

**UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA “JULIO DE MESQUITA FILHO”
FACULDADE DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS E VETERINÁRIAS
CAMPUS DE JABOTICABAL**

**DESENVOLVIMENTO DE DIFERENTES POPULAÇÕES DE
Cydia pomonella (LEPIDOPTERA: TORTRICIDAE) EM
TEMPERATURAS VARIÁVEIS E CONSEQUÊNCIAS NA
MODELAGEM FENOLOGICA.**

Ana Luiza Xavier Scomparin

Engenheira Agrônoma Ms. Proteção de plantas

JABOTICABAL – SÃO PAULO – BRASIL

2009

**UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA “JULIO DE MESQUITA FILHO”
FACULDADE DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS E VETERINÁRIAS
CAMPUS DE JABOTICABAL**

**DESENVOLVIMENTO DE DIFERENTES POPULAÇÕES DE
Cydia pomonella (LEPIDOPTERA: TORTRICIDAE) EM
TEMPERATURAS VARIÁVEIS E CONSEQUÊNCIAS NA
MODELAGEM FENOLOGICA.**

Ana Luiza Xavier Scomparin

Orientador: Prof. Dr. Odair Aparecido Fernandes

Co-orientadores: Dr. Marc Sautreau,

Dr. David G.Biron e

Dr. Hervé Sinoquet

Tese apresentada à Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias – UNESP, Campus de Jaboticabal, como parte das exigências para a obtenção de título de Doutor em Agronomia em Agronomia (Entomologia Agrícola)

Jaboticabal – SP

Dezembro – 2009

“Ao meu amor **Cassio** por estar sempre ao meu lado nos momentos mais difíceis, me motivando e acreditando em meu potencial. Com palavras não conseguiria expressar sua importância em minha vida. Obrigada pela paciência, compreensão, companheirismo e amor”.

DEDICO

Ao meu **pai** por ter me ensinado a ser persistente e otimista, características estas fundamentais para ultrapassar os obstáculos que enfrentei neste percurso de minha vida.

OFEREÇO

AGRADECIMENTOS

A minha mãe **Vanvam** pelas correções ortográficas e por estar sempre presente e me apoiar.

A minha sogra **Mara** por estar sempre disposta a vir ao meu auxílio quando foi preciso me proporcionando tranquilidade e tempo para o desenvolvimento desta tese.

Aos meus tios queridos **Antonio** e **Sandra**, participantes fundamentais para a finalização desta etapa, me oferecendo casa e bons conselhos.

À Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, **FCAV/UNESP**, Campus de Jaboticabal, por me proporcionar a oportunidade da realização do curso de Doutorado.

Ao l'Institut National de la Recherche Agronomique **L'INRA/Clermont Ferrand**, por me acolher e me disponibilizar a estrutura para o desenvolvimento desta Tese.

Ao Prof. Dr. **Odair Aparecido Fernandes** pela amizade, por confiar em mim e se dispor a me orientar neste estudo, ajudando o meu crescimento profissional.

Aos Dr. **David Biron** e **Marc Saudreau** por estarem verdadeiramente presentes durante todo o desenvolvimento de minha tese, sendo extremamente importantes para sua realização e também importantes na minha formação profissional.

Ao Dr. **Hervé Sinoquet**, falecido logo no início do projeto, por ter me acolhido em sua equipe.

Ao Dr. **Benoît Sauphanor** por auxiliar em meus experimentos, fornecendo as linhagens necessárias para este estudo assim como disponibilizando informações cruciais para o bom andamento desta tese.

A toda a equipe do **PIAF/INRA/Clermont Ferrand** pelo acolhimento e convivência.

Aos **Professores do Departamento de Fitossanidade** da FCAV/UNESP pela contribuição em minha formação.

Ao colega **Fabiano Simões** que me aconselhou na redação desta tese.

A todas as pessoas que colaboraram direta ou indiretamente deste trabalho.

SUMÁRIO

	Página
LISTA DE FIGURAS	IV
LISTA DE TABELAS	VIII
RESUMO.....	XI
SUMMARY	XIII
RESUME	XV
1. INTRODUÇÃO	1
2. REVISÃO DE LITERATURA	3
2.1 Cultura da maçã, <i>Malus domestica</i> Borkh. (Rosales: Rosaceae)	3
2.2 <i>Cydia pomonella</i>	4
2.2.1 Classificação.....	4
2.2.2 Distribuição	4
2.2.3 Características biológicas	4
2.2.4 Temperatura base de desenvolvimento de carpocapsa	5
2.3 Granulovirus	7
2.3.1 Classificação.....	7
2.3.2 Características biológicas.....	7
2.3.3 Utilização em programas de controle biológico	8
2.4 Resistência ao CpGV e aos inseticidas.....	9
2.4.1 Definição e distribuição.....	9
2.4.2 Mecanismos de resistência	11
2.4.3 Custos adaptativos	12
2.5 Ectotérmicos	13
2.5.1 Definição.....	13
2.5.2 Efeito da temperatura sobre o período de desenvolvimento de Ectotérmico	14
2.5.3 Termoregulação como mecanismo de regulação da temperatura corporal.....	17

2.6	Modelos de taxa de crescimento dos ectotérmicos.....	19
2.6.1	Modelos lineares.....	19
2.6.2	Modelos curvilineares.....	21
2.6.3	Modelos fenológicos disponíveis.....	24
2.7	Termoperíodo.....	25
3	MATERIAL E MÉTODOS.....	28
3.1	Experimentos em laboratório.....	28
3.1.1	Experimento 1. Efeito do termoperíodo sobre pupas e larvas.....	28
3.1.2	Experimento 2: Verificação do modelo.....	30
3.2	Parâmetros e análises estatísticas utilizadas.....	31
3.2.1	Fenologia do inseto (Ítem 4.1.).....	31
3.2.2	Efeito do termoperíodo (Ítem 4.2.).....	33
3.2.3	Comparação entre os diferentes modelos fenológicos (Ítem 4.3).....	36
3.2.4	Verificação do modelo (Ítem 4.4.).....	38
4.	RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	39
4.1	Fenologia.....	39
4.1.1	Fenologia de larvas.....	39
	<i>Taxa de crescimento de larvas de carpocapsa.....</i>	<i>39</i>
	<i>Método linear.....</i>	<i>41</i>
	<i>Método curvilinear para estudos da relação inseto-temperatura.....</i>	<i>44</i>
4.1.2	Fenologia de pupas.....	46
	<i>Taxa de crescimento de pupas de carpocapsa.....</i>	<i>46</i>
	<i>Método linear.....</i>	<i>49</i>
	<i>Método curvilinear para estudos da relação inseto-temperatura.....</i>	<i>52</i>
4.1.3	Razão sexual.....	53
4.1.4	Discussão.....	54
4.2	Efeito do termoperíodo sobre carpocapsa.....	57
4.2.1	Efeito do termoperíodo sobre larvas de carpocapsa.....	57
	<i>Comparação entre linhagens estudadas.....</i>	<i>57</i>

<i>Comparação entre os resultados obtidos para linhagem sensível e os resultados provenientes da literatura.....</i>	59
4.2.2 Efeito do termoperíodo sobre pupas de carpocapsa	61
<i>Comparação entre linhagens estudadas.....</i>	61
<i>Comparação entre os resultados obtidos para linhagem sensível e os resultados provenientes da literatura.....</i>	63
4.2.3 Efeito do termoperíodo sobre estágio imaturo (larva e pupa)	64
4.2.4 Efeito do termoperíodo sobre a razão sexual	66
4.2.5 Discussão	69
4.3 Comparação entre os diferentes modelos fenológicos.....	71
4.3.1 Comparação entre os métodos para o estágio larval	71
4.3.2 Comparação entre os métodos para o estágio de pupa	77
4.3.3 Simulação com temperaturas reais de campo	82
<i>Suíça - Conthey</i>	82
<i>França-Gotheron.....</i>	85
4.3.4 Discussão	91
4.4 Verificação do modelo fenológico de larvas e pupas de carpocapsa	94
4.5 Discussão geral e perspectivas.....	98
5 CONCLUSÕES	104
6 REFERENCIAS.....	105

LISTA DE FIGURAS

FIGURA 1. PERÍODO DE DESENVOLVIMENTO DE ECTOTÉRMICOS EM FUNÇÃO DA TEMPERATURA (A) (LIU ET AL., 1995) E RELAÇÃO ENTRE MORTALIDADE, TAXA DE CRESCIMENTO E TEMPERATURA (B) (WAGNER ET AL., 1984).....	15
FIGURA 2. MÉTODO X-INTERCEPTO (JAROSIK ET AL., 2004).....	20
FIGURA 3. TEMPERATURA ÓTIMA (T _O), TEMPERATURA BASE (T _B) E ACÚMULO DE GRAUS DIA (°D) (UC IPM ONLINE, 2008).	20
FIGURA 4. CURVA REPRESENTATIVA DO MODELO DE SHARPE & DEMICHELE (1977) PARA LARVAS DE CARPOCAPSA (KUHRT ET AL., 2006 B).	23
FIGURA 5. RECIPIENTES INDIVIDUAIS CONTENDO LARVAS E DIETA (A) E CÂMARA COM REGULAGEM DOS TERMOPERÍODOS (B).....	29
FIGURA 6. MAÇÃS E RECIPIENTE COM DIETAS ARTIFICIAIS CONTENDO LARVAS DE CARPOCAPSA PARA O TESTE DE VERIFICAÇÃO DO MODELO FENOLÓGICO.	30
FIGURA 7. DETALHAMENTO DOS TRATAMENTOS ADOTADOS E PARÂMETROS AVALIADOS.	32
FIGURA 8. TAXA DE CRESCIMENTO E MORTALIDADE DE LARVAS DE CARPOCAPSA DAS LINHAGENS SENSÍVEIS E RESISTENTES A INSETICIDAS E AO GRANULOVÍRUS, COM RELAÇÃO A TEMPERATURA (MORT = MORTALIDADE E TOUR= TAXA DE DESENVOLVIMENTO).....	41
FIGURA 9. RELAÇÃO TAXA DE CRESCIMENTO-TEMPERATURA SOB LARVAS DE CARPOCAPSAS SENSÍVEIS E RESISTENTES A INSETICIDAS E AO VÍRUS DA GRANULOSE, PELO MÉTODO X-INTERCEPTO.....	42
FIGURA 10. NECESSIDADE DE GRAUS DIA PARA O ESTÁGIO LARVAL DE CARPOCAPSA, OBTIDA PELO MÉTODO DE UNIDADE TÉRMICA NAS DIFERENTES LINHAGENS.	43
FIGURA 11. CURVAS DE DESENVOLVIMENTO DE LARVAS DE CARPOCAPSA, LINHAGENS SENSÍVEL E RESISTENTE A INSETICIDAS E AO GRANULOVÍRUS, BASEADA NO MODELO CURVILINEAR DE SCHOOLFIELD ET AL. (1981).....	45
FIGURA 12. TAXA DE CRESCIMENTO E MORTALIDADE DE PUPAS DAS LINHAGENS SENSÍVEIS E RESISTENTES A INSETICIDAS E AO GRANULOVÍRUS, COM RELAÇÃO A TEMPERATURA (MORT = MORTALIDADE E TOUR= TAXA DE DESENVOLVIMENTO).....	48
FIGURA 13. RELAÇÃO TAXA DE CRESCIMENTO-TEMPERATURA SOB PUPAS DE CARPOCAPSAS SENSÍVEL, RESISTENTES A INSETICIDAS E AO VÍRUS DA GRANULOSE, PELO MÉTODO X-INTERCEPTO.....	51

FIGURA 14. NECESSIDADE DE GRAUS DIA PARA O ESTÁGIO PUPAL DE CARPOCAPSA, OBTIDO PELO MÉTODO DE UNIDADE TÉRMICA NAS DIFERENTES LINHAGENS.	51
FIGURA 15. CURVAS DE DESENVOLVIMENTO DE PUPAS DE CARPOCAPSA, LINHAGENS SENSÍVEL E RESISTENTE A INSETICIDAS E AO GRANULOVÍRUS, BASEADAS NO MODELO DOS ECTOTÉRMICOS.	53
FIGURA 16. RAZÃO SEXUAL (MACHO/FÊMEA) DAS DIFERENTES LINHAGENS EM DIFERENTES TERMOPERÍODOS (°C).....	54
FIGURA 17. DESVIOS OBTIDOS COMPARANDO-SE O PERÍODO DE DESENVOLVIMENTO OBSERVADO NA LINHAGEM Sv, COM O ESPERADO, OBTIDO NO MODELO CURVILINEAR PARA LARVAS DAS LINHAGENS RESISTENTES RDFB, RDELTA E RGV.....	59
FIGURA 18. CURVAS PROVENIENTES DO MODELO CURVILINEAR PARA DIFERENTES AUTORES E OS VALORES OBTIDOS NOS DIFERENTES TERMOPERÍODOS PARA LARVAS DE CARPOCAPSA, LINHAGEM SENSIVEL.....	60
FIGURA 19. DESVIOS OBTIDOS COMPARANDO-SE O PERÍODO DE DESENVOLVIMENTO OBSERVADO NA LINHAGEM Sv, COM O ESPERADO, OBTIDO NO MODELO CURVILINEAR PARA DIFERENTES ESTUDOS.	61
FIGURA 20. DESVIOS OBTIDOS COMPARANDO-SE O PERÍODO DE DESENVOLVIMENTO OBSERVADO NA LINHAGEM Sv, COM O ESPERADO, OBTIDO NO MODELO CURVILINEAR PARA AS LINHAGENS RESISTENTES RDFB, RDELTA E RGV, PARA O ESTÁGIO DE PUPA.....	62
FIGURA 21. CURVAS PROVINIENTES DO MODELO CURVILINEAR PARA DESENVOLVIMENTO DE PUPAS DE C. POMONELLA OBTIDO DIFERENTES AUTORES E OS VALORES OBTIDOS NOS DIFERENTES TERMOPERÍODOS PARA A LINHAGEM SENSÍVEL.	63
FIGURA 22. DESVIOS OBTIDOS COMPARANDO-SE O PERÍODO DE DESENVOLVIMENTO OBSERVADO NA LINHAGEM Sv, COM O ESPERADO, OBTIDO NO MODELO CURVILINEAR PARA DIFERENTES AUTORES.	64
FIGURA 23. DESVIOS OBTIDOS COMPARANDO-SE O PERÍODO DE DESENVOLVIMENTO OBSERVADO NA LINHAGEM Sv, RDFB E RDELTA, COM O ESPERADO OBTIDO NO MODELO LINEAR A TEMPERATURA CONSTANTE.	66
FIGURA 24. CURVAS DE TENDÊNCIA DA RAZÃO SEXUAL DE C. POMONELLA OBTIDAS NAS LINHAGENS Sv, RDFB E RDELTA NAS DIFERENTES TEMPERATURAS.	67

FIGURA 25. DESVIOS CALCULADOS ENTRE A RAZÃO SEXUAL OBTIDA SOB EFEITO DE TERMOPERÍODO E AS ESPERADAS PELA CURVA DE TENDÊNCIA PROVENIENTE DE DADOS EM TEMPERATURA CONSTANTES.....	68
FIGURA 26. CURVAS LINEARES (3 E 4 TEMPERATURAS) E CURVILINEAR DA LINHAGEM RGV.....	72
FIGURA 27. DESVIOS (DIAS^{-1}) ENTRE A TAXA DE CRESCIMENTO OBSERVADAS E PREDITAS NOS DIFERENTES MÉTODOS (3T, 4T E CURVILINEAR), PARA O ESTÁGIO LARVAL AS LINHAGENS SV, RDFB, RDELTA E RGV DE C. POMONELLA.....	73
FIGURA 28. CURVAS LINEARES (3 E 4 TEMPERATURAS) E CURVILINEAR PARA EXPRESSAR A RELAÇÃO ENTRE TEMPERATURA E TAXA DE DESENVOLVIMENTO DE PUPAS DA LINHAGEM SV DE C. POMONELLA.	77
FIGURA 29. DESVIOS (DIAS^{-1}) ENTRE AS TAXAS DE CRESCIMENTO OBSERVADAS E PREDITAS NOS DIFERENTES MÉTODOS (3T, 4T E CURVILINEAR), PARA O ESTÁGIO PUPAL, DAS LINHAGENS SV, RDFB, RDELTA E RGV DE C. POMONELLA.....	79
FIGURA 30. DESVIOS NO PERÍODO DE DESENVOLVIMENTO DO ESTÁGIO IMATURO DE CARPOCAPSA, OBTIDOS ENTRE OS MÉTODOS LINEARES 3T E 4T E O CURVILINEAR (TERMOPERÍODOS), NAS DIFERENTES GERAÇÕES, PARA A SUÍÇA.	83
FIGURA 31. PREVISÃO DA ÉPOCA DE APARECIMENTO DAS GERAÇÕES DE CARPOCAPSA NA SUÍÇA SEGUNDO OS MODELOS LINEARES E NÃO LINEARES, SOB REGIME DE TEMPERATURAS FLUTUANTES, PARA A SUÍÇA.	84
FIGURA 32. DESVIOS ENTRE O PERÍODO DE DESENVOLVIMENTO (DIAS) PREVISTO NOS MODELOS SOB TERMOPERÍODOS E OS MODELOS SOB TEMPERATURAS CONSTANTES, PARA A SUÍÇA.	85
FIGURA 33. DESVIOS NO PERÍODO DE DESENVOLVIMENTO DO ESTÁGIO IMATURO DE CARPOCAPSA, OBTIDOS ENTRE OS MÉTODOS LINEARES 3T E 4T E O CURVILINEAR (TERMOPERÍODOS), NAS DIFERENTES GERAÇÕES, PARA O SUL DA FRANÇA.	87
FIGURA 34. PREVISÃO DA ÉPOCA DE APARECIMENTO DAS GERAÇÕES DE CARPOCAPSA NA SUÍÇA SEGUNDO OS MODELOS LINEARES E NÃO LINEARES, SOB REGIME DE TEMPERATURAS FLUTUANTES, PARA O SUL DA FRANÇA.....	88
FIGURA 35. DESVIOS ENTRE O PERÍODO DE DESENVOLVIMENTO (DIAS) PREVISTO NOS MODELOS SOB TERMOPERÍODOS E OS MODELOS SOB TEMPERATURAS CONSTANTES, PARA O SUL DA FRANÇA.	90

FIGURA 36. DESVIOS ENTRE O PERÍODO DE DESENVOLVIMENTO (DIAS) PREVISTO NOS MODELOS SOB TERMOPERÍODOS SOB TEMPERATURA MICRO-HABITAT E TEMPERATURAS DO AR.	90
FIGURA 37. TEMPERATURAS MÁXIMAS, MÉDIAS E MÍNIMAS NAS FOLHAS, NAS MAÇÃS E TEMPERATURA DO AR.....	91
FIGURA 38. PERÍODO DE DESENVOLVIMENTO (DIAS) VERIFICADO E PREVISTOS PELO MODELO CURVILINEAR, DE LARVAS DE CARPOCAPSA SOB TERMOPERÍODO DE 25-30°C ALIMENTADAS COM DIETA ARTIFICIAL.	94
FIGURA 39. PERÍODO DE DESENVOLVIMENTO (DIAS) VERIFICADO E PREVISTOS PELO MODELO CURVILINEAR, DE PUPAS DE CARPOCAPSA SOB TERMOPERÍODO DE 25-30°C, ALIMENTADAS COM DIETA ARTIFICIAL.	95
FIGURA 40. PERÍODO DE DESENVOLVIMENTO (DIAS) VERIFICADO E PREVISTO PELO MODELO CURVILINEAR, A TERMOPERÍODO DE 25-30°C, PARA LARVAS DE C. POMONELLA ALIMENTADAS COM DIETA NATURAL.....	96
FIGURA 41. PERÍODO DE DESENVOLVIMENTO (DIAS) PREVISTOS PELO MODELO CURVILINEAR E VERIFICADO, DE PUPAS DE CARPOCAPSA A TERMOPERÍODO DE 25-30°C, PROVENIENTES DE LARVAS ALIMENTADAS COM DIETA NATURAL.....	97

LISTA DE TABELAS

TABELA 1. PERÍODO DE DESENVOLVIMENTO (DIAS) OBTIDOS PELO DR. BENOÎT SAUPHANOR, SOB TEMPERATURAS CONSTANTES.	35
TABELA 2. MODELOS UTILIZADOS NO ESTUDO COM SIMULAÇÕES EM CAMPO.	37
TABELA 3. PERÍODO DE DESENVOLVIMENTO, PORCENTAGENS DE CASULOS E PUPAS DE LARVAS DE CARPOCAPSA, POPULAÇÕES SENSÍVEL E RESISTENTES A INSETICIDAS E AO GRANULOVÍRUS, SOB EFEITO DE TERMOPERÍODOS.	40
TABELA 4 TEMPERATURAS BASE (T_b °C) DE DESENVOLVIMENTO DE LARVAS DE CARPOCAPSA, LINHAGENS SENSÍVEIS E RESISTENTES A INSETICIDAS E AO VÍRUS DA GRANULOSE, OBTIDAS POR MÉTODOS LINEARES E CURVILINEARES.	43
TABELA 5. PARÂMETROS UTILIZADOS NA CURVA DO MODELO DE SCHOOLFIELD ET AL. (1981) PARA AS DIFERENTES LARVAS, LINHAGENS DE CARPOCAPSA ESTUDADAS.	45
TABELA 6. PERÍODO DE DESENVOLVIMENTO DE PUPAS DE CARPOCAPSA, POPULAÇÕES SENSÍVEL E RESISTENTE A INSETICIDAS E AO GRANULOVÍRUS, SOB EFEITO DE TERMOPERÍODOS.	47
TABELA 7. TEMPERATURA BASE (T_b °C) DE DESENVOLVIMENTO DE PUPAS DE CARPOCAPSA, LINHAGENS SENSÍVEIS E RESISTENTES A INSETICIDAS A AO VÍRUS DA GRANULOSE, OBTIDAS POR MÉTODOS LINEARES E CURVILINEARES.	50
TABELA 8. PARÂMETROS UTILIZADOS NA CURVA DO MODELO DE ECTOTÉRMICOS NAS DIFERENTES LINHAGENS DE CARPOCAPSA ESTUDADAS PARA O ESTÁGIO DE PUPA.	52
TABELA 9. TAXAS DE DESENVOLVIMENTO E DESVIOS (%) OBTIDOS ENTRE O PERÍODO DE DESENVOLVIMENTO OBSERVADO E ESPERADO PARA O ESTÁGIO LARVAL DAS LINHAGENS DE <i>C. POMONELLA</i> , CALCULADOS UTILIZANDO AS CURVAS DE DESENVOLVIMENTO CURVILINEAR NOS DIFERENTES TERMOPERÍODOS.	58
TABELA 10. TAXAS DE DESENVOLVIMENTO E DESVIOS (%) OBTIDOS ENTRE O PERÍODO DE DESENVOLVIMENTO OBSERVADO E ESPERADO PARA O ESTÁGIO DE PUPA DAS LINHAGENS DE <i>C. POMONELLA</i> , CALCULADOS UTILIZANDO AS CURVAS DE DESENVOLVIMENTO CURVILINEAR NOS DIFERENTES TERMOPERÍODOS.	62
TABELA 11. ANÁLISE ESTATÍSTICA DA INCLINAÇÃO DA RETA DE REGRESSÃO (A) OBTIDA EM TEMPERATURAS CONSTANTES E TERMOPERÍODOS.	65
TABELA 12. EQUAÇÕES DA ANÁLISE DE REGRESSÃO DAS LINHAGENS Sv, RdFB e RdELTA DE <i>C. POMONELLA</i> SOB TEMPERATURAS CONSTANTES E TERMOPERÍODOS.	68

TABELA 13. ANÁLISE DE VARIÂNCIA DO R^2 DAS RETAS DE REGRESSÃO PROVENIENTES, PARA O ESTÁGIO DE LARVA, DO MÉTODO LINEAR 3T E 4T.	74
TABELA 14. ANÁLISE DE VARIÂNCIA: TESTE DE SIGNIFICÂNCIA DO R^2 DAS RETAS DE REGRESSÃO PROVENIENTES, DOS VALORES OBSERVADOS E PREDITOS EM CADA MÉTODO, PARA O ESTÁGIO LARVAL.	75
TABELA 15. DIFERENÇA (DIAS) ENTRE O PERÍODO DE DESENVOLVIMENTO DE LARVAS DE <i>C. POMONELLA</i> (LINHAGEM Sv) PREVISTO NOS MODELOS LINEARES 3T (17,5°C, 22,5°C E 27,5°C) E 4T (17,5°C, 22,5°C, 27,5°C E 32,5°C) E O CURVILINEAR, SEGUINDO A TEMPERATURA MÁXIMA E BASE ESTIPULADA.	76
TABELA 16. DIFERENÇA (DIAS) ENTRE O PERÍODO DE DESENVOLVIMENTO DE LARVAS DE <i>C. POMONELLA</i> (LINHAGEM Rgv) PREVISTO NOS MODELOS LINEARES 3T (17,5°C, 22,5°C E 27,5°C) E 4T (17,5°C, 22,5°C, 27,5°C E 32,5°C) E O CURVILINEAR, SEGUINDO A TEMPERATURA MÁXIMA E BASE ESTIPULADA.	76
TABELA 17. RESULTADOS DA ANÁLISE DE VARIÂNCIA DO R^2 DAS RETAS DE REGRESSÃO PROVENIENTES, PARA O ESTÁGIO DE PUPA, DO MÉTODO LINEAR 3T E 4T	78
TABELA 18. RESULTADOS DA ANÁLISE DE VARIÂNCIA: TESTE DE SIGNIFICÂNCIA DO R^2 DAS RETAS DE REGRESSÃO PROVENIENTES DOS VALORES OBSERVADOS E PREDITOS EM CADA MÉTODO, PARA O ESTÁGIO DE PUPA.	80
TABELA 19. DIFERENÇA (DIAS) ENTRE O PERÍODO DE DESENVOLVIMENTO DE PUPAS DE <i>C. POMONELLA</i> (LINHAGEM Sv) PREVISTO NOS MODELOS LINEARES 3T (17,5°C, 22,5°C E 27,5°C) E 4T (17,5°C, 22,5°C, 27,5°C E 32,5°C) E O CURVILINEAR, SEGUINDO A TEMPERATURA MÁXIMA E BASE ESTIPULADA.	81
TABELA 20. DIFERENÇA (DIAS) ENTRE O PERÍODO DE DESENVOLVIMENTO DE PUPAS DE <i>C. POMONELLA</i> (LINHAGEM Rgv) PREVISTO NOS MODELOS LINEARES 3T (17,5°C, 22,5°C E 27,5°C) E 4T (17,5°C, 22,5°C, 27,5°C E 32,5°C) E O CURVILINEAR, SEGUINDO A TEMPERATURA MÁXIMA E BASE	81
TABELA 21. PERÍODO DE DESENVOLVIMENTO DE CARPOCAPSA NA SUIÇA, NOS DIFERENTES MODELOS E DIFERENTES CONDIÇÕES DE REGIMES DE TEMPERATURA.	82
TABELA 22. PERÍODO DE DESENVOLVIMENTO DE CARPOCAPSA NO SUL DA FRANÇA, NOS DIFERENTES MODELOS E DIFERENTES CONDIÇÕES DE REGIMES DE TEMPERATURA.	86

TABELA 23. PERÍODO DE DESENVOLVIMENTO DE CARPOCAPSA NA SUÍÇA, NOS DIFERENTES MODELOS E DIFERENTES CONDIÇÕES DE REGIMES DE TEMPERATURA, OBTIDOS COM TEMPERATURAS DO AR E TEMPERATURAS DO MICRO-HABITAT. 89

**DESENVOLVIMENTO DE DIFERENTES POPULAÇÕES *Cydia pomonella*
(LEPIDOPTERA: TORTRICIDAE) EM TEMPERATURAS VARIÁVEIS E
CONSEQUÊNCIAS NA MODELAGEM FENOLÓGICA.**

RESUMO

A maioria dos organismos vivos são ectotérmicos, com exceção de pássaros e mamíferos. A temperatura corporal (T_c) de um ectotérmico é resultado da troca de calor entre o organismo e o meio ambiente e esta afeta a maioria das funções biológicas. Por exemplo, os insetos, para mudarem de estágio de desenvolvimento, requerem um mínimo de energia acumulada (calor). Para as pragas, a maioria dos modelos fenológicos é baseada na relação entre características do desenvolvimento (ex., crescimento) e a temperatura do ar. Todavia, a utilização destes modelos ainda é limitada em razão da falta de exatidão na estimativa das temperaturas máximas e mínimas de desenvolvimento para a maioria das pragas. O objetivo deste trabalho foi avaliar a importância dos fatores: resistência a inseticidas e termoperíodo, assim como discutir os métodos de modelagem para o inseto endofítico *Cydia pomonella*. Para tal, se submeteu larvas e pupas de 4 linhagens diferentes desta espécie: sensível (Sv), resistente a diflubenzuron (Rdfb), resistente a deltametrina (Rdelta) e resistente ao granulovírus (Rgv), a 4 termoperíodos (15°C-20°C, 20°C-25°C, 25°C-30°C e 30°C-35°C). Os parâmetros avaliados foram: taxa de crescimento, mortalidade, razão sexual e temperatura base, mínima e ótima de desenvolvimento do inseto. Com o auxílio dos valores obtidos nestes parâmetros, modelos lineares e curvilineares foram desenvolvidos, comparados entre si e com modelos obtidos por autores a temperaturas constantes. Os resultados mostraram que em condições de temperaturas variáveis a resistência implica em mudanças nos parâmetros biológicos (taxa de crescimento, mortalidade e razão sexual) e que o termoperíodo acelera o crescimento de larvas e pupas de carpocapsa. Com o auxílio dos modelos obtidos, foi realizada uma simulação do período de desenvolvimento de *C. pomonella* utilizando a temperatura do ar e temperaturas do micro-habitat para duas regiões da Europa (Valais na Suíça e La Drôme na França). As simulações mostraram que existe uma diferença na previsão realizada utilizando métodos lineares e curvilineares principalmente na 2ª e 3ª geração

deste inseto em até ± 5 dias. Como conclusão, os fatores resistência, termoperíodo e temperatura do micro-habitat devem ser considerados na realização de um modelo fenológico. Ainda, sobre temperaturas variáveis, o modelo curvilinear de Schoolfield é o mais apropriado para modelar o desenvolvimento de *C. pomonella* assim como para a maioria dos ectotérmicos.

Palavras chave: carpocapsa, ectotérmicos, micro-clima, modelos fenológicos, resistência a inseticidas, termoperíodo.

DEVELOPMENT OF DIFFERENT POPULATIONS OF *Cydia pomonella* (LEPIDOPTERA: TORTRICIDAE) IN VARIABLE TEMPERATURES AND CONSEQUENCES ON PHENOLOGICAL MODELING.

SUMMARY

The majority living organisms are ectotherms except birds and mammals. The body temperature (T_b) of an ectotherm results from the energy balance between this the organisms and its environment. The T_b determines most of the biological functions. For instance, a minimum of heat accumulation by insects is needed to pass from a development stage to another during their life cycle. For insect pests, most of phenological models are based on life history trait (e.g., growth) and air temperature. Unfortunately, the use of phenological models is limited since there is a lack of accuracy estimatives in maximum and minimum temperatures. The aim this work was to study the importance of two factors ((i) the insecticide resistance, (ii) the thermoperiod) and the modelling methods to design a phenological model for the the endophyte insect *Cydia pomonella*. Four strains of *C. pomonella*: (i) Sv (susceptible strain), (ii) Rd_{fb} (resistant to diflubenzuron), (iii) R Δ (resistant to deltamethrin), RGv (resistant to *C. pomonella* *granulovirus*) and 4 thermoperiods (15°C-20°C, 20°C-25°C, 25°C-30°C e 30°C-35°C) were used. Measured parameters were the development rate, the mortality, the sex ratio, the T_{optm} , T_{min} and T_{max} of the development rate. Based on the obtained values for each parameter, linear and curvilinear phenological models were made and compared between them and with those obtained at constant temperature by some authors. Thus, in fluctuating thermal conditions, it was shown that insecticide resistance involved after-effects on life-history traits as the development rate, the mortality and sex ratio. Also, it was shown that the *C. pomonella* development rate at larval stage is higher in thermoperiodic conditions. With the models the development of *C. pomonella* was simulated using air and micro-habitat temperatures for two areas of apple orchards in Europe (e.g., Valais in Switzerland and la Drôme in France). These simulations have underlined some prediction differences between the phenological models for the 2nd and 3rd generations of *C. pomonella*, which can reach ± 5 days. In conclusion, the results

proved that the two studied factors (i.e. insecticide resistance and thermoperiod), the micro-habitat temperature in apple orchards and the modeling methods should be taken in consideration for the development and use of phenological model. In addition, under fluctuating thermal conditions, the curvilinear model suggested by Schoofield is the most appropriate to model *C. pomonella* development and for most of ectotherms.

Keywords: codling moth, ectotherm, insecticide resistance, microclimates, phenological models, thermoperiod.

DÉVELOPPEMENT DE DIFFÉRENTS POPULATIONS DE *Cydia pomonella* (LEPIDOPTERA : TORTRICIDAE) EN TEMPÉRATURES VARIABLES ET CONSÉQUENCES SUR LA MODÉLISATION PHÉNOLOGIQUE.

RESUME

La majorité des organismes vivants sont ectothermes à l'exception des oiseaux et des mammifères. La température corporelle (T_c) d'un ectotherme conditionne la plupart de ses fonctions biologiques et résulte des transferts d'énergie entre celui-ci et son environnement. Par exemple, les insectes pour se développer d'un stade à un autre au cours de leur cycle de vie requièrent un minimum d'accumulation d'énergie (i.e. chaleur). Chez les insectes ravageurs, la plupart des modèles phénologiques relie un trait d'histoire de vie de l'organisme (i.e. la croissance) à la température de l'air de l'habitat. Malheureusement, l'utilisation de ces modèles phénologiques est encore limitée en raison d'un manque d'exactitude et du seuil extrêmement bas de tolérance admis pour la plupart des ravageurs. L'objectif de ma thèse est d'étudier l'importance de deux facteurs ((i) la résistance aux insecticides, (ii) la thermopériode) et des méthodes de modélisation dans le développement d'un modèle phénologique pour un insecte endophyte de vergers de pommiers, le carpocapse du pommier (*Cydia pomonella*). Quatre lignées de *C. pomonella* ont été utilisées : (i) Sv (sensible), (ii) Rd_{fb} (résistance au diflubenzuron), (iii) R Δ (résistance à la deltaméthrin), (iv) RCpGv (résistance au virus de la granulose). Les paramètres mesurés ont été le taux de développement, la mortalité, le sexe ratio, la température optimale (T_{optm}) ainsi que les températures minimale (T_{min}) et maximale (T_{max}) de développement. À l'aide des valeurs obtenues pour ces paramètres, des modèles phénologiques linéaires et curvilinéaires ont été élaborés, comparés entre eux et avec ceux obtenus à température constante par d'autres auteurs. J'ai ainsi démontré qu'en conditions thermiques variables la résistance aux insecticides implique des conséquences sur des traits d'histoire de vie et que le taux de développement larvaire est supérieur à celui obtenu à température constante. À l'aide des modèles établis, j'ai également simulé le développement de *C. pomonella* en utilisant la température de l'air et les températures des micro-habitats pour deux régions

de pomiculture en Europe (i.e. le Valais en Suisse et la Drôme en France). Ces simulations exhibent des différences de prédictions entre les modèles pour les 2^e et 3^e générations de *C. pomonella* et cette différence peut atteindre ± 5 . En conclusion, les résultats de ma thèse démontrent que les deux facteurs étudiés (i.e. la résistance et la thermopériode), la température des micro-habitats dans un verger et les méthodes de modélisation doivent être pris en considération pour la réalisation et lors de l'utilisation d'un modèle phénologique. De plus, en conditions thermiques variables, le modèle curvilinéaire proposé par Schoofield est le plus approprié pour modéliser le développement de *C. pomonella* et de la plupart des ectothermes.

Mots-clés: carpocapse du pommier, ectothermes, microclimats, modèles phénologiques, résistance à insecticides, thermopériode.

1. INTRODUÇÃO

Atualmente, muitos modelos matemáticos têm sido desenvolvidos para descrever relações entre fatores biológicos e fatores externos (ex.: temperatura). Os ectotérmicos são organismos que possuem a temperatura do corpo variável com a temperatura ambiente, sendo que muitas vezes, esta troca de calor, pode afetar algumas funções biológicas, entre elas o período de desenvolvimento. Para estes organismos, a relação entre desenvolvimento e temperatura é representada graficamente pelo “j” invertido e, ao se transformar o período de desenvolvimento em taxa de crescimento (dias⁻¹), obtém-se uma curva senoidal. Logo, devido á esta tênue relação, para estes indivíduos, os modelos fenológicos têm como objetivo reconstituir as fases de desenvolvimento frente a diferentes temperaturas.

