositados por fêmeas de *P. nigrispinus* foi significativamente maior quando estas se alimentaram de lagartas que consumiram dieta de melhor qualidade; diferenças na longevidade não foram observadas na grande maioria dos casos. Maiores porcentagens de parasitismo foram observadas em ovos provenientes do tratamento de fertilização recomendada. O tamanho dos parasitóides que emergiram de ovos provenientes do tratamento de fertilização recomendada foi maior do que aqueles que emergiram do tratamento de 1/3 da fertilização, no entanto, esta diferença não foi significativa. Os resultados do presente estudo mostram que além de interferir de forma significativa no desempenho dos insetos herbívoros, a variação da qualidade nutricional das

plantas também pode afetar o terceiro nível trófico, e que este efeito tipo bottom-up tem implicações para a cadeia trófica, influenciando a eficiência dos predadores, ou seja, os efeitos tipo top-down.

Palavras-chave: Cadeia trófica; Herbivoria; Parasitóides; Predadores; Resposta funcional e numérica; *Ricinus communis*.

Cascading effect in a tritrophic system: the influence of plant quality on the performance of the insect herbivore *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) and its natural enemies *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae) and *Trichogramma pretiosum* (Hymenoptera: Trichogrammatidae)

ABSTRACT: It is known that bottom-up effects have relevant implications for food chains due to direct and indirect interference in the fitness of organisms, mainly for insect herbivores. These effects, however, may also affect other trophic levels, such as predators and parasitoids, probably influencing top-down forces (i.e., predation and parasitism rates). Here, it was investigated whether plant quality affects the fitness of herbivore insects and its natural enemies, mediating trophic interaction forces. The study system composed by *Ricinus communis*, the herbivore *Spodoptera frugiperda* and its natural enemies *Podisus nigrispinus* and *Trichogramma pretiosum*, was used as a model. The interaction force was estimated by fitting functional response models as well as by examining the numerical response of the predator. The parasitism rate and parasitoid body size were also compared when parasitoids emerged from eggs of moths that fed with high and low-quality plants. Significant differences between the numbers of *S. frugiperda* eggs were not observed for caterpillars fed with plants with standard fertilization (high-quality plants) and with 1/3 of standard fertilization (low-quality plants). However, pupal weight was greater in the high-quality diet. For *P. nigrispinus*, a significant increase in the number of eggs laid was observed, as well as in the dry weight and body size of adults when fed with caterpillars from high-quality diet. The best fitting of functional response models was obtained, in all cases, by the type II model, with no differences between males and females and fertilization treatments. Depending on prey density, females consumed more caterpillars than males, and predators that were fed with prey from the high-quality diet presented greater prey consumption. For densities of 5, 10, 15 and 25 prey, the number of eggs laid by *P. nigrispinus* females was significantly higher when they were fed with caterpillars from high-quality diet; differences in longevity were not observed in most cases. Eggs from the standard fertilization treatment presented higher levels of parasitism. Parasitoid body size was greater on eggs from the standard fertilization treatment than on eggs from the 1/3 of standard fertilization; however, this difference was not significant. Our results show that variation in plant quality affects the fitness of insect herbivores as well as the third trophic level. Such bottom-up effect has implications for food chain, influencing predator attack, characterized as a top-down force.

Key-words: Food chain; Functional and numerical response; Herbivory; Parasitoids; Predators; *Ricinus communis*.

1. Introdução

Interações do tipo predador-presa, parasita-hospedeiro e herbívoro-planta são fundamentais para explicar a abundância e a distribuição dos organismos, mas sabe-se que tais relações estão embutidas em uma teia complexa de interações com outros organismos e fontes alimentares, dentro de uma comunidade (Begon *et al.*, 2007). Nas comunidades, diversos fatores bióticos e abióticos podem influenciar os organismos que nela se relacionam, tais como nutrientes, condições climáticas, inimigos naturais, organismos simbiotes, competidores, decompositores e a qualidade do recurso, sendo determinantes para as mudanças nas populações e na estrutura da comunidade (Hunter & Price, 1992). No caso dos herbívoros, sua abundância, bem como sua distribuição, desempenho e sobrevivência podem ser afetadas pela qualidade do recurso (forças do tipo ‘bottom-up’) e inimigos naturais (forças do tipo ‘top-down’), bem como pela interação desses fatores (Williams *et al.*, 2001; Walker *et al.*, 2008). As forças “bottom-up” (base-topo) e “top-down” (topo-base) podem estar fortemente ligadas. Alguns autores argumentam que a qualidade da planta pode afetar a composição da comunidade de insetos herbívoros e esta, conseqüentemente, pode influenciar as forças “top-down” (Price, 1992; Hunter *et al.*, 1997; Stiling & Rossi, 1997; Turchin *et al.*, 1999).

A combinação do modo de alimentação e diferenças nutricionais entre plantas e partes das plantas implica que dificilmente os insetos herbívoros apresentarão um tempo de desenvolvimento exatamente igual, mesmo em casos de grande especialização entre a planta hospedeira e o inseto herbívoro (Jolivet, 1998; Herrera & Pellmyr, 2002). Além de interferir de forma significativa no desempenho dos insetos herbívoros, a variação da qualidade nutricional das plantas também afeta o terceiro nível trófico, ou seja, os predadores e os parasitóides (Moon & Stiling, 2002; Teder & Tammaru, 2002; Hunter, 2003; Kagata *et al.*, 2005).

Mudanças no desempenho dos predadores podem, por sua vez, interferir diretamente na capacidade de captura de presas e na sua fecundidade. A mudança na taxa de captura de presas por um predador com a mudança na densidade de presas, é denominada de resposta funcional, já a resposta numérica é entendida como o aumento no número de predadores em função da densidade de presas (Solomon, 1949; Holling, 1959). O conhecimento de padrões de resposta funcional e numérica é importante, pois através destes pode-se inferir sobre a taxa de mortalidade que um predador pode impor sobre as populações de sua presa por unidade de

tempo (Maia *et al.*, 2004). Três tipos básicos de resposta funcional foram definidos por Holling (1959, 1961). Na resposta funcional do tipo I, o número de presas capturadas pelo predador aumenta linearmente com o aumento na densidade de presas. Na resposta funcional do tipo II, o número de presas capturadas pelo predador aumenta, mas com uma taxa de captura decrescente com o aumento da densidade de presas, gerando uma resposta curvilínea, que atinge uma assíntota na parte superior. Na resposta do tipo III o consumo aumenta de forma sigmóide, aproximando-se de uma assíntota superior. Os componentes básicos que definem a resposta funcional são: o tempo em que o predador e a presa interagem, a taxa de ataque do predador (a) e o tempo de manipulação da presa, ou tempo de manuseio ($HT = Handling Time$) (Holling, 1961; Tostowaryk, 1972; Coll & Ridgway, 1995).

A resposta do tipo II é observada com mais frequência em invertebrados, sendo encontrada na maioria dos insetos. No entanto, fatores como temperatura, tipo de presa, refúgio para a presa, presença de fonte alimentar alternativa e qualidade do recurso oferecido às presas, também podem alterar o tipo de resposta funcional (De Clercq *et al.*, 2000; Menezes *et al.*, 2005). Modificações no tipo de resposta funcional têm implicações importantes para a regulação populacional da presa. Por exemplo, na resposta do tipo II, a taxa de mortalidade imposta pelo predador decresce com o aumento na densidade de presas. Já na resposta do tipo III, ocorre um aumento na taxa de mortalidade quando a presa está em baixa densidade, gerando um padrão diretamente dependente da densidade, que é determinante para a regulação populacional (Hassell, 2000). Portanto, se a qualidade do recurso interfere no tipo de resposta funcional exibida por determinado predador, alterações na dinâmica predador-presa podem ocorrer em decorrência da ação integrada de efeitos tipo “bottom-up” e “top-down”, mas ainda existem poucos estudos com este tipo de enfoque.

Estima-se que 10% do total de insetos sejam parasitóides, com a maior parte pertencente às ordens Diptera e Hymenoptera (Hassel, 2000). Durante a fase adulta, podem ser responsáveis pela morte de vários hospedeiros, pois depositam ovos dentro, sobre ou próximo dos hospedeiros (Price, 1997). Os parasitóides também possuem destacada importância econômica, pois inúmeras espécies têm sido estudadas e utilizadas em programas de controle biológico de pragas (e.g., DeBach & Rosen, 1991; Ives & Hochberg, 2000). Devido à grande importância dos parasitóides como agentes causadores de mortalidade nas populações hospedeiras, variações nas taxas de ataque influenciadas pela qualidade do hospedeiro podem ser determinantes. Por exemplo, indivíduos mantidos em hospedeiros mais bem nutridos poderiam apresentar melhor desempenho, revelado através de maior tamanho corporal, maior

fecundidade e melhor eficiência de forrageio, culminando em maiores taxas de parasitismo em condições naturais.

O presente estudo teve como objetivo investigar se a qualidade da planta afeta o desempenho dos insetos herbívoros e seus inimigos naturais, interferindo na força de interação trófica. Para tanto, foi utilizado como modelo de estudo o sistema formado por plantas de *Ricinus communis* L. (Euphorbiaceae), o inseto herbívoro *Spodoptera frugiperda* (Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) e os inimigos naturais *Podisus nigrispinus* (Dallas) (Heteroptera: Pentatomidae) e *Trichogramma pretiosum* (Riley) (Hymenoptera: Trichogrammatidae).

Hipóteses

Duas hipóteses foram investigadas: 1) a taxa de predação é intensificada quando os predadores são alimentados com lagartas provenientes de plantas mais bem nutridas, interferindo na força de interação, estimada através de ajustes de modelos de resposta funcional e determinação da resposta numérica; 2) a taxa de parasitismo e o tamanho corporal de parasitóides de ovos, em condições de campo, são maiores quando provenientes de mariposas que, durante o estágio imaturo, se alimentaram de plantas de melhor qualidade nutricional.

2. Materiais e métodos

2.1 Locais de execução dos experimentos

Os experimentos foram conduzidos em casa de vegetação e no Laboratório de Ecologia de Interações Tróficas, ambos localizados no Departamento de Botânica da Universidade Estadual Paulista, (Unesp), campus de Botucatu-SP. O experimento de ataque de ovos de *S. frugiperda* por parasitóides foi conduzido no Sítio Santo Antônio, localizado no município de São Manuel (22°43'51" S; 48°34'15" W; Altitude: 709 m).

2.2 Criação de manutenção de *S. frugiperda*, *P. nigrispinus* e *Tenebrio molitor*

Criações de manutenção de *S. frugiperda*, *P. nigrispinus* e *Tenebrio molitor* L. (Coleoptera: Tenebrionidae) foram mantidas no Laboratório de Ecologia de Interações Tróficas no Departamento de Botânica, Unesp/Botucatu, sob condições de $25 \pm 2^\circ\text{C}$, $70 \pm 5\%$ UR e 12 horas de fotofase. A metodologia de criação de manutenção de *S. frugiperda* é a mesma descrita no Capítulo 1, subitem 2.5.

Para a manutenção da criação de *P. nigrispinus*, os ovos foram mantidos em placas de Petri (14 cm x 2 cm) até a eclosão das ninfas, com uma pequena porção de algodão umedecido fixada na tampa. Como as ninfas começam a se alimentar apenas a partir do 2º estágio, nessa fase elas foram transferidas para potes plásticos transparentes de 1000 ml contendo um chumaço de algodão umedecido, alimentadas com pupas e larvas de *T. molitor* (Fig.1). Ninfas e adultos foram criados nesses potes e separados por estágio e quantidade. Quando atingem o estágio adulto, o acasalamento ocorre após três dias.

No caso de *T. molitor*, os indivíduos (larvas e adultos) foram acondicionados em caixas plásticas com tampa telada para uma melhor ventilação. A alimentação das larvas e adultos consistiu de uma mistura de farelo de trigo, farinha de mandioca, farinha de rosca e levedo de cerveja; fatias de chuchu foram colocadas sobre o substrato de criação para complementar a alimentação e suprir líquidos para *T. molitor*.