Todavia, muitos destes modelos vêm sendo criticados quando colocados em pratica, pois em alguns casos não representam a realidade de campo. Muitas críticas vêm sendo feitas e alguns fatores têm sido destacados como prováveis responsáveis por tal ineficiência, entre eles pode-se citar: a variabilidade genética entre as populações; o possível efeito do micro-habitat sobre o desenvolvimento; o efeito da flutuação na temperatura de campo e os métodos de cálculo para se elaborar um modelo (ROCK & SHAFFER, 1983).

Quanto ao primeiro fator (efeito populações), sabe-se que, uma população que se desenvolve em locais mais quentes não apresenta o mesmo comportamento àquela originária de ambientes mais frios, mesmo em se tratando da mesma espécie. Ainda, no caso de populações resistentes, sabe-se que muitas vezes ao desenvolver resistência uma população pode ter seus parâmetros biológicos modificados devido ao custo de adaptação.

No segundo caso, temperatura do micro-habitat, muitos organismos possuem sua temperatura de micro-habitat igual a temperatura do ar, porém, no caso dos endofíticos isto pode não ocorrer. Para insetos minadores, por exemplo, temperatura dentro de uma mina em folhas de maçã é de até 10°C acima da temperatura ambiente, já no caso dos frutos, a temperatura pode ser de até 5°C acima da temperatura do ar (SAUDREAU et al., 2007 e PINCEBOURDE, 2005)

Com relação ao terceiro parâmetro (flutuação de temperatura de campo), constata-se que atualmente, a maioria dos modelos fenológicos é baseada em experimentos de laboratórios a temperatura constante. Todavia, no campo ocorre a flutuação da temperatura, sendo mais fresco à noite e mais quente durante o dia. Esta flutuação, denominada termoperíodo, pode influenciar alguns parâmetros biológicos, entre eles, a duração do desenvolvimento (BECK, 1983).

Por fim, para avaliar a relação desenvolvimento/temperatura muitos métodos têm sido descritos. Como exemplo pode-se destacar os métodos lineares: x - intercepto e graus dia; e o método curvilíneo dos ectotérmicos (SCHOOLFIELD et al., 1981). Muitas críticas vêm sendo feitas aos métodos lineares, pois eles não representariam a curva de crescimento para ectotérmicos. No entanto, muitos autores ainda utilizam este método justificando que é prático, eficaz e fácil para ser calculado. O fato é que na literatura pode-se encontrar vantagens e desvantagens de cada método porém e o quanto representativo é a diferença encontrada entre eles irá variar de caso a caso, de espécie a espécie.

A França é o maior produtor de maçãs da Europa, juntamente com a Itália, sendo a cultura de extrema importância econômica (HUTIN, 2001). Atualmente, uma das pragas de maior ocorrência nesta cultura é o Lepidóptero *Cydia pomonella* (Lepidoptera: tortricidae), cujas larvas se alimentam dos frutos, inviabilizando a comercialização (DORN et al., 1999).

O principal meio de controle deste inseto é o químico, seguido pela utilização do granulovírus, sendo que em alguns locais realiza-se até 15 pulverizações por safra, o que resultou na seleção de indivíduos resistentes (HMIMINA, 2007).

Alguns modelos fenológicos foram desenvolvidos para este inseto, porém em muitos casos sua eficiência tem sido questionada. O fato é que muitos destes modelos não consideram os parâmetros anteriormente mencionados (populações resistentes a inseticidas, termoperíodo e temperatura do micro-habitat), além de haver uma discrepância nas metodologias de cálculo adotadas nestes modelos.

O objetivo deste trabalho foi avaliar a importância dos fatores: resistência a inseticidas e termoperíodo, assim como discutir os métodos de modelagem para o inseto endofítico *C. pomonella*.

2. REVISÃO DE LITERATURA

2.1 Cultura da maçã, *Malus domestica* Borkh. (Rosales: Rosaceae)

A maçã é uma frutífera típica de clima temperado, pertencente à família Rosáceae, que tem suas origens nas montanhas do Cáucaso, Oriente Médio e Leste (BLEICHER, 2002). No final de 2006, a produção mundial de maçãs foi de 63 milhões de toneladas, sendo a Ásia responsável por 50% da produção seguida pela Europa com 22% e os EUA com 15% (AGRISALON, 2009). Atualmente, em primeiro lugar destaca-se a China com 25 milhões de toneladas produzidas, em segundo os Estados Unidos com 4 milhões e em 4º lugar se encontra a França com 2 milhões de toneladas (WIKIPEDIA, 2008). Considerando-se todo o continente Europeu a produção varia entre 8 e 9 milhões de toneladas (TRILLOT et al., 2002), em uma área de 300.000 hectares, sendo que a Itália e França destacam-se como principais produtores (HUTIN, 2001).

No Brasil, a maçã é a mais importante frutífera de clima temperado cultivada, sendo uma das principais frutas exportadas pelo país (MELLO, 2004). Poucas culturas tiveram uma distribuição tão rápida como a cultura da maçã. No início o mercado brasileiro dependia exclusivamente de importações, e atualmente o país atende praticamente toda a demanda interna e ainda exporta seus produtos (KOVALESKI & MUMFORD, 2007). No ano de 2005, a produção brasileira foi de 843.919 toneladas de maçã, e as variedades mais cultivadas a Gala, a Fuji e suas mutações clonais (MELLO, 2006). A região sul do país é responsável por 98% da produção nacional, sendo os municípios de Vacaria (RS), Joaçaba (SC) e Campos Lajes (SC) responsáveis por cerca de 83% da produção (MELLO et al., 2007).

No território brasileiro, esta cultura hospeda diferentes tipos de pragas, com destaque para: mosca-das-frutas (*Anastrepha fraterculus* [Diptera: Tephritidae]), lagartas-das-folhas (*Heliothis virescens* [Lepidoptera: Noctuidae]) ácaros (RIBEIRO, 1999) e hoje já se pode encontrar *C. pomonella*, a praga-chave da cultura em diversos países produtores de maçã (KOVALESKI et al., 2001).

2.2 *Cydia pomonella*

2.2.1 Classificação

C. pomonella, inseto conhecido também como carpocapsa teve o primeiro registro em 1635. Porém, somente no século XVIII, foi classificado no gênero *Carpocapsa* e posteriormente no gênero *Cydia* (KOVALESKI et al., 2001). Ao contrário de outros insetos da mesma família, a carpocapsa é um inseto com poucos hospedeiros e não polífago, sendo que sua alimentação se dá principalmente em maçãs e peras (BYLEMANS, 1997).

2.2.2 Distribuição

Quanto a sua distribuição geográfica, *C. pomonella* está presente em praticamente todos os continentes produtores de maçã como África, Ásia, Europa, América do Norte, Oceania e América do Sul (CMISS, 2008). E por ser a praga que possui maior distribuição entre todas as pragas de frutíferas (FALCON & HUBER, 1991), se destaca como uma das pragas mais devastadoras da cultura da maçã (DORN et al., 1999).

No Brasil está presente principalmente na região Sul do país, nas cidades de Vacaria, Bom Jesus, Caxias do Sul, no Rio Grande do Sul e Lages, em Santa Catarina; porém sua presença se restringe a áreas urbanas e em pequenas quantidades. Devido à alta capacidade de destruição deste inseto, atualmente um projeto de erradicação está sendo implantado e as medidas de erradicação incluem: erradicação de plantas hospedeiras, armadilhas de monitoramento, técnica do macho estéril, destruição de frutos e armadilhas atraindo-mata (KOVALESKI & MUMFORD, 2007).

2.2.3 Características biológicas

O principal problema deste inseto é o estágio larval que se alimenta da parte interna dos frutos, onde constroem galerias, destruindo as sementes. Conseqüentemente, o fruto afetado não cresce ficando mais escuro e apodrecendo (HASHMI, 1994).

O adulto é uma mariposa que oviposita sobre ramos, galhos ou mesmo nos frutos da macieira, sendo sempre em número de um ou dois ovos. Eles medem 1 mm e possuem coloração esbranquiçada. O período de desenvolvimento do embrião é em torno de 6 a 18 dias, dependendo da temperatura (SEAB, 2008). Após a eclosão, as lagartas neonatas penetram nos frutos e abrem galerias até a semente. Estas possuem coloração esbranquiçada nos estádios iniciais e rosada nos mais avançados passando por 5 estádios larvais num período de 21 a 35 dias (SEAB, 2008). As larvas de 5º ínstar deixam os frutos empupando na casca da árvore e em períodos com temperaturas inadequadas entram em diapausa permanecendo imóveis e sem se alimentar até o aparecimento de condições meteorológicas adequadas para seu desenvolvimento (COUTIN, 1960).

As pupas possuem 10 a 12 mm de comprimento, coloração marrom escura e o desenvolvimento ocorre entre 7 a 10 dias. Após emergida, a fêmea adulta vive entre 9 e 13 dias e pode colocar até 100 ovos (KOVALESKI et al., 2001). Quanto a capacidade de dispersão, os machos podem voar a uma distância de 10 km, enquanto as fêmeas podem se dispersar por distâncias superiores (SCHUMACHER et al., 1997). O número de gerações pode variar entre diferentes locais. Na Europa, normalmente *C. pomonella* apresenta duas gerações por ano, porém podem-se encontrar três gerações em regiões ou anos mais quentes (CARTER & FRASER, 2006), como o que ocorre na região produtora do Sul da França (BYLERMANS, 1997).

2.2.4 Temperatura base de desenvolvimento de carpocapsa

Todos os insetos possuem uma temperatura base de desenvolvimento, na qual abaixo dela o desenvolvimento cessa. A relação entre a temperatura e o desenvolvimento de carpocapsa já vem sendo estudada há muitos anos, sendo que Glenn (1922) foi o primeiro a descrever e a estipular, de forma linear, que a quantidade de graus dia exigidos de ovo até pupa foi de 668 e que a temperatura base para todas as fases de desenvolvimento é de 10°C. Posteriormente vários estudos foram realizados para se verificar a temperatura base de carpocapsa, com resultados bem distintos entre eles, variando entre 9-13°C (EL IDRISSI, 1980; WILLIAMS &

MCDONALD, 1982; PITCAIRN et al., 1991; BUTTURINI et al., 1992 HOWELL & NEVEN, 2000; KUHRT et al., 2006 a).

Williams & McDonald (1982), ao estudarem o efeito de diferentes temperaturas para conhecimento da taxa de crescimento do 5º ínstar de carpocapsa, constataram que existe correlação positiva entre os dois fatores, porém quando a temperatura atinge 35°C esta correlação acaba e a taxa de crescimento do inseto decai significativamente. O mesmo foi observado por Rock & Shaffer (1983), que detectaram que para adultos de *C. pomonella* a temperatura ótima de desenvolvimento é de 32°C e que os estágios de larva e pupa necessitam de 510 graus dia para completar o desenvolvimento. Com intuito de desenvolver um modelo de simulação para carpocapsa, Shaffer & Gold (1985) observaram que os valores de temperaturas máxima e mínima do desenvolvimento deste inseto varia muito com relação aos estudos realizados e que estas diferenças podem ser devido à variabilidade genética, a falta de dados coletados em temperaturas extremas, a diferença que existe entre a temperatura do ar com a temperatura real dentro das maçãs e ainda ao fato de se utilizar diferentes modelos para cálculos das temperaturas base.

Outro fator que poderá influenciar nos resultados das pesquisas é a forma de condução do experimento. Pesquisas vêm sendo conduzidas em laboratórios, utilizando-se dietas artificiais, para se conhecer a taxa de crescimento do inseto (ROCK et al., 1965). Todavia, o desenvolvimento do inseto no campo em dietas naturais pode ter resultados diferentes (HATHAWAY et al., 1971 citados por GUENNELON et al., 1981). Logo, conhecer a dinâmica de uma população, assim como seu comportamento frente a fatores bióticos e abióticos, permite o desenvolvimento de modelos, que forneçam dados sobre o aparecimento de uma nova população, sendo então, uma importante ferramenta para o manejo integrado de pragas (HADDAD & PARRA, 1984). Hoje existem modelos de previsões eficazes, porém incompletos para o controle deste inseto (BALLAZS et al., 1996).

2.3 Granulovirus

2.3.1 Classificação.

Os vírus da família Baculoviridae têm sido estudados há mais de 40 anos (BALLARD et al., 2000). Os baculovírus são vírus de DNA que infectam artrópodes, em especial os lepidópteros (CORY & MYERS, 2003). Seu DNA circular é protegido por proteínas moleculares inseridas em uma matriz cristalina chamada corpo de inclusão. Este corpo de inclusão, após ser ingerido pela larva, devido ao pH alcalino presente em seu sistema digestivo que favorece sua solubilização, é dissolvido causando a infecção (REGULATORY NOTE, 2000). Esta família é subdividida em dois gêneros: vírus da poliedrose nuclear (NPV) e Granulovírus (GV) (MOSCARDI, 1999). Um dos representantes do gênero GV é o vírus da granulose da carpocapsa (CpGV). Este vírus é um agente natural específico deste inseto, que foi inicialmente isolado em 1962 no México (TANADA, 1964), sendo sua produção realizada inicialmente pelo INRA (L'Institut National de Recherche Agronomique) e posteriormente pela indústria (ARYSTA LIFESCIENCE, 2008). Em 1965, iniciou-se a produção massal do granulovírus na Califórnia e sua aplicação em campo (FALCON et al., 1968). Porém sua comercialização se deu nos anos 1980, e hoje existem inúmeros produtos comerciais, sendo este o primeiro inseticida viral produzido no mundo (VINCENT et al., 2007).

2.3.2 Características biológicas.

As principais características deste grupo de vírus são: possui a capacidade de sobreviver fora do hospedeiro em estágios viáveis por longos períodos, e ainda, têm a capacidade de formar corpos de inclusão que contêm partículas virais e são resistentes a fatores abióticos diversos (TANADA & FUXA, 1987). Os corpos de inclusão podem ficar no solo por anos (DURANTE et al., 1998), porém são extremamente sensíveis aos raios solares e temperaturas elevadas (BENZ, 1987). No entanto, a sensibilidade a temperatura varia de acordo com o país de origem do mesmo. No geral, baculovírus utilizados em países tropicais possuem uma temperatura máxima de desenvolvimento mais elevada, enquanto que em países de clima temperado esta temperatura é mais baixa (MOSCARDI, 1999). No Peru, por exemplo, em estudos realizados com o

granulovírus responsável pelo controle de lagartas da batata (*Phthorimaea operculella*) (Zeller) (Lepidoptera: Gelechiidae), foi constatado que em temperaturas próximas de 16°C a porcentagem de mortalidade das larvas infectadas era maior a uma menor concentração viral e que quando a temperatura se aproximava de 28°C uma maior concentração do vírus era necessária (SPORLEDER et al., 2008).

O modo de ação do vírus ocorre em seis fases: primeiramente é a ingestão pela larva; depois a hidrolisação pelas células digestivas da larva; o vírus começa a se multiplicar dentro do inseto; a larva para de se alimentar; multiplicação do vírus e finalmente morte da larva por septicemia (ARYSTA LIFESCIENCE, 2008). Durante a infecção, as larvas debilitadas reduzem seu desenvolvimento e sua mobilidade, muitas vezes ficando mais sensíveis aos predadores (MOSCARDI, 1999).

Os baculovírus possuem dois tipos de progênie infecciosas com funções diferentes. Os PDV que é a forma ocluídas (poliedros) do vírus que é responsável pela transmissão inseto a inseto e os Bv que são a forma não ocluída que é responsável pela transmissão célula a célula (CASTRO et al., 1999). De inseto a inseto sua transmissão se dá através de cadáveres infectados, fezes ou quando o inseto doente regurgita. Também pode haver casos de transmissão por canibalismo (VASCONCELOS, 1996). A transmissão de larvas para pupas pode ocorrer em baixos níveis, porém raramente pode se detectar transmissão de adultos para ovos (KUKAN, 1999). Zhou et al. (2005) verificaram a ocorrência de transmissão vertical de fêmeas para ovos em insetos da espécie *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) infectados com vírus da Poliedrose Nuclear com nucleocapsídeo simples.

2.3.3 Utilização em programas de controle biológico

A utilização deste patógeno em programas de controle biológico vem sendo feita e sua eficiência já foi testada e comprovada por inúmeros autores. Cross et al. (1999) comprovaram a eficiência deste vírus no controle de *C. pomonella*, encontrando mortalidade de 70 a 90%, e destacaram a importância de uma estratégia de controle em campo utilizando métodos químicos e biológicos. Arthurs et al. (2005), testando diferentes doses deste vírus sobre larvas de carpocapsa, encontraram eficiência de até 98% de controle, e ressaltaram que, em locais onde se ocorre um número maior de

gerações deste inseto, seria preciso um número maior de pulverizações. Eberle et al. (2008) verificaram que mais de 50% da população estava morta após 7 dias, chegando a 100% aos 14 dias. Quanto a melhor época para aplicação deste agente de controle, deve-se considerar o fato que as lagartas irão entrar no fruto, logo elas precisam ingerir as partículas virais nos estágios neonatos (EUROPEAN COMMISSION, 2008).

Uma das vantagens deste agente de controle é que devido a sua especificidade, ele não é tóxico a insetos não alvos (inimigos naturais), logo ele pode ser implantado em programas de manejo integrado de pragas (ARTHURS et al., 2007). No entanto, como qualquer agente de controle biológico, tem também suas limitações. Algumas delas são: sua produção demanda alto custo, sua ação é lenta e possui uma baixa persistência no meio ambiente (CROSS et al., 1999). Outro fator que precisa ser lembrado quando se utiliza este modo de controle é que a capacidade de infecção de um vírus é determinada pelo meio ambiente (ex., temperatura) e pela habilidade do hospedeiro de mudar sua susceptibilidade por mecanismos de resistência (CORY & MYERS, 2003).

Salamin et al. (2007) testaram alguns produtos disponíveis no mercado e verificaram que todos foram eficientes no controle da lagarta; porém, ressaltaram a facilidade de se encontrar espécies resistentes ao vírus. Outros vírus agentes de controle biológico desta família também vêm sendo utilizados com sucesso. No Brasil, mais de dois milhões de hectares de soja eram tratados anualmente com o baculovírus (NPV) para controle da lagarta *Anticarsia gemmatilis* (Rohrman) (Lepidoptera: Noctuidae), outra lagarta que vem sendo controlada por baculovírus é *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) (CASTRO et al., 1999) e na China o vírus tem sido usada para *Helicoverpa armigera* (Hübner) (MOSCARDI, 1999).

2.4 Resistência ao CpGV e aos inseticidas.

2.4.1 Definição e distribuição

Hoje o principal modo de controle de insetos na agricultura é a utilização de inseticidas. O problema é que estes vêm sendo utilizados indiscriminadamente em grande frequência e, por serem de largo espectro de ação, acabam ocasionando o

aparecimento de populações resistentes (POLETTI & OMOTO, 2005). A definição de resistência é “o desenvolvimento de uma habilidade, em uma determinada linhagem de um organismo, em tolerar doses de tóxicos que seriam letais para a maioria de uma população susceptível” (OMOTO et al., 2009). Em 2003, mais de 540 casos de resistência já haviam sido detectados em insetos e ácaros (WHALON & WINGERD, 2003).

A primeira vez que se detectou a resistência da carpocapsa a inseticidas foi em 1926 (HOUGH, 1928), sendo que na Europa, em apenas 10 anos do início da utilização de controle químico já existiam as primeiras populações resistentes (RIEDL & ZELGER, 1994 citado por CHARLILLOT et al., 2005). Atualmente, a resistência deste inseto a inseticidas (organofosforado) já foi detectada em todas as áreas onde a praga está presente, sendo mais comum a resistência aos organofosforados (CARTER & FRASER, 2006). Na Alemanha, o desenvolvimento de resistência em população de carpocapsa foi detectado em alguns pomares (FRITSCH et al., 2005) e, nos últimos anos, na Suíça, populações resistentes a inseticidas já foram encontradas (CHARMILLOT et al., 2005). Sauphanor et al. (2000) coletaram 36 populações diferentes distribuídas nas principais regiões produtoras de maçã na França e detectaram que todas as populações apresentavam níveis significativos de resistência a deltamethrin e ao diflubenzuron, e estabeleceram um plano de monitoramento e estratégias de manejo de resistência.

Além da resistência a inseticidas, hoje se pode encontrar no campo populações resistentes ao vírus da granulose, agente que é atualmente muito utilizado no controle deste inseto. Na Europa já se pode encontrar insetos resistentes ao vírus (SAUPHANOR et al., 1998). Na França existem casos de resistência em todas as regiões cultivadas como: Val do Loire, Centro-Oeste, Sudeste, Picardie, Languedoc, Rhone-Alpes e Sudeste, sendo este o pior problema enfrentado na safra 2005 (SAUPHANOR et al., 2006). Asser-Kaiser et al. (2007) verificaram que o aumento da presença de indivíduos resistentes ao CpGV ocorre devido à transferência do gene dominante da resistência para a prole e ao fato do vírus ser geneticamente uniforme.

O aparecimento destes indivíduos pode causar uma mudança no calendário de pulverizações, visto que insetos resistentes têm um crescimento mais lento, vivem

menos e apresentam um processo de eclosão diferente dos insetos saudáveis. Portanto, isto deverá causar dificuldade em se determinar as épocas de pulverização. Atualmente, novos isolados deste vírus vem sendo testados no controle de indivíduos resistentes, e alguns vêm apresentando bons resultados como o isolado CpGV-I12 (BERLING et al., 2009 b).

2.4.2 Mecanismos de resistência

Os principais mecanismos de resistência a inseticidas, descritos em insetos são: diminuição da permeabilidade de cutícula, aumento da destoxificação metabólica e redução na sensibilidade do sitio de ação (POLETTI & OMOTO, 2005). De um modo geral, a redução da permeabilidade está ligada a uma resistência moderada ou baixa e é difícil se observar um sinergismo entre diferentes mecanismos de resistência. Ainda, os casos de resistência, em geral, são bastante específicos. Já no caso de *C. pomonella*, em que se encontra relatos de resistência por enzimas de biotransformação, ocorre resistência a uma ampla gama de inseticidas, chamada de resistência múltipla (quando pelo menos dois diferentes mecanismos de resistência coexistentes conferem resistência a dois ou mais compostos químicos) (SAUPHANOR et al., 1997).

Quanto as estratégias utilizadas para o manejo da resistência, tudo irá depender do tipo de resistência encontrada. Boivin et al. (2003), por exemplo, observaram que para algumas populações resistentes a determinados inseticidas, o fato de não expor mais a tais inseticidas, fez com que, após algumas gerações, a população voltasse a ser susceptível, mostrando que a resistência pode ser revertida. Porém, para outras populações resistentes este fato não ocorreu o que, para este caso, a estratégia baseada na alteração de inseticidas seria uma estratégia improvável.

Ainda, a resistência cruzada, que é quando o mesmo indivíduo manifesta resistência a mais de um composto químico (PIMENTEL, 2006) já foi detectada por alguns pesquisadores em regiões onde uma maior quantidade de aplicação de inseticidas é realizada. No entanto, em locais onde se utilizou menor quantidade de inseticidas, foi detectado um mecanismo de resistência de oxidase de funções múltiplas (IORIATTI et al., 2007).

Normalmente, os mecanismos de resistência a um agente de controle biológico se dão de forma diferente dos mecanismos encontrados na resistência a químicos. O mecanismo de resistência contra infecções causadas por bactérias, por exemplo, se dá na perda da ligação entre a toxina de um *Bacillus thuringiensis* e o receptor da membrana intestinal do inseto (GASSMAN et al., 2009). Quanto aos baculovírus, como o exoesqueleto é uma barreira de proteção contra entrada do vírus, o inseto para ser contaminado deve ingerir o vírus, logo, os mecanismos de defesa do inseto se encontraram no intestino. O tubo digestivo do inseto é dividido em 3 partes: intestino anterior, intestino médio e intestino posterior. Destes três, somente o intestino médio é que será a porta de entrada para o vírus, pois é o único que não possui uma cutícula de proteção no epitélio, sendo provavelmente este o local mais vulnerável a infecção do vírus (GUTIÉRREZ & LOPÉZ-FERBER, 2004).

Os mecanismos de resistência ao baculovírus ainda não foram bem descritos. Porém, alguns caminhos já foram descritos como prováveis mecanismos de ação. Primeiramente, se a infecção acontece no final de um estágio larval, as células infectadas irão ser eliminadas devido a renovação do epitélio intestinal. Em segundo, conforme a larva atinge os estágios mais avançados, a capacidade do vírus de permanecer nas células intestinais diminui (GUTIÉRREZ & LOPÉZ-FERBER, 2004). O conhecimento da biologia de uma população resistente é de extrema importância pois, uma população ao adquirir resistência pode mudar sua biologia e comportamento (custo adaptativo).

2.4.3 Custos adaptativos

Ao desenvolver resistência, seja a inseticidas ou a agentes de controle biológico, os organismos em geral, acabam apresentando um custo adaptativo. Ou seja, estes são menos aptos que os indivíduos susceptíveis, na ausência da molécula química (OMOTO et al., 2009). Estes custos podem ser expressos em: menor fecundidade, menor viabilidade, redução no desempenho reprodutivo, menor taxa de crescimento entre outros (COUSTAU et al., 2000, OLIVEIRA et al., 2005; FRAGOSO et al., 2005). Konno & Omoto (2006), ao estudarem o desenvolvimento de *Aphis gossypii* (Glover) (Hemiptera: Aphididae), população resistente a inseticida, constataram que estes não

apresentaram um período de desenvolvimento e uma viabilidade diferente da população sensível, porém os índices de fecundidade destes indivíduos foram mais baixos. Fragoso et al. (2003) e Guedes (2006), ao avaliarem populações resistentes de *Sitophilus zeamais* (Motschulsky) (Coleoptera: Curculionidae), sendo duas delas resistentes a piretróides, verificaram um menor tempo na emergência, uma maior mortalidade e uma baixa taxa de crescimento.

Com relação a carpocapsa, Boivin et al. (2001), observando o período de desenvolvimento de populações resistentes a inseticidas, constataram que os indivíduos, apresentaram maior período de desenvolvimento, menor fecundidade e menor fertilidade. Boivin & Sauphanor (2005) ressaltaram também que populações resistentes de carpocapsa mostraram diferentes datas de aparições da 2^a. e 3^a. gerações. Ainda, testes feitos em laboratório demonstraram que populações resistentes podem ter uma maior variação no período de sua diapausa (BOIVIN et al., 2004)

Para insetos resistentes ao *B. thuringiensis*, entre 77 estudos com 17 espécies avaliadas, o custo de resistência está presente em 62% dos casos sendo que destes, 71% apresentaram maior período de desenvolvimento e 15,5% menor sobrevivência (GASSMAN, 2009). Apesar de se verificar a presença do custo de resistência em muitos trabalhos, outros pesquisadores vêm demonstrando que, em alguns casos, os insetos resistentes não apresentam diferenças nos parâmetros biológicos (FRAGOSO et al., 2006; GOMES & MADI-RAVAZZI, 2008). Esta diferença nos dados obtidos na literatura se dá devido ao fato de que, o custo da resistência, esta diretamente ligado ao mecanismo de resistência desenvolvido pelo inseto (BOIVIN et al., 2001). Ainda muitas vezes este custo não está presente em todos os parâmetros biológicos de um inseto.

2.5 Ectotérmicos

2.5.1 Definição

Os ectotérmicos, como são denominados atualmente os poiquilotérmicos, pecilotérmicos, são organismos que tem a temperatura do corpo variável com a do ambiente, pois estes não possuem um mecanismo interno que regule sua temperatura (HIGLEY et al., 1986).

2.5.2 Efeito da temperatura sobre o período de desenvolvimento de Ectotérmico

Para os organismos ectotérmicos, a temperatura corporal é resultado da troca de calor entre o indivíduo e o meio ambiente, sendo que o resultado desta troca afetará as suas funções biológicas como: metabolismo, duração dos estágios de desenvolvimento e a alimentação (GILBERT & RAWORTH, 1996). Os insetos, sendo exemplos de organismos ectotérmicos, têm a temperatura como o fator climático que mais afeta seu crescimento (HADDAD & PARRA 1984), sendo a temperatura do corpo considerada a variável ecofisiológica mais importante no desempenho destes organismos, afetando os parâmetros biológicos como taxa de crescimento, assim como a taxa de conversão de alimentos (ANGILLETTA et al., 2002).

Ao representar graficamente o período de desenvolvimento de um ectotérmico com relação a temperatura obtém-se uma Figura que se chama “J” invertido e ao transformar-se o período de desenvolvimento em taxa de crescimento ($1/t$) obtém-se uma curva denominada sinoidal (Figura 1) (WAGNER et al., 1984). Logo, estudos que esclareçam o efeito que a temperatura exerce sobre o desenvolvimento de um inseto são de extrema importância para se estimar a sua taxa de crescimento. Porém, deve-se ressaltar que quando se trata do efeito que a temperatura exerce sobre um inseto, seu micro-habitat deve ser levado em consideração, pois muitas vezes a temperatura do seu micro-habitat é diferente da temperatura do ar (GOLD et al., 1987). Por exemplo, a distribuição de um inseto na planta depende do aspecto da planta e de sua localização, podendo estes fatores influenciar na temperatura, exposição a chuvas e tamanho da planta (KAPPEL & QUAMME, 1993; KUHRT et al., 2006 a, b).

Holb (2005), estudando diferentes arquiteturas de árvores, constatou que não existe diferença com relação à umidade em pomares podados e não podados na Hungria. Todavia, Kuhrt et al. (2006 b) constataram que árvores mais baixas e mais densas possuem maior temperatura no interior da copa. Logo, a arquitetura das árvores pode afetar indiretamente o desenvolvimento de insetos, sendo que árvores podadas possuem menor incidência de insetos que as sem condução. Isto pode ocorrer devido a vários fatores, entre eles: a retirada de fases imaturas do inseto juntamente com a

poda, a mudança do micro-clima que, com a entrada maior de luz, fica mais quente e a maior exposição dos insetos aos inseticidas em árvores podadas (SIMON et al., 2007).

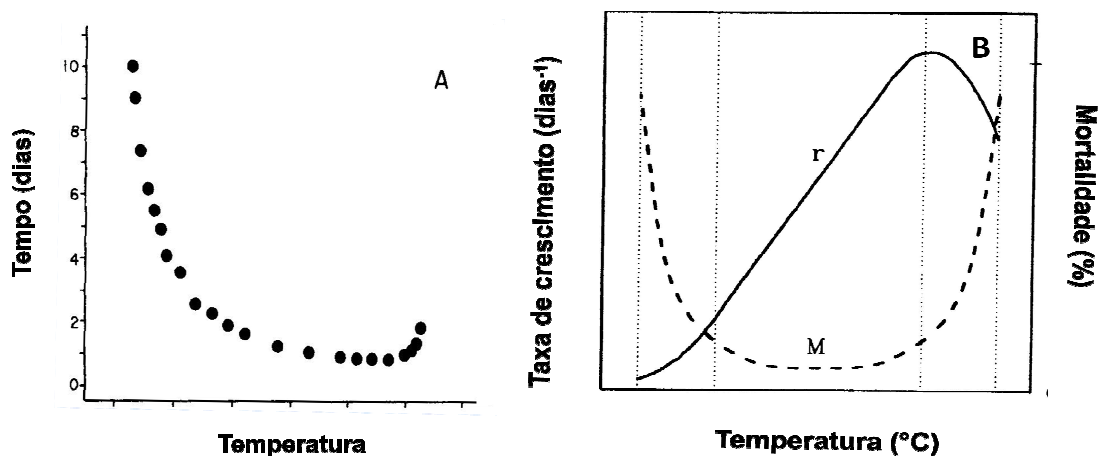


Figura 1. Período de desenvolvimento de ectotérmicos em função da temperatura (A) (LIU et al., 1995) e relação entre mortalidade, taxa de crescimento e temperatura (B) (WAGNER et al., 1984).

Estudos feitos por Kuhrt et al. (2005) detectaram uma grande influência na arquitetura da macieira com relação a carpocapsa, sendo que plantas mais baixas aceleraram o desenvolvimento do inseto, principalmente nas fases de ovo e pupa, em média em três dias, devido à maior temperatura. Ainda, Stoeckli et al. (2008) afirmaram que a distribuição da infestação de carpocapsa em uma planta, nas regiões de Valais e Ticino na Suíça, se dá em função do aspecto da copa e que plantas dispostas no lado norte foram mais infestada em comparação com aquelas dispostas para o lado sul. Estes autores afirmaram ainda que a preferência de oviposição pode ser influenciada pelo micro-clima, fenologia do fruto e direção do vento.

Os adultos deste inseto podem perceber a diferença de temperatura (BLOEM et al., 2006), sendo que, em laboratório, Kuhrt et al. (2006 a, b) contataram que as fêmeas preferem ovipositar em locais onde a temperatura é mais elevada com intuito de acelerar o desenvolvimento da prole. Kuhrt et al. (2005) mostraram que as larvas de *C. pomonella* preferem se alimentar do lado mais aquecido do fruto. De modo semelhante, as fêmeas ovipositam no lado mais quente do fruto. Quando comparados machos e

fêmeas, fatores tais como compostos voláteis emitidos pela planta e feromônios sexuais influenciam o macho na escolha dos locais na planta, porém as fêmeas fecundadas buscam temperaturas próximas de 30°C para oviposição em locais mais adequados para o rápido desenvolvimento dos ovos (KUHRT *et al*, 2006 a).

Ainda, sabe-se que nem sempre a temperatura do micro-habitat de um inseto é a mesma que a temperatura do ar. Insetos endofíticos, que tem seu desenvolvimento dentro das estruturas das plantas, possui, muitas vezes, a temperatura do seu micro-habitat diferente da temperatura do ar (PINCEBOURDE, 2005). Estudos realizados por Ferro & Southwick (1984), mostraram que a temperatura de uma folha exposta ao sol pode ser em até 10°C mais quente que a temperatura do ar, logo insetos minarores, podem estar expostos a uma temperatura mais elevada que a temperatura do ar. Em maçãs, estudos realizados por Saudreau *et al.* (2007) mostraram que, os frutos expostos ao sol obtinham uma temperatura na parte central e superior dos frutos de até 5°C acima da temperatura do ar.

Além do parâmetro período de desenvolvimento, outros podem ser afetados pela temperatura, tais como: mortalidade e razão sexual. Quanto a mortalidade, para os ectotérmicos a curva que representa o efeito temperatura é em forma de “u” (Figura 1), onde em temperaturas amenas obtêm-se o mínimo de mortalidade e a temperaturas extremas este índice aumenta (WAGNER *et al.*, 1984).

Quanto à razão sexual, alguns artrópodes podem ajusta-la em função de fatores ambientais. Alguns insetos podem mudar sua razão sexual e até mesmo estabelecer a razão sexual de suas progênes em função do ambiente (HOY, 2003). Rodrigues *et al.* (2004) constatararam que para o *Lysiphlebus testaceipes* (Cresson) (Hymenoptera: Braconidae, Aphidiinae), a razão sexual era aumentada conforme se aumentava a temperatura. O mesmo foi verificado por Silva (2004) sobre *Gargaphia torresi* (Lima) (Hemiptera, Tingidae) e por Gonçalves *et al.* (2008) com *Edessa meditabunda* (Fabricius) (Hemiptera, Pentatomidae). E ainda em estudos sobre o ácaro *Acarophenax lacunatus* (Cross & Krantz) (Prostigmata, acarophenacidae) por Oliveira *et al.* (2007). Também foi verificado que os machos de *Drosophila* são mais sensíveis aos extremos de temperatura (DILLON *et al.*, 2009) assim como Dipteras machos da espécie *Lucilia cuprina* (Wied) (Diptera, calliphoridae) (PAES *et al.*, 2001).

2.5.3 Termoregulação como mecanismo de regulação da temperatura corporal

Apesar dos conhecimentos do efeito que a temperatura tem sobre os insetos já ser estudado há muito tempo, somente nos anos 1970 é que os entomologistas começaram a dar importância ao fenômeno de termoregulação nos insetos (MAY, 1979). A termoregulação permite aos insetos manter a temperatura do corpo acima ou abaixo da temperatura ambiente, por meios comportamentais ou fisiológicos (HEINRICH, 1993). O fato dos insetos serem, em sua maioria, terrestres, de pequeno tamanho e por voarem, vantagens estas que muitos outros animais não têm, permitem seus acessos a vários tipos de micro-habitat (MAY, 1979).

De forma geral, pode-se encontrar insetos ectotérmicos, que são os que dependem da fonte de calor do sol para regular, e os endotérmicos, que dependem apenas do calor do proveniente de seu metabolismo (MAY, 1979). Para os primeiros (ectotérmicos), as estratégias utilizadas como meios de regulação de calor são os raios solares, a seleção de micro-habitat e alterações de atividades padrões ou coloração (MAY, 1979).

A primeira estratégia que é a utilização dos raios solares é descrita por vários autores. Muitas libélulas se aquecem nos raios solares expondo o dorso de forma orientada a absorver mais calor, e ao mesmo tempo fazem movimentos com as asas até que seu corpo esteja aquecido (HARDY, 1966). O mesmo acontece com alguns gafanhotos que se posicionam de forma a absorver maior quantidade de raios solares (CHAPMAN, 1959). Algumas borboletas posicionam-se com o dorso diretamente ao sol e deixam suas asas parcialmente abertas para se aquecer (SCOTT, 1973). Já as lagartas de *Hyles lineata* (Fabricius) (Lepidoptera, sphingidae) se orientam de forma perpendicular ao sol quando a temperatura do ar é baixa e paralelamente ao sol quando a temperatura do ar é alta e com isto elas conseguem ter um bom controle sobre a temperatura de seu corpo (CASEY, 1976). Outro comportamento que pode ajudar na termoregulação nos insetos é o fato de se rastejar no solo. Em temperaturas baixas, Ortopteros do gênero *Schistocerca* abaixam seu ventre e rastejam no solo conseguindo assim aumentar sua temperatura corporal (WALOFF, 1963).

A seleção do micro-habitat é outra estratégia utilizada pelos insetos para termoregular (MAY, 1979; CASEY, 1981). Os insetos podem escolher entre ir para uma zona sombreada ou ensolarada. No Panamá, quando a temperatura do ar é extremamente alta pode-se encontrar um grande número de libélulas em áreas sombreadas (MAY, 1976). No deserto, Holm & Edney (1973) estudaram o comportamento de tenebrionídeos e notaram que estes buscam locais ensolarados somente nas horas mais frias do dia, permanecendo na sombra nas horas mais quentes.

A escolha de estruturas ou distribuição na planta, buscando micro-habitats específicos, também é importante. Em épocas mais quentes, alguns afídeos procuram locais mais frescos como folhas que estão enroladas (MAY, 1979). Já algumas espécies de gafanhotos tendem a buscar o topo da planta nos horários mais frescos do dia; porém em períodos mais quentes estes descem para o solo para se refrescarem (CHAPMAN, 1959). Outra forma que os insetos buscam para se refrescar é a evaporação. Larvas do himenóptero *Perga dorsalis* (Leach) (Hymenoptera, pingidae) produzem um fluido que sai de seu ânus e que ela espalha por todo seu corpo e com isto abaixa sua temperatura corporal (SEYMOUR, 1973). Alguns afídeos, quando expostos a alta temperatura, expelem o “honeydew” e com isto diminuem sua temperatura do corpo (MITTLER, 1958).

Finalmente, a última estratégia de termoregulação em ectotérmicos é a cor. A maioria dos insetos, não consegue mudar de cor durante o mesmo estágio de desenvolvimento; porém, no caso de gafanhotos na Austrália, quando a temperatura está próxima de 15°C, possuem cor negra e quando a temperatura sobe para mais de 25°C, passam a ter coloração azul (KEY & DAY, 1954).

Como já foi relacionado anteriormente, a principal forma de termoregulação em insetos endotérmicos vem do seu metabolismo, sendo que para a maioria dos insetos a fonte de calor vem do aquecimento metabólico dos músculos de vôo (STOWER & GRIFFITHS, 1966). Atos como vibrar as asas ou fazer zumbidos com o abdome, aumentam a temperatura da caixa torácica (MAY, 1976). O vôo também pode ser utilizado para termoregular. Alguns lepidópteros e odonatas conseguem mudar sua temperatura corporal quando estão voando (HANEGAN & HEATH, 1970). As abelhas,

que vivem em grupos, colocam seu ventre perto de pupas e dos ovos para aquecê-los. Este aquecimento se dá pela transmissão de calor do seu tórax para seu abdome através da circulação (HEINRICH, 1974). *C. pomonella*, mesmo sendo um inseto endofítico, tem o comportamento de termoregulação buscando sempre o lado mais aquecido do fruto (CHEVALLIER, 2009)

2.6 Modelos de taxa de crescimento dos ectotérmicos

Os modelos têm como objetivo reconstituir as fases de desenvolvimento dos ectotérmicos e suas mudanças no tempo. Um modelo nos permite trabalhar em tempo real, podendo prever, utilizando temperatura prevista pela meteorologia ou pelo histórico, a ocorrência, por exemplo, de um inseto, possibilitando ao agricultor otimizar formas de controle e prevenção (UC IPM online, 2008). Para construção desses modelos, métodos lineares e curvilíneos têm sido utilizados descrevendo a relação entre o desenvolvimento de organismos ectotérmicos e a temperatura (GUTIERREZ, 1996).

2.6.1 Modelos lineares

Vários métodos podem ser utilizados para se estimar a taxa de crescimento dos ectotérmicos por forma linear. Um deles é o método dos graus dia. Os modelos de graus dia (modelos lineares) têm como princípio básico que o desenvolvimento de um organismo ectotérmico é diretamente relacionado com a temperatura do ambiente e com o tempo de exposição a esta temperatura (HIGLEY et al., 1986). Este modelo parte do pressuposto que o indivíduo, para passar de um estágio ao outro, necessita de uma somatória térmica, ou seja, uma quantidade de energia, acima da temperatura base do inseto, que será acumulada para seu desenvolvimento (TRENTIN et al., 2008). Para tal, se calcula a temperatura base de desenvolvimento (T_b) através do método x-intercepto (Figura 2), abaixo a qual o inseto cessa seu desenvolvimento, a temperatura ótima de desenvolvimento (T_o) e a temperatura letal de desenvolvimento (T_l). Ele considera que entre a T_o e a T_l a taxa de crescimento utilizada será sempre constante (Figura 3) (UC IPM online, 2008).

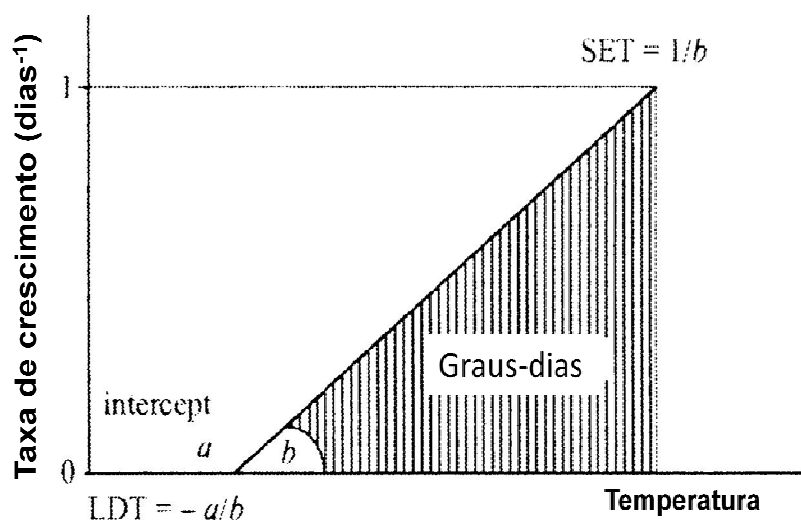


Figura 2. Método x-intercepto (JAROSIK et al., 2004)

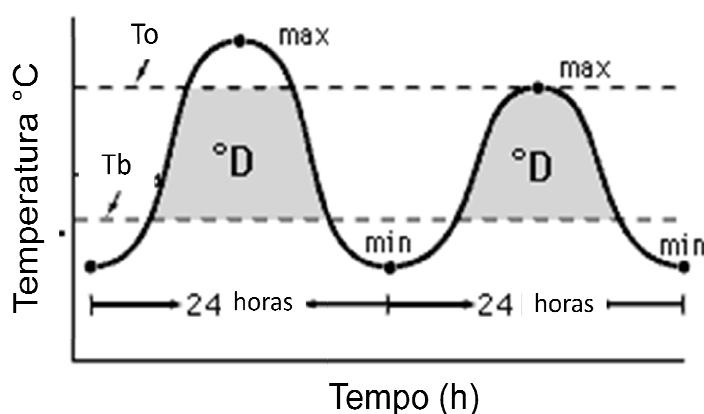


Figura 3. Temperatura ótima (T_o), temperatura base (T_b) e acúmulo de graus dia (°D) (UC IPM online, 2008).

Muitos trabalhos vêm sendo realizados utilizando modelos graus dia. Uma das vantagens dos modelos baseados na regressão linear é que eles são utilizados de forma satisfatória em modelos fenológicos além de serem fáceis de implementar no campo (YOUNG & YOUNG, 1998). Para plantas, Trentin et al. (2008) verificaram grande variação na soma térmica necessária para a cultura da melancia, e ressaltam que este cálculo é baseado em modelos linear, mesmo sabendo que a resposta dos processos biológicos da planta à temperatura não é linear. Em insetos, Jones et al. (2005) estudaram a influência da temperatura sobre o taxa de crescimento do

lepidóptero *Choristoneura rosaceana* (Harris) (Lepidoptera, tortricidae) que causa prejuízos em maçãs na América do Norte e concluíram que os melhores métodos para realizar estudos de modelos fenológicos são os métodos lineares, pois os curvilineares são muito complexos e difíceis de implementar, visto que, para se trabalhar com temperaturas extremas precisa-se de tempo e as taxa de mortalidades são muito altas.

Apesar de muitos modelos mostrarem uma dependência linear entre a taxa de crescimento e a temperatura, em muitos casos, esta linearidade pode não ocorrer. Normalmente quando a temperatura esta mais elevada a taxa de crescimento deixa de ter uma aceleração constante e logo não se ajusta aos modelos lineares (KHURT et al., 2006 b). Com isto, modelos lineares de graus dia não têm tido sucesso em locais com climas mais quentes (ROCK & SHAFFER, 1983). É claro que dentro dos limites, pode-se afirmar que quanto maior a temperatura maior a taxa de crescimento de um inseto, pois as reações enzimáticas ocorrem mais rapidamente aumentando a formação do complexo enzima-substrato, porém, pode ocorrer não linearidade neste processo (METZLER, 2000). Para Higley et al. (1986) no caso em que a disponibilidade de enzimas esta baixa, pode conduzir a um crescimento reduzido, neste caso, o modelo não é linear.

2.6.2 Modelos curvilineares

Como já foi ressaltado anteriormente, ao se medir o período de desenvolvimento de um inseto sobre diferentes intervalos de temperatura obtém-se uma função semelhante a um “J” invertido e, ao se transformar o período de desenvolvimento em taxa de crescimento, tem-se uma curva senoidal (Figura 1) (WAGNER et al., 1984)

Desde 1925, muitos autores já têm trabalhado com equações não lineares. O primeiro modelo empírico foi de Janisch's (1925), que considerava que havia aceleração do crescimento de um inseto até certa temperatura, porém, acima desta, o período de desenvolvimento desacelerava (WAGNER et al., 1984). Devido a dificuldade em sua utilização com o propósito de previsão de ataques de insetos, Davidson (1942) desenvolveu um modelo utilizando equação logística. Logo depois foi a vez de se utilizar a equação de Pradhan's (1947), seguida por Stinner et al. (1974), que modificaram a equação senoidal resultando em uma curva logística, porém com

problemas para utilização do ponto máximo de temperatura (WAGNER et al., 1984). Após dois anos, outro modelo foi proposto por Logan et al. (1976), sendo este mais descritivo que o anterior. Apesar dos esforços da quantidade de modelos estudados, o grande problema de todos era que eles não eram baseados em aspectos biofísicos, o que os restringia para apenas algumas espécies (WAGNER et al., 1984).

Em 1977, Sharpe & DeMichele embasados no trabalho de Johnson & Lewin (1946) que foi realizado baseado em aspectos biofísicos, para desenvolver uma nova equação que considerava uma resposta linear do desenvolvimento sob temperaturas amenas e uma resposta não linear sob temperaturas extremas, chegando a uma curva senoidal (Figura 4). O modelo termodinâmico considera a inativação ou ativação de enzimas, sendo linear quando se utiliza temperaturas amenas e curvilíneos em temperaturas extremas (GHOSH & BHATTACHARYYA, 2007). Este assume ainda que uma ou mais reações enzimáticas tem sua taxa limitada pelo crescimento, porém isto varia de acordo com a alimentação, disponibilidade de enzimas e temperatura

Em plantas, também considerada um organismo ectotérmico, Yin et al. (1995) constataram que a proposta de Sharpe & DeMichele (1977) é a mais adequada para descrição da taxa de crescimento do arroz quando comparada com o modelo linear. O mesmo foi constatado também para fungos (DAVIDSON et al., 2003 e DWYER & ELKINTON, 1993). Quanto aos insetos, Wagner et al. (1984), após realizarem uma revisão bibliográfica baseada em diferentes modelos para descrição da taxa de crescimento dos insetos, concluíram que o método mais adequado é curvilinear, sendo o modelo sugerido por Sharpe & DeMichele (1977), o mais interessante. Este mesmo modelo foi utilizado por Bentz et al. (1991) para estudar o desenvolvimento do Coleoptero *Dendroctonus ponderosae* Kugelann, por Thomas & Jenkins (1997) no estudo do desenvolvimento de gafanhotos e em ácaros por Logan et al. (1976). Por fim esta equação foi aprimorada por Schoolfield et al. (1981) que descreve em seu trabalho como se calcula todos os parâmetros da equação e é atualmente utilizado para inúmeras espécies. O novo modelo considera que o desenvolvimento térmico de insetos é dado por uma série de reações enzimáticas complexas e assume que o controle enzimático determina a taxa de crescimento de um organismo e que este é proporcional ao produto de concentração de enzimas ativas. Atualmente as preposições

feitas por de Schoolfield et al. (1981) e de Sharpe & DeMichele (1977) são as mais utilizadas.

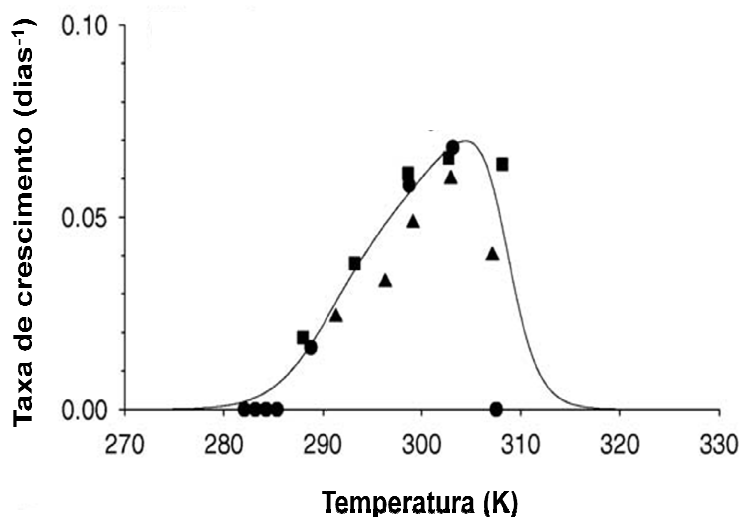


Figura 4. Curva representativa do modelo de Sharpe & DeMichele (1977) para larvas de carpocapsa (KUHRT et al., 2006 b).

Pitcairn et al. (1991) verificaram o desenvolvimento de carpocapsa em diferentes temperaturas por modelos lineares e não lineares e concluíram que equações lineares podem ser utilizadas quando se trabalha com temperaturas amenas e que seus parâmetros são fáceis de calcular; porém, quando se trabalha com temperaturas extremas, as não lineares são mais recomendadas. Liu et al. (1995) ressaltaram que muitos erros vêm sendo cometidos em estudos sobre o desenvolvimento de um inseto em diferentes temperaturas, e muitas vezes estes erros são devido à utilização de métodos lineares. Estes autores utilizaram o modelo de Sharpe & DeMichele (1977) em mais de 20 espécies de insetos e afirmaram que os modelos não lineares são os mais adequados para se conhecer a taxa de crescimento em insetos. Quanto à lagarta *S. frugiperda*, Barfield et al. (1977) realizaram um estudo sobre o período de desenvolvimento à diferentes temperaturas e afirmaram que o modelo Shaffer & DeMichele (1977) é o melhor para se utilizar em previsões de populações no campo.

Outro fato que pode influenciar os resultados da temperatura base é que o efeito da temperatura pode variar também em função do estágio de desenvolvimento de um

inseto. Logo, a temperatura base para larva pode ser diferente da temperatura base da pupa (SANBORN et al., 1982). É de extrema importância conhecer o efeito que o termoperíodo exerce sobre um inseto, visto que, modelos fenológicos de previsão são realizados baseados nestes estudos. Howell & Schmidt (2002) criticaram modelos que são baseados em dados adquiridos em estudos sob temperaturas constantes, visto que muitas vezes não são representativos da realidade.

Para melhorar a eficácia dos modelos de forma geral, alguns fatores vêm sendo destacados como importantes a serem considerados. Primeiramente o micro-clima e condução de culturas. A combinação entre a taxa de crescimento do inseto em diferentes micro-climas provenientes de diferentes arquiteturas de árvores são aspectos de importância a serem considerados em modelagem da relação inseto planta (SIMON *et al.*, 2007). Kuhrt et al. (2006c) ressaltaram em seu trabalho a importância de se conhecer o habitat e o comportamento para se estabelecer novos modelos fenológicos. Em segundo, a termoregulação. Muitos modelos são realizados utilizando a temperatura do ar e a taxa de crescimento do inseto, desconsiderando a temperatura do corpo do inseto, o que resulta em uma falta de conhecimento quanto à temperatura corporal e os possíveis mecanismos de termoregulação (KUHRT et al., 2005). Em terceiro, destaca-se a necessidade de se estipular o máximo possível de parâmetros a fim de representar o mais precisamente possível a complexa relação inseto:temperatura

2.6.3 Modelos fenológicos disponíveis

Existem para algumas culturas modelos como: ADEL-maize (FOURNIER & ANDRIEU, 1999), MODICA (MOdelling from DIgitised data the geometrical structure of CANopies) e MODANCA (Modelling from Distance and Angular data geometrical structure of CANopies) que comparam a temperatura com o crescimento da planta de milho (DROUET, 2003). Em maçãs, Saudreau et al. (2007) desenvolveram um modelo 3D que consegue estimar a temperatura do fruto da maçã e verificaram que ele pode ser utilizado para estudos do efeito do micro-clima na resposta da fruta e no metabolismo e desenvolvimento do inseto. Os mesmos autores ressaltaram ainda que o próximo passo seria acoplar este modelo a imagens 3D de árvores para estudar a variabilidade da temperatura dos frutos.

Para insetos um dos modelos disponíveis aos agricultores é o SOPRA. Este sistema consiste em utilizar as bases locais e a espécie do inseto em questão dando ao agricultor uma simulação e com isto um suporte para sua tomada de decisão no campo. Assim, trata-se então de uma importante ferramenta bastante útil para a tomada de decisão na agricultura (SAMIETZ et al., 2007). Quanto á carpocapsa, Rock & Shaffer (1985) afirmaram que modelos fenológicos usam dados de tempo fisiológico e têm sido desenvolvidos para prever a emergência de adultos de carpocapsa, a partir de larvas em diapausa para calcular o tempo e número de gerações. Estes modelos utilizam a relação linear entre a temperatura e a taxa de crescimento obtendo sucesso nas pulverizações. Porém, ignoram temperaturas extremas, e para o caso da *C. pomonella*, sabe-se que baixas ou altas não podem ser ignoradas (HOWELL & NEVEN, 2000). Ainda, modelos como o PETE (Predictive Extension Timing Estimator), desenvolvidos na Universidade Estadual de Michigan, que simula o período de desenvolvimento de alguns insetos baseado na necessidade de graus dia, vem tendo problemas com carpocapsa quando utilizados na região da Carolina do Norte e mesmo no próprio Estado, pois não tem sido efetivo para predizer a fenologia do inseto (ROCK & SHAFFER, 1983).

Ao se desenvolver um modelo deve-se levar em consideração os fatores que poderão influenciar o desenvolvimento do inseto. Na França existem três sistemas principais de condução do pomar, sendo o acoplamento destes fatores dentro de um modelo de extrema importância para se chegar, o mais claro possível, às condições encontradas no campo pelo produtor.

2.7 Termoperíodo

O termoperíodo (ciclos diários da temperatura ambiente) é um fator ambiental que influencia tanto o comportamento cotidiano como sazonal de um organismo. A resposta de um indivíduo á variação de termoperíodos pode variar entre espécies e habitats. Para os insetos, o termoperíodo influencia o ritmo biológico diário, taxa de crescimento, determinação de diapausa e resistência ao frio, mortalidade (BECK, 1983), assim como na razão sexual (COLINET et al., 2006; PETAVY et al., 2001).

A interação existente entre a temperatura e o desenvolvimento de um inseto pode ser extremamente sensível a flutuações de temperatura. No geral, para os insetos, ao se variar o termoperíodo, ocorre um aumento na taxa de crescimento, o que não é encontrado em temperaturas constantes. Para Brakefield & Mazzotta (1995) e Asou et al. (2006), o termoperíodo tem efeito sobre o desenvolvimento do inseto, sendo este mais rápido quando comparados com a mesma temperatura média diária, porém sem variação. Muitos estudos vêm sendo realizados e os resultados encontrados são diversos. Van Houten et al. (1987) verificaram que para o ácaro *Amblyseius potentillae* (Garman) (Acari, phytoseiidae) ocorreu um acréscimo na taxa de crescimento em condições de termoperíodos, sendo a fase de ninfa a mais sensível. Para os insetos da Ordem Lepidoptera, o termoperíodo pode afetar as atividades diárias como alimentação e/ou oviposição, conseqüentemente afetando o desenvolvimento (BRAKEFIELD & MAZZOTTA, 1995). Como exemplo, o período de desenvolvimento de ovos e larvas de insetos é afetado quando esta variação ocorre (HAGSTRUM & HAGSTRUM, 1970). Estudos realizados por Liu et al. (1995) mostraram que existe o efeito do termoperíodo e que pode ser diferente entre espécies e entre os estágios de desenvolvimento do inseto. Por exemplo, para o Lepidoptera *Pseudaletia unipunctata* (Haworth) (Lepidoptera, noctuidae) o efeito do termoperíodo acelera o desenvolvimento de larvas, mas sobre ovos o efeito é inverso.

O tempo de exposição de um inseto sob diferentes temperaturas também pode influenciar a sua biologia. Hagstrum & Milliken (1991) estudaram o efeito de termoperíodos sobre 17 espécies de insetos e verificaram que em temperaturas entre 25 e 30°C o período de desenvolvimento dos insetos é menor em temperaturas constantes quando comparados com termoperíodos. Porém, quando trabalhou com temperaturas abaixo de 25°C, o período de desenvolvimento foi maior em temperaturas constantes. Os autores afirmam ainda que esta diferença no período de desenvolvimento aumenta quando se trabalha com maiores amplitudes de termoperíodos.

O fato de algumas espécies apresentarem aceleração no seu período de desenvolvimento quando expostas a termoperíodos pode ser explicado pelo efeito deste sobre a conversão dos alimentos. Por exemplo, Merkel (1977) constatou que sob

termoperíodos o Orthoptera *Gryllus bimaculatus* (De Geer) (Orthoptera, Gryllidae) apresentava uma maior conversão de alimentos. Ou ainda, o efeito que a flutuação de temperatura pode exercer sobre o liga/desliga das atividades enzimáticas, o que afeta diretamente o crescimento dos insetos (BECK, 1983).

Como todos os outros insetos, a carpocapsa é um organismo ectotérmico e sua taxa de crescimento depende da temperatura ambiente. Estudos realizados por Howell & Schmidt (2002) mostraram que *C. pomonella* pode suportar temperaturas elevadas no campo, visto que estas temperaturas são de baixa duração (3 horas/dia), o que é um resultado diferente daquele encontrado em temperaturas elevadas, porém constantes. Resultados semelhantes foram obtidos por Howell & Neven (2000) que observaram que larvas submetidas a 35°C sob regime constante tiveram seu desenvolvimento prejudicado, já as larvas submetidas à mesma temperatura porém com variações, ou seja expostas a menor tempo, não tiveram seu desenvolvimento afetado. Sabe-se que no campo a temperatura pode chegar a até 42°C no sul da França, porém esta temperatura não ultrapassa 3 horas de exposição. Embora a temperatura máxima de desenvolvimento da carpocapsa está descrita entre 29 e 33°C (ROCK & SHAFFER, 1983 e GOLD et al., 1987), sabe-se que estes dados são resultados de estudos com temperaturas constantes, logo, no campo, o importante é o tempo de exposição a temperaturas elevadas e não o valor da temperatura em si (HOWELL & SCHMIDT, 2002).

É de extrema importância conhecer o efeito que o termoperíodo exerce sobre um inseto, visto que, modelos fenológicos de previsão são realizados baseados nestes estudos. Howell & Schmidt (2002) criticaram modelos que são baseados em dados adquiridos sob temperaturas constantes, o que não é representativo da realidade.

3 MATERIAL E MÉTODOS.

Para realização deste estudo os seguintes passos foram seguidos: primeiramente se realizou o experimento número 1 denominado: “efeito do termoperíodo sobre larvas e pupas de carpocapsa”, em segundo lugar se analisou a partir dos resultados obtidos (i) diferenças entre os parâmetros biológicos das diferentes linhagens, (ii) o efeito do termoperíodo entre as linhagens e a diferença entre os dados obtidos para linhagem sensível, sob efeito de termoperíodo, com valores obtidos por autores com temperaturas constantes e (iii) formular modelos fenológicos, com métodos lineares e curvilíneos. O terceiro passo foi a simulação partindo-se dos modelos obtidos, com temperaturas reais de campo, com o objetivo de poder destacar um melhor modelo. Após a escolha “do modelo”, se realizou o último passo, o experimento número 2: “verificação do modelo”, onde buscou-se a validação do modelo escolhido. Para melhor descrever cada um destes passos dividiu-se este item em: experimentos em laboratório, (efeito dos termoperíodos sobre pupas e larvas e verificação do modelo) e parâmetros e análises estatísticas utilizadas.

3.1 Experimentos em laboratório

3.1.1 Experimento 1. Efeito do termoperíodo sobre pupas e larvas

O experimento foi conduzido em laboratório do INRA (l'Institut National de la Recherche Agronomique) de Clermont Ferrand, França. As lagartas de *C. pomonella* eram descendentes de ovos fornecidos de colônias do INRA de Avignon, França. Para a obtenção das linhagens resistentes ao diflubenzuron (Rdfb) o INRA de Avignon coletou insetos pupas em diapausas de campos da região de Vascluses, no sul da França. Para as linhagens resistentes a deltametrina (Rdelta), insetos foram coletados em pomares de Bouches sur Rhône, França (também pelo centro de pesquisas de Avignon). Para se estabelecer ou verificar a resistência, larvas neonatas das 10 primeiras gerações foram selecionadas e expostas a crescentes concentrações dos inseticidas em questão, que induziam 50% de mortalidade. As vinte gerações de Rdelta e Rdfb foram selecionadas com doses elevadas de inseticidas (BOIVIN et al., 2004).

Para a linhagem resistente ao vírus da granulose, larvas em diapausa provenientes de pomares orgânicos (Região de Bouches sur Rhône, safra de 2004) que apresentavam resistência a este agente, foram utilizadas para começar a criação em laboratório. Seus descendentes foram submetidos a pulverizações com o granulovírus comercial CpGV-M, para seleção dos indivíduos resistentes, até a obtenção de uma população homogênea (BERLING et al., 2009a).

As linhagens utilizadas foram: (i) Sv (susceptível), (ii) Rd_{fb} (resistente a diflubenzuron), (iii) Rd_{delta} (resistente a deltamethrina), (iiii) RGV (resistente a *C. pomonella* granulovírus). Os insetos destas linhagens foram submetidos a diferentes termoperíodos (15°C-20°C, 20°C-25°C, 25°C-30°C e 30°C-35°C) de 12:12 horas e fotofase de 16:8 h.

Para cada termoperíodo e para todas as linhagens foram separadas 100 larvas recém eclodidas (máximo de 6 horas de vida) que eram individualizadas em um recipiente de plástico contendo dieta artificial para *Heliothis* (38-0600 Stonefly *Heliothis* Diet, WARD'S). Estes recipientes foram colocados em câmaras especiais reguladas com os diferentes termoperíodos e com umidade do ar próxima de 70± 10%. (Figura 5).

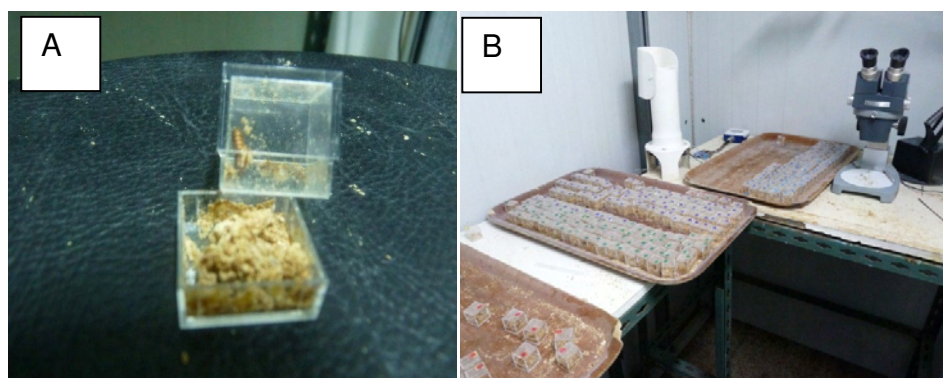


Figura 5. Recipientes individuais contendo larvas e dieta (A) e câmara com regulagem dos termoperíodos (B).

Para se certificar a temperatura exata que as larvas estavam submetidas foi instalado dentro da câmara um Campbell integrator (Campbell Instrument, Logan, UT) que media e armazenava a cada 6 min. a temperatura ambiente dentro da câmara. Para se saber a temperatura dentro dos recipientes com lagartas foram utilizados

termômetros Hobo (Anset computer corporation) que também registravam dados a cada 6 min.

3.1.2 Experimento 2: Verificação do modelo

Para se verificar se o modelo fenológico escolhido (modelo de Schoolfiel) estava correto foram utilizados dois métodos. O primeiro foi a verificação do período de desenvolvimento dos insetos alimentados em dieta artificial e o segundo com maçãs da espécie Gala provenientes de pomares orgânicos (sem utilização de inseticidas) (Figura 6).



Figura 6. Maçãs e recipiente com dietas artificiais contendo larvas de carpocapsa para o teste de verificação do modelo fenológico.

Para o primeiro teste, 30 lagartas, de cada linhagem, de no máximo 6 horas de vida, foram individualizadas em recipientes plásticos contendo dieta artificial, idêntica a utilizada no experimento anterior, que foram acomodados em câmara a termoperíodo de 25-30°C (12 horas cada), fotofase de 16:8h e umidade relativa de 70%. Dois dias antes do previsto pelo modelo para empupamento neste termoperíodo, as lagartas foram avaliadas diariamente e o dia de empupamento foi registrado. O mesmo foi realizado para verificação do estágio de pupa e emergência do adulto.

Para os testes feitos em maçãs, utilizaram-se 50 maçãs para cada linhagem. Perfurações com auxílio de uma agulha foram feitas em maçãs introduzindo-se uma larva neonata (máximo 6 horas de vida) em cada fruto. Os orifícios foram posteriormente fechados com auxílio de fita adesiva e parafilm (Pechiney, Plastic Packagine). De modo semelhante ao primeiro teste, 2 dias antes do previsto pelo

modelo fenológico para a mudança de estágio, as maçãs foram abertas, o estágio larval devidamente anotado e as larvas transferidas para uma fatia ($\frac{1}{4}$) de um novo fruto. As maçãs foram acomodadas dentro de um saco plástico devidamente fechado e identificado. As frutas foram mudadas a cada dois dias para evitar apodrecimento e, nestas ocasiões, as larvas foram observadas. Assim que fossem encontradas pupas, elas eram individualizadas e identificadas em recipientes plásticos até que os adultos emergissem (Figura 6).

3.2 Parâmetros e análises estatísticas utilizadas

3.2.1 Fenologia do inseto (Ítem 4.1.)

Para cada um dos estágios de desenvolvimento, avaliaram-se os parâmetros biológicos: % dos casulos (quando as larvas começam a tecer seus casulos), % de pupas e adultos, mortalidade, razão sexual e temperatura base, mínima e ótima de desenvolvimento do inseto assim como sua taxa de desenvolvimento e a razão sexual (δ/η) (Figura 7).

Comparação destes parâmetros foi realizada para poder verificar um possível custo de resistência, utilizando-se o programa Statistica 7 (StatSoft France). Com isso, inicialmente fez-se o teste de normalidade para posteriormente realizar o teste de Kolmogorov-Smirnov a 5% de significância.

As temperaturas base foram calculadas por métodos lineares e não lineares (curvilinear). Dentre os métodos lineares, adotou-se o x – intercepto (Figura 2), no qual estabeleceu-se a temperatura base para cada estágio imaturo e obteve-se uma regressão linear entre a taxa de desenvolvimento de um inseto (dias^{-1} , onde d é a quantidade de dias para se mudar de um estágio ao outro) e a temperatura. Ainda, utilizou-se o método linear Unidade Térmica (TU), que é determinado pela equação $TU = d_i (t_i - b)$ onde d_i = período de desenvolvimento em dias, t_i = média de desenvolvimento (dias) e b é a temperatura base do inseto obtida pelo método anterior (Figura 3), com isso foi possível se estabelecer a quantidade de energia requerida para mudança de estágio de desenvolvimento (graus dia).

A temperatura base foi calculada por métodos lineares e curvilíneo. Dentre os métodos lineares disponíveis na literatura estão os métodos lineares $x - \text{intercepto}$ (Figura 2), neste método estabeleceu-se a temperatura base para cada estágio imaturo, e obteve-se uma regressão linear entre a taxa de desenvolvimento de um inseto ($1/d$, onde d é a quantidade de dias para se mudar de um estágio ao outro) e a temperatura. E o método linear Unidade Térmica (TU), que é determinado utilizando-se a equação $TU = d_i (t_i - b)$ onde d_i = período de desenvolvimento, t_i = média de desenvolvimento (dias) e b é a temperatura base do inseto obtida pelo método anterior (Figura 3). Com isso foi possível estabelecer a quantidade de energia requerida por cada estágio para mudança de estágio de desenvolvimento (graus dias).

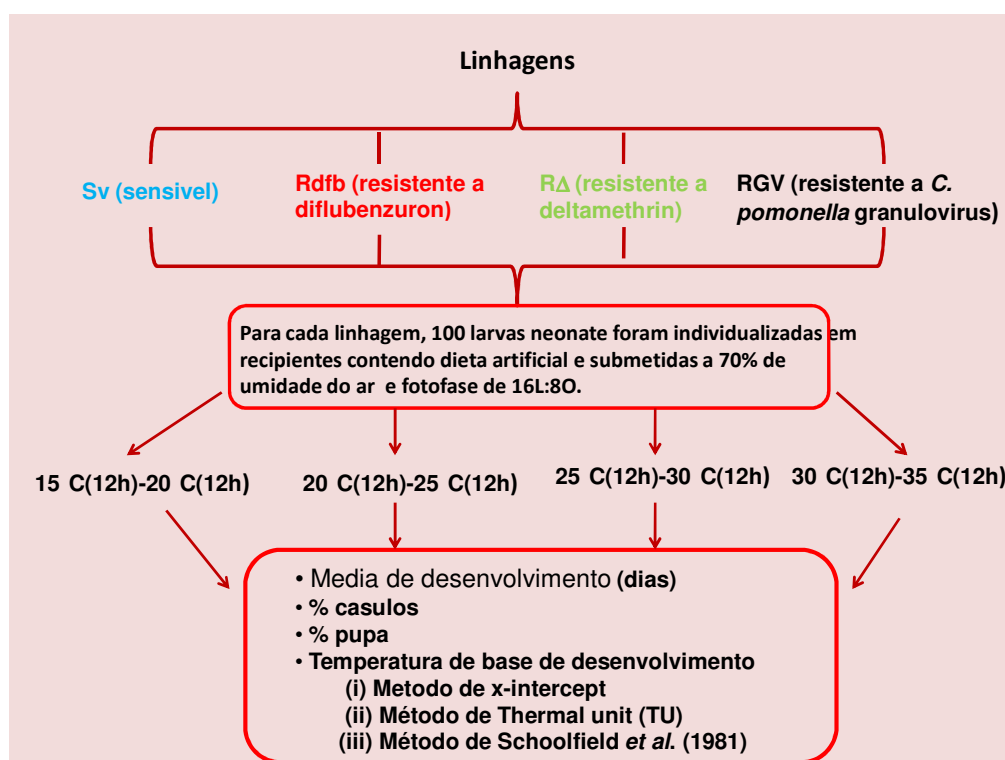


Figura 7. Detalhamento dos tratamentos adotados e parâmetros avaliados.