2.3 Avaliação do desenvolvimento de *S. frugiperda* e *P. nigrispinus*

Primeiramente, preparou-se uma dieta artificial como descrito no Capítulo 1, subitem 2.5, mas neste caso foi incorporado à dieta extrato de folhas de *R. communis*. Foram utilizados 15g de folhas trituradas em meio aquoso, em liquidificador, eliminando-se os resíduos através da coagem do material. O volume final foi medido para ser descontado do volume de água normalmente utilizado no preparo da dieta. Foram utilizados extratos provenientes de plantas com fertilização recomendada e com 1/3 da fertilização, estabelecendo-se dois tratamentos, e os conteúdos foram acrescentados aos anticontaminantes (Mihsfeldt & Parra, 1999). Foram utilizadas 20 placas de Petri contendo dieta artificial, sendo 10 para cada tratamento. Posturas de *S. frugiperda* foram então retiradas da criação de manutenção e adicionadas em cada placa. Quando as lagartas atingiram o estágio de pupa, 25 machos e 25 fêmeas de cada tratamento foram retirados ao acaso e pesados individualmente. As pupas foram então colocadas nas

gaiolas (PVC) para emergência dos adultos. Foram utilizadas cinco réplicas, ou seja, cinco gaiolas, totalizando dez gaiolas com cinco casais cada. A formação dos casais foi determinada ao acaso. As posturas foram coletadas durante três dias registrando-se, em estereomicroscópio, o número de ovos depositados por dia em cada réplica.

Os ovos retornaram para as placas contendo nova dieta preparada com extrato de folhas de plantas com fertilização recomendada e 1/3 de fertilização, para o desenvolvimento de uma segunda geração. As lagartas foram utilizadas para a alimentação de ninfas de segundo instar de *P. nigrispinus*. Foram utilizados 40 recipientes plásticos, sendo 20 contendo ninfas de *P. nigrispinus* alimentadas com lagartas provenientes de dieta com extrato de folhas de plantas com fertilização recomendada e os outros 20 com ninfas alimentadas com lagartas de dieta de folhas de plantas com 1/3 de fertilização. As ninfas foram alimentadas desta forma até atingirem o estágio adulto, quando então foram separados ao acaso 20 machos e 20 fêmeas de cada grupo. Cada casal, pareado ao acaso, foi colocado em recipiente plástico onde foi observada a presença de postura durante dois dias. Foram retiradas duas posturas por casal (uma por dia), registrando-se o número de ovos por postura. Em seguida, os adultos foram retirados dos recipientes, imobilizados em álcool (70%) e o comprimento da tíbia de cada indivíduo (2° par de pernas, lado direito) foi medido através de paquímetro digital (Digimess). Após as medições, os insetos foram acondicionados em sacos de papel, identificando-se o tratamento, e levados à estufa de circulação de ar (60°C por 24hs). Após secagem, os insetos foram individualmente pesados em balança analítica, determinando-se o peso seco (biomassa).

2.4 Interação predador-presa: resposta funcional e numérica

Para o estudo da intensidade de predação, indivíduos de *P. nigrispinus* foram alimentados por três gerações com lagartas de *S. frugiperda* provenientes de dietas contendo extrato de folhas de plantas com fertilização recomendada e com 1/3 de fertilização. Quando atingiram o último estágio de ninfa na terceira geração, estas foram individualizadas até atingirem o estágio adulto. Este procedimento foi adotado para a utilização de insetos virgens nos experimentos. Em seguida, 90 fêmeas e 90 machos adultos foram retirados das criações de cada tratamento e individualizados em recipientes plásticos (1000 ml), permanecendo em jejum por 24 horas (De Clercq *et al.*, 2000). Após o jejum, lagartas de quarto instar de *S. frugiperda* foram retiradas da criação de manutenção, as quais foram provenientes de dieta

padrão, e foram colocadas em diferentes densidades nos recipientes contendo os adultos de *P. nigrispinus*. As densidades de 5, 10, 15, 20, 25 e 30 lagartas por recipiente foram utilizadas, sendo 15 réplicas por densidade. Após 24hs, registrou-se o número de lagartas mortas em cada réplica (De Clercq *et al.*, 2000) e as lagartas não consumidas retornaram para a criação de manutenção. Também foi estabelecido um tratamento controle, contendo as mesmas densidades de lagartas e número de réplicas, mas sem a presença de predadores. Este tratamento foi organizado para verificar a influência do efeito do canibalismo.

Logo após o período de consumo das presas, 90 casais de *N. nigrispinus* foram formados considerando cada tratamento, sendo 15 casais por densidade da presa. Portanto, foram feitas quinze réplicas para cada densidade pré-estabelecida de 5, 10, 15, 20, 25 e 30 lagartas, sendo um casal por réplica. Para a formação dos casais os indivíduos foram pareados ao acaso; cada casal foi colocado em recipiente plástico padrão de criação. No total, 180 recipientes foram utilizados. Em 90 deles foram colocadas lagartas de *S. frugiperda* provenientes de dietas contendo extrato de folhas de plantas com fertilização recomendada e, nos outros 90, lagartas provenientes de dietas contendo extrato de folhas de plantas com 1/3 de fertilização, caracterizando os dois tratamentos conhecidos. A presença de posturas foi observada diariamente, registrando-se o número de ovos. Este procedimento foi feito até a morte dos insetos, verificando-se também sua longevidade. Através deste procedimento foi determinada a resposta numérica do predador.

2.5 Ataque por parasitóides de ovos

No Sítio Santo Antônio, em uma parcela de 150 m², foram cultivadas 100 plantas de *R. communis* que foram semeadas manualmente utilizando-se espaçamento de 1,5 m entre linhas e 1,0 m entre plantas. Foram utilizadas três sementes por cova a uma profundidade de 6,0 cm. O desbaste foi realizado 15 dias após a emergência das plântulas deixando apenas uma plântula por cova.

Quando as plantas atingiram cerca de quatro meses de idade, massas de ovos recém-depositados por *S. frugiperda*, provenientes de lagartas alimentadas em dieta com extrato de folhas de plantas com fertilização recomendada e com 1/3 de fertilização, foram levadas ao campo e colocadas ao acaso em folhas de *R. communis*. Das 100 plantas, 50 foram sorteadas, as quais receberam as posturas. Foram fixadas duas posturas por planta, sendo uma postura de cada tratamento, totalizando 100 posturas. Para evitar que as posturas sofressem os efeitos da

chuva e da incidência direta dos raios solares, estas foram fixadas dentro de copos plásticos descartáveis (180 ml) (Fig.2A); no fundo do copo foi fixada a extremidade de um barbante e a outra extremidade foi amarrada na folha de mamona (Fig.2B). Cada postura foi identificada, anotando-se a lápis na folha de postura o tratamento correspondente (tipo de fertilização).

O parasitismo dos ovos foi realizado *T. pretiosum*, através da liberação dos parasitóides a partir de “células” contendo ovos de *Anagasta kuehniella* parasitados, comercializadas em cartelas pela empresa Bug Agentes Biológicos, localizada em Piracicaba-SP. As células destinadas à liberação foram individualizadas em potes plásticos até que ocorresse a emergência dos primeiros indivíduos, e em seguida conduzidas ao campo nas primeiras horas da manhã. Em cada extremidade, e no centro da parcela, foram colocadas cinco células contendo aproximadamente 4 mil parasitóides cada, totalizando então cerca de 100 mil parasitóides liberados. Após a liberação, as posturas permaneceram por dois dias no campo. As posturas foram levadas ao laboratório e individualizadas em placas de Petri para registro da emergência de parasitóides. Após a emergência, cinco fêmeas de cada postura foram fotografadas em estereomicroscópio trinocular motorizado (SteREO Discovery V20, Carl Zeiss) acoplado à câmera digital, e foram feitas medições do comprimento da tíbia (μm) do par de pernas posterior do lado direito.

2.6 Análise de dados

2.6.1 Avaliação do desenvolvimento de *S. frugiperda* e *P. nigrispinus*

Para comparar se o número de ovos de *S. frugiperda* e *P. nigrispinus* diferia entre os tratamentos (tipo de fertilização), Análises de Variância (ANOVA) com Medidas Repetidas (Zar, 1999) foram aplicadas, introduzindo também o efeito do dia de postura (3 níveis para *S. frugiperda* e 2 níveis para *P. nigrispinus*). A interação entre os níveis foi considerada e por se tratar de dados de contagem, estes foram transformados em raiz quadrada; no entanto, as figuras apresentam os valores observados.

O teste não-paramétrico de Mann-Whitney (Zar, 1999) foi aplicado para comparar o peso das pupas de *S. frugiperda* originadas de lagartas que se alimentaram de dietas com extrato de plantas cultivadas com 1/3 de fertilização e com fertilização recomendada. Para comparar o tamanho corporal (comprimento da tíbia) e o peso seco de *P. nigrispinus* que consumiram lagartas provenientes dos dois tratamentos, o teste-*t* para amostras independentes

foi utilizado (Zar, 1999). Em todos os casos, as análises foram feitas tanto para as fêmeas como para os machos. Antes das análises propriamente ditas, o teste-*F* de Fisher e o teste de Shapiro-Wilk (Zar, 1999) foram aplicados para cada grupo de dados, verificando se estes atendiam à homogeneidade da variância e à normalidade, respectivamente. No caso dos pesos das pupas os dados não atenderam à normalidade, optando-se pela aplicação do teste não-paramétrico.

2.6.2 Resposta funcional

Primeiramente, análises de variância foram empregadas para comparar o número de lagartas de *S. frugiperda* mortas pelo efeito do canibalismo e por machos e fêmeas de *P. nigrispinus* que se alimentaram, antes do experimento, de lagartas que consumiram dieta contendo extrato de folhas de plantas com fertilização recomendada e com 1/3 da fertilização (Fatorial 2 x 2). Uma ANOVA foi aplicada para cada densidade de lagartas, com os dados transformados em raiz quadrada. Para verificar a magnitude dos efeitos de predação em cada tratamento, inclusive do canibalismo, os valores médios do número de lagartas mortas em função da densidade de presas foram apresentados graficamente.

Em seguida, a relação entre a densidade de presas e o número de presas consumidas em ambos os tratamentos (fertilização recomendada e 1/3 de fertilização) foi determinada através de ajustes de regressões não lineares utilizando-se a função *nls* do software R (Crawley, 2007). As equações utilizadas para os ajustes de resposta funcional dos tipos II e III (*disk equations*) foram (Holling, 1959; Mohaghegh *et al.*, 2001):

$$N_e = \frac{aNT}{(1 + aNTh)} \quad (\text{Tipo II}) \quad (\text{Eq. 1})$$

$$N_e = \frac{bN^2T}{(1 + bN^2Th)} \quad (\text{Tipo III}) \quad (\text{Eq. 2})$$

onde N_e é o número de presas consumidas, N , o número de presas oferecidas, T , o tempo total disponível para o predador (24 h, neste caso); a e b representam a taxa de ataque e a taxa máxima de ataque, respectivamente; T_h é o tempo de manuseio. Estas equações foram usadas para descrever a resposta funcional porque elas permitem a redução do número de presas durante o curso dos experimentos (Royama 1971; Rogers 1972). No caso da equação 2, considerou-se $a = bN$, em que a taxa de ataque aumenta linearmente com a densidade de

presas (Turchin, 2003), conforme já observado em estudos de predação com *P. nigrispinus* (Mohaghegh *et al.*, 2001).