Para o método curvilíneo adotou-se o modelo de Sharpe & Demichele (1977) (Figura 4), utilizando a equação proposta por Schoolfield et al. (1981) para ectotérmicos. Os parâmetros da equação foram obtidos por meio do programa Scilab (DIGITEO, Recherche em Sciences & technologie de l'information):

$$r(T_c) = \frac{\rho_{25} (T_c/298,16) \exp (\Delta H_A/R)((1/298,16-1/T_c))}{1+\exp ((\Delta H_L/R)^*(1/T_{1/2L} - 1/T_c)) + \exp ((\Delta H_H/R)^*(1/T_{1/2H} - 1/T_c))}$$

Onde $r(T_c)$ é a média da taxa desenvolvimento (dias^{-1}) em uma determinada temperatura T (time^{-1}), T é a temperatura em K ($298\text{K}=25^\circ\text{C}$), R é a constante de gás universal ($1.987 \text{ cal deg}^{-1} \text{ mol}^{-1}$). Os outros parâmetros da equação são baseados com a taxa de controle enzimática. ρ_{25} é a taxa de desenvolvimento a 25°C assumindo que não há ativação enzimática (time^{-1}), ΔH_A é a entalpia da ativação de uma reação que é catalisada pela enzima (cal mol^{-1}), $1/T_{1/2L}$ é a temperatura ($^\circ\text{K}$) o qual a enzima é $1/2$ ativa e $1/2$ inativa a temperaturas baixas da enzima, ΔH_L é a mudança na entalpia associada com a inativação da baixa temperatura (cal mol^{-1}), $T_{1/2H}$ é a temperatura (K) ao qual uma enzima é $1/2$ ativa e $1/2$ inativa a alta temperatura, ΔH_H é a mudança na entalpia associada com a inativação da alta temperatura da enzima (cal mol^{-1}).

A validação do modelo fenológico obtido a partir dos dados foi realizada por comparação entre o valor obtido no teste de verificação e o valor esperado pelo modelo fenológico para os estágios de larva e pupa.

3.2.2 Efeito do termoperíodo (Ítem 4.2.)

A análise do efeito do termoperíodo foi feita em 3 etapas. Na primeira foi verificar se existia diferença entre as linhagens resistentes em comparação com a sensível; a segunda comparar a linhagem sensível com dados provenientes de diversos autores, a terceira realizou-se a comparação entre o período de desenvolvimento do estágio imaturo (pupa+larva) e razão sexual obtidos neste estudo, com os dados obtidos em estudos com temperaturas constantes.

Para a 1ª. etapa, calculou-se os desvios (%) entre o período de desenvolvimento esperados, provenientes das equações da curva de Schoolfield et al. (1981) para as linhagens resistentes e o período de desenvolvimento observado na linhagem sensível. Para tal, buscava-se na equação o valor da taxa de crescimento nos diferentes

termoperíodos e comparava-as com o valor obtido, no mesmo termoperíodo para a linhagem sensível.

Na 2ª. etapa, realizou-se uma comparação entre a linhagem sensível e dados obtidos na literatura. Primeiramente realizaram-se novos ajustes nos dados obtidos por: El Idrissi, 1980; Williams & McDonald, 1982; Pitcairn et al., 1991; Butturini et al., 1992; Howell & Neven, 2000 obtendo os parâmetros de Schoolfield et al. (1981) para cada autor. Posteriormente, calculou-se o desvio entre os valores obtidos, em cada termoperíodo, provenientes das equações obtidas nas literaturas com temperaturas constantes e os valores observados em nosso experimento para a linhagem sensível. Os desvios encontrados foram calculados utilizando a seguinte fórmula:

$$Dd = \sum_{T=b}^e r [T(t)] dt$$

Onde t é a hora do dia e T(t) é a média de temperatura durante esta hora e o Dt é a taxa de desenvolvimento obtida no tempo t.

Para obter o período de desenvolvimento esperado em dias utilizou-se a fórmula $De=1/Dd$. Então foi calculada a porcentagem de desvio: $d= ((De/Do)-1) \times 100$ onde Do é período de desenvolvimento observado sob o efeito da respectiva faixa do termoperíodo em dias. Assim, por exemplo, se o tempo encontrado, utilizando uma equação de um determinado autor, para o desenvolvimento de larvas de *C. pomonella* for de 12 dias a 15°C e 8 dias a 20°C, calculou-se a taxa de desenvolvimento (1/t) por hora. Logo a 15°C, a taxa de desenvolvimento por hora é de 0,00347 e para 20°C é de 0,00521. Como o inseto foi submetido 12 horas a 15°C e mais 12 horas a 20°C, calculou-se então o Dd, conforme segue: $Dd= 0,347\% \times 12 + 0,521\% \times 12$. Isso resulta num Dd de 10,416%. Logo a duração de dias esperados utilizando a equação proveniente dos dados de um autor sob temperaturas constante seria de 9,6 dias. Em seguida, se comparou o valor encontrado neste estudo (ex: 12 dias sob termoperíodo de 15-20°C) com o valor obtido pelo cálculo (Do) utilizando a fórmula da porcentagem de desvio, o que resulta em um desvio de 20% positivo. Isto indica que os insetos submetidos a temperaturas constantes, na literatura referente, possuem um desenvolvimento 20% mais rápido que os que foram submetidos à termoperíodos.

Na 3^a. etapa, obteve-se dados de período de desenvolvimento e razão sexual para o estágio imaturo (larva + pupa) em temperaturas constantes, das linhagens Sv, Rdgb e Rdelta, fornecidos pelo Dr. Benoît Sauphanor (Tabela 1). Com isto pode-se comparar, da mesma forma descrita anteriormente, os desvios entre os tempos de desenvolvimentos dos valores encontrados para estas três linhagens, entre o período de desenvolvimento obtido sob temperaturas constantes e termoperíodos. Porém, como as dados fornecidos haviam sido feitos apenas em temperaturas amenas, utilizou-se então os cálculos a partir do método da reta de regressão, pois faltavam informações sobre o ponto de inflexão da curva, para se calcular os parâmetros requeridos na equação de Schoolfiels et al. (1981). Para se calcular os desvios, sempre se utilizou como referência a linhagem sensível e os valores sob termoperíodos. Logo, toda vez que o desvio foi negativo demonstrou que os dados (período de desenvolvimento) obtidos neste trabalho foram menores que os dados comparados. Quanto a razão sexual, calculou-se os desvios e fez-se curvas de tendências e os valores do coeficiente de determinação. Teste estatísticos foram realizados com o auxílio do programa Statistica 7, onde avaliou-se as diferenças encontradas entre as curvas (Scomparin versus Benoît) pelo teste de comparação entre a inclinação de uma reta observada (Benoît) com a inclinação de uma reta teórica (no caso os dados desta tese).

Tabela 1. Período de desenvolvimento (dias) obtidos pelo Dr. Benoît Sauphanor, sob temperaturas constantes.

Temperatura (°C)	Linhagens		
	Sv	Rdgb	Rdelta
14,5	103	113	113
20	48	52	52
26	30	34	34
31	23	26	26

3.2.3 Comparação entre os diferentes modelos fenológicos (Ítem 4.3)

Realizou-se a comparação dos diferentes métodos estabelecidos anteriormente (método linear x-intercepto e curvilinear de Schoolfield et al., 1981). Para isso, uma vez que a maioria dos trabalhos ignoram as temperaturas extremas para cálculo da reta de regressão, calculou-se o método linear de duas maneiras: o primeiro (4T) utilizando as 4 temperaturas avaliadas neste estudo (17,5°C, 22,5°C, 27,5°C e 32,5°C) e o segundo (3T) descartando-se a temperatura extrema de 32,5°C.

Assim, inicialmente foram calculados os desvios (diferenças) entre as taxas de crescimento (dias^{-1}) observadas no experimento e as taxas previstas nas equações dos diferentes métodos para posteriormente se analisar as diferenças entre os desvios, de forma a demonstrar a significância destas diferenças nos modelos. Para tal, utilizou-se o teste de significância do R^2 onde inicialmente se calculou uma reta de regressão e os coeficientes de correlação (R^2) entre os valores preditos e os observados. Quanto mais próximo de 1 for o valor de R^2 , maior a relação existente entre os valores preditos e os observados. Por fim, se fez o teste F para avaliar o grau de confiabilidade do R^2 encontrado. Quanto mais próximo de zero for o valor de “p” determinado, maior será a confiabilidade do R^2 calculado pela reta, ou seja, os dados preditos se aproximam mais dos dados observados. Uma análise de covariância dos resíduos foi realizada para o método T3 e 4T.

Posteriormente, calculou-se o período de desenvolvimento previsto para cada estágio, linhagem Sv e RGV e cada modelo em diferentes temperaturas constantes. Por fim, fez-se uma simulação com temperaturas de campo, calculando-se o período de desenvolvimento de ovos até adultos, considerando a temperatura do ar e posteriormente considerando a temperatura do micro-habitat.

Simulações foram realizadas novamente com auxílio do programa Scilab, utilizando os dados de dois locais como padrões: Conthey na região do Valais, Suíça (latitude 46°13' N e longitude 7°17' E), que possui clima continental seco e ensolarado, relevo plano contornado por montanhas, temperatura média mínima é de 0,3°C e máxima de 20°C e Gothenon região Drôme, France (latitude 44°50' N e longitude 4°57' E), que possui clima continental seco e ensolarado, com influencia do mediterrâneo, temperatura média mínima de 4°C e máxima de 23°C.

Os dados de temperatura do ar utilizados foram obtidos pelo Centro Agrometeorológico da Suíça (www.agrometeo.ch) e estação meteorológica do I'INRA para a França. Quanto aos valores da temperatura do micro-habitat, utilizaram-se apenas as temperaturas internas dos frutos da Suíça. Para a temperatura das folhas, acrescentou-se 4°C às folhas expostas ao sol no horário que o sol está no zênite (PINCEBOURDE & CASA, 2006; SAUDREAU et al., 2007).

Para se realizar a simulação com temperaturas de campo, utilizou-se os modelos desenvolvidos (curvilinear, 3T e 4T), para os estágios de larva e pupa. Para o estágio de ovo, utilizou-se a mesma metodologia, porém os dados trabalhados foram os disponíveis no estudo de El Idrissi (1980). Como estes trabalhos foram realizados sob termoperíodos buscou-se então fazer uma comparação entre estes modelos com os modelos não lineares de Kürht et al. (2006 a) e o modelo linear de Kürht et al. (2006 b) provenientes de estudos em temperaturas constantes (Tabela 2).

Após as previsões realizadas calculou-se os desvios entre o período de desenvolvimento (ovo-adulto), em cada geração, considerando apenas os modelos sob termoperíodos. Após isso, calculou-se os desvios comparando os modelos sob temperatura constante com os termoperíodos

Tabela 2. Modelos utilizados no estudo com simulações em campo.

Estágio	curvilinear	Termoperíodo		Temperatura constante	
		Linear	linear	Curvilinear	linear
		3	4		
Ovo	El Idrissi 1980	El Idrissi 1980	El Idrissi 1980	Kuhr et al., 2006 a	Kuhr et al 2006 b
Larva	Scomparin	Scomparin	Scomparin	Kuhr et al 2006 a	Kuhr et al 2006 b
Pupa	Scomparin	Scomparin	Scomparin	Kuhr et al 2006 a	Kuhr et al 2006 b

Tanto as previsões realizadas com temperaturas constantes como as simulações com temperaturas de campo consideraram que no método de graus dia (método linear) a taxa de crescimento de um ectotérmico é constante quando este é exposto a temperaturas entre a ótima e a letal ao seu desenvolvimento. No caso da carpocapsa a temperatura ótima (T_o) considerada neste estudo será de 32°C e a temperatura máxima letal de 35°C (ROCK & SHAFFER 1983), logo a taxa de crescimento obtida a

32°C será considerada a mesma nas temperaturas entre 32°C e 35°C. Ainda os valores de temperatura base (T_b) utilizados nos cálculos foram os encontrados nos modelos deste estudo (item 4.1)

3.2.4. Verificação do modelo (Ítem 4.4.)

Uma vez determinado o melhor modelo fenológico, verificou-se as diferenças dos valores de período de desenvolvimento, previstos pelo modelo, no termoperíodo de 25-30°C, com os observados em dieta artificial e em natural provenientes do experimento 2: verificação do modelo.

4. RESULTADOS E DISCUSSÃO

4.1 Fenologia

4.1.1 Fenologia de larvas

Taxa de crescimento de larvas de carpocapsa

Um custo adaptativo pode ser verificado na Tabela 3, na qual a linhagem Rgv aparece com desenvolvimento mais rápido com 38,92; 23,11; 14,52 e 15,00 dias de desenvolvimento, seguida pela linhagem Sv com 41,55; 23,27; 15,4 e 14,65 dias nas respectivas temperaturas de 17,5°C; 22,5°C; 27,5°C e 32,5°C.

As linhagens Rdffb e Rdelta apresentaram período de desenvolvimento mais longo, porém, nas temperaturas baixas (17,5°C e 22,5°C), a linhagem Rdffb apresentou desenvolvimento mais lento com 48,90 e 26,00 dias em relação a 44,41 e 24,73 dias para a linhagem Rdelta, ocorrendo o inverso nas temperaturas quentes (27,5°C e 32,5°C), nas quais a linhagem Rdelta apresentou 17,73 e 18,66 dias de desenvolvimento e a Rdffb apresentou 17,34 e 17,56 dias.

Estes resultados vêm a corroborar os obtidos por outros pesquisadores que demonstraram que carpocapsa resistente a inseticidas tem desenvolvimento mais lento e sobrevivência menor que insetos sensíveis (CARTER & FRASER, 2006). Boivin et al. (2001), por exemplo, verificaram o período de desenvolvimento para larvas é de 19,4 dias na linhagem sensível e 22,7 e 24,9 dias nas linhagens resistentes a inseticidas Rdffb e Rdelta.

Quanto aos insetos resistentes ao granulovírus, o período de desenvolvimento, quando comparado ao da linhagem sensível, não apresentou muitas diferenças. Pequenas diferenças foram encontradas nas temperaturas extremas (41,55; 14,65 contra 38,92 e 15,00 dias); porém nas temperaturas amenas o período de desenvolvimento não foi significativamente diferente.

Quanto ao parâmetro viabilidade, notou-se que não ocorreram grandes diferenças entre as linhagens nas diferentes temperaturas. Porém, na temperatura de 32,5°C obteve-se os níveis mais elevados de viabilidade para as linhagens Sv, Rdffb e Rgv com valores de 74%, 77% e 74% respectivamente. A temperatura que mais

prejudicou a viabilidade do estágio larval para Sv, Rgv e Rdff foi a de 17,5°C, apresentando viabilidades de 49%, 46% e 56%. No entanto, a linhagem Rdelta apresentou menor viabilidade na temperatura de 27,5°C com 40% de viabilidade.

Tabela 3. Período de desenvolvimento, porcentagens de casulos e pupas de larvas de carpocapsa, populações sensível e resistentes a inseticidas e ao granulovírus, sob efeito de termoperíodos.

Termoperíodos (°C)	Linhagem	Larva (N)	Média ± SD (Dias)	Mediana (Dias)	casulo (%)	Pupa geral (%)
15-20	Sv	109	41,55 ± 4,76 c	41 b	64 a	49ab
	Rdff	105	48,90 ± 6,07 a	49 d	74 ab	56 ab
	Rdelta	126	44,41 ± 5,06 b	43 c	81 bc	63 b
	Rgv	105	38,92 ± 4,07 d	38 a	90 c	46 a
20-25	Sv	100	23,27 ± 2,13 b	23 a	81 a	72 b
	Rdff	89	26,00 ± 5,08 a	26 b	81 a	55 a
	Rdelta	113	24,73 ± 4,25 b	24 a	80 a	69 b
	Rgv	100	23,11 ± 1,98 b	23 a	95 b	73 b
25-30	Sv	103	15,4 ± 2,43 c	15 a	87 a	50 ab
	Rdff	101	17,34 ± 1,78 a	17 b	82 ab	62 c
	Rdelta	102	17,73 ± 4,21 b	17 b	70 b	40 a
	Rgv	102	14,52 ± 1,71 c	14 a	84 a	58 bc
30-35	Sv	120	14,65±1,84 a	14 a	85,00 a	74 b
	Rdff	104	17,56±2,13 c	17 b	82,7 a	77 b
	Rdelta	112	18,66±2,75 d	18 b	73,32 b	64 a
	Rgv	113	15±0,97 b	15 a	77,88ab	74 b

Obs. Médias seguidas pela mesma letra, na coluna e dentro da mesma temperatura, não se diferem significativamente pelo teste de Shapiro-Wilk ($p > 0,05$).

Com relação a taxa de crescimento ou desenvolvimento, percebeu-se que em todas as populações estudadas houve comportamento linear com as temperaturas de 15 a 30°C. Todavia, ocorreu desaceleração na taxa de crescimento quando a temperatura foi de 32,5°C (Figura 8). Estes dados confirmam o comportamento observado no modelo de Sharpe & DeMichelle (1977), baseado em aspectos biofísicos (ex., ativação de enzimas), considerando uma resposta linear do desenvolvimento sob temperaturas amenas e uma resposta não linear sob temperaturas extremas.

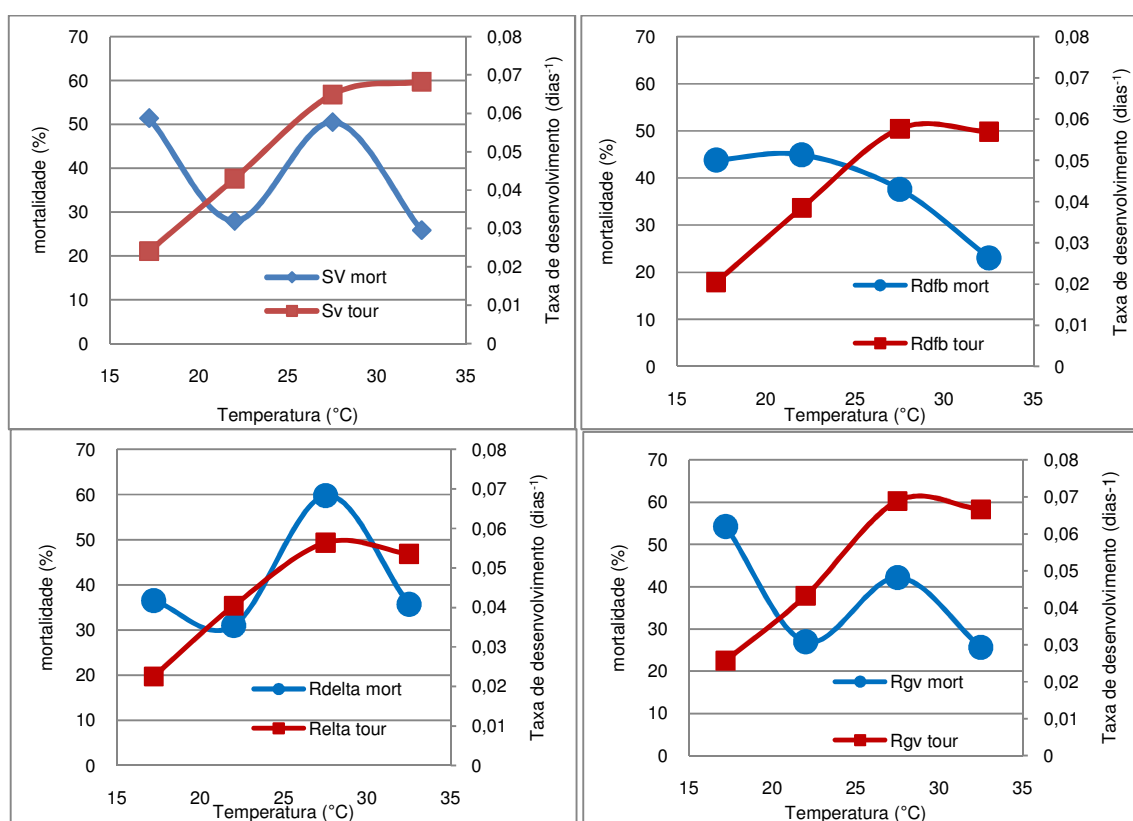


Figura 8. Taxa de crescimento e mortalidade de larvas de carpocapsa das linhagens sensíveis e resistentes a inseticidas e ao granulovírus, com relação a temperatura (mort = mortalidade e tour= taxa de desenvolvimento).

Método linear

Dois métodos foram utilizados para descrever a relação inseto:temperatura em larvas de carpocapsa, sendo eles (i) o método x-intercepto e (ii) o método de unidades

térmicas. Utilizando-se o método x-intercepto para cálculo da temperatura base (T_b), percebeu-se que ocorre diferença entre as linhagens, sendo que a Rdelta foi a que apresentou a menor T_b ($5,38^{\circ}\text{C}$), seguida pela Rgv ($7,75^{\circ}\text{C}$), Rdff ($8,01^{\circ}\text{C}$) e Sv ($8,96^{\circ}\text{C}$) (Figura 9). Para Howell & Never (2000), em estudo realizado sob temperaturas constantes, a T_b encontrada para o mesmo inseto e o mesmo estágio de desenvolvimento foi de $10,3^{\circ}\text{C}$ (utilizando temperaturas amenas) e de $6,9^{\circ}\text{C}$ utilizando todas as temperaturas, inclusive as extremas. Já Pitcairn et al. (1991) obtiveram temperaturas de base mais elevadas ($11,54^{\circ}\text{C}$) com relação ao estágio larval, para o mesmo inseto. Porém, eles consideraram o estágio larval como iniciando na eclosão das larvas e finalizando quando estas começavam a tecer os casulos, enquanto que no estudo em questão, o estágio larval finalizava quando a pupa estava formada.

Outros trabalhos foram realizados e outras temperaturas de base foram estabelecidas para a carpocapsa. Rock & Shaffer (1983) relataram T_b de $9,9^{\circ}\text{C}$ e Shaffer & Gold (1985), utilizando modelo não linear baseado nas equações de Gaus, obtiveram uma T_b de $10,8^{\circ}\text{C}$.

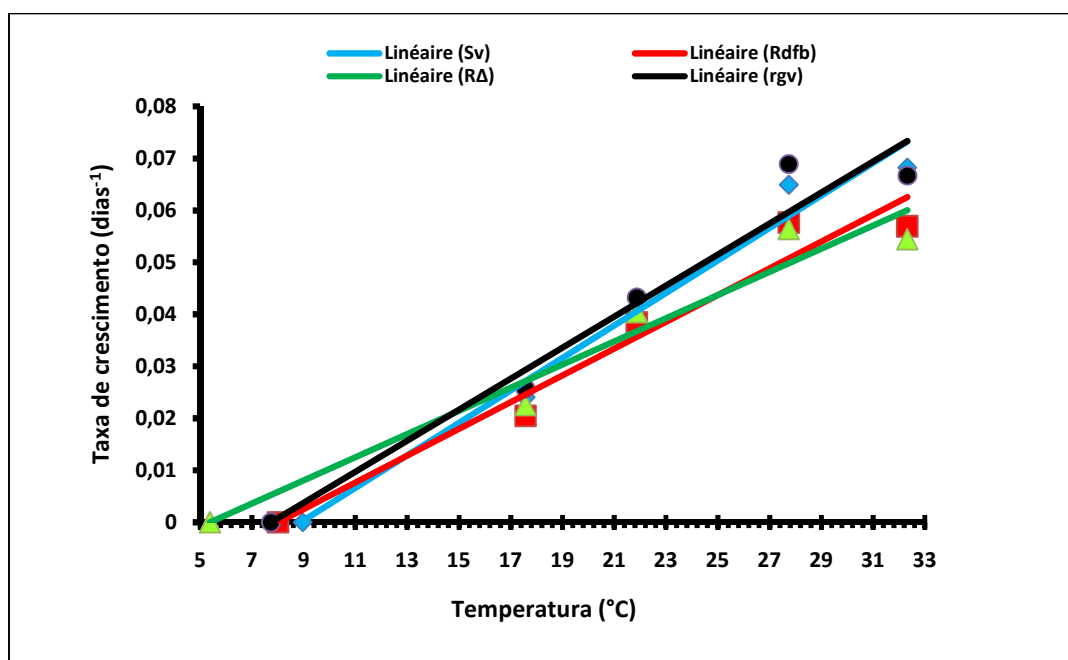


Figura 9. Relação taxa de crescimento-temperatura sob larvas de carpocapsas sensíveis e resistentes a inseticidas e ao vírus da granulose, pelo método x-intercepto.

Percebe-se que resultados distintos são descritos quanto a temperatura base de desenvolvimento deste inseto. Todavia, a maioria dos autores parte do princípio que a T_b para carpocapsa está entre 9 e 10°C, resultado semelhante ao encontrado neste estudo para linhagem sensível, visto que, independente do método linear utilizado, a população Sv obteve uma T_b de 8,96°C (x-intercepto) e 9,59°C (unidade térmica) (Tabela 4).

Tabela 4 Temperaturas base (T_b °C) de desenvolvimento de larvas de carpocapsa, linhagens sensíveis e resistentes a inseticidas e ao vírus da granulose, obtidas por métodos lineares e curvilineares.

Linhagens	Método curvilineares	Métodos lineares	
	Schoolfield et al. (1981)	x-intercepto	Unidade térmica
Sv	5,5	8,96	9,59
Rdfb	5,5	8,01	9,34
Rdelta	6,0	5,38	6,82
Rgv	5,0	7,75	8,74

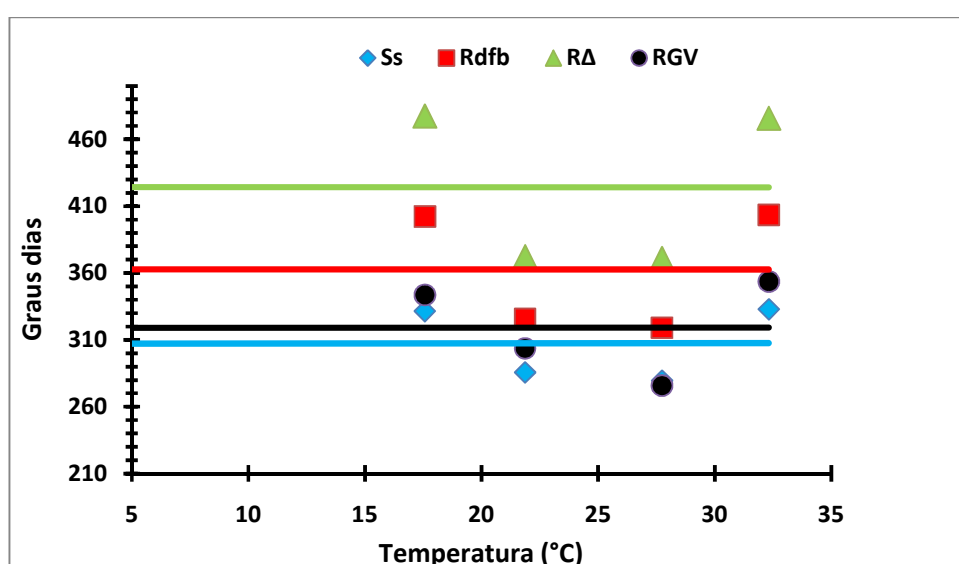


Figura 10. Necessidade de graus dia para o estágio larval de carpocapsa, obtida pelo método de unidade térmica nas diferentes linhagens.

Nos valores obtidos pelo método de unidades térmicas (Figura 10), notou-se que mais uma vez a linhagem Rgv é a que mais se aproxima da linhagem sensível, precisando de 308 graus dia (sensível) e 319 graus dia (Rgv) para completar seu desenvolvimento. Já, para as linhagens resistentes, percebeu-se que ocorre custo de adaptação e que Rdelta apresentou uma necessidade de 424 graus dia e Rgfb com 363 graus dia, ou seja, um aumento de 17,8% e 37,3% em relação a linhagem sensível. A maioria dos autores utiliza a temperatura base de 10°C para calcular a necessidade de graus dia para este inseto. El Idrissi (1980), em estudos realizados em condições de termoperíodos, obteve o resultado de 300 graus dia para o estágio larval, linhagem sensível, sendo este resultado próximo do obtido neste estudo. Já Piticairn et al. (1991) obtiveram uma necessidade de 290,62 graus dia para o estágio larval; dados estes que também se assemelham aos apresentados neste estudo para a população sensível.

Método curvilíneo para estudos da relação inseto-temperatura

Como mencionado no item 3.3.1., calculou-se os parâmetros utilizando o modelo de Schoolfield et al. (1981) para então se fazer a curva entre taxa de crescimento e temperatura (Tabela 5 e Figura 11). Como resultado, pode-se constatar que a linhagem Rgv apresentou desenvolvimento mais rápido (quanto mais alta é a curva, maior é a taxa de crescimento, logo menor é o período de desenvolvimento em dias) seguida pela Sv, Rdgb e Rdelta (Figura 11). Quanto a temperatura ótima (T_o) de desenvolvimento, as linhagens resistentes (Rgv, Rdelta e Rdgb) apresentaram temperatura ótima de 30,5°C, enquanto que a linhagem sensível apresentou um ótimo de 31 °C. Piticairn et al. (1991), utilizando o modelo não linear de Logan, encontraram uma temperatura ótima de desenvolvimento para larvas de carpocapsa de 30,82°C e uma temperatura máxima de 34,45 °C. Enquanto que para Howell & Never (2000), a temperatura ótima descrita foi de 29,2°C. Já Shaffer & Gold (1985), utilizando modelo não linear baseado nas equações de Gaus, obtiveram uma temperatura máxima de 33,2°C e Rock & Shaffer (1983) relataram uma temperatura ótima de 32°C para larvas do mesmo inseto. Quanto a T_b apresentada por este método foi de 5,5°C para as linhagens Sv, 5,5°C (Rdgb), 6,0°C (Rdelta) e 5,0°C (Rgv) (Tabela 04). Sendo estas bem mais baixas do que as utilizadas na literatura (10°C) para formação de modelos fenológicos.

Tabela 5. Parâmetros utilizados na curva do modelo de Schoolfield et al. (1981) para as diferentes larvas, linhagens de carpocapsa estudadas.

Parâmetrosr	Sv	Rdfb	Rdelta	Rgv
P_{25}	0,05673	0,05176	0,05270	0,05758
ΔH_A	9441,45	8559,68	6067,39	12817,58
ΔH_L	-60058	-60178	-60000	-59685
ΔH_H	99986	99950	99958	100095
$T_{1/2L}$	289,0	289,8	290,0	287,1
$T_{1/2H}$	307,9	307,5	307,7	306,7
T_{opt}	31	30,5	30,5	30,5

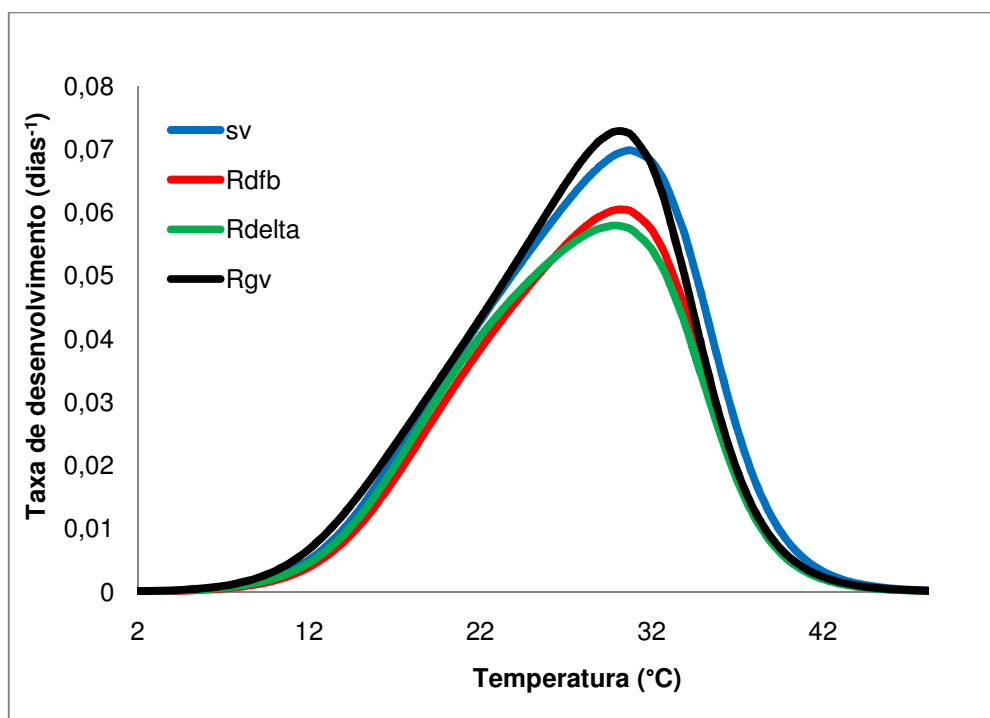


Figura 11. Curvas de desenvolvimento de larvas de carpocapsa, linhagens sensível e resistente a inseticidas e ao granulovírus, baseada no modelo curvilinear de Schoolfield et al. (1981).

4.1.2 Fenologia de pupas.

Taxa de crescimento de pupas de carpocapsa

Com relação ao período de desenvolvimento no estágio de pupa, para a temperatura de 17,5°C, a linhagem Rgv foi a que apresentou menor tempo com 20,7 dias diferindo significativamente das demais linhagens. Por outro lado, as linhagens Sv e Rdffb apresentaram os maiores valores para este parâmetro (26,09 e 28,00 dias), enquanto a linhagem Rdelta apresentou período pupal de 24,13 dias. Este mesmo comportamento se manteve na temperatura de 22,5°C vindo a mudar somente a 27,5°C, na qual todas as linhagens apresentaram período de desenvolvimento semelhante (Tabela 6).

Na temperatura de 32,5°C, as linhagens cujo desenvolvimento pupal ocorreu mais rapidamente foram a Rgv, Rdelta e Sv com 8,95, 10 e 11,4 dias, respectivamente. Estes períodos foram significativamente menores do que aquele observado para a linhagem Rdffb que apresentou duração de 17,21 dias de desenvolvimento. Com isto, nota-se que para o estágio de pupa, o desenvolvimento das linhagens Rdelta e Rgv foi sempre mais rápido, chegando a diferenças de até 8,95 dias entre Rgv e Sv na temperatura de 32,5°C. No entanto, a linhagem Rdffb foi a que nitidamente apresentou um prolongamento do período de desenvolvimento, mostrando um possível custo de adaptação para este estágio de desenvolvimento. O fato de uma linhagem resistente a inseticida precisar de um maior período de desenvolvimento para o estágio de pupa confirma os dados obtidos em estudos realizados por Boivin et al. (2001)

Ao se observar a relação tempo/temperatura na linhagem sensível (Figura 1) pode-se notar que o período de desenvolvimento do inseto frente a temperatura segue o princípio da curva “j” invertida, na qual se tem diminuição do período de desenvolvimento com o aumento da temperatura, porém ao chegar a uma temperatura muito alta, este período de desenvolvimento começa a aumentar novamente. Dados semelhantes foram observados por Williams & McDonald (1982), que obtiveram período de desenvolvimento das pupas de 21,9; 14,6; 10,7 e 12,4 dias para as temperaturas de 20, 25, 30 e 35°C, respectivamente, e Butturini et al. (1992) que obtiveram 20,36; 12,44;

9,63; 8,38 e 9,20 dias para temperaturas de 18,2; 23,2; 26,0; 29,8 e 34°C, respectivamente.

Tabela 6. Período de desenvolvimento de pupas de carpocapsa, populações sensível e resistente a inseticidas e ao granulovírus, sob efeito de termoperíodos.

Temperatura (°C)	Linhagem	Pupa (N)	Média ± SD (Dias)	Mediana (Dias)	Mortalidade (%)
15-20	Sv	53	26,09 ± 3,84 c	26,00	42 a
	Rdfb	59	28,00 ± 6,36 c	26,00	39 a
	RD	80	24,13 ± 4,16 b	22,00	63 b
	Rgv	48	20,70 ± 1,67 a	20,00	75 b
20-25	Sv	72	14,00 ± 1,94 b	14,00	44 a
	Rdfb	49	15,25 ± 4,16 b	14,50	67 ab
	RD	78	12,87 ± 1,67 a	13,00	71 b
	Rgv	73	14,44 ± 2,15 b	13,00	72 b
25-30	Sv	51	11,11 ± 1,94 a	10,00	42 a
	Rdfb	63	11,00 ± 1,67 a	8,50	50 a
	RD	41	10,00 ± 2,67 a	10,50	85 b
	Rgv	59	11,00 ± 2,67 a	9,00	86 b
30-35	Sv	89	11,40 ± 5,84 a	9,00	58 a
	Rdfb	80	17,21 ± 4,50 b	19,00	53 a
	RD	72	10,00 ± 5,40 a	8,00	64 a
	Rgv	84	8,95 ± 2,46 a	8,00	78 b

Obs. Médias seguidas pela mesma letra, na coluna e dentro da mesma temperatura, não se diferem significativamente pelo teste de Shapiro-Wilk ($p > 0,05$).

Fazendo uma relação mortalidade/período de desenvolvimento, apesar da linhagem Rgv ser mais rápida, ela apresentou alta mortalidade, que variou de 72% a 86%, nas temperaturas estudadas. Quanto à linhagem sensível, o período de desenvolvimento foi um pouco maior; porém, a mortalidade foi a mais baixa em todas as temperaturas (42 a 58%) (Figura 12).

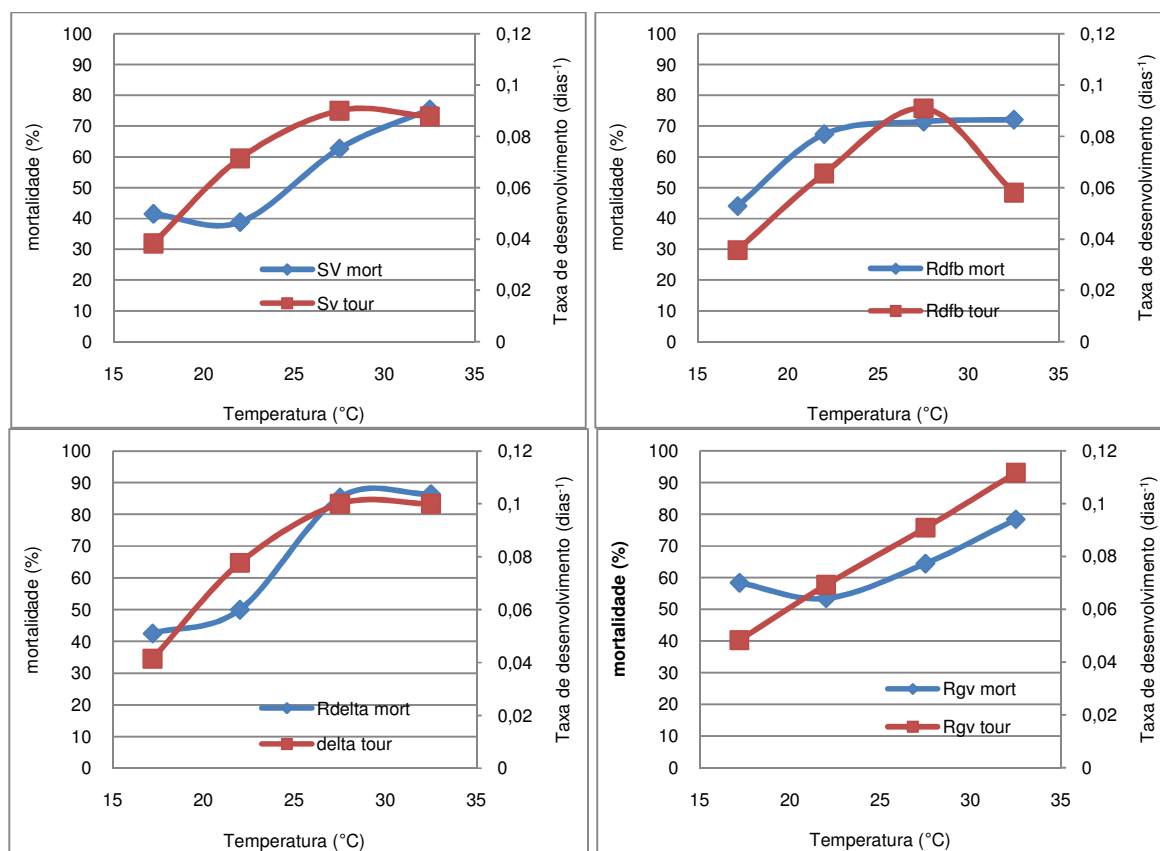


Figura 12. Taxa de crescimento e mortalidade de pupas das linhagens sensíveis e resistentes a inseticidas e ao granulovírus, com relação a temperatura (mort = mortalidade e tour= taxa de desenvolvimento).

Varias vantagens são observadas quando o período de desenvolvimento do inseto é menor. O fato, por exemplo, de uma linhagem apresentar desenvolvimento mais rápido favorece os adultos, pois estes emergem antes que os adultos da linhagem sensível, acasalam-se entre si primeiramente e têm maior chance de passar aos seus descendentes a característica da resistência. No entanto, outros parâmetros devem ser considerados como a viabilidade. Com isso, apesar da linhagem Rgv apresentar desenvolvimento mais rápido e, assim, haver emergência de adultos mais cedo que as linhagens sensíveis, a quantidade de adultos será menor, pois a viabilidade foi mais baixa. Pode-se verificar com isto que, apesar de não se notar o custo de adaptação quanto a fase de duração do estágio, nota-se um custo de adaptação quanto a viabilidade mesmo para Rgv.

Quanto às curvas de mortalidade, a temperatura de 32,5°C foi a que apresentou maiores índices, que segue o padrão da curva de mortalidade/temperatura esperada para organismos ectotérmicos (Figura 1). Dados obtidos por Butturini et al. (1982) confirmam esta tese, apresentando mortalidades mais altas para o mesmo inseto e mesmo estágio de desenvolvimento a temperaturas de 34°C. Pode-se notar também que as linhagens resistentes a inseticidas apresentaram valores altos desde a temperatura de 27,5°C, indicando que estas podem ser mais sensíveis a temperaturas elevadas que as outras linhagens.

Para a linhagem sensível, as temperaturas entre 20 e 30°C foram as que apresentaram menores índices de mortalidade, mostrando ser o intervalo ideal para o desenvolvimento de pupas. O mesmo foi comprovado por Howell & Neven (2000), que obtiveram nas temperaturas entre 20 e 30°C os melhores dados de emergência de adultos, sendo que a temperatura de 29,6°C apresentou 100% de emergência.

Com relação a curva de taxa de desenvolvimento/temperatura, observa-se que a temperatura de 27,5°C foi aquela na qual a taxa de desenvolvimento foi a mais alta, indicando um ótimo de tempo desenvolvimento próximo a 28°C para todas as linhagens. Apenas a linhagem Rgv não apresentou uma curva que se pode encontrar o ponto máximo de desenvolvimento, indicando que está mais adaptada a temperaturas mais quentes e, dessa forma, apresenta máximo desenvolvimento quando exposta á temperaturas superiores a 32,5°C. Com relação a taxa de crescimento, novamente percebe-se em todas as populações estudadas, observou-se um comportamento linear entre as temperaturas de 15 a 30°C. Todavia, ocorreu uma desaceleração na taxa de crescimento quando a temperatura foi de 32,5°C (Figura 12) para o estágio de pupa

Método linear

Utilizando-se o método x-intercepto para cálculo da temperatura base (Tb), percebe-se que ocorre uma diferença entre as linhagens, sendo que a Sv foi a que apresentou a menor Tb (2,63°C), seguida pela Rdelta (4,53°C), Rd fb (4,73°C) e Rgv (6,5°C) (Figura 13). Estes dados são muito diferentes aos encontrados nas literaturas, para Howell & Neven (2000) a temperatura base foi de 10,7°C, para Butturini et al.

(1992) foi de 10,11°C, Pitcairn et al. (1991) de 13,65°C e El Idrissi (1980) de 12,52 (Tabela 7).

Porém muitos destes autores, com o objetivo de chegar a temperatura base estabelecida por Glenn (1922), que é de 10°C, estabelecem suas retas de regressão descartando as temperaturas extremas e neste capítulo as temperatura base calculadas levaram em consideração todas as temperaturas, inclusive as extremas. Howell & Neven (2000), obtiveram em seu estudo uma temperatura base da fase pupal de 10,7°C utilizando-se as temperaturas amenas, porém ao utilizarem as temperaturas extremas, a temperatura base foi de 9,2°C. Uma discussão mais detalhada sobre este assunto será feita no capítulo 3.3 desta tese.

Tabela 7. Temperatura base (tb °C) de desenvolvimento de pupas de carpocapsa, linhagens sensíveis e resistentes a inseticidas e ao vírus da granulose, obtidas por métodos lineares e curvilíneos.

Linhagens	Método curvilíneo	Métodos lineares	
	Modelo dos ectotérmicos	x-intercepto	Unidade térmica
Sv	2,50	2,63	5,71
Rdfb	4,00	4,73	-4,57
Rdelta	4,00	4,53	6,77
Rgv	2,00	6,5	6.11

Quanto aos valores obtidos pelo método de unidades térmicas, nota-se que a linhagem Rdfb foi a que mais necessitou de quantidade de energia, com uma quantidade de 502 graus dia requerida para completar seu desenvolvimento pupal. As linhagens Rgv, Rdelta e Sv foram semelhantes apresentando valores de 227, 232 e 250 graus dia respectivamente (Figura 14).

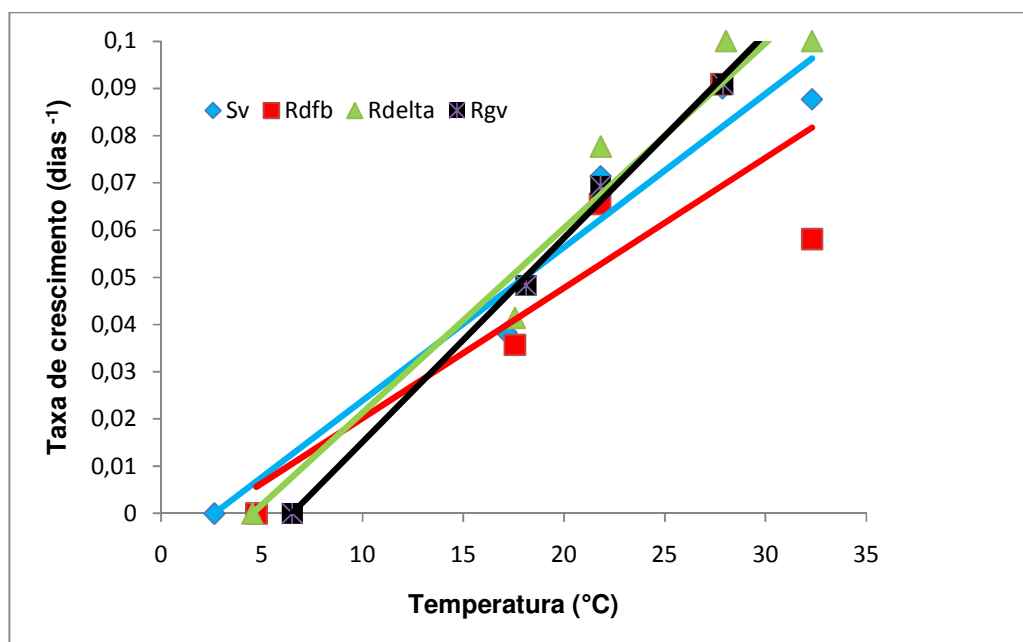


Figura 13. Relação taxa de crescimento-temperatura sob pupas de carpocapsas sensível, resistentes a inseticidas e ao vírus da granulose, pelo método x-intercepto.

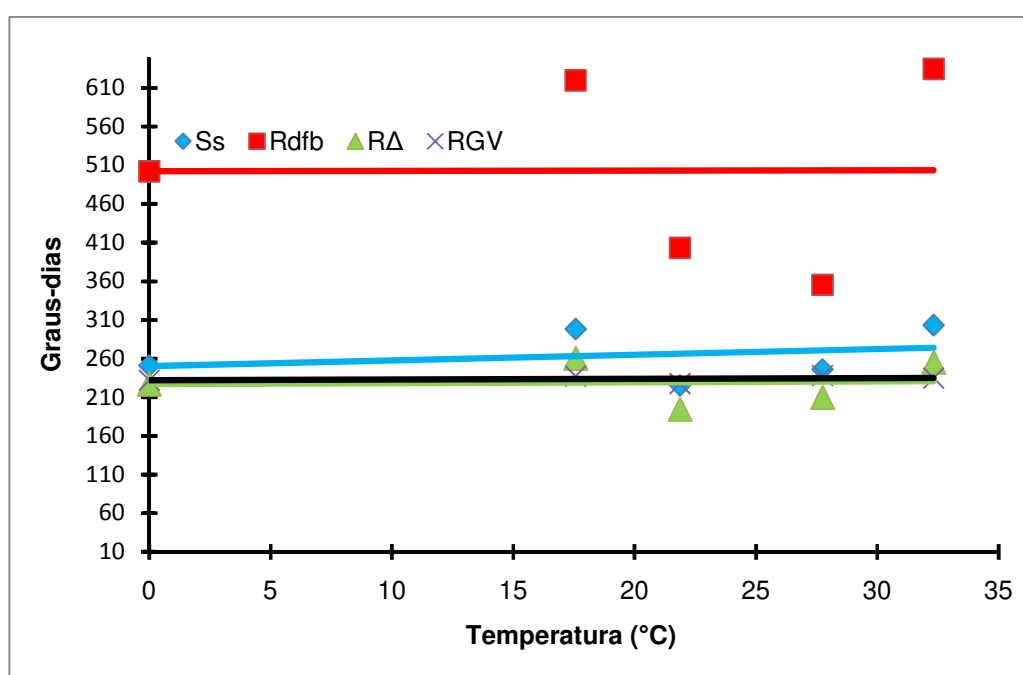


Figura 14. Necessidade de graus dia para o estágio pupal de carpocapsa, obtido pelo método de unidade térmica nas diferentes linhagens.

Com relação a linhagem sensível, estudos realizados por Butturini et al. (1992) mostraram um valor de 220 graus dia para a fase de pupa, vindo a ser semelhante ao

nosso resultado; porém, Howell & Neven (2000) obtiveram o valor de 550 graus dias o que, mais uma vez, vem diferir dos resultados encontrados neste estudo. Isto deve ter ocorrido devido a grande diferença encontrada entre os valores de T_b . Como a T_b é utilizada no cálculo de graus dia, a diferença entre elas irá resultar em valores distintos.

Método curvilinear para estudos da relação inseto-temperatura

O método curvilinear baseado no modelo dos ectotermos, utilizando os parâmetros da Tabela 8, mostra que a linhagem Rgv e Rdelta apresentaram desenvolvimento mais rápido seguida por Sv e Rdff (Figura 15). Quanto a temperatura ótima de desenvolvimento, a linhagem Rgv foi a que apresentou maior resistência a temperaturas elevadas, com máximo desenvolvimento a 34 °C. Já as linhagens Rdelta, Sv e Rdff apresentaram ótimo desenvolvimento nas temperaturas de 30,3; 29,8 e 28 °C. Estes resultados corroboram os valores encontrados por Willians et al. (1982) e Piticairn et al. (1991) que observaram um pico de desenvolvimento a 30 °C.

Tabela 8. Parâmetros utilizados na curva do modelo de ectotérmicos nas diferentes linhagens de carpocapsa estudadas para o estágio de pupa.

Parâmetro	Sv	Rdff	Rdelta	Rgv
P₂₅	0,089343	0,085547	0,097772	0,078165
ΔH_A	1733,69	8860,32	2490,39	8919,83
ΔH_L	60378	60107	60380	60000
ΔH_H	99686	99866	99746	99992
T_{1/2L}	290,6	288,8	290,5	274
T_{1/2H}	309,4	305,2	309,6	311,1

A T_b calculada por este método foi de 2,5 °C para a linhagem Sv, 4,0 °C para Rdff e Rdelta e 2,0 °C para linhagem (Tabela 07). Estas temperaturas são bem mais baixas do que as publicadas (10 °C) para formação de modelos fenológicos. Com relação a comparação das temperaturas de base obtidas em função dos diferentes métodos, percebe-se que as t_b encontrada no método dos ectotérmicos foram as mais baixas, seguidas pelo método x-intercepto (2,63 Sv; 4,73 Rdff; 4,53 Rdelta e 6,5 °C Rgv)

enquanto que o método de unidades térmicas foi o que apresentou maiores T_b ; porém para a linhagem Rdfb a T_b foi de $-4,57^{\circ}\text{C}$ o que provavelmente não seria possível pois a temperaturas muito baixas, dependendo do estágio de desenvolvimento que o inseto se encontrará, ou ele irá entrar em diapausa ou ele irá morrer.

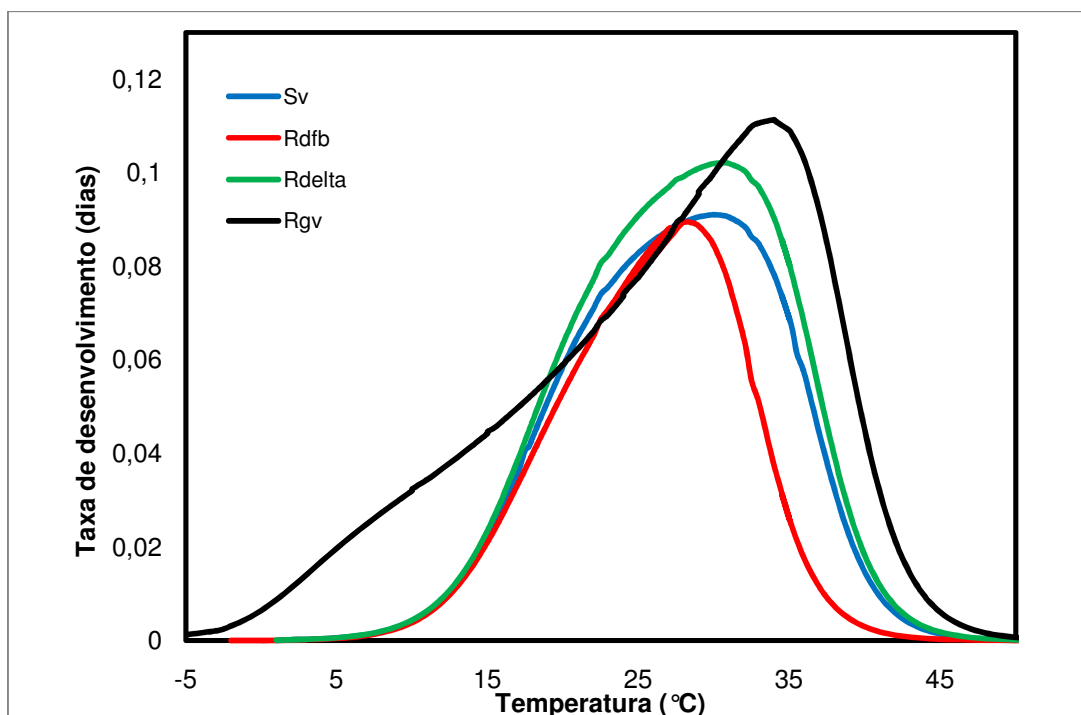


Figura 15. Curvas de desenvolvimento de pupas de carpocapsa, linhagens sensível e resistente a inseticidas e ao granulovírus, baseadas no modelo dos ectotérmicos.

4.1.3 Razão sexual

O parâmetro razão sexual foi avaliado nos diferentes termoperíodos. As linhagens resistentes a inseticidas (Rdfb e Rdelta) apresentaram uma razão sexual abaixo de 1 o que indica uma quantidade de fêmeas maior que a de machos. Para a linhagem sensível, as temperaturas de $17,5^{\circ}\text{C}$, $22,5^{\circ}\text{C}$ e $27,5^{\circ}\text{C}$, o número de fêmeas foi maior que o número de machos, porém, conforme a temperatura aumentou para $32,5^{\circ}\text{C}$ o inverso ocorreu. Quanto à linhagem Rgv, na temperatura de $27,5^{\circ}\text{C}$, esta foi a única que apresentou um maior efetivo de macho que fêmeas (Figura 16).

O fato de ter sido verificado aumento da razão sexual com aumento da temperatura para a linhagem sensível, já foi observado para outros insetos como o parasitóide *Lysiphlebus testaceipes* (Cresson) (SUKLA & TRIPHATHI, 1993; RODRIGUES et al. 2004) e para o percevejo *Edessa meditabunda* (Fabricius) (GONÇALVES et al., 2008). Quanto ao hemíptero *Gasgaphia torresi* (Lima), Silva (2004) também constatou que sob temperaturas extremas a quantidade de machos foi maior e que a temperaturas amenas houve maior número de fêmeas.

No entanto, para as linhagens resistentes, a razão sexual diminuiu conforme a temperatura aumentou para 32,5°C, sendo sempre abaixo de 1. Muitos autores afirmam, ao contrário do que foi discutido anteriormente, que a razão sexual diminui conforme a temperatura aumenta pelo fato dos machos serem mais sensíveis às temperaturas elevadas (COLINET et al., 2006; DILLON et al., 2009).

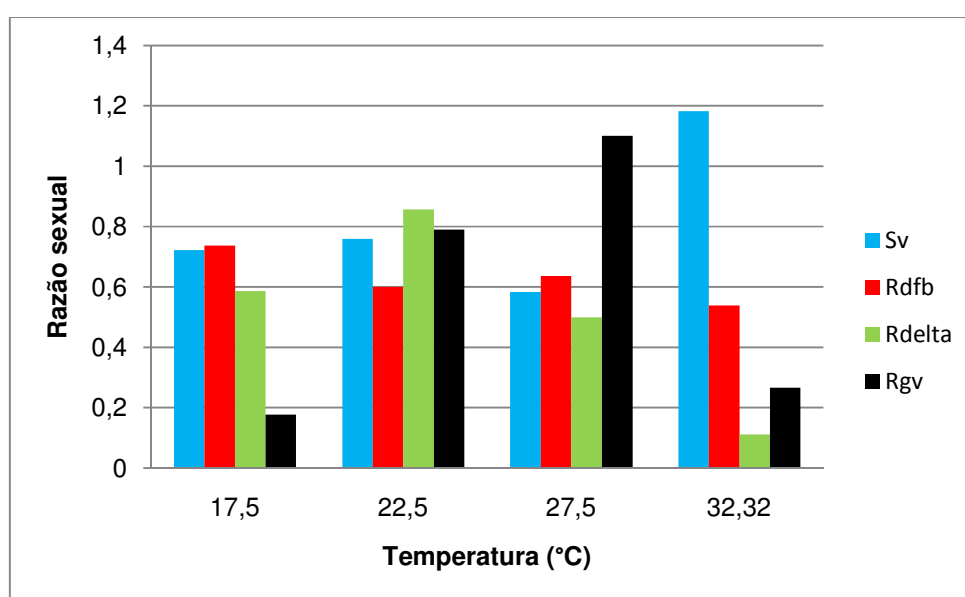


Figura 16. Razão sexual (macho/fêmea) das diferentes linhagens em diferentes termoperíodos (°C).

4.1.4 Discussão

Sabe-se que uma das características da resistência em insetos é que o indivíduo resistente possui um custo adaptativo que pode ser associado a um aumento no período de desenvolvimento, menor competitividade para o acasalamento, menor

viabilidade dos estágios larvais, sobrevivência, entre outros (OMOTO *et al.*, 2009). O custo de resistência vem sendo descrito há alguns anos por muitos pesquisadores e os resultados são diversos. Alguns trabalhos mostram que insetos que adquiriram resistência a inseticidas não apresentaram custo de adaptação frente a parâmetros biológicos (BOIVIN *et al.*, 2001; OLIVEIRA *et al.*, 2005; FRAGOSO *et al.*, 2006; GOMES & MADI-RAVAZZI, 2008). Outros encontraram o efeito do custo da resistência em alguns parâmetros biológicos (GEORGES, 1972; ROUSH & MCKENZIR, 1987; SAUPHANOR *et al.*, 2000; BOIVIN *et al.*, 2001; FRAGOSO *et al.*, 2003; KONNO & OMOTO, 2006, GASSAMAN *et al.*, 2009; OMOTO *et al.*, 2009).

Mesmo utilizando métodos diferentes, pode-se observar que, independente do método utilizado, as linhagens resistentes a inseticidas sempre apresentaram crescimento mais lento e comportamento frente a temperatura distinto da linhagem sensível. Isso mostra que o custo para a adaptação com relação a resistência a inseticidas está presente em larvas e pupas desta espécie. Quanto à linhagem resistente ao granulovírus, não se constatou custo de adaptação para parâmetro biológico período de desenvolvimento de pupas e larvas. No entanto este custo pode ser verificado no parâmetro viabilidade, principalmente do estágio pupal.

O fato dos mecanismos de resistência desenvolvidos pelos insetos a agentes de controle biológico e aos inseticidas na maioria das vezes serem diferentes pode explicar o maior ou menor custo de adaptação encontrados neste trabalho. Segundo Boivin *et al.* (2001), o custo de adaptação de uma população pode estar ligado ao mecanismo de resistência desenvolvido. Sauphanor *et al.* (2000) relataram que o custo de resistência deste inseto a inseticidas organofosforados se dá devido a dois mecanismos de resistência: a redução na sensibilidade do sítio de ação e o mecanismo de desintoxicação enzimática. Já o mecanismo de resistência desenvolvido pela linhagem resistente ao granulovírus não foi estabelecida. Todavia, sabe-se que, por exemplo, larvas de *S. frugiperda* resistentes ao baculovirus apresentam uma resistência no aparelho digestivo do inseto, visto que este é neste local que o vírus atua. Logo, o maior ou menor custo de resistência apresentado pode ser devido ao mecanismo de resistência adquirido (CASTRO *et al.*, 1999).

Ainda, o presente estudo não verificou outros índices como fecundidade, ganho de massa corporal, viabilidade de ovos entre outros. Estudos realizados por Konno & Omoto (2006) com *Aphis gossypii* (Glover) constataram que o ganho da resistência neste inseto não afetou seu período de desenvolvimento e viabilidade, porém os índices de fecundidade foram afetados. Com isto, o fato da linhagem resistente ao vírus não apresentar diferenças em relação a linhagem sensível, quanto ao período de desenvolvimento e a viabilidade dos estádios larvais, não significa que nesta linhagem o custo de resistência não esteja presente. Apenas indica que o custo de resistência não foi observado nos índices estudados.

Quanto ao parâmetro razão sexual, obteve-se diferentes índices para as diferentes linhagens. Logo o custo de adaptação foi verificado neste parâmetro. Pode se constatar também que para as linhagens avaliadas neste estudo, a temperatura afetou o parâmetro razão sexual. Porém, como isto ocorre é ainda uma importante questão a ser respondida. Para a maioria dos insetos, o sexo é determinado desde o embrião por fatores genéticos ou hormonais (HOY, 2003; SHERMAN, 2002; PERES, 2007). Porém, a razão sexual para alguns insetos pode variar com as condições do ambiente (HOY, 2003). No entanto se o sexo já está determinado no embrião, como a mudança de temperatura poderia afetar a razão sexual? Muitos autores vêm explicando este fato pela diferença dos sexos em relação a sensibilidade a temperatura. Colinet et al. (2006) verificaram que sob temperaturas mais baixas a razão sexual é menor para o parasitóide *Aphidius colemani* Viereck. Petavy et al. (2000) e Dillon et al. (2009) afirmaram que sob temperaturas extremas uma menor quantidade de machos foi constatada. Estes dados vêm a colaborar os verificados neste estudo, principalmente nas linhagens resistentes, nas quais maiores quantidades de fêmeas foram encontradas nas temperaturas extremas, o que pode ter ocorrido devido a maior sensibilidade de machos a estas temperaturas.

As diferenças encontradas entre este estudo e a literatura podem ser ligados a vários fatores como a capacidade de termoregulação, o regime de temperatura utilizado e o método de cálculo utilizado pelos modelos fenológicos. Assim, pode-se especular que a carpocapsa pode ter a capacidade de termoregular e por estar inserida no interior de um fruto, o conhecimento da temperatura neste micro-habitat passa a ser

extremamente importante. Kührt et al. (2005) detectaram uma aceleração de até 6 dias no desenvolvimento de larvas de carpocapsa, em plantas mais expostas com arquiteturas onde o fruto era mais exposto ao sol. Isso decorre, pois, conforme observado por Kührt et al. (2006a) a arquitetura das árvores pode influenciar a temperatura dos frutos, sendo que pode haver diferença de mais de 5°C entre o fruto exposto ao sol e a temperatura do ar, além de um gradiente de temperatura dentro do fruto (SAUDREAU et al., 2007).

O regime de temperatura utilizado é também um fator importante. Estudos feitos com temperaturas constantes podem ter resultado diferentes que os realizados utilizando-se termoperíodos. Beck (1983) ressaltou que pode ocorrer um efeito do termoperíodo no desenvolvimento de insetos aumentando ou diminuindo seu período de desenvolvimento.

Ainda, existe também o método empregado para o estabelecimento da relação inseto:temperatura. Nota-se, por exemplo, que a temperatura base obtida para a linhagem sensível pelos métodos lineares não foram muito diferentes entre si (8,96°C e 9,59°C) enquanto que, ao utilizarmos o método não linear de Schoolfield et al. (1981), a diferença foi marcante (4°C).

4.2 Efeito do termoperíodo sobre carpocapsa

4.2.1 Efeito do termoperíodo sobre larvas de carpocapsa

Comparação entre linhagens estudadas

Comparando-se o período de desenvolvimento obtido para as linhagens resistentes a inseticidas, utilizando o modelo dos ectotérmicos curvilíneo, com o período de desenvolvimento observado para a linhagem sensível (Figura 11), pode-se notar que no termoperíodo de 15-20°C, os dados esperados pelas curvas foram de 48,54 dias (Rdfb) e 44,57 dias (Rdelta). Por outro lado, o valor observado no mesmo termoperíodo para a Sv foi de 41,55 dias (Tabela 9).

O mesmo fato ocorreu em todos os termoperíodos testados, sendo que para o termoperíodo 20-25°C o valor esperado foi de 25,17 (Rdfb) e 24,26 dias (Rdelta) e o valor observado de 23,27 dias (Sv); para 25-30°C o valor esperado foi de 18,28 (Rdfb) e

18,59 dias (Rdelta) enquanto que Sv apresentou um valor observado de 15,40 dias. Por último, o termoperíodo de 30-35°C apresentou valores esperados de 20,89 (Rdfb) e 21,91 dias (Rdelta), enquanto observou-se valor de 14,65 dias para a linhagem sensível.

Tabela 9. Taxas de desenvolvimento e desvios (%) obtidos entre o período de desenvolvimento observado e esperado para o estágio larval das linhagens de *C. pomonella*, calculados utilizando as curvas de desenvolvimento curvilíneas nos diferentes termoperíodos.

<i>linhagem</i>	15 °C	20 °C	12 horas (15 °C) e 12 horas (20 °C)		<i>desenv. Esp.</i> (dias)	<i>desvio</i> (%)
	<i>tx. Desenv.</i> (horas)	<i>tx. Desenv.</i> (horas)	<i>tx. Desenv.</i> (dias)	<i>desenv. Obs. (dias)</i> (Sv)		
Rdfb	0,000445	0,001270	0,020599	41,55	48,55	16,84
Rdelta	0,000503	0,001367	0,022436	41,55	44,57	7,27
Rgv	0,000652	0,001467	0,025430	41,55	39,32	-5,35
<i>linhagem</i>	20 °C	25 °C	12 horas (20 °C) e 12 horas (25 °C)		<i>desenv. Esp.</i> (dias)	<i>desvio</i> (%)
	<i>tx. Desenv.</i> (horas)	<i>tx. Desenv.</i> (horas)	<i>tx. Desenv.</i> (dias)	<i>desenv. Obs. (dias)</i> (Sv)		
Rdfb	0,001270	0,002040	0,039723	23,27	25,17	8,18
Rdelta	0,001367	0,002068	0,041217	23,27	24,26	4,26
Rgv	0,001467	0,002338	0,045659	23,27	21,90	-5,88
<i>linhagem</i>	25 °C	30 °C	12 horas (25 °C) e 12 horas (30 °C)		<i>desenv. Esp.</i> (dias)	<i>desvio</i> (%)
	<i>tx. Desenv.</i> (horas)	<i>tx. Desenv.</i> (horas)	<i>tx. Desenv.</i> (dias)	<i>desenv. Obs. (dias)</i> (Sv)		
Rdfb	0,002039	0,002520	0,054709	15,40	18,27	18,69
Rdelta	0,002068	0,002410	0,053770	15,40	18,59	20,76
Rgv	0,002338	0,003037	0,064503	15,40	15,50	0,66
<i>linhagem</i>	30 °C	35 °C	12 horas (30 °C) e 12 horas (35 °C)		<i>desenv. Esp.</i> (dias)	<i>desvio</i> (%)
	<i>tx. Desenv.</i> (horas)	<i>tx. Desenv.</i> (horas)	<i>tx. Desenv.</i> (dias)	<i>desenv. Obs. (dias)</i> (Sv)		
Rdfb	0,002521	0,001469	0,047864	14,65	20,89	42,61
Rdelta	0,002410	0,00139	0,045631	14,65	21,91	49,58
Rgv	0,003037	0,001573	0,055323	14,65	18,08	23,38

Com isto, constatou-se que, em todos os termoperíodos, os desvios entre as linhagens resistentes a inseticida e a linhagem sensível foram positivos. Isso demonstra, mais uma vez, que o desenvolvimento da linhagem sensível é mais rápido que o das linhagens resistentes a inseticidas. Já para a linhagem Rgv, obteve-se um desvio negativo nos dois primeiros termoperíodos e um desvio positivo nos dois últimos

termoperíodos (Figura 17). Isso mostra que para temperaturas mais amenas, a linhagem resistente ao vírus apresenta desenvolvimento mais rápido que a linhagem sensível; porém ocorre o inverso sob temperaturas mais elevadas

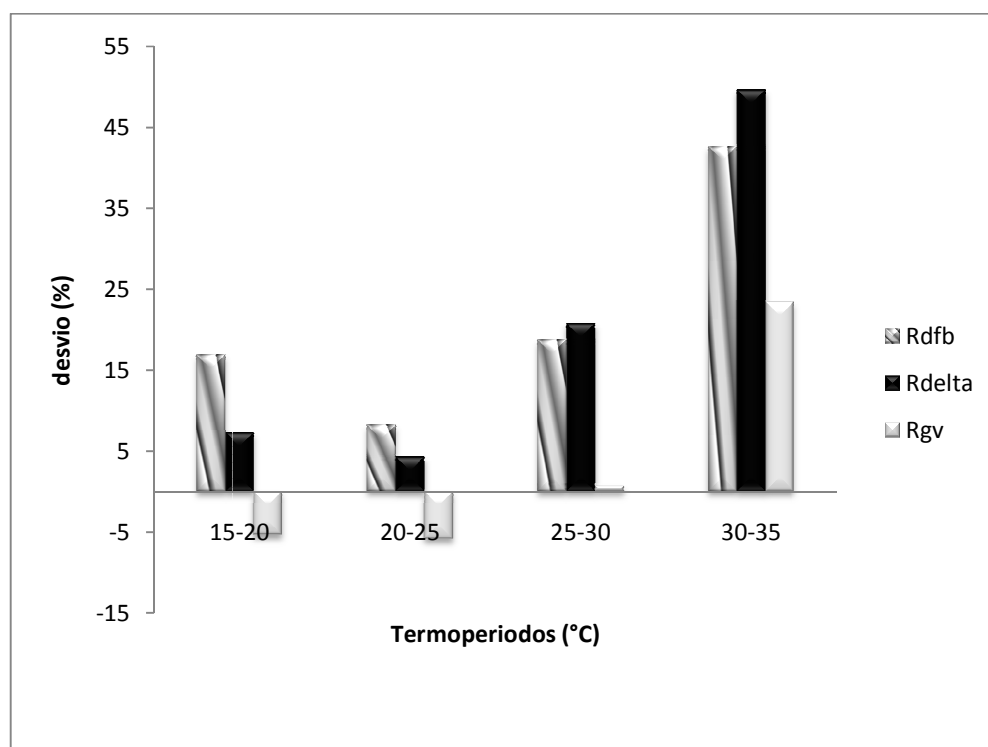


Figura 17. Desvios obtidos comparando-se o período de desenvolvimento observado na linhagem Sv, com o esperado, obtido no modelo curvilíneo para larvas das linhagens resistentes Rdfb, Rdelta e Rgv.

Comparação entre os resultados obtidos para linhagem sensível e os resultados provenientes da literatura.

Analisando-se o efeito do termoperíodo sob larvas de carpocapsa, da população sensível, com resultados obtidos na literatura envolvendo estudos sob temperatura constante, pode-se notar que para Willians & McDonald (1982) e Howell & Never (2000) os valores obtidos da linhagem sensível (Sv) são próximos (Figura 18).

Porém, ao se comparar com dados provenientes de estudos realizados por Butturini et al. (1992) e El Idrissi (1980), observa-se um aumento da taxa de desenvolvimento principalmente nas temperaturas mais elevadas, mostrando então que

o termoperíodo afetou o desenvolvimento de larvas de carpocapsa (população sensível), acelerando-o.