Durante os ajustes dos modelos, é necessário supor alguns valores iniciais dos parâmetros a , b e Th e então verificar a adequação do modelo utilizado. Com o objetivo de obter os valores dos parâmetros de forma mais rápida, para a resposta do tipo II (Eq. 1) utilizou-se o modelo correspondente abaixo (Turchin, 2003):

$$N_e = \frac{aNT}{(1 + aNTh)} = \frac{cN}{d + N} \quad (\text{Tipo II}) \quad (\text{Eq. 3})$$

Nesta equação, a primeira parametrização considera a taxa de ataque a e o tempo de manuseio Th . A segunda parametrização considera $c = Th^{-1}$, que é a taxa máxima de ataque, e $d = (aTh)^{-1}$, conhecida como constante de meia saturação (densidade da presa na qual a taxa de ataque é a metade do máximo). A vantagem em utilizar o modelo acima é que existe uma versão de ‘auto-início’ no software R, já que esta equação é idêntica ao modelo de Michaelis-Menten (Crawley, 2007), possibilitando a estimativa direta dos parâmetros c e d . Após a obtenção destes parâmetros, calculou-se automaticamente os parâmetros Th ($c = Th^{-1}$) e a ($d = (aTh)^{-1}$). Estes parâmetros foram então utilizados no ajuste da equação 1, incluindo-se $T = 24$ hs, obtendo-se as estimativas finais dos parâmetros.

No caso dos ajustes da resposta do tipo III (Eq. 2), também utilizou-se o modelo correspondente abaixo (Turchin, 2003):

$$N_e = \frac{bN^2T}{(1 + bN^2Th)} = \frac{bN^2}{1 + gN + bThN^2} = \frac{cN^2}{d^2 + N^2} \quad (\text{Tipo III}) \quad (\text{Eq. 4})$$

Nesta equação, considera-se $g = 0$ (parâmetro que regula a rapidez com que a taxa de ataque satura com a densidade da presa), pois é raramente utilizado (Turchin, 2003). A parametrização considera $c = 1/Th$ e $d^2 = 1/(bTh)$. Os parâmetros c e d foram estimados a partir dos valores pré-obtidos após os ajustes da equação 3. Após a obtenção destes parâmetros, calculou-se automaticamente os parâmetros Th ($c = 1/Th$) e b ($d^2 = 1/(bTh)$). Estes parâmetros foram então utilizados no ajuste da equação 2, incluindo-se $T = 24$ hs, obtendo-se as estimativas finais dos parâmetros.

Para verificar qual modelo (Tipo II ou Tipo III) se ajustava melhor aos dados, os ajustes foram comparados pelo Critério de Informação de Akaike (AIC), com o menor valor correspondendo ao melhor modelo (Crawley, 2007). Os modelos de melhor ajuste aos dados foram apresentados graficamente.

2.6.3 Resposta numérica

Considerando que a resposta numérica é definida como as mudanças nas densidades do predador em função do aumento na densidade de presas (Hassell, 2000; Turchin, 2003), no presente estudo a mudança na densidade do predador foi avaliada através do efeito na reprodução, calculando-se o número médio de ovos, de posturas e de ovos por postura em cada densidade da presa. Testes-*t* (Zar, 1999) para amostras independentes foram então aplicados, comparando-se o número de ovos depositados por fêmeas de *P. nigrispinus* que se alimentaram de lagartas de *S. frugiperda* que consumiram dieta contendo extrato de folhas de plantas com fertilização recomendada e com 1/3 da fertilização. O mesmo tipo de teste foi aplicado para comparar o número de posturas e o número médio de ovos por postura entre os tratamentos. Um teste foi aplicado para cada densidade de lagartas e os dados foram transformados em raiz quadrada.

Para verificar se a quantidade de ovos e posturas estava diretamente relacionada com a longevidade dos insetos, a longevidade (dias) também foi comparada entre os tratamentos (fertilização recomendada e 1/3 de fertilização) através do teste-*t* para amostras independentes. Como acima, um teste foi aplicado para cada densidade e os dados foram transformados em raiz quadrada.

2.6.4 Ataque de ovos de *S. frugiperda* por parasitóides

Primeiramente, registrou-se o número de *T. pretiosum* emergentes de ovos de indivíduos de *S. frugiperda* que consumiram, durante o estágio larval, dieta contendo extrato de folhas de plantas com fertilização recomendada e com 1/3 de fertilização, calculando-se em seguida a porcentagem de parasitismo para cada tratamento.

O tamanho da tibia posterior das fêmeas (tamanho corporal) foi comparado entre os tratamentos através de análise de variância (ANOVA) com a estrutura do erro contendo a

variável “postura”, referindo-se às posturas de onde os parasitóides emergiram, exibindo, portanto, um esquema de “aninhamento” (*nested design*) (Crawley, 2007).



Fig. 1. Ninfas de *P. nigrispinus* alimentando-se de larva de *T. molitor*.

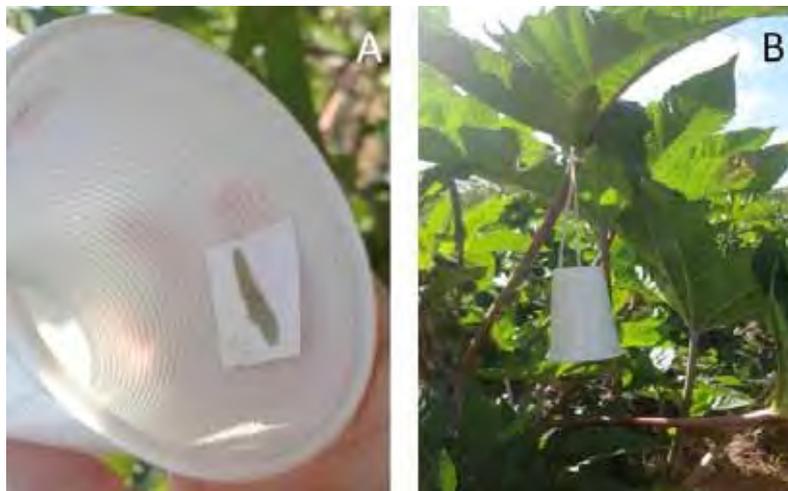


Fig. 2. Experimento de ataque por parasitóides de ovos. **A.** Detalhe da postura de *S. frugiperda* colada dentro de um copo descartável. **B.** Copo descartável contendo postura amarrado com barbante no pecíolo de *Ricinus communis*.

3. Resultados

3.1 Avaliação do desenvolvimento de *S. frugiperda* e *P. nigrispinus*

Os resultados mostraram que não houve diferença significativa entre o número de ovos de *S. frugiperda* alimentadas com dieta contendo extrato de folhas de plantas cultivadas com fertilização recomendada e com 1/3 de fertilização (Tabela 1), embora um aumento no número de ovos dos insetos provenientes da dieta de fertilização recomendada tenha sido observado, principalmente no segundo dia de postura (Fig. 3). Já para as posturas de *P. nigrispinus*, houve diferença significativa entre o número de ovos depositados considerando insetos que consumiram lagartas provenientes de dietas com extrato de plantas cultivadas com fertilização recomendada e com 1/3 de fertilização (Tabela 2), sendo que os maiores valores médios foram observados no primeiro caso, principalmente no segundo dia de postura, o que justifica o efeito significativo da interação entre tipo de fertilização e dia de postura (Tabela 2; Fig. 4). Para *S. frugiperda* constatou-se uma diminuição no número de ovos ao longo dos dias de postura (Fig. 3), ocorrendo o inverso para *P. nigrispinus* (Fig. 4), sendo estas tendências significativas (Tabelas 1 e 2).

O peso das pupas de *S. frugiperda* provenientes de lagartas que consumiram dietas com extrato de plantas cultivadas com fertilização recomendada e com 1/3 de fertilização diferiu significativamente pelo teste de Mann-Whitney, tanto para as fêmeas ($U = 558,00$; $P < 0,0001$) como para os machos ($U = 552,00$; $P < 0,0001$). A figura 5 apresenta as medianas dos pesos das pupas, mostrando a magnitude das diferenças entre os diferentes tipos de fertilização para cada sexo.

O peso seco e o comprimento da tíbia dos indivíduos adultos de *P. nigrispinus* que consumiram lagartas provenientes dos dois tratamentos diferiram significativamente, tanto para fêmeas (peso seco: $t = 3,675$; $gl = 38$; $P < 0,001$; comprimento da tíbia: $t = -7,815$; $gl = 38$; $P < 0,001$) como para machos (peso seco: $t = 2,919$; $gl = 38$; $P = 0,006$; comprimento da tíbia: $t = -5,284$; $gl = 38$; $P < 0,001$). As figuras 6 e 7 apresentam os valores médios do peso seco e do comprimento da tíbia, respectivamente, mostrando, para cada sexo, a magnitude das diferenças entre os indivíduos de *P. nigrispinus* que consumiram lagartas provenientes de dietas com extrato de plantas cultivadas com fertilização recomendada e com 1/3 da fertilização.

3.2 Resposta funcional

Os resultados das análises de variância mostraram que houve efeito do sexo e do tipo de fertilização no consumo de lagartas, sendo este efeito dependente da densidade de lagartas (Tabela 3). Resultados significativos para o efeito do sexo dos predadores foram encontrados para as densidades de 10, 15 e 30 lagartas (Tabela 3), sempre com as fêmeas consumindo mais que os machos (Fig. 8). Já o efeito do tipo de fertilização foi observado nas densidades de 20 e 25 lagartas (Tabela 3), com o maior consumo ocorrendo no tratamento de fertilização recomendada (Fig. 8). Efeitos significativos de interação entre sexo e tipo de fertilização não foram constatados para todas as densidades (Tabela 3). Também verificou-se um efeito considerável do canibalismo, aumentando em função da densidade de lagartas, com uma ligeira queda na densidade de 30 lagartas (Fig. 8).

Os ajustes de resposta funcional mostraram, em todos os casos, que o modelo que melhor se ajustou aos dados foi o da resposta do tipo II, pois apresentaram os menores valores de AIC quando comparados com os ajustes do modelo do tipo III (Tabela 4). Portanto, não houve diferença entre machos (Fig. 9) e fêmeas (Fig. 10) de *P. nigrispinus* e entre o tipo de fertilização com relação ao tipo de resposta funcional.

3.3 Resposta numérica

A comparação do número de ovos depositados por *P. nigrispinus* demonstrou que as fêmeas que se alimentaram de lagartas de *S. frugiperda* que consumiram dieta contendo extrato de folhas de plantas com fertilização recomendada depositaram mais ovos do que as fêmeas que se alimentaram de lagartas que consumiram dieta contendo extrato de folhas de plantas com 1/3 da fertilização, considerando todas as densidades de lagartas (Tabela 5). No entanto, esta diferença foi significativa apenas para as densidades de 5, 10, 15 e 25 lagartas (Tabela 5). O mesmo resultado foi observado quando o número de posturas foi comparado, com exceção da densidade de 25 lagartas, que não apresentou resultado significativo (Tabela 6).

Quando o número médio de ovos por postura foi comparado entre os tratamentos, diferenças significativas não foram constatadas (Tabela 7). Curiosamente, a longevidade não foi a causa principal do aumento no número de posturas e de ovos, pois não houve diferença significativa entre os tratamentos para todas as densidades, com exceção da densidade de 5

lagartas no caso das fêmeas, as quais apresentaram maior longevidade no tratamento de fertilização recomendada (Tabela 8). Portanto, constatou-se que o maior número de ovos depositados ocorreu, principalmente, devido a um maior número de posturas, que não está necessariamente relacionado com um aumento na longevidade das fêmeas.

3.4 Ataque de ovos de S. frugiperda por parasitóides

Do total de ovos de *S. frugiperda* colocados no campo, emergiram 34 e 104 parasitóides dos tratamentos de 1/3 de fertilização e fertilização recomendada, respectivamente, correspondendo a 1,86% e 5,66%. Portanto, uma maior porcentagem de parasitismo ocorreu em ovos de indivíduos de *S. frugiperda* que consumiram, durante o estágio larval, dieta contendo extrato de folhas de plantas com fertilização recomendada, apesar da baixa taxa de parasitismo em ambos os tratamentos.

Em média, o tamanho dos parasitóides que emergiram de ovos provenientes do tratamento de fertilização recomendada ($0.1461 \pm 0,0162$ (DP)) foi maior do que aqueles que emergiram do tratamento de 1/3 da fertilização ($0.1414 \pm 0,0224$ (DP)), no entanto, esta diferença não foi significativa (Tabela 9).

Tabela 1. Análise de Variância (ANOVA) com medidas repetidas comparando o número de ovos de indivíduos de *S. frugiperda* que consumiram, durante o estágio larval, dieta contendo extrato de folhas de plantas com fertilização recomendada e com 1/3 da fertilização, considerando três dias de postura (medidas repetidas com 3 níveis). A interação entre os fatores também foi comparada. Para efeito de análise os dados foram transformados em raiz quadrada.

Fonte de variação	GL	QM	F	P
Fertilização (1)	1	25,798	2,368	0,162
Dias de postura (2)	2	96,817	19,568	< 0,0001
(1) x (2)	2	0,673	0,136	0,874

Tabela 2. Análise de Variância (ANOVA) com medidas repetidas comparando o número de ovos de *P. nigrispinus* que consumiram lagartas de *S. frugiperda* que foram mantidas, durante o estágio larval, em dietas contendo extrato de folhas de plantas com fertilização recomendada e com 1/3 da fertilização, considerando dois dias de postura (medidas repetidas com 2 níveis). A interação entre os fatores também foi comparada. Para efeito de análise os dados foram transformados em raiz quadrada.

Fonte de variação	GL	QM	F	P
Fertilização (1)	1	15,605	20,193	< 0,0001
Dias de postura (2)	1	44,281	239,583	< 0,0001
(1) x (2)	1	4,321	23,381	< 0,0001

Tabela 3. Análise de Variância comparando o número de lagartas de *S. frugiperda* mortas pelo efeito do canibalismo e por machos e fêmeas de *P. nigrispinus* que se alimentaram, antes do experimento, de lagartas que consumiram dieta contendo extrato de folhas de plantas com fertilização recomendada e com 1/3 da fertilização (Fatorial 2 x 2). Uma ANOVA foi aplicada para cada densidade de lagartas. Para efeito de análise os dados foram transformados em raiz quadrada.

Densidade	Fonte de variação	GL	QM	F	P
5	Sexo (1)	1	0,050	1,674	0,201
	Fertilização (2)	1	0,010	0,336	0,564
	(1) x (2)	1	0,029	0,964	0,331
10	Sexo (1)	1	1,129	31,409	< 0,0001
	Fertilização (2)	1	0,0001	0,002	0,962
	(1) x (2)	1	0,035	0,975	0,328
15	Sexo (1)	1	2,147	26,080	< 0,0001
	Fertilização (2)	1	0,330	4,009	0,0501
	(1) x (2)	1	0,119	1,443	0,235
20	Sexo (1)	1	0,044	0,954	0,333
	Fertilização (2)	1	1,779	38,320	< 0,0001
	(1) x (2)	1	0,001	0,010	0,919
25	Sexo (1)	1	0,108	1,241	0,270
	Fertilização (2)	1	3,271	37,465	< 0,0001
	(1) x (2)	1	0,242	2,771	0,102
30	Sexo (1)	1	1,476	15,222	0,0003
	Fertilização (2)	1	0,227	2,341	0,132
	(1) x (2)	1	0,013	0,130	0,720

* GL do resíduo = 56 para todas as análises.

Tabela 4. Estimativa dos parâmetros e seus respectivos erros padrão (EP) através de equações específicas não lineares que correspondem aos modelos de resposta funcional dos tipos II e III, ajustados aos dados provenientes da relação do número de lagartas de *S. frugiperda* mortas pelo predador *P. nigrispinus* em função da densidade de lagartas. Os ajustes dos modelos foram comparados pelo Critério de Informação de Akaike. Os ajustes foram feitos para machos e fêmeas de *P. nigrispinus* que se alimentaram, antes do experimento, de lagartas que consumiram dieta contendo extrato de folhas de plantas com fertilização recomendada e com 1/3 da fertilização.

Sexo (tipo de fértil.)	Tipo de resp. func.	AIC (GL) [†]	P*	Estimativa	EP	<i>t</i>	<i>P</i>
Macho (1/3 fertil.)	II	365,097	<i>a</i>	0,0352	0,003	11,61	< 0,0001
		(3)	<i>Th</i>	0,7117	0,109	6,506	< 0,0001
	III	391,126	<i>b</i>	0,0053	0,001	8,19	< 0,0001
		(3)	<i>Th</i>	1,5631	0,065	23,96	< 0,0001
Fêmeas (1/3 fertil.)	II	384,936	<i>a</i>	0,0477	0,004	11,30	< 0,0001
		(3)	<i>Th</i>	0,7897	0,087	9,11	< 0,0001
	III	402,9179	<i>b</i>	0,0081	0,001	8,24	< 0,0001
		(3)	<i>Th</i>	1,4592	0,050	29,11	< 0,0001
Macho (Fertil. recomen.)	II	371,747	<i>a</i>	0,0398	0,003	13,27	< 0,0001
		(3)	<i>Th</i>	0,5683	0,084	6,78	< 0,0001
	III	383,246	<i>b</i>	0,0052	0,001	10,52	< 0,0001
		(3)	<i>Th</i>	1,2587	0,047	27,05	< 0,0001
Fêmeas (Fertil. recomen.)	II	391,366	<i>a</i>	0,0439	0,003	12,92	< 0,0001
		(3)	<i>Th</i>	0,5331	0,078	6,81	< 0,0001
	III	406,243	<i>b</i>	0,0063	0,001	9,83	< 0,0001
		(3)	<i>Th</i>	1,193	0,044	27,24	< 0,0001

* P = Parâmetros: *a* = taxa de ataque do predador (por hora); *b* = taxa máxima de ataque (por hora); *Th* = tempo de manuseio da presa (horas).

† AIC = Critério de Informação de Akaike: o menor valor corresponde ao melhor modelo, quando respostas dos tipos II e III são comparadas; GL = Graus de liberdade.

Tabela 5. Resultados de testes-*t* comparando o número de ovos depositados por fêmeas de *P. nigrispinus* que se alimentaram de lagartas de *S. frugiperda* que consumiram dieta contendo extrato de folhas de plantas com fertilização recomendada e com 1/3 da fertilização. Um teste foi aplicado para cada densidade de lagartas. Para efeito de análise os dados foram transformados em raiz quadrada, mas os valores médios foram calculados considerando os dados observados.

Densidade	Tipo de fertilização (média ± EP)		<i>t</i> *	<i>P</i>
	Fertilização recomendada	1/3 de fertilização		
5	190,20 (±28,68)	83,73 (±12,17)	3,848	0,001
10	157,53 (±17,67)	57,40 (±10,34)	5,317	< 0,0001
15	130,80 (±24,06)	51,47 (±11,41)	3,754	0,001
20	82,33 (±16,48)	66,80 (±11,09)	0,548	0,589
25	96,87 (±12,08)	66,80 (±9,56)	2,077	0,047
30	78,13 (±12,14)	68,60 (±6,83)	0,389	0,701

*todas as comparações com 28 *gl*.

Tabela 6. Resultados de testes-*t* comparando o número de posturas depositadas por fêmeas de *P. nigrispinus* que se alimentaram de lagartas de *S. frugiperda* que consumiram dieta contendo extrato de folhas de plantas com fertilização recomendada e com 1/3 da fertilização. Um teste foi aplicado para cada densidade de lagartas. Para efeito de análise os dados foram transformados em raiz quadrada, mas os valores médios foram calculados considerando os dados observados.

Densidade	Tipo de fertilização (média ± EP)		<i>t</i> *	<i>P</i>
	Fertilização recomendada	1/3 de fertilização		
5	9,13 (±1,02)	4,60 (±0,65)	4,045	< 0,001
10	8,67 (±1,00)	3,07 (±0,53)	5,180	< 0,0001
15	6,33 (±1,09)	2,93 (±0,71)	3,207	0,003
20	4,93 (±0,94)	3,60 (±0,62)	1,089	0,286
25	5,13 (±0,72)	3,73 (±0,48)	1,695	0,102
30	4,13 (±0,64)	3,73 (±0,44)	0,326	0,747

*todas as comparações com 28 *gl*.

Tabela 7. Resultados de testes-*t* comparando o número médio de ovos por postura depositada por fêmeas de *P. nigrispinus* que se alimentaram de lagartas de *S. frugiperda* que consumiram dieta contendo extrato de folhas de plantas com fertilização recomendada e com 1/3 da fertilização. Um teste foi aplicado para cada densidade de lagartas. Para efeito de análise os dados foram transformados em raiz quadrada, mas os valores médios foram calculados considerando os dados observados.

Densidade	Tipo de fertilização (média ± EP)		<i>t</i> *	<i>P</i>
	Fertilização recomendada	1/3 de fertilização		
5	19,97 (±1,21)	19,77 (±1,91)	0,254	0,802
10	18,72 (±0,70)	19,32 (±1,21)	0,328	0,746
15	20,94 (±1,12)	19,05 (±1,26)	1,182	0,247
20	16,69 (±1,53)	19,53 (±1,34)	1,494	0,147
25	19,46 (±0,84)	17,75 (±1,51)	1,167	0,256
30	18,67 (±0,91)	19,08 (±1,34)	0,148	0,883

*todas as comparações com 28 *gl*.

Tabela 8. Resultados de testes-*t* comparando a longevidade (em dias) de machos e fêmeas de *P. nigrispinus* que se alimentaram de lagartas de *S. frugiperda* que consumiram dieta contendo extrato de folhas de plantas com fertilização recomendada e com 1/3 da fertilização. Um teste foi aplicado para cada densidade de lagartas. Para efeito de análise os dados foram transformados em raiz quadrada, mas os valores médios foram calculados considerando os dados observados.

Sexo	Densidade	Tipo de fertilização (média ± EP)		<i>t</i> *	<i>P</i>
		Fertilização recomendada	1/3 de fertilização		
Machos	5	24,00 (±2,71)	22,40 (±3,06)	0,466	0,645
	10	28,47 (±2,92)	23,13 (±2,91)	1,278	0,212
	15	27,53 (±3,30)	25,00 (±1,92)	0,360	0,723
	20	23,80 (±2,39)	20,40 (±1,99)	1,014	0,319
	25	24,53 (±3,47)	21,73 (±3,08)	0,542	0,592
	30	19,40 (±3,21)	19,73 (±1,75)	0,459	0,651
Fêmeas	5	25,33 (±2,13)	17,20 (±1,81)	2,957	0,006
	10	19,87 (±1,73)	16,80 (±1,60)	1,312	0,200
	15	22,40 (±2,94)	15,33 (±2,20)	1,908	0,067
	20	16,33 (±1,58)	16,73 (±2,49)	0,106	0,916
	25	23,07 (±2,36)	18,53 (±2,15)	1,358	0,185
	30	16,53 (±2,02)	14,60 (±1,00)	0,636	0,531

*todas as comparações com 28 *gl*.

Tabela 9. Resultado da Análise de Variância comparando o tamanho corporal (tamanho da tibia posterior) de fêmeas de *T. pretiosum* que emergiram de ovos de indivíduos de *S. frugiperda* que consumiram, durante o estágio larval, dieta contendo extrato de folhas de plantas com fertilização recomendada e com 1/3 da fertilização.

Erro: Posturas*					
Fonte de variação	GL	SQ	QM	F	P
Tamanho	1	0,0009	0,0009	1,287	0,269
Resíduo	22	0,0153	0,0007		

* A estrutura do erro na análise foi organizada contendo a variável “postura”, referindo-se às posturas de onde os parasitóides emergiram.