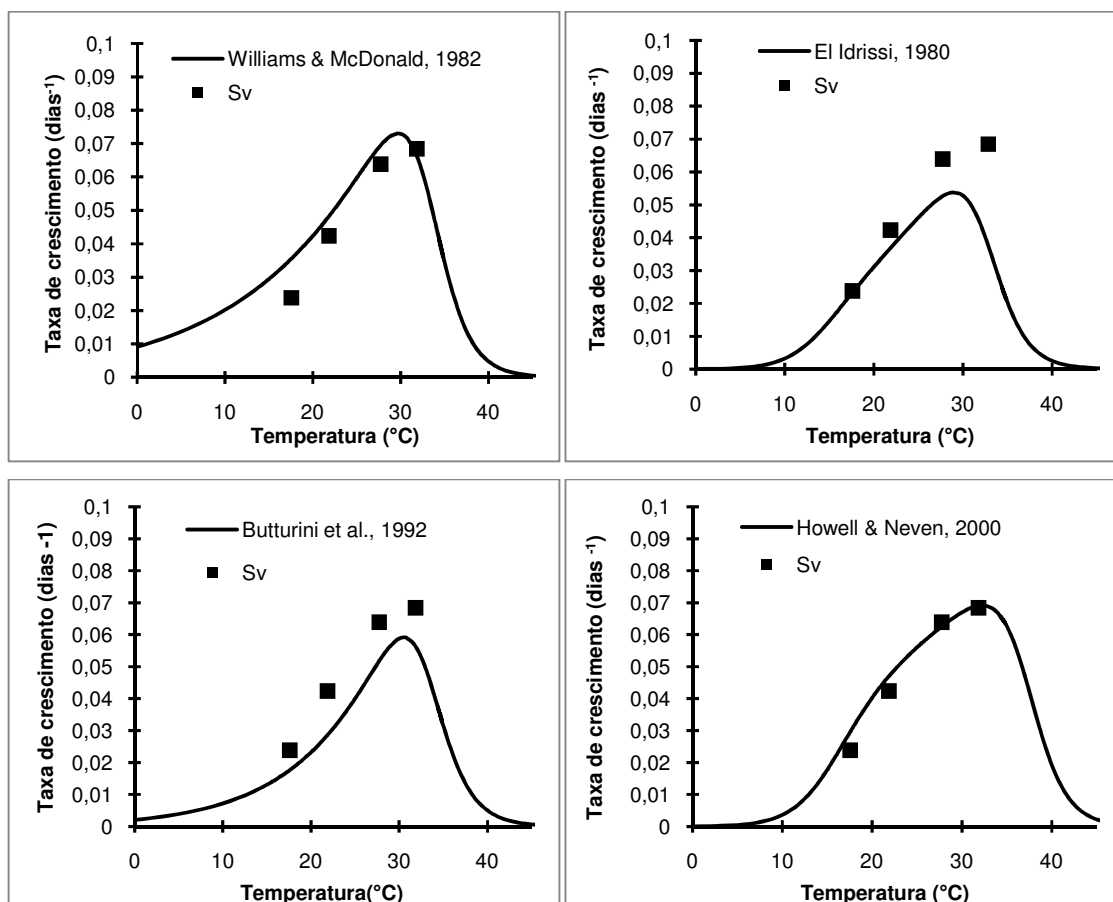


Figura 18. Curvas provenientes do modelo curvilíneo para diferentes autores e os valores obtidos nos diferentes termoperíodos para larvas de carpocapsa, linhagem sensível.

Quando calculou-se o desvio entre o desenvolvimento esperado utilizando o modelo dos ectotérmicos para cada autor com o desenvolvimento observado na linhagem sensível (Figura 19), pode-se constatar que no termoperíodo com temperaturas mais baixas (15-20 $^{\circ}\text{C}$) o desenvolvimento de larvas de carpocapsa, em temperaturas constantes, foi mais rápido que o obtido na literatura. Todavia, com o aumento da temperatura o efeito positivo apareceu para todas as situações estudadas pelos diversos autores, com exceção de Pitcairn et al. (1991), indicando que o

desenvolvimento da linhagem sensível sob efeito de termoperíodo foi mais rápido que os dados obtidos em temperaturas constantes.

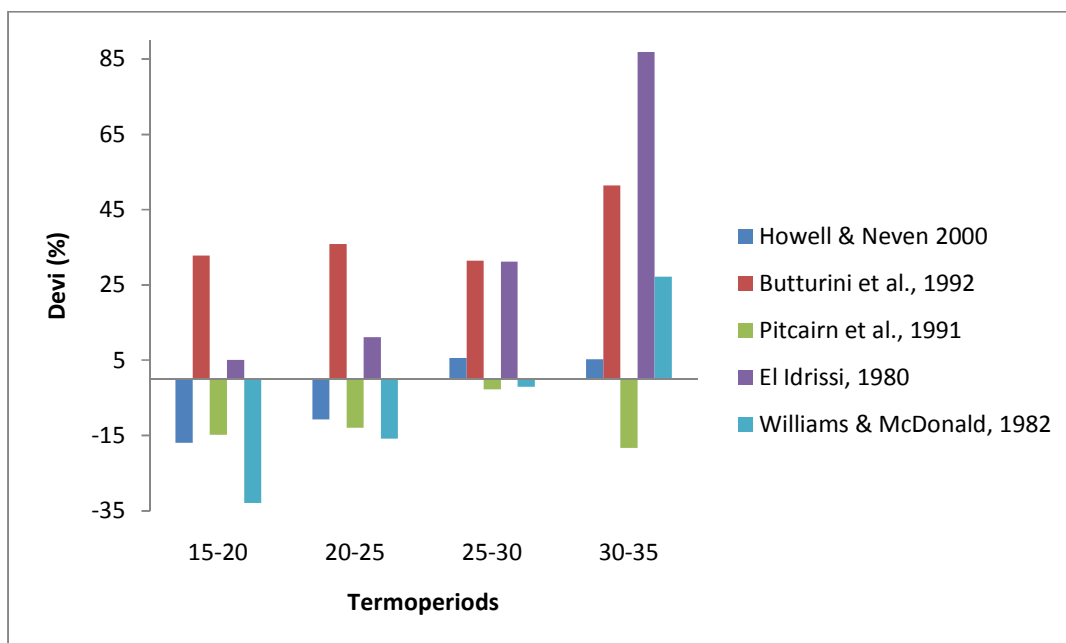


Figura 19. Desvios obtidos comparando-se o período de desenvolvimento observado na linhagem Sv, com o esperado, obtido no modelo curvilinear para diferentes estudos.

4.2.2 Efeito do termoperíodo sobre pupas de carpocapsa

Comparação entre linhagens estudadas

Pode-se notar que, com relação as populações resistentes ao inseticida Rd_{fb}, o desvio, em todos os termoperíodos, foi sempre positivo (Tabela 10). Isto mostra que o período de desenvolvimento esperado pelo modelo curvilinear, para esta linhagem, foi sempre maior que o período de desenvolvimento observado no estudo para a linhagem sensível (Figura 20).

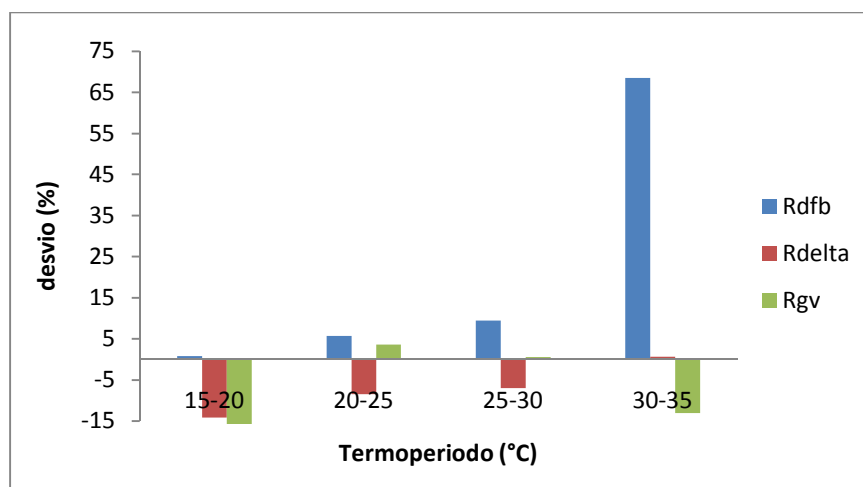


Figura 20. Desvios obtidos comparando-se o período de desenvolvimento observado na linhagem Sv, com o esperado, obtido no modelo curvilinear para as linhagens resistentes Rdfb, Rdelta e Rgv, para o estágio de pupa.

Tabela 10. Taxas de desenvolvimento e desvios (%) obtidos entre o período de desenvolvimento observado e esperado para o estágio de pupa das linhagens de *C. pomonella*, calculados utilizando as curvas de desenvolvimento curvilinear nos diferentes termoperíodos.

linhagem	15 °C	20 °C	12 horas (15 °C) e 12 horas (20 °C)		desenv. Esp. (dias)	desvio (%)
	tx. Desenv. (horas)	tx. Desenv. (horas)	tx. Desenv. (horas)	desenv. Obs. (dias) (Sv)		
Rdfb	0,00091477	0,002251401	0,001596424	26,10	26,32	0,84
Rdelta	0,001023721	0,002693549	0,001596424	26,10	22,41	-14,10
Rgv	0,001861361	0,002480847	0,001596424	26,10	19,19	-26,46
linhagem	20 °C	25 °C	12 horas (20 °C) e 12 horas (25 °C)		desenv. Esp. (dias)	desvio (%)
	tx. Desenv. (horas)	tx. Desenv. (horas)	tx. Desenv. (horas)	desenv. Obs. (dias) (Sv)		
Rdfb	0,002251401	0,00337934	0,00297619	14,00	14,79	5,71
Rdelta	0,002693549	0,003810998	0,00297619	14,00	12,81	-8,48
Rgv	0,002480847	0,003261511	0,00297619	14,00	14,51	3,65
linhagem	25 °C	30 °C	12 horas (25 °C) e 12 horas (30 °C)		desenv. Esp. (dias)	desvio (%)
	tx. Desenv. (horas)	tx. Desenv. (horas)	tx. Desenv. (horas)	desenv. Obs. (dias) (Sv)		
Rdfb	0,00337934	0,003474982	0,003750375	11,11	12,16	9,43
Rdelta	0,003810998	0,004252065	0,003750375	11,11	10,33	-6,97
Rgv	0,003261511	0,004193567	0,003750375	11,11	11,17	0,61
linhagem	30 °C	35 °C	12 horas (30 °C) e 12 horas (35 °C)		desenv. Esp. (dias)	desvio (%)
	tx. Desenv. (horas)	tx. Desenv. (horas)	tx. Desenv. (horas)	desenv. Obs. (dias) (Sv)		
Rdfb	0,003474982	0,001020477	0,003654971	11,40	18,53	68,52
Rdelta	0,004252065	0,003273406	0,003654971	11,40	11,07	0,66
Rgv	0,004193567	0,00451576	0,003654971	11,40	9,56	-13,01

Com relação à linhagem Rdelta, o desenvolvimento de pupas obtido pela equação foi mais rápido nos três primeiros termoperíodos. Quanto à linhagem Rgv, observa-se que nos termoperíodos mais amenos (20-25°C e 25-30°C), o período de desenvolvimento encontrado pela equação foi maior que o da linhagem Sv (14,5 e 11,18 dias contra 14 e 11,11 dias), porém nas temperaturas extremas a linhagem Rgv foi mais rápida (Tabela 10).

Comparação entre os resultados obtidos para linhagem sensível e os resultados provenientes da literatura

Avaliando o efeito do termoperíodo sob a linhagem sensível pode-se notar que para a maioria dos autores as pupas da linhagem sensível apresentaram taxa de desenvolvimento maior que as pupas da linhagem sensível submetidas a temperaturas constantes (Figura 21), principalmente nas temperaturas amenas. Isto somente não foi verificado as pupas do estudo conduzido por Butturini et al. (1992).

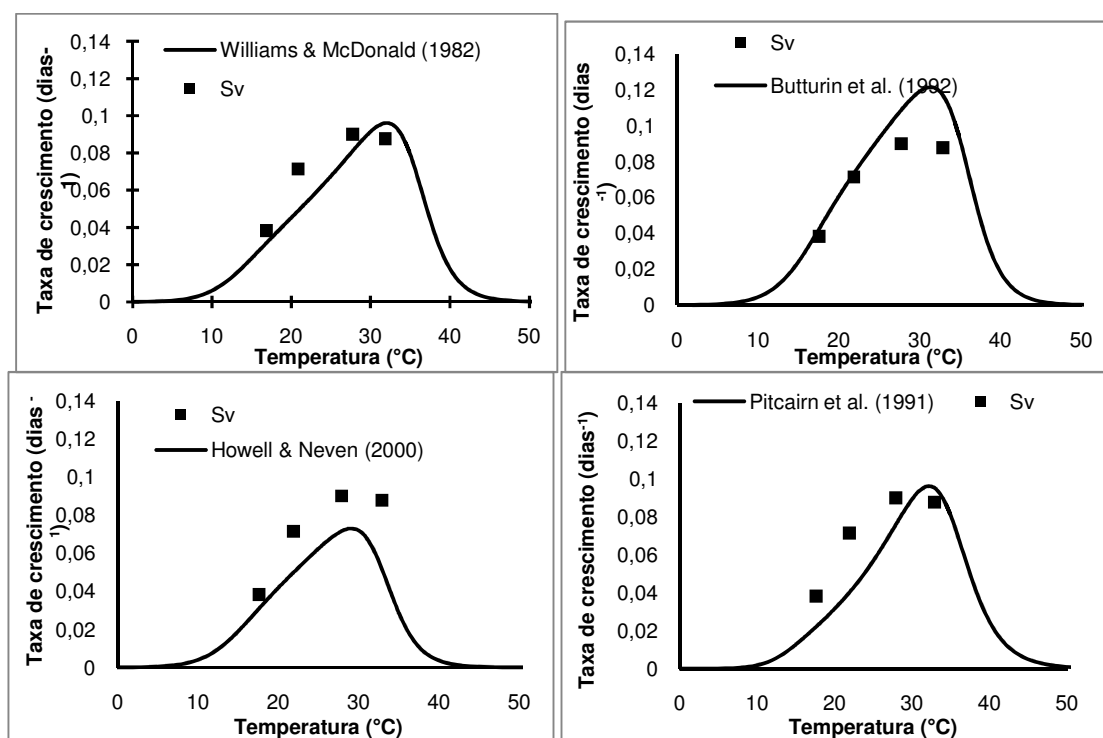


Figura 21. Curvas provenientes do modelo curvilíneo para desenvolvimento de pupas de *C. pomonella* obtido diferentes autores e os valores obtidos nos diferentes termoperíodos para a linhagem sensível.

Quando calculado o desvio entre os resultados obtidos em temperaturas constantes com relação aos dados sob termoperíodos, os dados vem a confirmar o perfil citado acima. Apenas o trabalho de Butturini et al. (1992) é que apresentou desvio negativo, indicando que as pupas estudadas neste trabalho apresentaram menor período de desenvolvimento que as pupas estudadas sob termoperíodo (Figura 22).

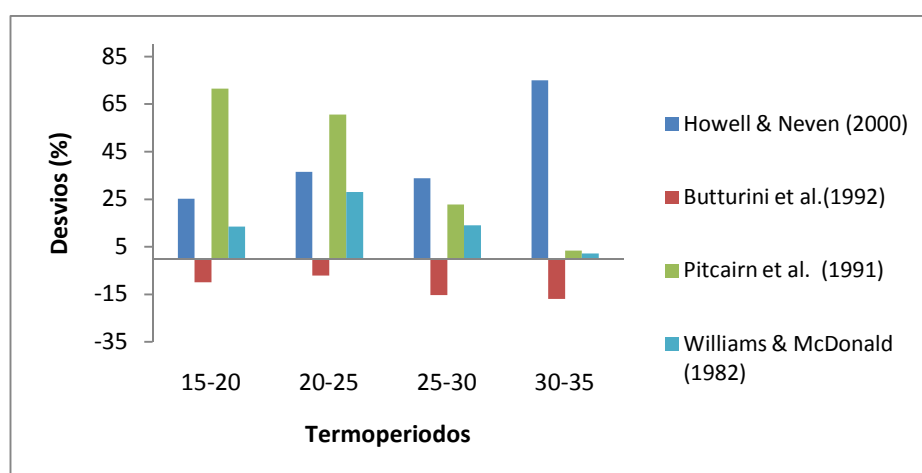


Figura 22. Desvios obtidos comparando-se o período de desenvolvimento observado na linhagem Sv, com o esperado, obtido no modelo curvilinear para diferentes autores.

O fato da flutuação da temperatura acelerar o desenvolvimento das pupas também foi descrito por Liu et al. (1995), que ao observarem os resultados do período de desenvolvimento de pupas do coleóptero *Tribolium confusum* (Jacquelin du Val) e do lepidóptero *Diaphania indica* Saunders, constataram aceleração no desenvolvimento de pupas.

4.2.3 Efeito do termoperíodo sobre estágio imaturo (larva e pupa)

Para se verificar o efeito do termoperíodo sob os estágios imaturos comparou-se os dados obtidos neste estudo com os dados obtidos pelo pesquisador Dr. Benoît Sauphanor (INRA/Avignon) para as linhagens sensível, Rdfb e Rdelta. Pode-se observar que as populações Sv e Rdfb, submetidas ao termoperíodo, apresentaram período de desenvolvimento menor que os submetidos a temperatura constantes nas temperaturas extremas, com desvios de -7.71% e -7.26%, na temperatura de 17,5°C e -14.89% e -29,58% na temperaturas de 32,5°C, respectivamente.

A população Rdelta apresentou período de desenvolvimento em temperaturas constantes maior para as três primeiras temperaturas e menor apenas na temperatura de 32°C. No entanto, o contrário ocorreu nas temperaturas amenas, sendo que todas as linhagens apresentaram período de desenvolvimento menor sob temperaturas constantes.

Estes dados mostram que o termoperíodo tem uma tendência a acelerar o período de desenvolvimento das linhagens nas temperaturas mais extremas, chegando ao desvio máximo em 30%. Um fator a ser considerado é que os dados obtidos em temperaturas constantes foram realizados até a temperatura de 31 °C que não é o ponto de inclinação da curva (o ponto onde a taxa de crescimento do inseto diminui). Com isto não foi possível estabelecer um ajuste curvilinear e, dessa forma, todos os dados foram ajustados por métodos lineares (Figura 23).

As curvas estabelecidas mostram ainda que foi necessário excluir a temperatura de 32,5°C, pois esta iria influenciar a reta, por se tratar do ponto de inclinação. Com isto, através do teste de inclinação das retas de regressão, pode-se observar que as inclinações das retas (a) obtidas nos estudos de termoperíodos, para as três linhagens foram significativamente diferentes das inclinações obtidas nas retas em temperaturas constantes. Ou seja, existe diferença significativa entre as retas de regressão obtidas em estudos realizados em termoperíodos e os realizados em temperaturas constantes (Tabela 11).

Tabela 11. Análise estatística da inclinação da reta de regressão (a) obtida em temperaturas constantes e termoperíodos.

Linhagens	a		Tac
	Termoperíodo	Constante	
Sv	0,00239	0,0018	46,23***
Rdfb	0,002304	0,00179	28,04*
Rdelta	0,002033	0,002	14,4*

Onde: a é a inclinação da reta e Tac é a variável aleatória da lei de Student.

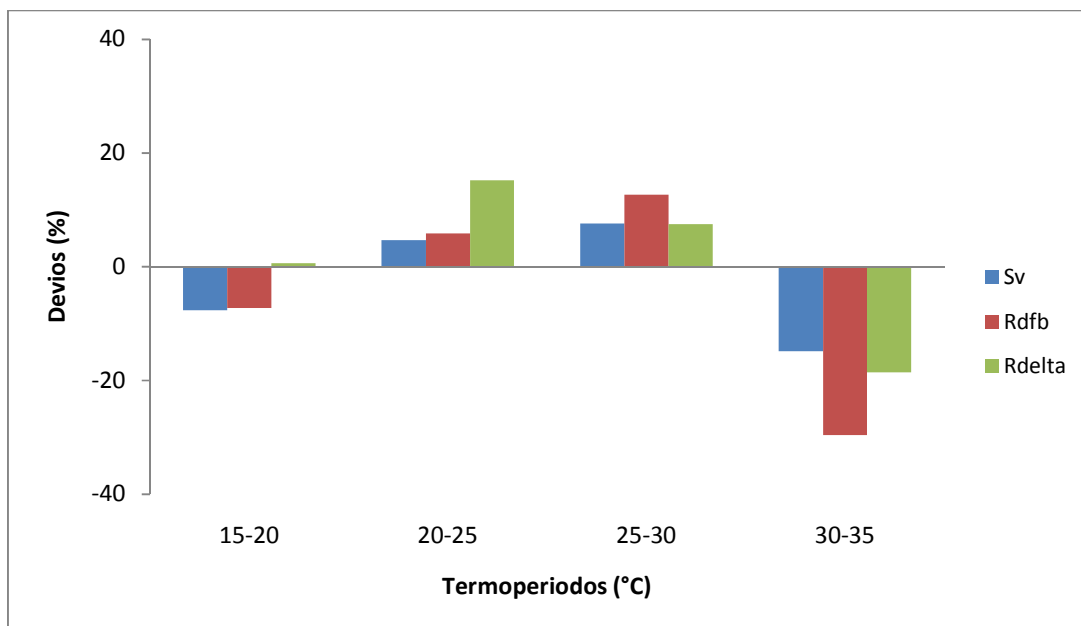


Figura 23. Desvios obtidos comparando-se o período de desenvolvimento observado na linhagem Sv, Rd_fb e Rdelta, com o esperado obtido no modelo linear a temperatura constante.

4.2.4 Efeito do termoperíodo sobre a razão sexual

Ao analisar a Figura 24 se percebe grande diferença na razão sexual obtida nas linhagens submetidas à termoperíodos e aquelas submetidas a temperaturas constantes. A linhagem Sv apresentou número de fêmeas sempre maior que o de machos, nas temperaturas de 17,5°C, 22,5°C e 27,5°C, enquanto que em temperatura constante, nas temperaturas de 22,5°C e 27,5°C, ocorreu o inverso. Somente nas temperaturas extremas é que o valor foi semelhante.

Quanto a linhagem Rd_fb, os valores obtidos foram completamente diferentes, sendo que sob o efeito termoperíodo, em todas as temperaturas o número de fêmeas foi maior. Todavia, quanto ao valor obtido sob temperaturas constantes, o número de fêmeas foi maior apenas nas temperaturas constantes, mas a razão sexual não foi muito inferior a 1.

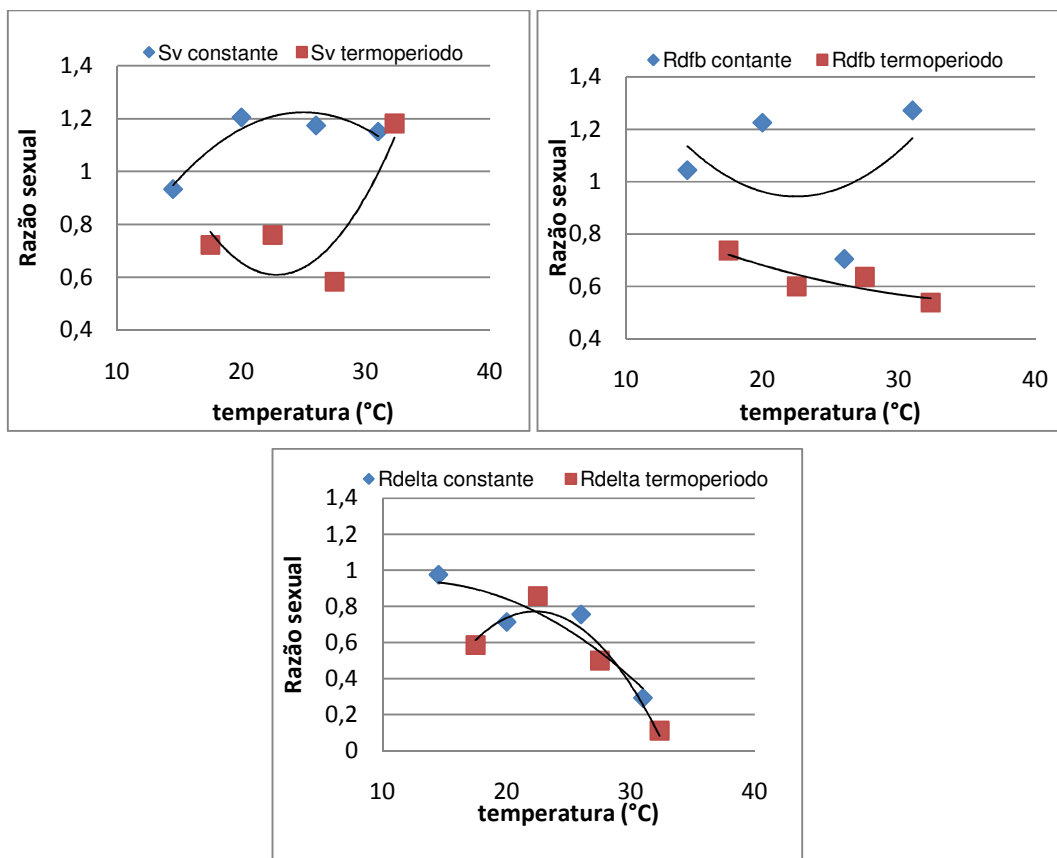


Figura 24. Curvas de tendência da razão sexual de *C. pomonella* obtidas nas linhagens Sv, Rdfb e Rdelta nas diferentes temperaturas.

O fato do número de fêmeas ser sempre maior nas populações submetidas a termoperíodos foi também observado em *Drosophila* sp. por Petavy et al. (2000). Os autores ressaltaram ainda que sob efeito do termoperíodo os insetos machos são mais sensíveis. Logo a tendência é se obter um maior número de fêmeas para a propagação da espécie.

A linhagem Rdelta foi a que apresentou uma tendência semelhante nos dois resultados e nas temperaturas de 22,5°C; 27,5°C e 32,5°C, mostrando que provavelmente, para este parâmetro, não ocorre grande influência do termoperíodo para esta população (Figura 24).

Levando-se em consideração os dois parâmetros avaliados neste estudo, diferença na inclinação da reta e razão sexual, pode-se constatar que a linhagem Rdelta foi a que apresentou maior semelhança, entre os resultados obtidos sob efeito

de termoperíodo e temperatura constante. Assim, a influência do termoperíodo sob estes dois parâmetros foi menor para esta população (Tabela 12).

Tabela 12. Equações da análise de regressão das linhagens Sv, Rdff e Rdelta de *C. pomonella* sob temperaturas constantes e termoperíodos.

Linhagens	Temperaturas	Equações
Sv	constante	$y = -0,0025x^2 + 0,125x - 0,3379$ $R^2 = 0,899$
	termoperíodo	$y = 0,0057x^2 - 0,2623x + 3,6018$ $R^2 = 0,745$
Rdff	constante	$y = 0,0031x^2 - 0,137x + 2,4813$ $R^2 = 0,1653$
	termoperíodo	$y = 0,0004x^2 - 0,0311x + 1,1436$ $R^2 = 0,7704$
Rdelta	constante	$y = -0,0017x^2 + 0,0434x + 0,6684$ $R^2 = 0,842$
	termoperíodo	$y = -0,0069x^2 + 0,3068x - 2,648$ $R^2 = 0,9428$

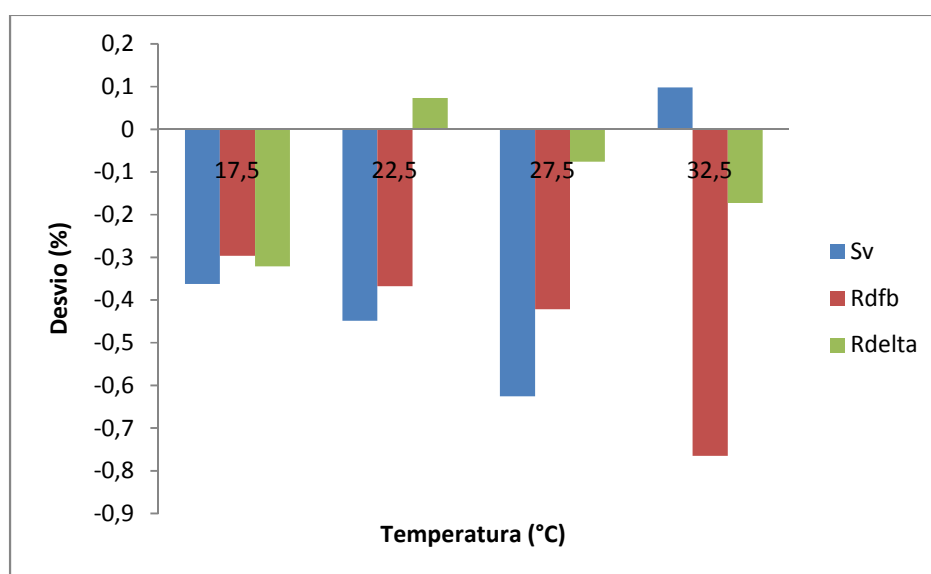


Figura 25. Desvios calculados entre a razão sexual obtida sob efeito de termoperíodo e as esperadas pela curva de tendência proveniente de dados em temperatura constantes.

Ao se calcular os desvios entre a razão sexual obtida nas curvas de tendência (Figura 25), para as linhagens nas temperaturas de 17,5°C; 22,5°C; 27,5°C e 32,5°C,

com os valores obtidos (esperados) nas curvas de tendência providas dos valores em temperaturas constantes (Tabela 04), percebe-se que para a linhagem Rd_{fb} os desvios foram sempre negativos. Isso significa que a razão sexual esperada pela fórmula realizada utilizando os dados obtidos em temperatura constante, foi sempre maior que a obtida sob efeito de termoperíodo. O mesmo ocorreu na linhagem Sv nas três primeiras temperaturas, mudando apenas para a temperatura de 32,5°C. Quanto à linhagem Rd_{delta}, os desvios foram menores, porém negativos para as temperaturas de 17,5°C; 27,5°C e 32,5°C.

4.2.5 Discussão

Estudos sobre o efeito do termoperíodo sob o desenvolvimento dos insetos já vêm sendo feitos há algum tempo. Sabe-se que o termoperíodo exerce um efeito quanto ao ritmo diário e taxa de desenvolvimento dos insetos (BECK, 1983). Ainda, muitas vezes uma temperatura constante, elevada ou muito baixa, pode ocasionar a morte de um inseto; porém isto não ocorre no campo onde a temperatura pode ser alta, mas por um curto período (HOWELL & SCHMIDT, 2002; BEHRENS et al., 1983).

Muitos modelos fenológicos vêm sendo baseados em trabalhos realizados sob temperaturas constantes, para se determinar a temperatura máxima de desenvolvimento, acima da qual, o inseto morre. Segundo Rock & Shaffer (1983) e Howell & Neven (2000), a temperatura máxima de desenvolvimento de *carpocapsa* é de 35°C, quando esta é constante, sendo que, acima desta, o inseto morre. O fato é que ao se trabalhar com a temperatura de 35°C por 12 horas, encontrou-se elevada mortalidade; embora os insetos tivessem continuado a se desenvolver.

Os dados encontrados neste estudo mostraram que o termoperíodo tem uma tendência a acelerar o desenvolvimento de larvas e pupas de *carpocapsa*. Dados obtidos por Hagstrum & Hagstrum (1970), Barfield et al. (1978), Van Houten et al. (1987), Hagstrum & Miliken (1991), Liu et al. (1995) Brakefield & Mazzotta (1995) e Chourdas (2005) corroboram estes resultados. Ainda, pode-se constatar que insetos expostos a flutuações de temperatura apresentam uma razão sexual diferente, principalmente no caso da população sensível, em comparação com insetos

desenvolvidos sob temperaturas constantes. Isso mostra uma tendência de se obter maior número de fêmeas sob efeito de termoperíodo.

Quanto ao teste de diferença entre a inclinação das retas, o ideal é se ter um efetivo igual, em cada temperatura, para que não ocorra uma maior influência da média de uma temperatura com maior efetivo. Para se evitar este efeito, em geral, realiza-se o cálculo com as médias de cada temperatura. Todavia, com isto trabalha-se com número reduzido de amostras, o que coloca em questão a credibilidade dos resultados. O mais indicado neste caso seria repetir-se o mesmo experimento várias vezes de modo a obter mais repetições na mesma temperatura. O problema é que ao se trabalhar com seres vivos, nem sempre pode-se garantir um mesmo efetivo, visto que o índice de mortalidade varia nas diferentes temperaturas (Figura 1). Ainda, os resultados obtidos por Dr. Benoît Sauphanor eram de todo o período imaturo e o ideal é avaliar o efeito do termoperíodo para cada estágio de desenvolvimento.

Apesar desta dificuldade, os dados mostraram claramente uma tendência de aceleração do desenvolvimento de carpocapsa sob termoperíodos. Este fato pode estar ligado ao efeito que o termoperíodo exerce sob o ritmo biológico diário, como na alimentação e conversão de alimentos. Merkel (1977) verificou que a conversão de alimentos de *Gryllus bimaculatus* (De Geer) (Orthoptera) foi maior quando estes foram expostos a termoperíodos. Ainda a flutuação de temperatura pode afetar as ativações enzimáticas (iniciar/cessar), que acarreta num efeito direto sob o desenvolvimento do inseto (BECK, 1983).

Porém, não se pode ignorar que muitos outros fatores podem influenciar estes resultados. Diferenças como o tipo de alimentação utilizado nos estudos é um exemplo. De todos os trabalhos analisados neste estudo, o único que utilizou dieta artificial foi aquele conduzido por El Idrissi (1980). Logo a comparação entre os dados deste trabalho e os dados do autor é que mostram melhor a avaliação dos resultados. Porém, esses autores não obtiveram resultados com relação ao estágio de pupa.

Pode-se esperar também, que espécies apresentem diferentes resultados frente ao termoperíodo e muitas têm seu desenvolvimento acelerado em determinados termoperíodos e diminuído em outros. Asou et al. (2006) constataram uma aceleração no crescimento de larvas *Narathura bazalus* (Hewitson) (Lepidoptera), sob efeito de

termoperíodo apenas sob temperaturas mais baixas. Ainda, não se pode ignorar que o efeito do termoperíodo pode variar de espécie para espécie, de estágio de desenvolvimento, população e o tempo que o inseto foi exposto a um determinado termoperíodo (HOWELL & SCHMIDT, 2002 e ASOU et al., 2006).

Outro fator a ser avaliado é o efeito da amplitude de termoperíodo ao qual o inseto foi submetido. Segundo Hagstrum & Miliken (1991) e Brakefield & Mazzotta (1995) com o aumento da amplitude do termoperíodo, o período de desenvolvimento é menor e, portanto, há aceleração do desenvolvimento.

4.3 Comparação entre os diferentes modelos fenológicos

4.3.1 Comparação entre os métodos para o estágio larval

Conforme pode-se observar na Figura 26, a reta apresentou um melhor ajuste aos pontos observados no método linear utilizando 3 temperaturas. Todavia, quando considera-se 4 temperaturas, a reta se desloca para a esquerda, o que resulta em um desvio positivo nas temperaturas de 17,5°C e 32,5°C, pois os pontos observados estão abaixo da reta. Ainda, nota-se um desvio positivo na temperatura de 27,5°C, onde o ponto observado se situa acima da reta traçada.

Pode-se notar na Figura 27 que para todas as linhagens os maiores valores ocorreram no método linear utilizando 4 temperaturas (-0,03 menor desvios e 0,06 maior desvio [dias -1]), enquanto que no método linear utilizando 3 temperaturas e no curvilinear o menor desvio foi de 0,0001 (dias -1) e o maior de 0,003 (dias -1), nas temperaturas de 17,5°C; 22,5°C e 27,5°C. Ainda, em todos os casos pode-se perceber que os desvios são maiores nas temperaturas mais elevadas (27,5°C e 32,5°C) e menores para as temperaturas amenas (17,5 e 22,5°C).

No caso específico do método 3T, constata-se que nas temperaturas de 17,5°C; 22,5°C e 27,5°C os desvios são muito baixos. Todavia, quando se compara a taxa de crescimento predita por este método com a taxa observada na temperatura de 32,5°C, o desvio é o maior encontrado em todas as linhagens (Figura 27). Já para o método 4T, os maiores desvios foram observados nas a temperaturas de 27,5°C e 32,5°C,

provavelmente devido ao fato de se aproximar do ponto de declinação do período de desenvolvimento de larvas deste inseto (“j” invertido).

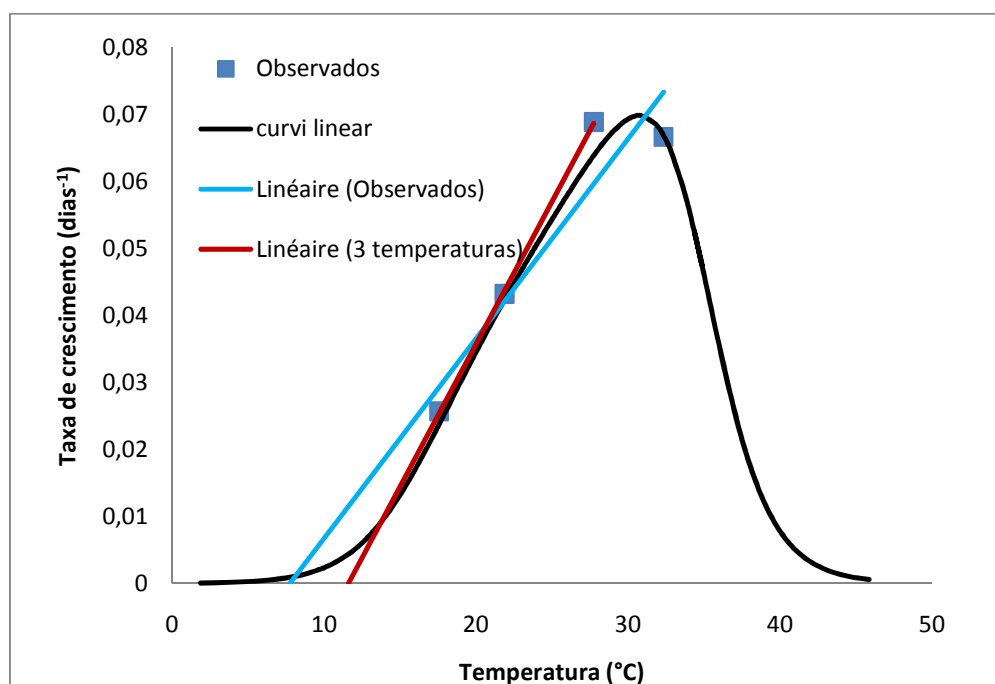


Figura 26. Curvas lineares (3 e 4 temperaturas) e curvilínea da linhagem RGV.

Na Tabela 13, pode-se observar que para as larvas da linhagem Sv, tanto a reta de regressão proveniente de três temperaturas como a proveniente de 4 temperaturas foram significativas ($p < 0,05$), indicando que a reta traçada é apropriada para descrever os pontos observados. Para as larvas das linhagens resistentes a inseticidas (Rdfb e Rdelta), o teste foi significativo apenas para as retas traçadas com 3 temperaturas, com coeficientes de regressão (R^2) de 0,999 e 0,9978. Ou seja, a reta da regressão proveniente de 4 temperaturas não representa os dados observados no experimento. Quanto à linhagem Rgv, nenhuma das retas foram significativas ($p > 0,05$), e apresentaram coeficiente de determinação mais baixo de 0,9768 e 0,881, indicando que as retas de regressão utilizadas não são a forma mais apropriada de se demonstrar a relação taxa de crescimento:temperatura.

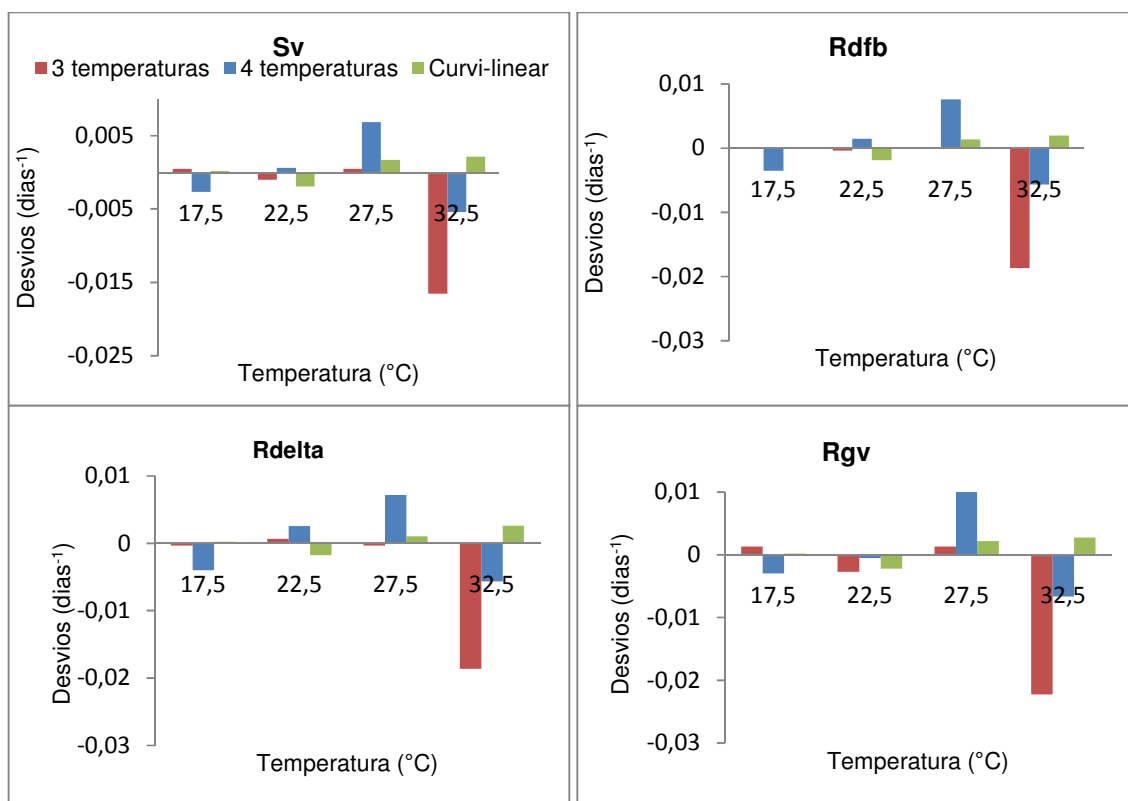


Figura 27. Desvios (dias⁻¹) entre a taxa de crescimento observadas e preditas nos diferentes métodos (3T, 4T e curvilíneo), para o estágio larval as linhagens Sv, Rdff, Rdelta e Rgv de *C. pomonella*.

O problema é que não se pode simplesmente descartar os valores observados nas temperaturas extremas e, neste caso, quando são consideradas, como demonstrado na Figura 31, os desvios tornam-se maiores. Ainda, quando estes modelos no campo são utilizados no campo, temperaturas extremas invariavelmente ocorrerão. Dessa forma, é interessante avaliar se existe alguma diferença significativa entre os valores observados e os preditos nos modelos, considerando também o ponto extremo de 32,5 °C.

Com estes cálculos pode-se constatar na Tabela 14 que a linhagem Sv foi a única que não apresentou diferenças significativas em nenhum método, indicando que, independente do método, a curva obtida explica bem a relação entre os valores observados e preditos, com consequente alto valor do coeficiente de determinação. Porém, existe uma diferença quanto ao grau de significância do teste, sendo o que o

método curvilíneo foi mais representativo, pois apresentou significância de 0,003, ou seja existe uma chance maior de 99% do valor R^2 calculado ser realmente representativo. Para os métodos lineares, mesmo tendo-se obtido elevado coeficiente de determinação (0,9346), o nível de significância desta reta ser representativa é reduzido para 95%.

Tabela 13. Análise de variância do R^2 das retas de regressão provenientes, para o estágio de larva, do método linear 3T e 4T.

Linhages	Métodos	a	b	R^2	F	GL	p
Sv	3T	0,0041	-0,0480	0,9964	555,99	1,1	0,0267
	4T	0,0031	-0,0281	0,9083	30,724	1,2	0,031
Rdfb	3T	0,0036	-0,0426	0,999	2877,34	1,1	0,0119
	4T	0,0026	-0,0206	0,8325	15,9	1,2	0,0575
Rdelta	3T	0,0034	-0,0364	0,9978	927,96	1,1	0,0209
	4T	0,0022	-0,0120	0,78225	11,778	1,2	0,0754
Rgv	3T	0,0043	-0,0512	0,9768	85,04	1,1	0,069
	4T	0,0030	-0,0231	0,881	14,33	1,2	0,0633

Quanto às linhagens Rdfb, Rdelta e Rgv, todas apresentaram resultados significativos nos métodos curvilineares, o que significa que o R^2 calculado é realmente significativo e que a reta de regressão proveniente dos dados observados e preditos é acurada. O ajuste do modelo permite explicar de forma bastante precisa a reação entre temperatura e desenvolvimento, com coeficientes de regressão bastante elevados (0,9931; 0,9889 e 0,9926). Embora nos métodos lineares relações também serem altas, conforme demonstrados pelos coeficientes de regressão (0,8826; 0,8485 e 0,8718), o ajuste não foi significativo (Tabela 14).

É importante lembrar que o método de graus dia (método linear) considera a temperatura ótima (T_o) de 32°C e a temperatura máxima letal de 35°C, logo a taxa de crescimento obtida a 32°C será considerada a mesma nas temperaturas entre 32°C e 35°C. Ainda os valores de temperatura base (T_b) utilizados nos cálculos foram os encontrados nos modelos deste estudo (item 4.1).

Tabela 14. Análise de variância: teste de significância do R^2 das retas de regressão provenientes, dos valores observados e preditos em cada método, para o estágio larval.

Linhagens	Métodos	R	R^2	F	GL	p
Sv	3T	0,9967	0,9346	28,57	1,2	0,033 *
	4T	0,9967	0,9345	28,57	1,2	0,033*
	Curvilinear	0,9973	0,9945	373.99	1,2	0,003**
Rdfb	3T	0,9394	0,8826	15.04	1,2	0,060 NS
	4T	0,9394	0,8826	15.04	1,2	0,060 NS
	Curvilinear	0,9965	0,9931	286.80	1,2	0,003**
Rdelta	3T	0,9211	0,8485	11.20	1,2	0,079NS
	4T	0,9211	0,8485	11.20	1,2	0,079NS
	Curvilinear	0,9944	0,9889	177.24	1,2	0,006**
Rgv	3T	0,9337	0,8718	13.60	1,2	0,066NS
	4T	0,9337	0,8718	13.60	1,2	0,066NS
	Curvilinear	0,9963	0,9926	268,58	1,2	0,004**

Onde: R é o índice de correlação e R^2 é o coeficiente de determinação.

Na linhagem Sv, sob temperatura constante de 10°C, a diferença encontrada entre o modelo linear 3T e o modelo linear 4T foi de 309 dias. A diferença encontrada entre o modelo 3T e o modelo curvilinear na mesma temperatura foi de -423 dias, enquanto nos modelos 4T e curvilinear a diferença foi de 113,8 dias, para a linhagem sensível (Tabela 15). Todas as linhagens apresentaram menor diferença sob temperaturas de 24°C e 29°C. Porém, na temperatura de 34°C, as diferenças passaram a ser maiores, principalmente entre os modelos lineares e o curvilinear, com -5,8 dias (3T/curvilinear) e - 4 dias (4T/curvilinear) (Tabela 15).

O mesmo fato ocorreu para a linhagem Rgv, na qual as maiores diferenças foram encontradas na temperatura de 10°C, com 148,5 dias entre os métodos lineares, - 304 dias entre o método linear 3T e o curvilinear e -155.7 dias entre os métodos 4T e curvilinear, e a 34°C nos métodos 3T e 4T contra o método curvilinear (-26,5 dias). A temperatura que apresentou menores diferenças foi a de 24°C com 1,7 dias, no 3T/4T; - 0,4 dias no 3T/curvilinear e 1,3 dias 4T/ curvilinear (Tabela 16).

Tabela 15. Diferença (dias) entre o período de desenvolvimento de larvas de *C. pomonella* (linhagem Sv) previsto nos modelos lineares 3T (17,5°C, 22,5°C e 27,5°C) e 4T (17,5°C, 22,5°C, 27,5°C e 32,5°C) e o curvilíneo, seguindo a temperatura máxima e base estipulada.

Temperatura (°C)	modelo linear		modelo curvilíneo	diferença (dias)		
	3T	4T				
	Tb = 11,59 To = 32°C	Tb = 7,74 To = 32°C		3T/4T	3T/curvi	4T/curvi
10	0,0	309,2	423,0	309,2	-423,0	-113,8
15	69,3	53,0	75,4	-16,4	-6,1	-22,5
24	19,8	21,3	19,7	1,4	0,1	1,5
29	14,2	15,9	14,8	1,7	-0,6	1,1
34	12,1	13,9	17,9	0,0	-5,8	-4,0

Tabela 16. Diferença (dias) entre o período de desenvolvimento de larvas de *C. pomonella* (linhagem Rgv) previsto nos modelos lineares 3T (17,5°C, 22,5°C e 27,5°C) e 4T (17,5°C, 22,5°C, 27,5°C e 32,5°C) e o curvilíneo, seguindo a temperatura máxima e base estipulada.

Temperatura (°C)	modelo linear		modelo curvilíneo	diferença (dias)		
	3T	4T				
	Tb = 11,59 To = 32°C	Tb = 7,74 To = 32°C		3T/4T	3T/curvi	4T/curvi
10	0,0	148,5	304,2	148,5	-304,2	-155,7
15	69,0	46,2	66,1	-22,8	2,9	-19,9
24	18,9	20,6	19,3	1,7	-0,4	1,3
29	13,5	15,8	14,0	2,3	-0,5	1,8
34	11,5	13,8	20,4	0,8	-8,9	-6,6

Com isto, percebe-se que a grande diferença entre os métodos ocorre nas temperaturas extremas. No extremo com temperatura mais elevada, isto ocorre, como já foi explicado, pelo fato que o método linear de graus dia parte do pressuposto que a taxa de crescimento em todas as temperaturas acima da temperatura ótima (32°C) será constante (UC IRP Online). Ou seja, se o inseto está a 34°C ele terá a mesma taxa de crescimento se ele estivesse a 32°C.

Já o modelo curvilíneo estabelece que após a temperatura ótima, a taxa de crescimento começa a diminuir (SCHOOLFIELD et al. 1981). Logo os desvios, nas

temperaturas mais elevada que 32°C serão negativos, pois o tempo previsto no modelo curvilinear será sempre maior que o previsto nos modelos lineares.

No caso dos extremos sob temperaturas mais baixas o processo é semelhante. Isto ocorre devido ao fato que nos modelos lineares a taxa de crescimento é nula toda vez que a temperatura está abaixo da temperatura base (Tabela 15, para o 3T) e que nos modelos curvilineares isto não ocorre pois estes possuem a temperatura base muito baixa. Então o inseto continua a ser desenvolver, mesmo que lentamente, e, portanto, os desvios passam a ser negativos.

4.3.2 Comparação entre os métodos para o estágio de pupa

Novamente utilizou-se um exemplo (Sv) das curvas e retas obtidas para o estágio de pupa nos diferentes métodos, para se visualizar as distâncias entre os pontos observados e os obtidos nos diferentes métodos (Figura 28). Observando-se a Figura 28, pode-se perceber novamente que também para este estágio, a curva traçada pelo método curvilinear é a que apresenta menor distância em relação aos pontos observados, assim como o método linear 3T, descartando-se a temperatura de 32,5°C.

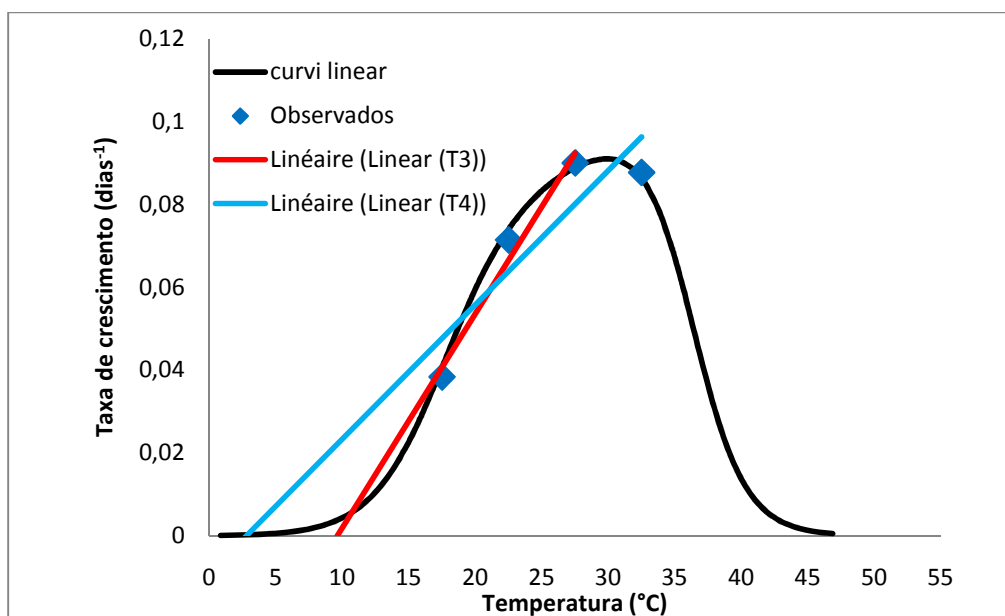


Figura 28. Curvas lineares (3 e 4 temperaturas) e curvilinear para expressar a relação entre temperatura e taxa de desenvolvimento de pupas da linhagem Sv de *C. pomonella*.

Entre os métodos testados, o que apresentou as maiores diferenças com o valor observado (taxa de crescimento) neste estudo foi o método linear considerando apenas as três primeiras temperaturas.

De todas as linhagens, a que apresentou maiores desvios, neste método, foi a Rdfb, com desvios de $-0,013$; $0,0086$; $0,023$ e $-0,019$ (dias^{-1}) (4T) para as temperaturas de $17,5^{\circ}\text{C}$; $22,5^{\circ}\text{C}$; $27,5^{\circ}\text{C}$ e $32,5^{\circ}\text{C}$, respectivamente (Figura 29).

A linhagem Rgv foi a que apresentou menores desvios. Se for considerado apenas as três primeiras temperaturas o método linear 3T e o curvilíneo foram os que se mostraram mais adequados com os valores reais apresentando baixo desvio em todas as populações. Todavia, ao se considerar as 4 temperaturas nota-se que o valor do desvio aumenta. Isso mostra mais uma vez que de modo similar às larvas, o método linear que descarta a temperatura extrema máxima se torna inadequado para previsão dos resultados nestas temperaturas (Figura 29).

Ao se fazer a análise de variância R^2 nas retas provenientes dos modelos lineares (Tabela 17) constatou-se que para as populações Sv, Rdfb e Rdelta tanto a reta de regressão calculada em 4 temperaturas como a calculada utilizando 3 temperaturas não foram significativas. Isso mostra que nenhuma destas retas foram adequadas para representar os pontos observados. Somente para linhagem Rgv é que os ajustes foram significativos, ou seja, as duas retas foram adequadas para representar os valores observados. Mais uma vez se depara com o problema do descarte das temperaturas extremas

Tabela 17. Resultados da análise de variância do R^2 das retas de regressão provenientes, para o estágio de pupa, do método linear 3T e 4T

Linhagens	métodos	a	b	R^2	F	GL	p
Sv	3 temp	0,0047	-0,0389	0,892	17,43	1,1	0,150
	4 temp	0,0032	-0,0086	0,734	9,32	1,2	0,093
Rdfb	3 temp	0,0051	-0,0496	0,971	67,10	1,1	0,077
	4 temp	0,0019	0,0161	0,048	86,32	1,2	0,450
Rdelta	3 temp	0,0054	-0,0467	0,910	21,81	1,1	0,130
	4 temp	0,0039	-0,0156	0,790	12,60	1,2	0,071
Rgv	3 temp	0,0040	-0,0186	0,992	239,64	1,1	0,041
	4 temp	0,0041	-0,0215	0,996	764,68	1,2	0,001

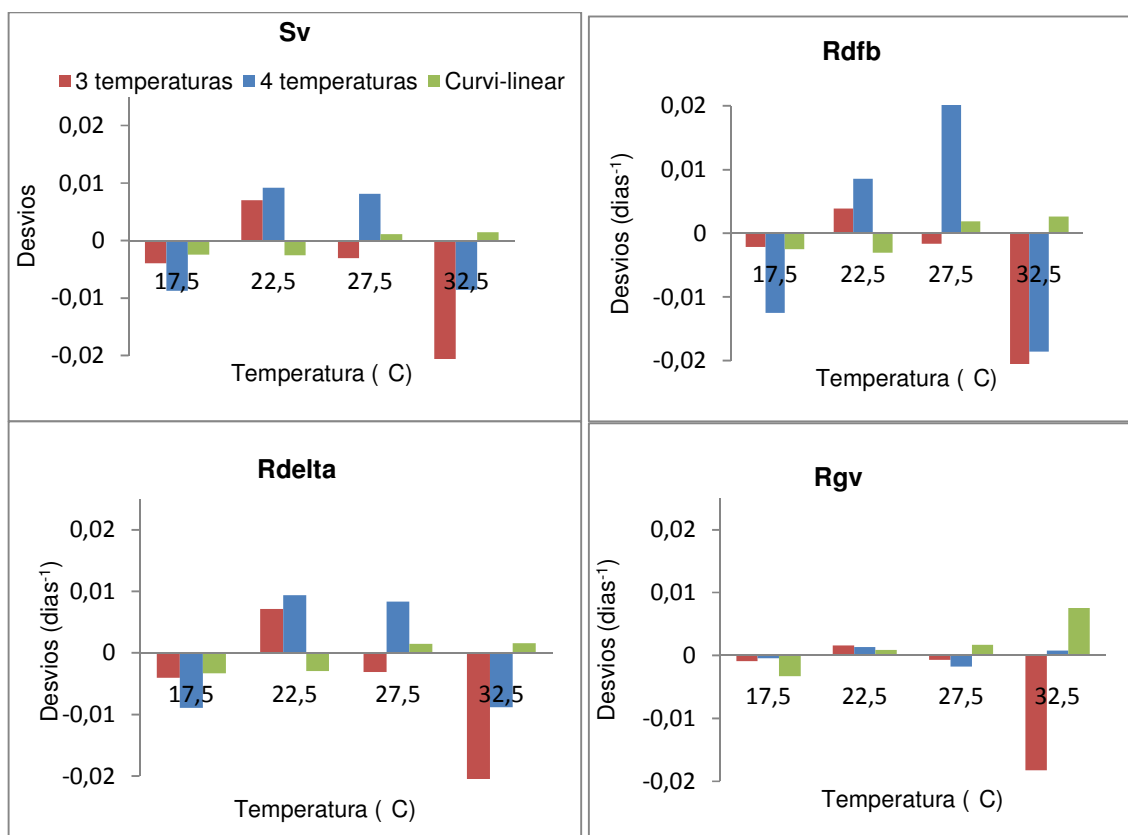


Figura 29. Desvios (dias⁻¹) entre as taxas de crescimento observadas e previstas nos diferentes métodos (3T, 4T e curvilíneo), para o estágio pupal, das linhagens Sv, Rdffb, Rdelta e Rgv de *C. pomonella*

As linhagens Sv e Rdelta apresentaram resultados semelhantes, com R^2 elevados em todos os métodos (0,8234 e 0,9965 para Sv e 0,863 e 0,9859 para Rdelta). Todavia, quanto à significância destes dados, apenas o R^2 resultante do método curvilíneo foi significativo ($p < 0,002$), enquanto, apesar dos métodos lineares apresentaram coeficiente de determinação (R^2) elevado, não foram significativos. Com isso, a relação entre os valores preditos e observados não é tão alta neste método (Tabela 18).

Para a linhagem Rdffb, os métodos lineares tiveram coeficientes de determinação bem mais baixos (0,3015) e não significativos ($p = 0,45$), enquanto que o método curvilíneo apresentou coeficiente de determinação de (0,9859) significativo ($p = 0,007$),

mostrando que a correlação entre os valores preditos e observados são bem explicados neste método (Tabela 18).

Por último, a linhagem Rgv que demonstrou resultados diferentes das outras linhagens, uma vez que obtiveram-se coeficientes de regressão elevados (0,9101 e 99,72) e significativos ($p = 0,046$ e $0,001$), em todos os métodos. No entanto, deve-se ressaltar que apesar dos resultados terem sido significativos, tem-se uma grande diferença na confiabilidade destes dados, pois o valor de p calculado no método curvilinear é bem menor que o calculado no linear.

Tabela 18. Resultados da análise de variância: teste de significância do R^2 das retas de regressão provenientes dos valores observados e preditos em cada método, para o estágio de pupa.

Linhagens	Métodos	R	R^2	F	GL	p
Sv	3T	0,9074	0,8234	9,32	1,2	0,09
	4T	0,9074	0,8234	9,32	1,2	0,09
	Curvilinear	0,9983	0,9965	575,33	1,2	0,002
Rdfb	3T	0,5491	0,3015	0,86	1,2	0,45
	4T	0,5491	0,3015	0,86	1,2	0,45
	Curvilinear	0,9929	0,9859	139,79	1,2	0,007
Rdelta	3T	0,9290	0,863	12,60	1,2	0,07
	4T	0,9290	0,863	12,60	1,2	0,07
	Curvilinear	0,9986	0,9973	735,68	1,2	0,001
Rgv	3T	0,9540	0,9101	20,26	1,2	0,046
	4T	0,9540	0,9101	20,26	1,2	0,046
	Curvilinear	0,9956	0,9972	709,89	1,2	0,001

Quando se calculou o tempo total de desenvolvimento, sob temperaturas constantes, para os três métodos e obtiveram-se os desvios (dias) entre os diferentes resultados, notou-se que as maiores diferenças foram para a linhagem Sv, nas temperaturas de 10°C, 15°C e 24°C, sendo que a temperatura com maiores desvios foi a de 10°C com 41,84; -241 e -199,16 dias (3T/4T, 3T/curvilinear e 4T/ curvilinear, respectivamente). Os menores valores foram observados para a temperatura de 29°C, com -1,83 (3T/4T); 2,47 (3T/ curvilinear) e 0,65 dias (4T/ curvilinear) (Tabela19).

Para a população Rgv, os desvios encontrados para o estágio de pupa não foram tão importantes, principalmente para as temperaturas de 24°C, 29°C e 34°C. Os desvios mais altos encontrados foram na temperatura de 10°C, com 33,33 e 34,38 dias para 3T/ curvilinear e 4T/ curvilinear, respectivamente (Tabela 20).

Tabela 19. Diferença (dias) entre o período de desenvolvimento de pupas de *C. pomonella* (linhagem Sv) previsto nos modelos lineares 3T (17,5°C, 22,5°C e 27,5°C) e 4T (17,5°C, 22,5°C, 27,5°C e 32,5°C) e o curvilinear, seguindo a temperatura máxima e base estipulada.

temperatura	modelo linear		modelo curvilinear	diferença (dias)		
	3T	4T				
	Tb = 11,60 To = 32°C	Tb = 2,6 To = 32°C		3T/4T	3T/curvi	4T/curvi
10	0,00	41,84	241,00	41,84	-241,00	-199,16
15	69,02	24,92	45,78	-44,10	23,24	-20,86
24	18,95	14,42	12,56	-4,53	-28,83	-33,36
29	13,51	11,69	11,04	-1,82	2,47	0,65
34	11,52	10,49	12,80	-1,03	-1,28	-2,31

Tabela 20. Diferença (dias) entre o período de desenvolvimento de pupas de *C. pomonella* (linhagem Rgv) previsto nos modelos lineares 3T (17,5°C, 22,5°C e 27,5°C) e 4T (17,5°C, 22,5°C, 27,5°C e 32,5°C) e o curvilinear, seguindo a temperatura máxima e base

Temperatura	modelo linear		modelo curvilinear	diferença (dias)		
	3T	4T				
	Tb = 6,34 To = 32°C	Tb = 6,50 To = 32°C		3T/4T	3T/curvi	4T/curvi
10	64,18	66,23	30,85	2,05	33,33	34,38
15	27,05	27,24	22,39	0,19	4,66	4,85
24	13,25	13,23	13,48	-0,02	-0,23	-0,25
29	10,33	10,29	10,4	-0,04	-0,07	-0,11
34	9,12	9,08	8,99	-0,04	0,13	0,09

4.3.3 Simulação com temperaturas reais de campo

Suíça - Conthey

Na simulação realizada com os dados meteorológicos da Suíça, partiu-se do pressuposto que as primeiras posturas ocorrem na primeira quinzena de maio e que este inseto pode ter até duas gerações por ano. Na primeira geração os dias calculados para o completo desenvolvimento foi semelhante para todos os modelos, independentemente da flutuação ou não da temperatura (Tabela 20). O desenvolvimento de ovos a adulto foi de aproximadamente 64 dias. Somente o modelo linear de Kürht et al. (2006b) é que resultou em um aumento do período de desenvolvimento para 69,3 dias.

Na segunda geração as temperaturas são mais elevadas (Figura 30) e, conseqüentemente, obteve-se uma maior diferença entre o tempo de duração do desenvolvimento nos modelos baseados no efeito do termoperíodo. Os modelos curvilíneos apresentaram valores de 67,2 dias enquanto que os modelos lineares resultaram em 58,2 dias (3T) e 56,6 dias (4T). Não ocorreu muita diferença nos valores obtidos na primeira e segunda gerações nos modelos sob temperaturas constantes (Tabela 21).

Tabela 21. Período de desenvolvimento de carpocapsa na Suíça, nos diferentes modelos e diferentes condições de regimes de temperatura.

Geração	Estágio	Termoperíodo			Temperatura constante	
		curvilíneo	linear	linear	curvilíneo	Linear
			3T	4T		
1ª.	ovo	14,4	12,8	12,8	10,1	16,3
	larva	34,6	34,6	34,1	36,5	34,4
	pupa	15,7	15,5	16,1	17,8	17,6
	total	64,7	63,9	64	64,4	69,3
2ª.	ovo	10,5	6,4	6,4	5,1	6,4
	larva	32,5	29,1	29,1	29,9	33,7
	pupa	24,2	22,7	21,1	28,3	29,4
	Total	67,2	58,2	56,6	63,3	69,5

Ao se calcular os desvios entre os modelos sob efeito de termoperíodos mais uma vez pode-se perceber que os maiores valores ocorreram na segunda geração (Figura 32) e principalmente entre os modelos lineares e o curvilíneo. De acordo com os métodos lineares, os adultos da segunda geração devem emergir 10 dias do que o previsto com o método curvilíneo. Assim, a previsão dos modelos lineares é que entre o dia 10 e 15 de setembro os primeiros adultos devem emergir, enquanto que, para o modelo curvilíneo, a emergência ocorre apenas próximos ao dia 20 de setembro (Figura 31)

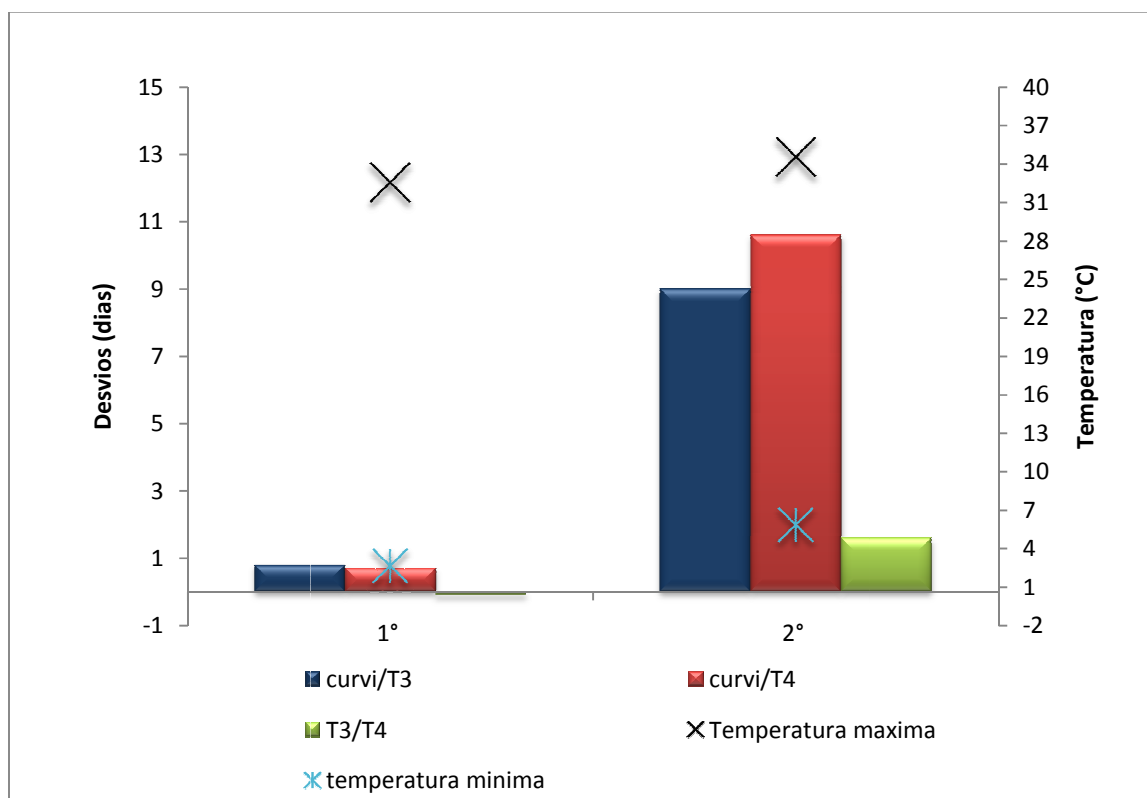


Figura 30. Desvios no período de desenvolvimento do estágio imaturo de carpocapsa, obtidos entre os métodos lineares 3T e 4T e o curvilíneo (termoperíodos), nas diferentes gerações, para a Suíça.

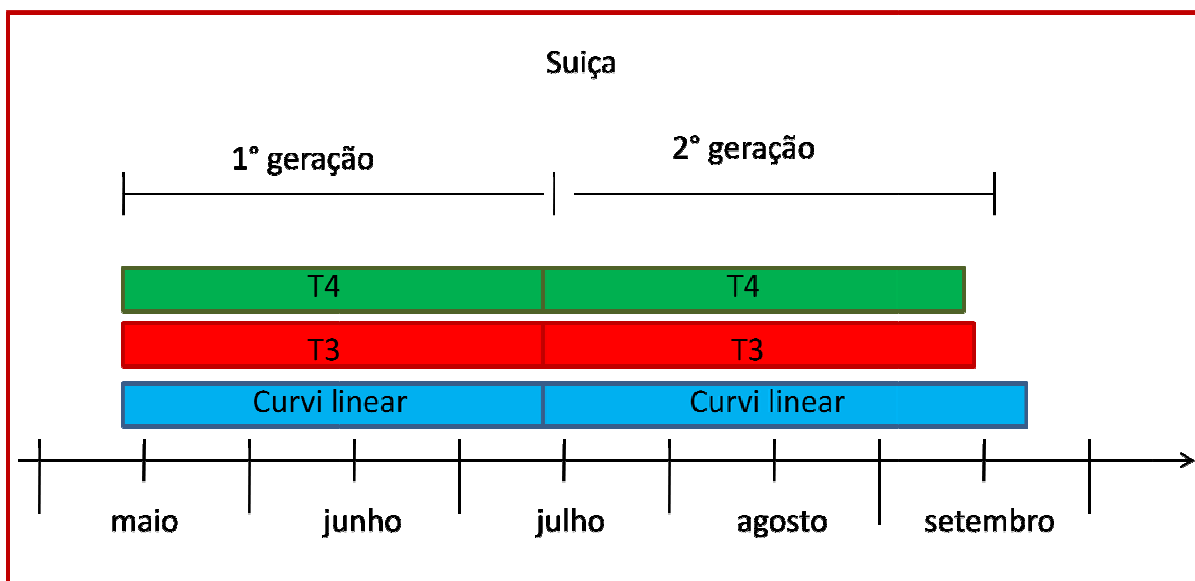


Figura 31. Previsão da época de aparecimento das gerações de carpocapsa na Suíça segundo os modelos lineares e não lineares, sob regime de temperaturas flutuantes, para a Suíça.

Quanto à diferença no período de desenvolvimento calculado entre os modelos curvilineares e lineares com termoperíodo e os modelos sob temperatura constante, observa-se que para a primeira geração não ocorreu muita diferença nos valores observados. Porém para a segunda geração, os modelos lineares desenvolvidos sob temperaturas constantes apresentaram desvio negativo, ou seja, o período de desenvolvimento previsto neste modelo foi maior que o previsto no modelo sob termoperíodo. No entanto o inverso ocorre quando se baseia no modelo curvilinear, em que o desvio foi positivo. Isto deixa claro que existe uma diferença nos cálculos obtidos em modelos realizados sobre a influência da flutuação da temperatura, sendo esta acentuada na segunda geração (Figura 32).

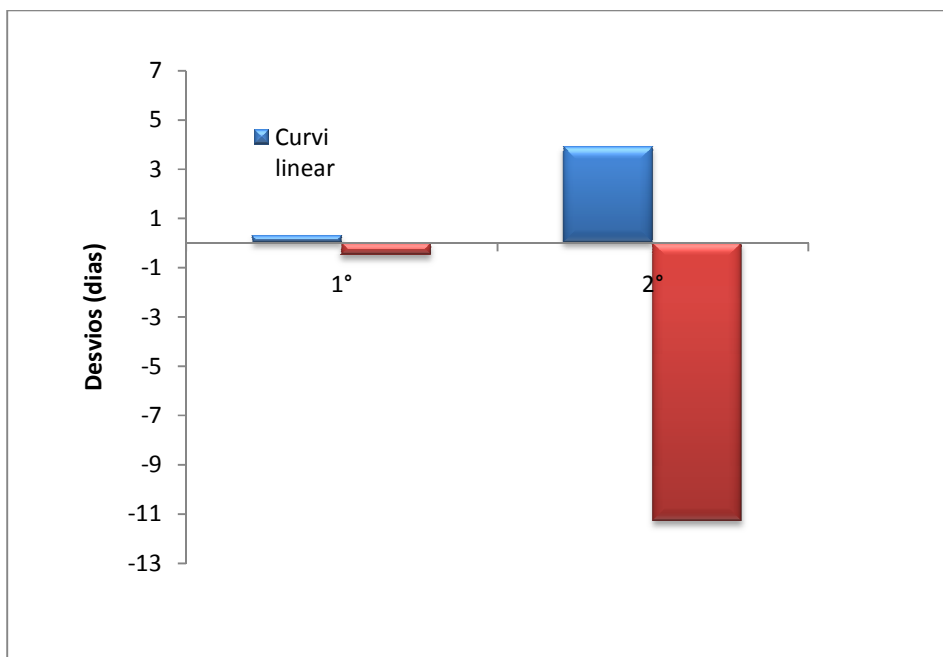


Figura 32. Desvios entre o período de desenvolvimento (dias) previsto nos modelos sob termoperíodos e os modelos sob temperaturas constantes, para a Suíça.