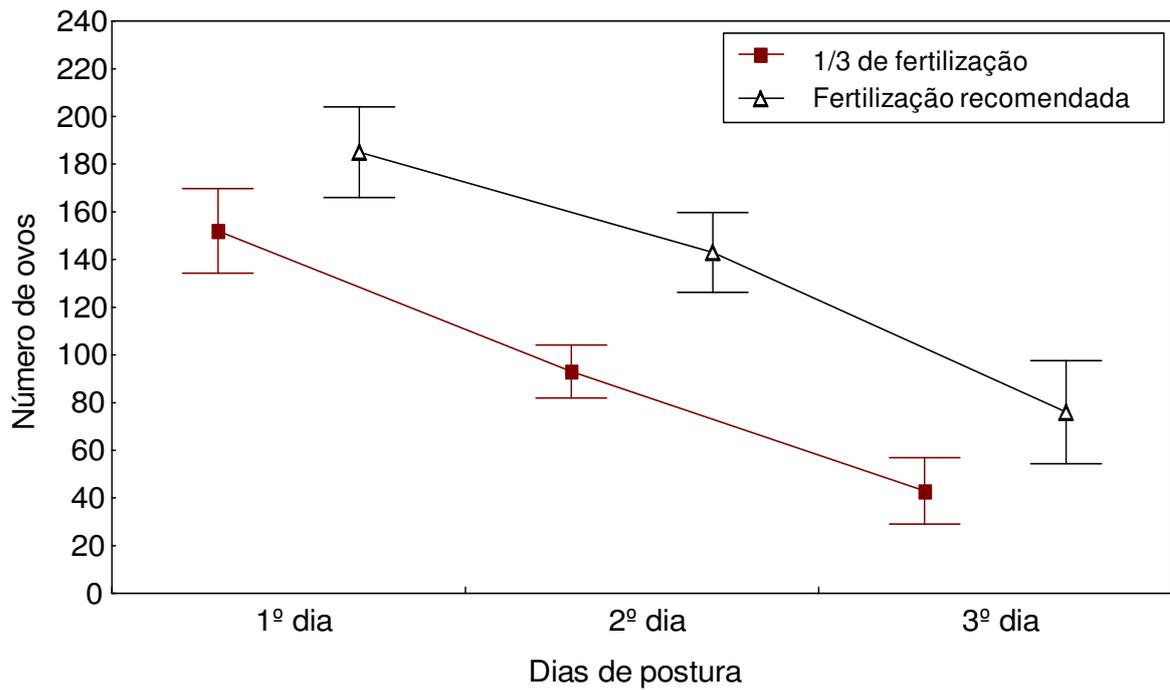


Fig. 3. Número médio (\pm EP) de ovos de *S. frugiperda* depositados em cada dia de postura, considerando lagartas que se alimentaram de dietas com extrato de plantas cultivadas com 1/3 de fertilização e com fertilização recomendada.

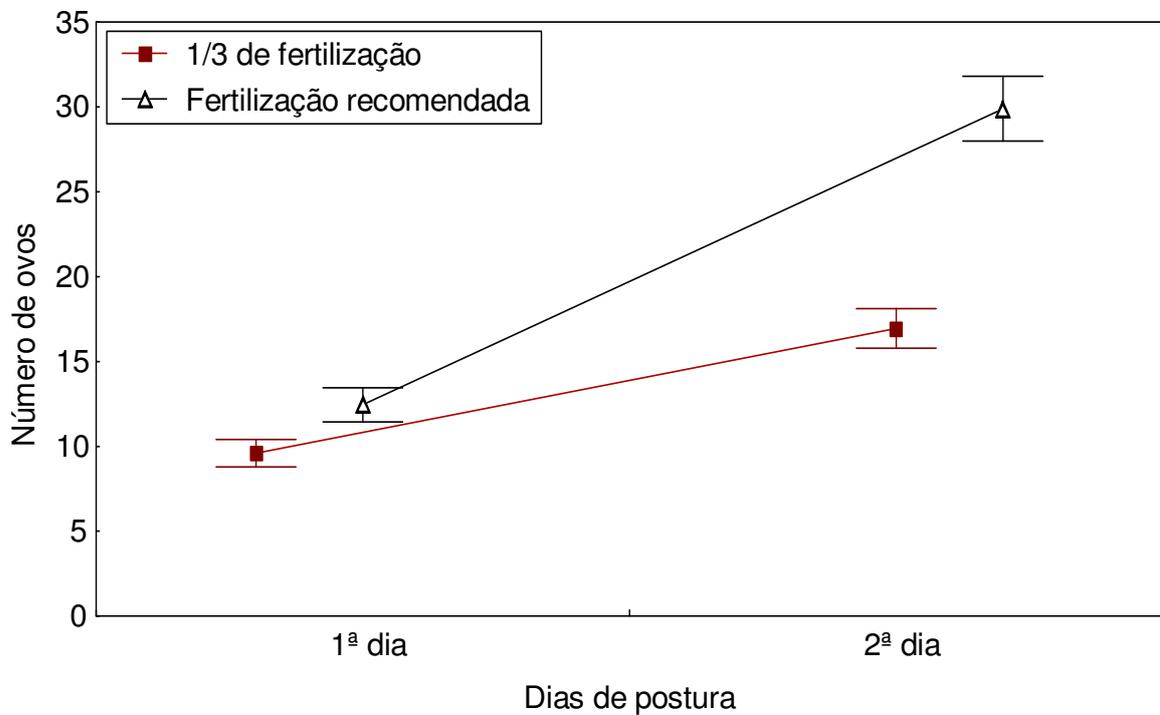


Fig. 4. Número médio (\pm EP) de ovos de *P. nigrispinus* depositados em cada dia de postura, considerando insetos que consumiram lagartas provenientes de dietas com extrato de plantas cultivadas com 1/3 de fertilização e com fertilização recomendada.

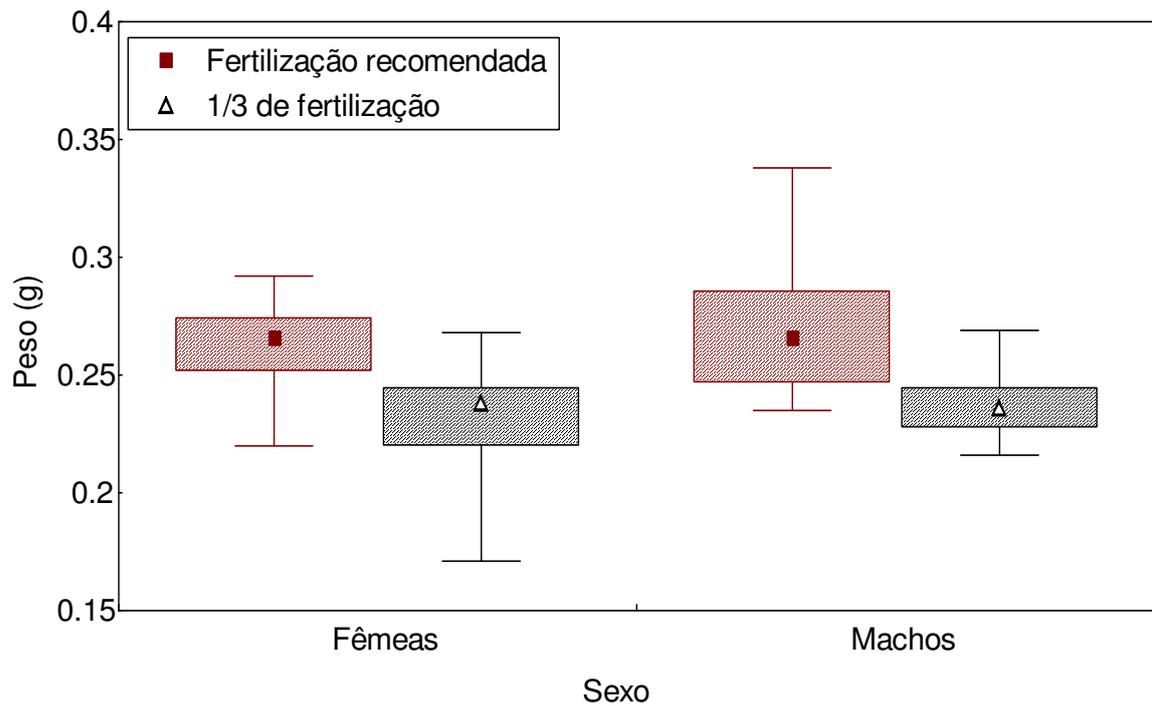


Fig. 5. Mediana do peso das pupas de *S. frugiperda* (Boxes: 1° e 3° quartis; Barras: valores mínimos e máximos) provenientes de lagartas que consumiram dietas com extrato de plantas cultivadas com 1/3 de fertilização e com fertilização recomendada. Para cada sexo houve diferença significativa entre os diferentes tipos de fertilização segundo o teste de Mann-Whitney.

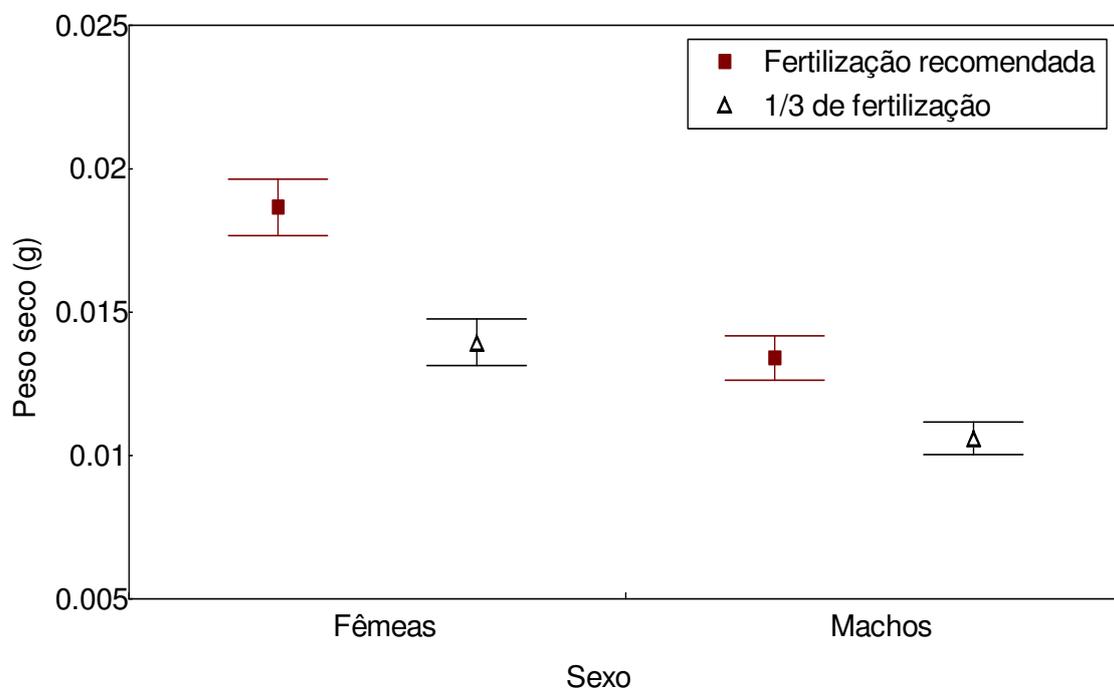


Fig. 6. Média (\pm EP) do peso seco de indivíduos adultos de *P. nigrispinus* que consumiram lagartas provenientes de dietas com extrato de plantas cultivadas com 1/3 de fertilização e com fertilização recomendada. Para cada sexo houve diferença significativa entre os diferentes tipos de fertilização segundo o teste-t.

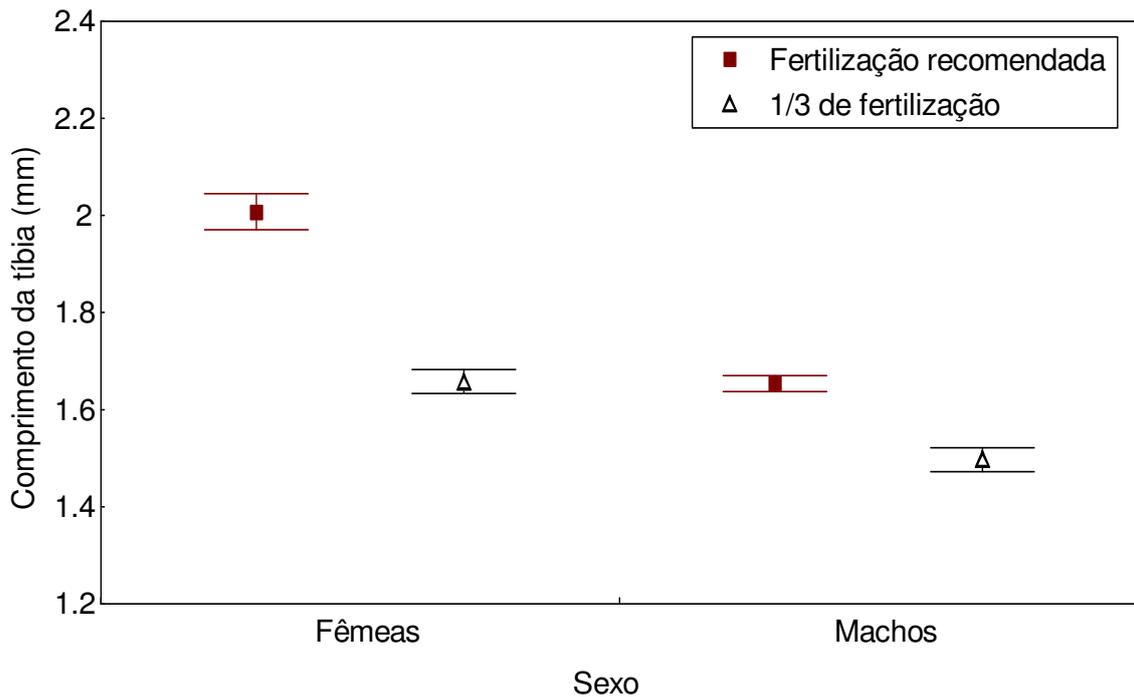


Fig. 7. Média (\pm EP) do comprimento da tíbia de indivíduos adultos de *P. nigrispinus* que consumiram lagartas provenientes de dietas com extrato de plantas cultivadas com 1/3 de fertilização e com fertilização recomendada. Para cada sexo houve diferença significativa entre os diferentes tipos de fertilização segundo o teste-*t*.

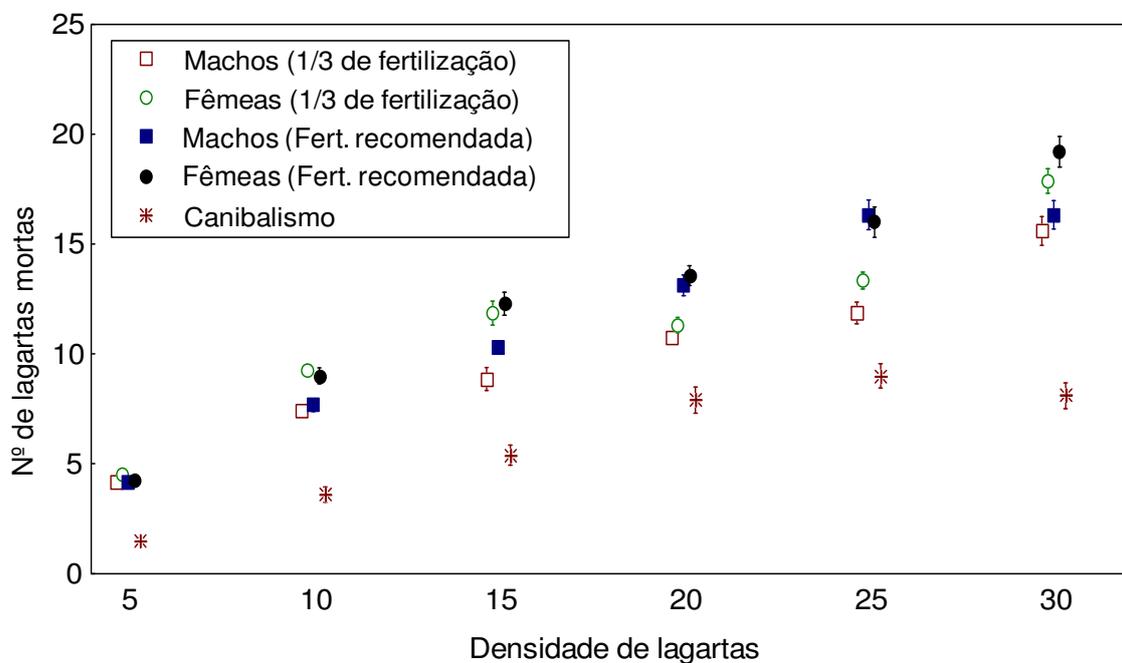


Fig. 8. Valores médios (\pm EP) do número de lagartas de *S. frugiperda* (presa) mortas por canibalismo e por machos e fêmeas de *P. nigrispinus* que se alimentaram de lagartas que consumiram dieta contendo extrato de folhas de plantas com fertilização recomendada e com 1/3 da fertilização, através das diferentes densidades da presa.

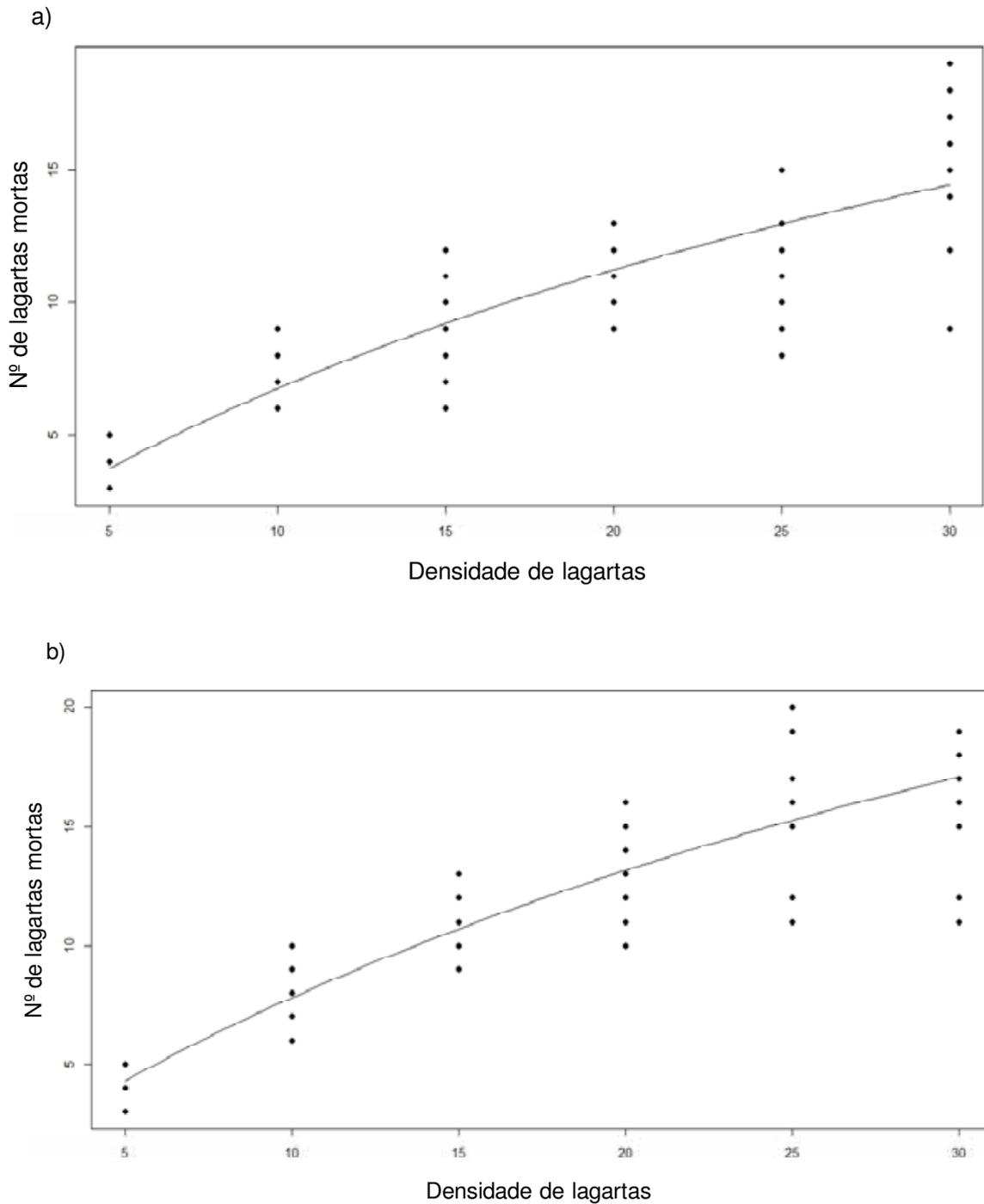


Fig. 9. Resposta funcional de machos de *P. nigrispinus* sobre diferentes densidades da presa *S. frugiperda* durante um período de 24 horas de consumo. O modelo de resposta funcional do tipo II foi o que melhor se ajustou aos dados. Antes do experimento, os predadores se alimentaram de lagartas que consumiram dieta contendo extrato de folhas de plantas com 1/3 da fertilização (a) e com fertilização recomendada (b). Os dados não excluem o canibalismo.

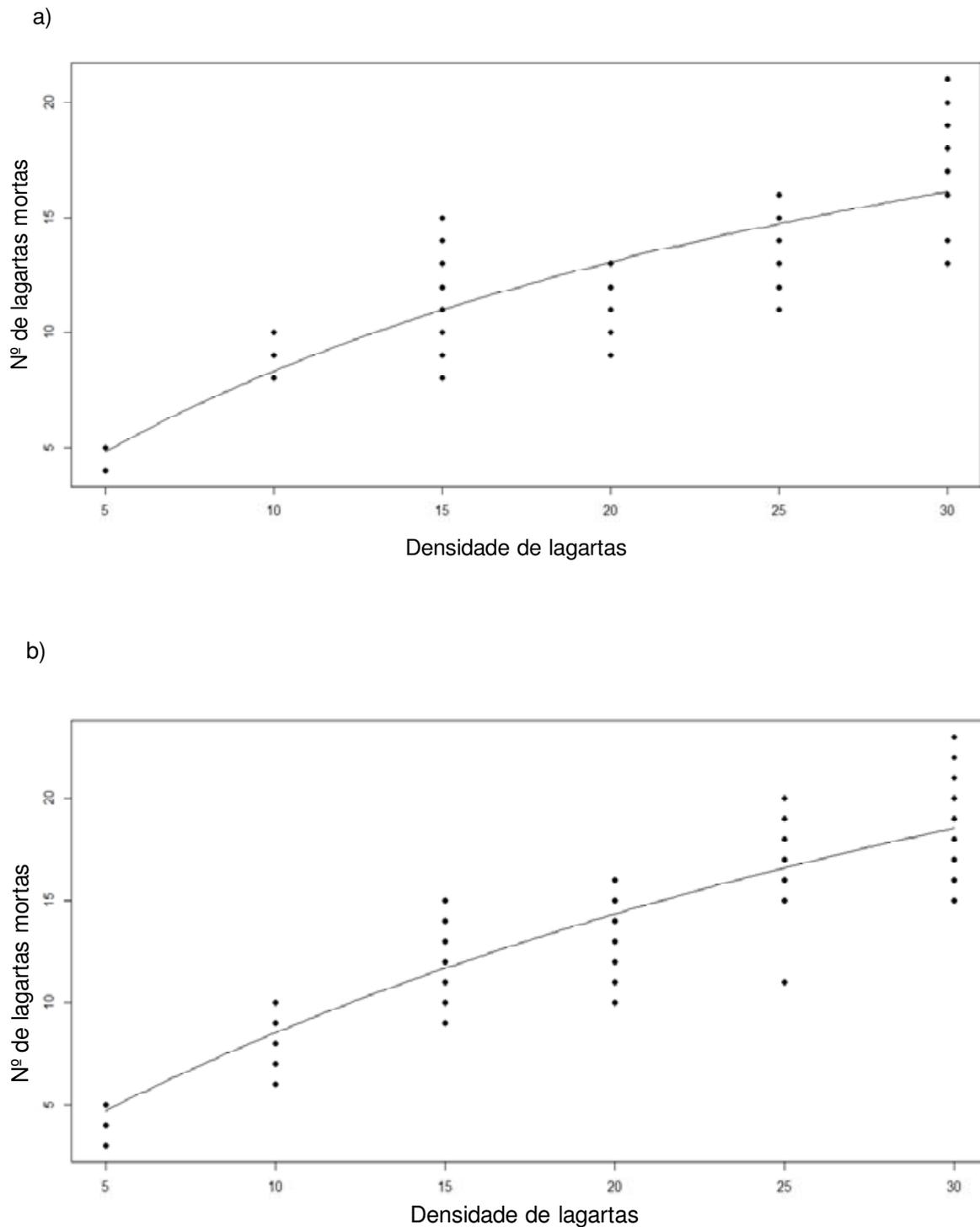


Fig. 10. Resposta funcional de fêmeas de *P. nigrispinus* sobre diferentes densidades da presa *S. frugiperda* durante um período de 24 horas de consumo. O modelo de resposta funcional do tipo II foi o que melhor se ajustou aos dados. Antes do experimento, os predadores se alimentaram de lagartas que consumiram dieta contendo extrato de folhas de plantas com 1/3 da fertilização (a) e com fertilização recomendada (b). Os dados não excluem o canibalismo.

4. Discussão

A fertilidade do solo é um dos principais fatores que determinam a quantidade de nutrientes disponíveis para as plantas, conseqüentemente, é o que determina a qualidade nutricional das folhas (Vitousek & Sanford 1986). Segundo Matson (1980), a adubação nitrogenada pode aumentar o teor de proteínas e biomassa total das plantas, o que facilmente é assimilado pelos insetos. Gibbert *et al.* (2007), verificaram que plantas de milho com altas doses de nitrogênio favoreceram o desenvolvimento de *S. frugiperda*. Genc & Nation (2004), quando acrescentaram folhas secas e congeladas de *Phyla nodiflora* à dieta artificial de *Phyciodes phaon* (Lepidoptera: Nymphalidae), notaram que houve aumento na taxa de sobrevivência das lagartas e melhora na taxa de sobrevivência e fertilidade de adultos. Assim, mudanças no desenvolvimento e na sobrevivência dos insetos herbívoros são esperadas dependendo dos recursos fornecidos, uma vez que estes apresentam diferenças qualitativas. No presente estudo, lagartas de *S. frugiperda* foram alimentadas com dieta artificial onde foram acrescentadas folhas de plantas cultivadas com diferentes níveis de fertilização. Essa diferença no nível de fertilização afetou o desenvolvimento dos insetos. Insetos alimentados com dieta artificial acrescida de folhas de *R. communis* cultivadas com fertilização recomendada apresentaram maior peso no estágio de pupa do que os insetos alimentados com dieta artificial acrescida de folhas de plantas cultivadas com 1/3 de fertilização.

Insetos que se alimentam de plantas com melhor qualidade nutricional, podem se tornar um recurso de melhor qualidade para seus inimigos naturais, predadores e parasitóides. Bentz *et al.* (1996), mostraram uma preferência dos parasitóides por hospedeiros que foram criados em plantas de *Euphorbia pulcherrima* com maiores concentrações de nitrogênio. Em nosso estudo, houve uma maior taxa de parasitismo por *T. pretiosum* em ovos provenientes de mariposas que em seus estágios imaturos alimentaram-se de dieta artificial acrescida de folhas de plantas que receberam fertilização recomendada. Em média, o tamanho dos parasitóides que emergiram de ovos provenientes do tratamento de fertilização recomendada foi maior do que aqueles que emergiram do tratamento de 1/3 da fertilização, no entanto, esta diferença não foi significativa. Quando mantidas em ovos de *Anagasta kuehniella* e *S. frugiperda*, fêmeas de *T. atopivirilia* e *T. pretiosum* apresentaram maior comprimento da tibia posterior e do ovipositor quando desenvolvidas em *S. frugiperda*, possivelmente porque os ovos de *S. frugiperda* são maiores, com maior quantidade de nutrientes, permitindo o surgimento de indivíduos de maior tamanho (Cônsoi *et al.*, 1999). As posturas de *S. frugiperda* são

geralmente feitas em camadas e cobertas por escamas, podendo reduzir as taxas de parasitismo (Sá & Parra, 1994), o que pode ter contribuído para a baixa taxa de parasitismo encontrada no presente estudo.

Oliveira *et al.* (2004) avaliaram em laboratório o desenvolvimento de ninfas e as características reprodutivas de *P. nigrispinus*, quando alimentados com lagartas de *S. frugiperda* criadas em dieta artificial e com larvas de *T. molitor*. Concluiu-se que a presa *S. frugiperda* proporcionou ao predador menor longevidade, mas maior produção e viabilidade de ovos. No presente estudo, percevejos alimentados com lagartas provenientes de dieta artificial acrescida de folhas de plantas com fertilização recomendada apresentaram maior número de ovos, maior biomassa e tamanho corporal quando comparados aos percevejos alimentados com lagartas provenientes de dieta artificial acrescida de folhas com 1/3 da fertilização. Portanto, verificou-se claramente que a qualidade do recurso consumido pelo predador, que está diretamente relacionada à qualidade da nutrição recebida pela presa, pode afetar diretamente seu desempenho (i.e., tamanho corporal e fecundidade).

Como já apresentado, são conhecidos basicamente três tipos de resposta funcional. No entanto, dependendo do predador, da presa e das condições ambientais, a taxa de predação em relação à densidade de presas pode variar, modificando o padrão de resposta funcional. No que diz respeito a hemípteros predadores, fêmeas de *Orius insidiosus* (Say) (Heteroptera: Anthocoridae) apresentaram curvas de resposta funcional do tipo II quando alimentadas com lagartas de primeiro ínstar de *Diatraea saccharalis*, *Plutella xylostella*, *S. frugiperda* e *Anticarsia gemmatilis* (Guedes, 2006). As características de algumas plantas também podem influenciar a habilidade deste predador em responder às mudanças nas densidades das presas (Coll & Ridgway, 1995). Mahdian *et al.* (2007), estudando a predação de *S. exigua* pelo pentatomídeo *Picromerus bidens* (L.), utilizando plantas de berinjela, pimentão e tomate, constataram resposta funcional do tipo II para todas as plantas utilizadas. Já De Clercq *et al.* (2000), estudando a predação de *S. exigua* por *P. nigrispinus*, utilizando plantas de berinjela, pimentão e tomate, constataram repostas funcionais dos tipos II e III, dependendo da planta hospedeira utilizada, mostrando que as condições ambientais, no caso representadas por variações na estrutura do habitat, podem alterar o tipo de resposta funcional.

Apesar destas constatações de mudanças no tipo de resposta funcional dependendo das condições ambientais, observamos somente a resposta funcional do tipo II, independente do tipo de fertilização e do sexo do predador. Variações significativas na quantidade de presas consumidas dependendo do tipo de fertilização ocorreram apenas nas densidades de 20 e 25

presas, chegando próximo à significância na densidade de 15 lagartas (Tabela 3). Com relação ao efeito do sexo no consumo de presas, constatou-se que as fêmeas consumiram mais presas, especificamente nas densidades de 10, 15 e 30 lagartas (Tabela 3). É bem provável que o maior consumo de presas pelas fêmeas ocorreu porque são maiores que os machos e necessitam de mais energia para o amadurecimento das gônadas e para oviposição. Os resultados aqui obtidos apoiam diversos outros estudos realizados com insetos predadores, já que a resposta funcional do tipo II é a mais comum entre predadores invertebrados, pois o número de presas atacadas aumenta rapidamente tendendo a uma estabilização (Hassel, 1978). Esta estabilização é provocada pela saciação do predador provocada pelo elevado número de presas atacadas e consumidas (O'Neil, 1990). O aumento na taxa de predação com a densidade de presas demonstra um padrão diretamente dependente da densidade, que pode ser observado na resposta funcional do tipo III, sendo determinante para a regulação populacional. Na resposta funcional do tipo II a taxa de predação decresce com a densidade de presas, caracterizando um padrão inversamente dependente da densidade (Hassell, 2000; Turchin, 2003). Portanto, é possível que em situações de baixas densidades populacionais de *S. frugiperda*, *P. nigrispinus* seja importante para sua regulação populacional, reduzindo a frequência de picos. Apesar de o canibalismo ter ocupado uma proporção expressiva nos experimentos de predação, verifica-se através da observação dos dados que, mesmo com a remoção deste efeito, dificilmente o padrão mudaria do tipo II para o tipo III, uma vez que o canibalismo aumentou proporcionalmente com a densidade de lagartas, reduzindo na densidade mais alta (Fig. 8).

Ambrose & Claver (1997), estudando a resposta funcional e numérica de *Rhynocoris fuscipes* (Fabr.) (Hemiptera: Reduviidae) em *S. litura* (Fabr.), constataram que houve reposta funcional do tipo II e o número de ovos depositados pelas fêmeas aumentou significativamente quando a densidade de presas aumentou, ocorrendo uma maior longevidade dos predadores em menores densidades de presas. Zanuncio Junior (2007) observou que houve maior longevidade e maior período de oviposição de *P. nigrispinus* quando estes receberam menores quantidades de lagartas, se comparados aos predadores que receberam quantidades maiores da presa. Segundo o autor, os predadores das densidades mais baixas de presas podem ter acumulado mais rapidamente a quantidade necessária de nutrientes para o processo de maturação e assim a oviposição ter se iniciado antes da oviposição dos predadores nas densidades mais altas. Wiedenmann & O'Neil (1991), estudando a resposta funcional do pentatomídeo *P. maculiventris* (Say), mostraram que os

predadores que se alimentaram nas maiores densidades de presas tiveram um atraso no início da oviposição.

Neste estudo, houve maior número de ovos depositados por fêmeas do predador que foram alimentadas com lagartas provenientes de dieta com melhor qualidade nutricional; no entanto, diferenças significativas foram observadas nas densidades mais baixas, com exceção da densidade de 25 lagartas. A maior quantidade de ovos depositados por *P. nigrispinus* nas densidades mais baixas não foi diretamente relacionada com a longevidade dos adultos, pois não houve diferença significativa na longevidade dos percevejos na grande maioria dos casos (Tabela 8). Além das razões apontadas acima por Zanuncio Junior (2007), outra explicação para o menor número de ovos e posturas dos predadores nas densidades mais altas de presas pode se dar pelo estresse causado pela maior quantidade de lagartas, pois estas frequentemente atacam o predador quando em densidades altas. Estes resultados reforçam a possibilidade de que estes predadores podem impor taxas mais elevadas de predação nas densidades mais baixas de *S. frugiperda*, já que um maior número de posturas e, conseqüentemente, um maior número de ovos foram depositados nas densidades mais baixas, resultando num aumento no número de predadores.

Os resultados de resposta funcional e numérica associados aos resultados de desenvolvimento de *S. frugiperda* e *P. nigrispinus*, demonstram que além de interferir de forma significativa no desempenho dos insetos herbívoros, a variação da qualidade nutricional das plantas também pode afetar o terceiro nível trófico (Moon & Stiling, 2002; Teder & Tammaru, 2002; Hunter, 2003; Kagata *et al.*, 2005). Este efeito tipo bottom-up pode ter implicações diretas na cadeia trófica, pois interfere na eficiência dos predadores, ou seja, nos efeitos tipo top-down, já que indivíduos de *P. nigrispinus* consumiram significativamente mais presas e depositaram mais ovos quando foram alimentados com lagartas provenientes de dietas de melhor qualidade nutricional.

5. Referências Bibliográficas

- Ambrose, D.P. & Claver, M.A. (1997) Functional and numerical responses of the reduviid predator, *Rhynocoris fuscipes* F. (Het., Reduviidae) to cotton leafworm *Spodoptera litura* F. (Lepidoptera: Noctuidae). *Journal of Applied Entomology*, **121**, 331-336.
- Begon, M., Townsend, C.R. & Harper, J.L. (2007) *Ecologia: de Indivíduos a Ecossistemas*. Porto Alegre, Artimed.
- Bentz, J. A., Reeves III, J., Barbosa, P. & Francis, B. (1996) The effect of nitrogen fertilizer applied to *Euphorbia pulcherrima* on the parasitization of *Bemisia argentifolii* by the parasitoid *Encarsia formosa*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, **78**, 105-110.
- Coll, M. & Ridgway, R.L. (1995) Functional and numerical responses of *Orius insidiosus* (Heteroptera: Anthocoridae) to its prey in different vegetable crops. *Annals of the Entomology Society of America*, **88**, 732-738.
- Cônsoli, F. L., Kitajima, E. W. & Parra, J. R. P. (1999) Ultrastructure of the natural and factitious host eggs of *Trichogramma galloi* Zucchi and *Trichogramma pretiosum* Riley (Hymenoptera: Trichogrammatidae). *International Journal of Insect Morphology and Embryology*, **28**, 211-229.
- Crawley, M.J. (2007) *The R Book*. John Wiley & Sons, Chichester, UK.
- DeBach, P. & Rosen, D. (1991) *Biological Control by Natural Enemies*. Cambridge, Cambridge University Press.
- De Clercq, P., Mohaghegh, J. & Tirry, L. (2000) Effect of host plant on the functional response of the predator *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae). *Biological Control*, **18**, 65-70.
- Genc, H. & Nation, J.L. (2004) An artificial diet for the butterfly *Phyciodes phaon* (Lepidoptera: Nymphalidae). *Florida Entomologist*, **87**, 194-198
- Gibbert, F.R., Pietrowski, V., Lohmann, T.R., Martinazzo, T. & Kraemer, B. (2007) Desenvolvimento de *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith 1797) em plantas de milho produzidas com diferentes doses de nitrogênio, fósforo, potássio e boro. *Revista Brasileira de Agroecologia*, **2**, 1653-1656.
- Guedes, I.V. (2006) *Resposta funcional e numérica do predador Orius insidiosus* (Say, 1832) (Hemiptera: Anthocoridae) com diferentes presas. Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista, Jaboticabal-SP.

- Hassel, M.P. (1978) *The Dynamics of Arthropod Predator-Prey Systems*. Princeton University Press, Princeton.
- Hassell, M.P. (2000) *The Spatial and Temporal Dynamics of Host-Parasitoid Interactions*. Oxford University Press, Oxford.
- Herrera, C.M. & Pellmyr, O. (2002) *Plant-Animal Interactions: An Evolutionary Approach*. Blackwell, Oxford, UK.
- Holling, C.S. (1959) The components of predation as revealed by a study of small mammal predation of the European sawfly. *Canadian Entomologist*, **91**, 293-320.
- Holling, C.S. (1961) Principles of insect predation. *Annual Review of Entomology*, **6**, 163-182.
- Hunter, M.D. & Price, P. W. (1992) Playing chutes and ladders: bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology*, **73**, 724-732.
- Hunter, M.D., Varley, G.C. & Gradwell, G.R. (1997) Estimating the relative roles of top-down and bottom-up forces on insect herbivore populations: a classic study revisited. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **94**, 9176-9181.
- Hunter, M.D. (2003) Effects of plant quality on the population ecology of parasitoids. *Agricultural and Forest Entomology*, **5**, 1-8.
- Ives, A.R. & Hochberg, M.E. (2000) Conclusions: debating parasitoid population biology over the next twenty years, In: Hochberg, M.E. & Ives, A.R. (eds.). *Parasitoid Population Biology*. Princeton University Press, New Jersey, USA, pp. 278-304.
- Jolivet, P. (1998) *Interrelationship between Insects and Plants*. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Kagata, H., Nakamura, M. & Ohgushi, T. (2005) Bottom-up cascade in a tri-trophic system: different impacts of host-plant regeneration on performance of a willow leaf beetle and its natural enemy. *Ecological Entomology*, **30**, 58-62.
- Mahdian, K., Tirry, L. & De Clercq, P. (2007) Functional response of *Picromerus bidens*: effects of host plant. *Journal of Applied Entomology*, **131**, 160-164.
- Maia, W.J.M.S., Carvalho, C.F., Souza, B., Cruz, I. & Maia, T.J.A.F. (2004) Capacidade predatória e aspectos biológicos de *Chrysoperla externa* (Hagen, 1861) (Neuroptera: Chrysopidae) alimentada com *Rhopalosiphum maidis* (Fitch, 1856) (Hemiptera: Aphididae). *Ciência e Agrotecnologia*, **28**, 1259-1268.
- Matson, W. J. (1980) Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **11**, 119-161.

- Menezes, L.C.C.R.; Rossi, M.N. & Reigada, C. (2005) Consequences of refuge for the functional response of *Dermestes ater* (Coleoptera: Dermestidae) to *Musca domestica* (Diptera: Muscidae). *Population Ecology*, **47**, 213-219.
- Mihsfeldt, L. H. & Parra, J. R. P. (1999) Biologia de *Tuta absoluta* (Meyrick, 1917) em dieta artificial. *Scientia agrícola*, **56**, 769-776.
- Mohaghegh, J., De Clercq, P. & Tirry, L. (2001) Functional response of the predators *Podisus maculiventris* (Say) and *Podisus nigrispinus* (Dallas) (Heteroptera: Pentatomidae) to the beet armyworm, *Spodoptera exigua* (Hubner) (Lepidoptera: Noctuidae): effect of temperature. *Journal of Applied Entomology*, **125**, 131-134.
- Moon, D.C. & Stiling, P. (2002) The effects of salinity and nutrients on a tritrophic salt-marsh system. *Ecology*, **83**, 2465-2476.
- Oliveira, H.N., Pratisoli, D., Pedruzzi, E. P. & Espindula, M.C. (2004) Desenvolvimento do predador *Podisus nigrispinus* alimentado com *Spodoptera frugiperda* e *Tenebrio molitor*. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, **39**, 947-951.
- O'Neil, R.J. (1990) Functional response of arthropod predators and its role in the biological control of insects pests in agricultural systems, In: Dunn, P.E. & Baker, R.R. (eds.). *New Direction in Biological Control: Alternatives for Suppressing Agricultural Pests and Diseases*. Alan R. Liss., Inc, New York, pp. 83-96.
- Price, P. (1992) Plant resources as the mechanistic basis for insect herbivore population dynamics. In: Hunter, M.D., Ohgushi, T. & Price, P.W. (eds.). *Effects of Resource Distribution on Animal-Plant Interactions*. Academic Press, San Diego, California, pp. 139-173.
- Price, P.W. (1997) *Insect Ecology*. John Wiley & Sons, New York, NY.
- Rogers, D. (1972) Random search and insect population models. *Journal of Animal Ecology*, **41**, 369-383.
- Royama, T. (1971) A comparative study of models for predation and parasitism. *Researches on Population Ecology*, (Suppl) **1**, 1-91.
- Sá, L. A. N. & Parra, J. R. P. (1994) Biology and parasitism of *Trichogramma pretiosum* Riley (Hym., Trichogrammatidae) on *Ephestia kuehniella* (Zeller) (Lep., Pyralidae) and *Heliothis zea* (Boddie) (Lep., Noctuidae) eggs. *Journal of Applied Entomology*, **118**, 38-43.
- Solomon, M.E. (1949) The natural control of animal populations. *Journal of Animal Ecology*, **18**, 1-35.

- Stiling, P. & Rossi, A.M. (1997) Experimental manipulations of top-down and bottom-up factors in a tri-trophic system. *Ecology*, **78**, 1602-1606.
- Teder, T. & Tammaru, T. (2002) Cascading effects of variation in plant vigour on the relative performance of insect herbivores and their parasitoids. *Ecological Entomology*, **27**, 94-104.
- Tostowaryk, W. (1972) The effect of prey defense on the functional response of *Podisus modestus* (Hemiptera: Pentatomidae) to densities of the sawflies *Neodiprion swainei* and *N. branksiana* (Hymenoptera: Neodiprionidae). *The Canadian Entomologist*, **104**, 9-18.
- Turchin, P., Taylor, A.D. & Reeve, J.D. (1999) Dynamical role of predators in population cycles of a forest insect: an experimental test. *Science*, **285**, 1068-1071.
- Turchin, P. (2003) *Complex Population Dynamics: a Theoretical Empirical Synthesis*. Monographs in Population Biology (35), Princeton University Press, Princeton.
- Vitousek, P.M. & Sanford Jr., R.L. (1986) Nutrient cycling in moist tropical forest. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **17**, 137-167.
- Walker, M., Hartley, S.E. & Jones, H. (2008) The relative importance of resources and natural enemies in determining herbivore abundance: thistles, tephritids and parasitoids. *Journal of Animal Ecology*, **77**, 1063-1071.
- Wiedenmann, R.N. & O'Neil, R.J. (1990) Response of *Nabis roseipennis* (Heteroptera: Nabidae) to larvae of Mexican bean beetle, *Epilachna varivestis* (Coleoptera: Coccinellidae). *Entomophaga*, **35**, 449-458.
- Williams, I.S., Jones, T.H. & Hartley, S.E. (2001) The role of resources and natural enemies in determining the distribution of an insect herbivore population. *Ecological Entomology*, **26**, 204-211.
- Zanuncio Junior, J.S. (2007) Capacidade predatória de *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae) sobre *Anticarsia gemmatalis* (Lepidoptera: Noctuidae). Tese (Doutorado) - Universidade Federal de Viçosa, MG.
- Zar, J. H. (1999). *Biostatistical Analysis*. New Jersey, Prentice-Hall, Upper Saddle River.

Considerações Finais

Neste estudo, constatou-se que a produção de néctar em nectários extraflorais de *Ricinus communis* que sofreram a ação de herbívoros foi maior do que nas plantas que não sofreram herbivoria, caracterizando uma resposta induzida, embora esta resposta não tenha sido dependente da qualidade da planta, sugerindo que estas plantas podem atrair mais inimigos naturais após sofrerem dano, aumentando a proteção contra herbívoros. No entanto, o teor de óleo nas sementes das plantas que sofreram herbivoria foi maior apenas nas plantas de menor qualidade nutricional, gerando uma interação entre efeito do tipo top-down e bottom-up. Este resultado sugere que há um maior investimento de suas reservas na parte reprodutiva quando atacadas por herbívoros.

A qualidade nutricional das plantas afetou significativamente o desempenho dos insetos. Por exemplo, o peso das pupas de *Spodoptera frugiperda* foi significativamente maior na dieta de melhor qualidade. No caso de *Podisus nigrispinus*, houve um aumento significativo no número de ovos depositados, bem como no peso seco e no tamanho da tíbia dos adultos, quando alimentados com lagartas provenientes de dieta de melhor qualidade. O modelo de resposta funcional do tipo II foi o que melhor se ajustou aos dados e, dependendo da densidade de presas, indivíduos de *P. nigrispinus* consumiram significativamente mais presas e depositaram mais ovos quando foram alimentados com lagartas provenientes de dietas de melhor qualidade. Maiores porcentagens de parasitismo foram observadas em ovos provenientes do tratamento de fertilização recomendada.

Os resultados mostraram que além de interferir de forma significativa no desempenho dos insetos herbívoros, a variação da qualidade nutricional das plantas também pode afetar o terceiro nível trófico, e que este efeito tipo bottom-up tem implicações para a cadeia trófica, influenciando a eficiência dos predadores, ou seja, os efeitos tipo top-down.