França-Gotheron

Para o sul da França, mais especificamente Gotheron, como as temperaturas são mais elevadas pode ocorrer até 3 gerações no ano. A data de previsão das primeiras posturas é no fim de abril ou início de maio. Pode-se observar que, novamente, não ocorreram grandes diferenças no período de desenvolvimento previsto nos diferentes métodos e nos diferentes regimes de temperaturas para a 1a. geração, sendo que mais uma vez o modelo de Kürht et al. (2006b) foi o que apresentou maior diferença com 69,1 dias, enquanto que os demais tiveram valores próximos de 64 dias (Tabela 22).

Porém quando se analisa a segunda e terceira gerações em relação às diferenças entre o período de desenvolvimento previsto nos diferentes métodos sob termoperíodos percebe-se que a diferença aumenta. O método curvilíneo é o que apresenta sempre maiores tempos de desenvolvimento (48,2 dias na 2ª. geração e 69,5 dias na 3ª. geração), resultando em desvios positivos entre os métodos curvilíneos e os lineares (Figura 33).

Tabela 22. Período de desenvolvimento de carpocapsa no Sul da França, nos diferentes modelos e diferentes condições de regimes de temperatura.

Geração	Estágio	Termoperíodo			Temperatura constante	
		curvilinear	linear T3	linear T	curvilinear	linear
1a.	ovo	15,7	14,4	14,4	11,8	17,1
	larva	34	36,4	34,5	36,8	34,9
	pupa	13,6	13,6	14,6	15,2	16,1
	Total	64,3	64,4	64,5	63,8	69,1
2a.	ovo	10,2	6,9	6,9	5,9	7,4
	larva	18,9	16,9	19,6	18,6	20,3
	pupa	19,1	16	17,8	21,4	23
	Total	48,2	39,8	44,3	45,9	50,7
3a.	ovo	9,3	8,4	8,4	7,5	11,4
	larva	29,9	30,2	30,1	29,7	32,9
	pupa	30,3	26,9	22,6	48,2	54,9
	Total	69,5	65,5	61,1	85,4	99,2

Percebe-se também que a temperatura é mais elevada nas duas últimas gerações e que este fato reflete em uma maior diferença entre o período de desenvolvimento previsto nos diferentes métodos (Figura 38). George et al. (2005), ao compararem o modelo de graus dia com o modelo de Sharpe & DeMechele (1977), constataram uma maior diferença no período de desenvolvimento de ovos da tartaruga *Carettochelis insculpta*, nas temperaturas extremas.

Ao se observar a distribuição das gerações no ano nota-se que no final, há uma diferença grande nas datas de emergência dos adultos na 3a. geração nos diferentes métodos. De acordo com os métodos lineares, os adultos aparecem no início de outubro, enquanto que, baseado no método curvilinear, surgem na segunda quinzena de outubro (Figura 34).

Ao se observar os desvios obtidos entre os modelos realizados sob temperaturas constantes e termoperíodos (Figura 35), mais uma vez percebe-se que não ocorreu grandes diferenças nas primeiras e segundas gerações para os modelos curvilineares. Porém, na terceira geração os modelos lineares e curvilineares apresentaram um maior período de desenvolvimento previsto sobre os modelos realizados em temperaturas constantes. Logo estes resultaram em desvios negativos de até 33 dias.

Este fato vem a comprovar que ocorreu diferença não somente quanto ao método escolhido para descrever a fenologia de carpocapsa frente à temperatura, mas também ao regime de temperatura utilizado para obter os valores que são utilizados nos cálculos destes modelos.

Em ambos os locais testados pode-se constatar que o período de desenvolvimento previsto pelos métodos lineares foram sempre mais curtos que o período de desenvolvimento previsto pelo método curvilíneo, principalmente na 2ª. e 3ª. gerações. Isto pode ser explicado pelos métodos de cálculo utilizados nos modelos. O modelo linear de graus dia parte da premissa que assim que a temperatura esta acima da temperatura ótima de desenvolvimento (32°C) a taxa de crescimento é mantida (UC IMP, 2009). Assim, se a temperatura for de 33°C a taxa de crescimento será a mesma que a obtida a 32°C.

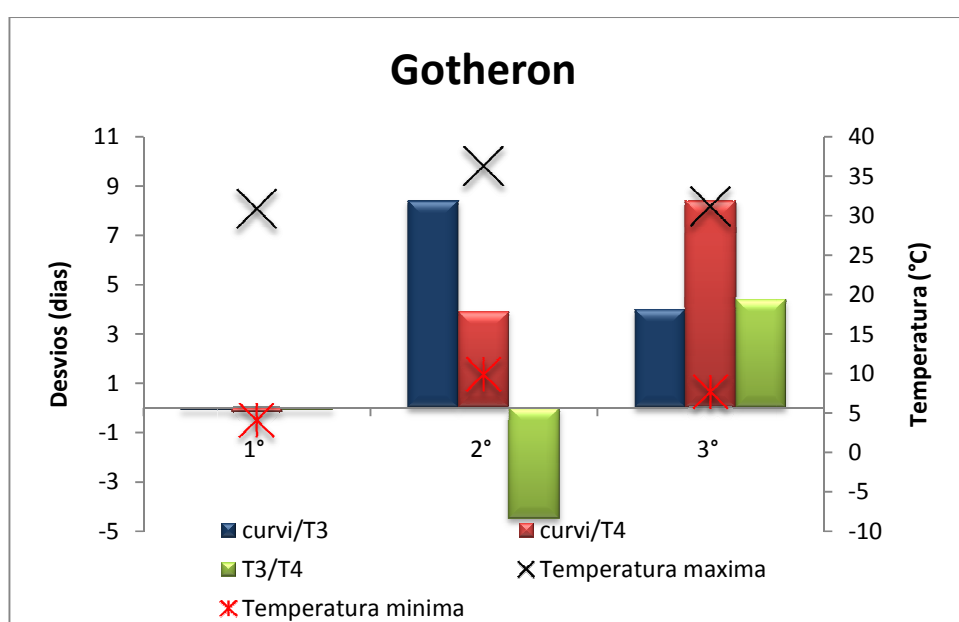


Figura 33. Desvios no período de desenvolvimento do estágio imaturo de carpocapsa, obtidos entre os métodos lineares 3T e 4T e o curvilíneo (termiperíodos), nas diferentes gerações, para o Sul da França.

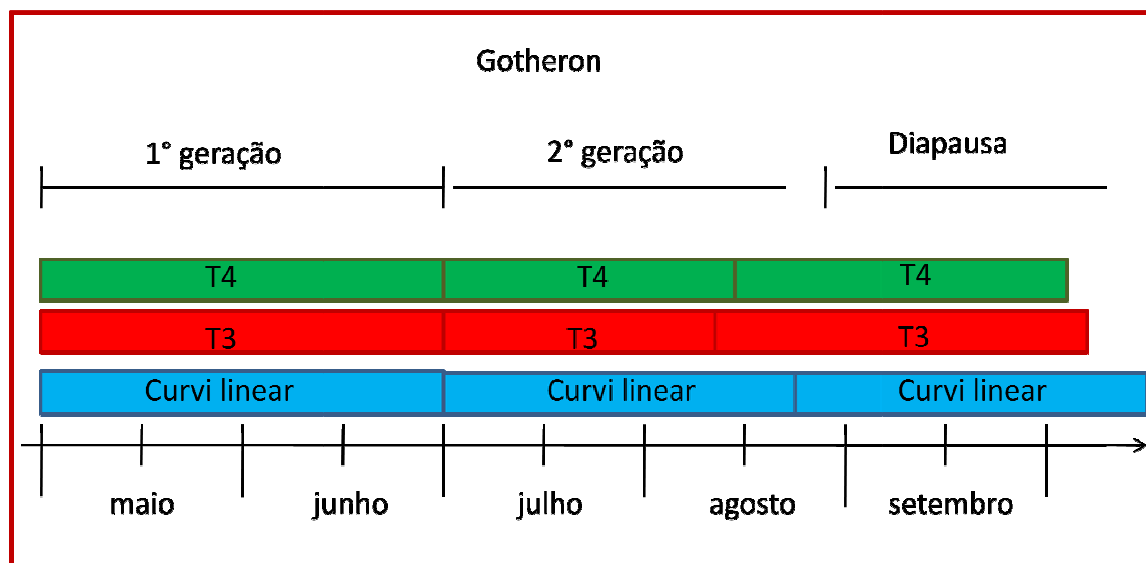


Figura 34. Previsão da época de aparecimento das gerações de carpocapsa na Suíça segundo os modelos lineares e não lineares, sob regime de temperaturas flutuantes, para o Sul da França.

Já o modelo curvilinear admite que a taxa de crescimento é crescente até a temperatura ótima e depois começa a decrescer. Logo a taxa de crescimento a 33°C será menor que a 32°C. Esta diferença se reflete num maior período de desenvolvimento obtido no método curvilinear, visto que a temperatura chegou a mais de 32°C na segunda e terceira gerações (Figura 37)

Quando se compara o período de desenvolvimento de carpocapsa considerando a temperatura dentro das maçãs e a temperatura das folhas, com o período de desenvolvimento observado utilizando a temperatura do ar, nota-se que quando se considera a temperatura do micro-habitat, o período de desenvolvimento previsto é menor, em todos os métodos (Tabela 23).

Logo, os desvios são negativos, sendo que os valores encontrados pelos métodos (termoperíodos) curvilinear e linear 4T apresentaram desvios de aproximadamente -2 dias, enquanto que o método linear 3T apresentou um desvio de -4 dias (Figura 36). O efeito do micro-habitat já havia sido verificado por Kuhrt et al. (2006b) que constataram que os insetos que se desenvolveram em maçãs mais

expostas ao sol apresentaram período de desenvolvimento 5 dias menor do que aqueles que se desenvolveram em maçãs mantidas à sombra.

Tabela 23. Período de desenvolvimento de carpocapsa na Suíça, nos diferentes modelos e diferentes condições de regimes de temperatura, obtidos com temperaturas do ar e temperaturas do micro-habitat.

Geração	Estágio	Termoperíodo			Temperatura constante	
		curvilinear	linear 3T	linear 4T	curvilinear	Linear
1a.	ovo	13,4	11,6	11,6	9,1	13,8
	larva	34	36,1	34,5	37	36,6
	pupa	15,8	15,6	16,1	17,8	17,6
	Total	63,2	63,3	63,2	63,9	68
2a. temp. maçã	ovo	12,1	6,1	6,1	5,1	6
	larva	31,7	29,7	29,8	30,8	32,6
	pupa	24,2	22,7	21,1	28,3	29,6
	Total	68	58,5	57	64,2	68,2
2a. temp. ar	ovo	12,1	6,1	6,1	5,1	6
	larva	33,7	33,2	31,9	32	36,2
	pupa	24,2	23	21,1	29,2	29,1
	Total	70	62,3	59,1	66,3	71,3

Ainda, considerou-se a temperatura no centro da maçã, porém sabe-se que existe um gradiente de temperatura entre o pedúnculo e a base do fruto, podendo este chegar a 10°C (SAUDREAU et al., 2007). Sabe-se ainda que como carpocapsa tem tendência a caminhar rumo ao pedúnculo (CHEVALIER, 2009), onde a temperatura é mais elevada, pode-se encontrar então um período de desenvolvimento ainda mais rápido que o encontrado neste estudo.

A diferença entre a temperatura ambiente e a temperatura do micro-habitat pode ser observada na Figura 37, onde a temperatura máxima na folha e nas maçãs é superior a temperatura do ar. Como o desenvolvimento dos insetos tende a ser mais rápido conforme se aumenta a temperatura, pode-se esperar

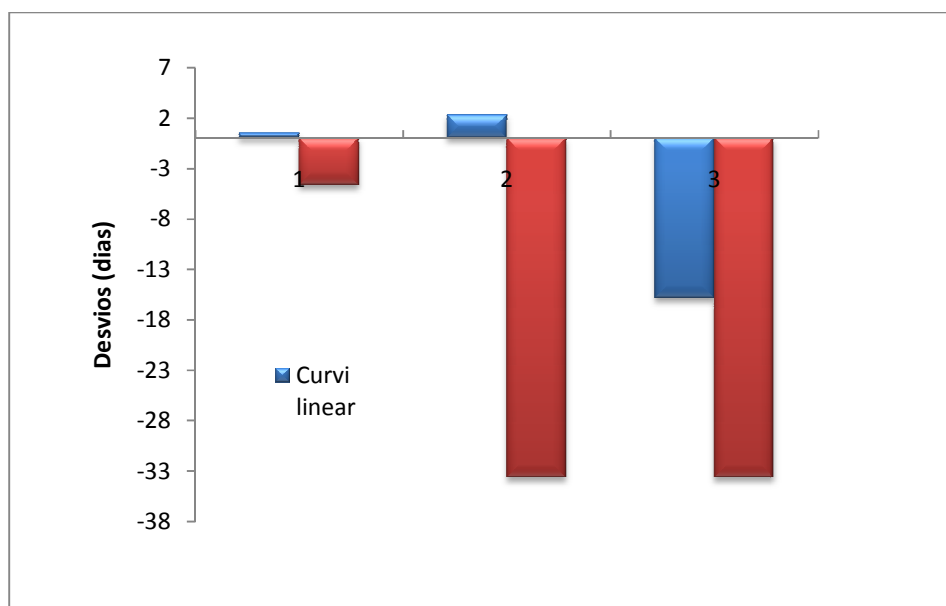


Figura 35. Desvios entre o período de desenvolvimento (dias) previsto nos modelos sob termoperíodos e os modelos sob temperaturas constantes, para o Sul da França.

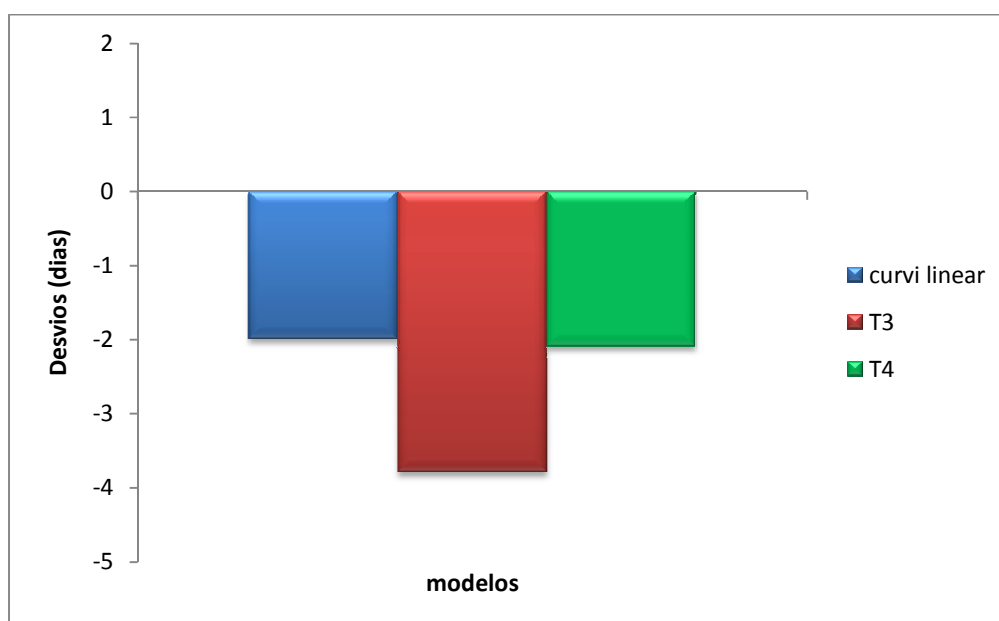


Figura 36. Desvios entre o período de desenvolvimento (dias) previsto nos modelos sob termoperíodos sob temperatura micro-habitat e temperaturas do ar.

um menor período de desenvolvimento considerando a temperatura do micro-habitat.

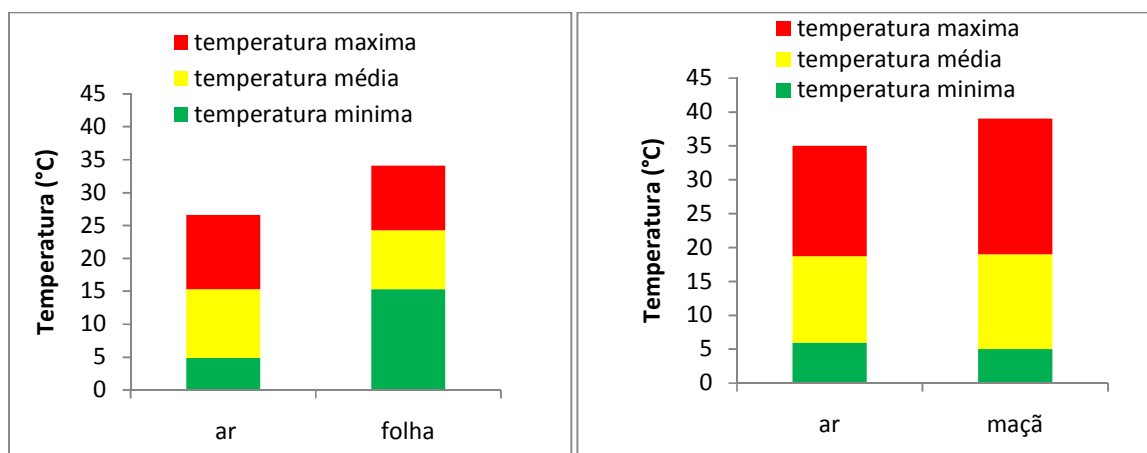


Figura 37. Temperaturas máximas, médias e mínimas nas folhas, nas maçãs e temperatura do ar.

4.3.4 Discussão

Muitos modelos estão disponíveis para cálculo da fenologia de ectotérmicos frente à temperatura. Jarosik et al. (2002) dividiram os modelos em 3 tipos: modelos lineares, tais como, x-intercepto, unidade térmica e graus dia; modelos curvilíneos baseados em dados observados (função quadrática, função de Gaus) e os modelos curvilíneos baseados em aspectos biofísicos, como Logan et al. (1976), Sharpe & DeMichelle (1977) e Schoolfield et al. (1981).

Muitos destes modelos vêm apresentando problemas principalmente em locais com temperaturas extremas. Um exemplo é o modelo PETE (Predictive Extension timing estimator) desenvolvido pela Universidade Estadual de Michigan, que é baseado no cálculo dos graus dia e que não tem sido eficiente na região da Carolina do Norte, onde a temperatura é mais elevada (WELCH et al., 1981; SHAFFER & ROCK, 1983). O problema encontrado no método dos graus dia é que, como já explicado anteriormente e demonstrado neste estudo, quando se tem temperaturas elevadas o modelo considera que a taxa de crescimento entre a T_o e a T_m é constante, enquanto que, na realidade, acima da T_o a taxa de crescimento é decrescente. Isto pode explicar o fato de modelos, como o PETE, não serem eficazes em locais de temperaturas elevadas.

Ainda, o principal entrave dos modelos lineares é que estes não são capazes de estabelecer a temperatura máxima (SHAFFER & GOLD 1985). Porém muitos autores

ainda utilizam este método, como no caso específico da carpocapsa, Pitcairn et al. (1991), Howell & Never (2000) e Kuhrt et al. (2006 a), para estabelecer um modelo fenológico, todavia, para evitar problemas com a temperatura máxima eles simplesmente optaram por não utilizar os valores extremos.

Pode-se constatar que o método 3T, no qual não utilizou-se o valor máximo de 32,5°C, se apresentou muito bem nas temperaturas amenas. Todavia, comparando-se o valor predito pelo método com o observado na temperatura de 32,5°C, os desvios foram muito elevados. O fato é que no campo, estas temperaturas podem ocorrer e, nestas situações, os modelos se tornam ineficazes. Sabe-se que os insetos são seres ectotérmicos, cujo desenvolvimento segue uma curva de crescimento “j” invertida; sendo linear nas temperaturas amenas e curvilíneas nas temperaturas extremas. Logo, os estudos que descartam valores extremos para que os resultados sigam o padrão linear não representam adequadamente a realidade de campo. Ainda, não se pode lidar com a relação período de desenvolvimento: temperatura apenas considerando dados observados e representando-os matematicamente, mas sim tentando explicar matematicamente o fato biológico relacionado com a biologia do ser vivo.

O modelo de Sharpe & DeMichelle (1977), assim como o de Schoolfield et al. (1981), vem sendo estudados e utilizados para inúmeras espécies de insetos, fungos e plantas. E, muitos autores já comprovaram que este é o melhor método para se utilizar em estudos fenológicos para os ectotérmicos (BARFIELD et al., 1977; WAGNER et al., 1984 e LIU et al., 1995). Neste estudo isso veio a ser mais uma vez comprovado, pois este foi o modelo que melhor descreveu os dados observados. O provável sucesso deste modelo é que ele se baseia em dados biofísicos. Sua teoria é que o desenvolvimento térmico dos ectotérmicos é comandado por ações enzimáticas e que estas são acionadas ou desacionadas em função da temperatura externa.

De um modo geral, pode-se constatar que, primeiramente, ao se comparar os diferentes métodos, para todas as linhagens, considerando os termoperíodos testados, os maiores desvios ocorreram sempre a temperaturas mais elevadas, nos métodos lineares. Este fato pode ser explicado pelo método de cálculo feito nos modelos de graus dia, nos quais, como já mencionado anteriormente, a taxa de crescimento é constante entre a temperatura ótima e a máxima, enquanto que o método curvilíneo

considera que existe uma desaceleração do crescimento após temperatura ótima. Em segundo, nas simulações percebeu-se uma diferença entre as previsões realizadas de acordo com os métodos lineares e o curvilíneo, principalmente para as 2^a. e 3^a. gerações. Logo, a escolha do método a ser utilizado interfere na eficácia do modelo em campo. Segundo as análises estatísticas, de modo geral, o método linear considerando 3 pontos é representante dos dados observados; porém, como já foi constatado, considerando as temperaturas extremas, este método passa a não ser representante dos pontos observados. Com isto, quando considera-se a simulação no campo, mais uma vez tem-se o método curvilíneo como o mais adequado.

No entanto, em algumas situações os modelos de graus dia funcionam muito bem, como na previsão da primeira geração. Este ocorrido pode ser explicado devido ao local ou época de previsão (se as temperaturas são amenas ou não) e que, de modo geral o modelo prevê o aparecimento dos insetos com alguns dias de antecedência. Logo, o produtor deve utilizar um tratamento que, devido ao seu poder residual, permite o controle dos insetos que aparecerem alguns dias mais tarde. Ainda, deve-se lembrar também que os dois modelos podem acarretar diferenças também quanto à temperatura máxima. O problema é que o modelo curvilíneo considera que o inseto se desenvolve mesmo a temperaturas extremas, enquanto que o método linear considera uma temperatura letal, sobre a qual acima desta o inseto morre. Um aspecto importante neste fato é se conhecer o período em que este inseto foi submetido a uma temperatura extrema, pois uma larva de *carpocapsa* exposta a 35°C durante 24 horas pode morrer, mas se a exposição for por apenas 12 horas como o avaliado neste estudo, ela tem o desenvolvimento retardado. Assim, o tempo de exposição é um fator que deve ser considerado e avaliado.

O caso é que cada espécie, cada região e cada população deve ser analisada separadamente. Muitas vezes, em um caso específico, o modelo linear pode ser eficaz, e por ser prático e fácil de se calcular pode ser uma boa ferramenta de trabalho. Porém, o modelo curvilíneo é o que representa melhor a realidade independente da espécie e da região estudada.

4.4 Verificação do modelo fenológico de larvas e pupas de carpocapsa

Com relação ao período de desenvolvimento encontrado no teste de verificação com 30 larvas expostas ao termoperíodo de 25-30°C, observa-se que os dados verificados foram semelhantes aos previstos pelo modelo fenológico curvilíneo, em todas as linhagens (Figura 38). As médias encontradas no teste de verificação foram 15,37; 17,75; 17,38 e 14,90 dias, enquanto que as previstas pelo modelo fenológico foram 15,83; 17,5; 18,06 e 15 dias, para as linhagens Sv, Rdff, Rdelta e Rgv, respectivamente.

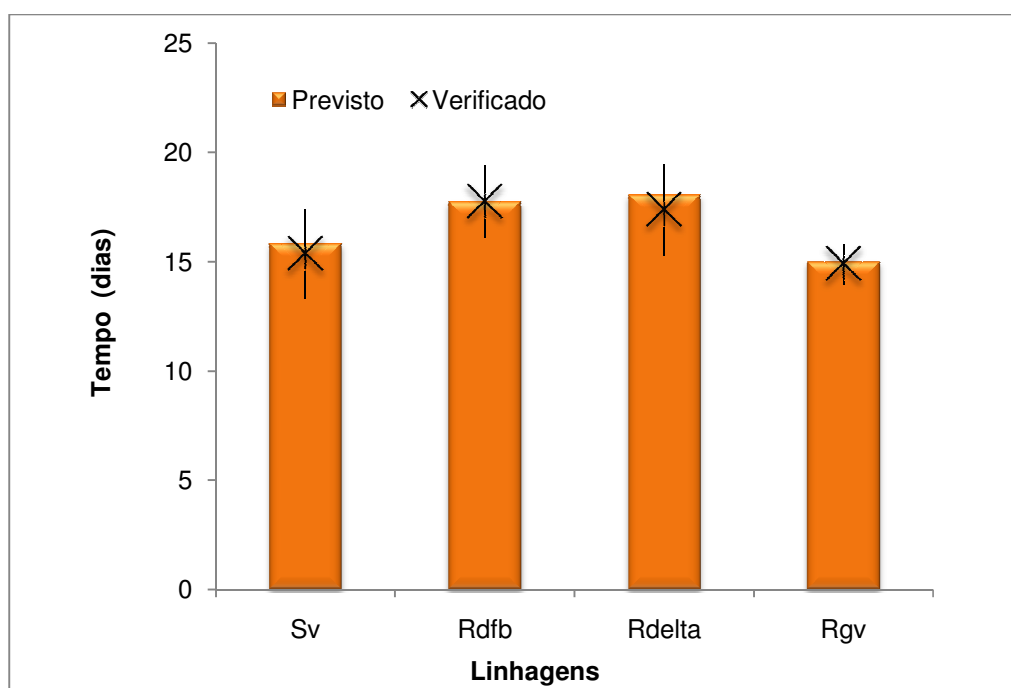


Figura 38. Período de desenvolvimento (dias) verificado e previstos pelo modelo curvilíneo, de larvas de carpocapsa sob termoperíodo de 25-30°C alimentadas com dieta artificial.

Quanto ao estágio de pupa, os desvios encontrados foram maiores. Isto foi devido ao efetivo ser baixo, pois, apesar do experimento ter se iniciado com 30 larvas, poucas conseguiram empupar resultando em um efetivo para o estágio pupal muito baixo (6, 7, 10 e 15 pupas para Sv, Rdff, Rdelta e Rgv, respectivamente). Porém observa-se que o período de desenvolvimento de pupas observado no teste de

verificação não foi muito diferente do período de desenvolvimento previstos pelo modelo curvilíneo. Obteve-se 10; 11,57; 11,5 e 8,06 dias, contra 11,25; 11,23; 10,15 e 11,21 dias previstos para as linhagens Sv, Rdff, Rdelta e Rgv (Figura 39).

Estes dados mostram a confiabilidade do modelo, sendo que utilizando a mesma metodologia pode-se fazer previsões do período de desenvolvimento baseado no modelo curvilíneo descrito neste trabalho. O fato de se desenvolver modelos fenológicos baseados em estudos conduzidos em laboratório com dietas artificiais viabiliza os experimentos, visto que ao se utilizar dietas artificiais, ganha-se em praticidade e economia. Entretanto sabe-se que além da temperatura, a qualidade nutritiva da dieta utilizada pode influenciar parâmetros biológicos, tais como taxa de crescimento, sobrevivência e período de desenvolvimento de insetos (EL IDRISSE, 1980 e PARRA, 1991).

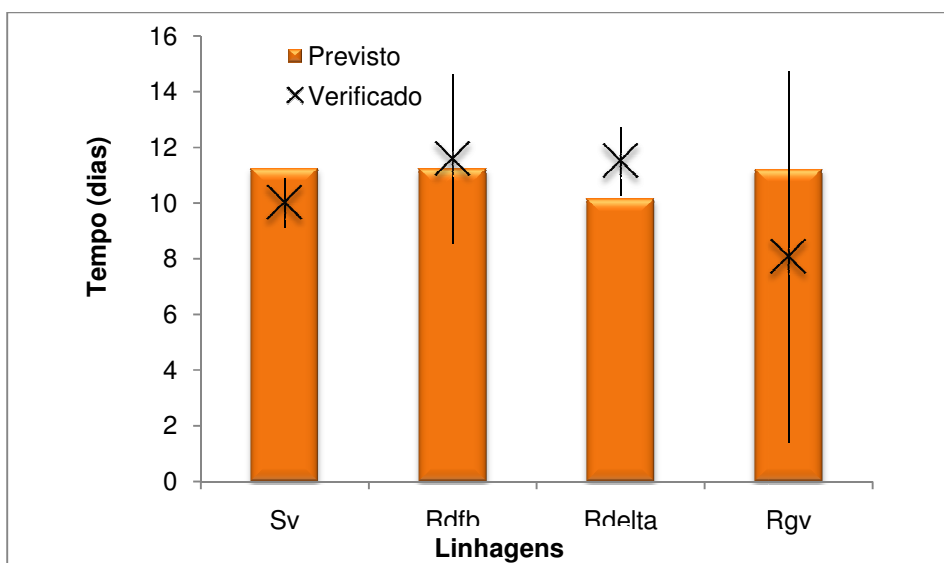


Figura 39. Período de desenvolvimento (dias) verificado e previstos pelo modelo curvilíneo, de pupas de carpocapsa sob termoperíodo de 25-30°C, alimentadas com dieta artificial.

Um dos objetivos da construção de um modelo fenológico é prever a ocorrência de insetos em campo. Assim, é de extrema importância se verificar a diferença entre o período de desenvolvimento de um inseto em dieta artificial e dieta natural, no caso, a maçã. Com isto fez-se a verificação do modelo sobre insetos alimentados com dieta natural. Pode-se verificar que o período de desenvolvimento previsto pelo modelo

curvilínea para linhagem Sv, Rdfb e Rgv (15,83; 18,06 e 15 dias) foi sempre menor que o período de desenvolvimento observado sobre larvas alimentadas em maçãs (22; 21,75 e 24,75) (Figura 40). Apenas a linhagem Rdfb apresentou um período de desenvolvimento observado (17,14 dias) próximo do período de desenvolvimento previsto pelo modelo (17,74 dias)

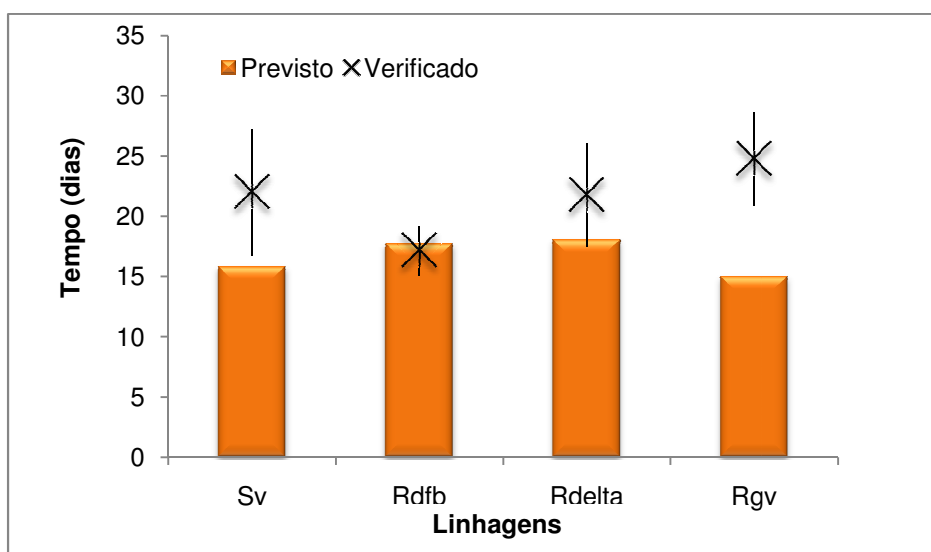


Figura 40. Período de desenvolvimento (dias) verificado e previsto pelo modelo curvilínea, a termoperíodo de 25-30°C, para larvas de *C. pomonella* alimentadas com dieta natural.

Com relação ao estágio de pupa (Figura 41), os dados verificados não ficaram tão distantes dos dados previstos; porém, pode-se perceber uma tendência de menor período de desenvolvimento quando as larvas foram alimentadas com dieta artificial. As linhagens Sv e Rdfb foram as que apresentaram menores desvios, com 10,88 e 11,57 dias verificados contra 10 e 11,57 dias previstos (Sv e Rdfb). As linhagens Rdelta e Rgv apresentaram desvios maiores; porém, dentro dos intervalos encontrados (14,5 e 11,1 dias verificados contra 11,5 e 8,06 dias previstos respectivamente).

O fato de um inseto se alimentar de uma dieta artificial corretamente formulada, contendo todos os nutrientes essenciais devidamente equilibrados, proporciona não apenas ótimo crescimento, mas também proteção contra ataques de microorganismos (PARRA, 2001). Isso pode explicar os dados obtidos neste trabalho. Ao se alimentarem das maçãs, muitas vezes as larvas foram contaminadas e, por causa disto, muitas

maças foram descartadas. Ainda, mesmo sendo da mesma variedade, as frutas não são nutricionalmente idênticas (ALMEIDA & PINTADO, 2007). Chevallier (2009) observou que larvas alimentadas com maçãs apresentavam tamanho bem menor do que as larvas alimentadas com dieta artificial.

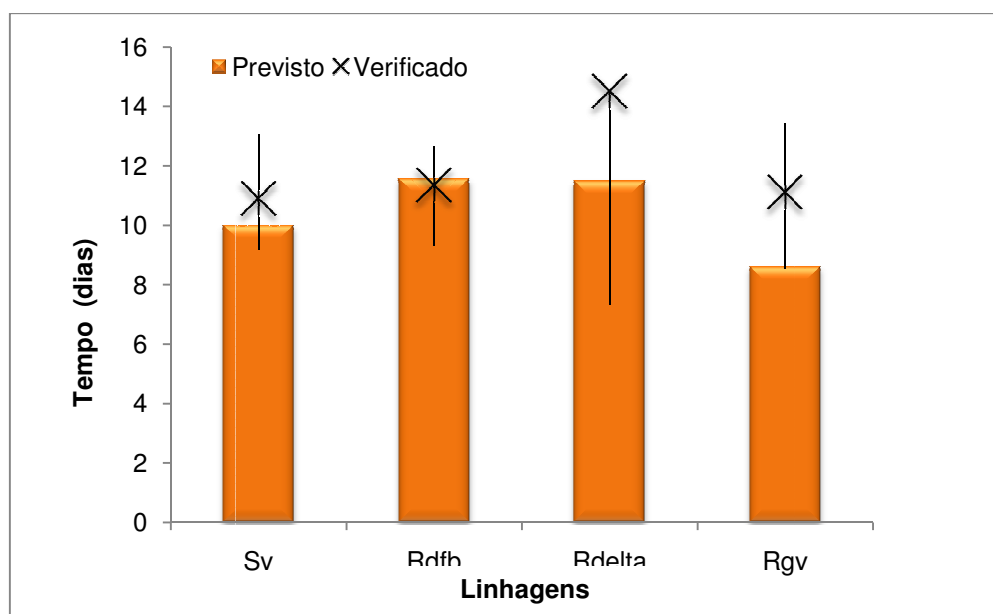


Figura 41. Período de desenvolvimento (dias) previstos pelo modelo curvilíneo e verificado, de pupas de carpocapsa a termoperíodo de 25-30°C, provenientes de larvas alimentadas com dieta natural.

O fator temperatura também pode influenciar. El Idrissi (1980) mostrou que o desenvolvimento de carpocapsa frente a dieta utilizada pode ser distinto nas diferentes temperaturas. E, que sob temperaturas acima de 25°C, as larvas alimentadas em dietas artificiais apresentaram período de desenvolvimento mais rápido em comparação com aquelas alimentadas com dieta natural. Isso também foi observado para fase de pupa. Ainda, Guennelon et al. (1981) afirmaram que a larvas de carpocapsa alimentadas com maçãs e dieta artificial não apresentam muitas diferenças no período de desenvolvimento; porém a tendência é que larvas alimentadas em dieta artificial apresentem um desenvolvimento um pouco mais rápido.

Na realidade, os fatores temperatura e alimentação estão interligados. Segundo Carvalho (1996), com a temperatura ambiente favorável, os insetos se beneficiam com

uma troca de calor rápida e fácil, apresentando atividade respiratória e circulatória mais eficiente. Tudo isto irá resultar em um aumento no metabolismo e da capacidade de melhor aproveitamento dos recursos alimentares.

4.5 Discussão geral e perspectivas

O objetivo deste trabalho foi avaliar a importância dos fatores população, termoperíodo, temperatura do micro-habitat e métodos de cálculos, no desenvolvimento de um modelo fenológico, utilizando como exemplo, larvas e pupas de *C. pomonella*. Neste estudo, todos os fatores avaliados mostraram que devem ser considerados em estudos fenológicos e que possuem uma grande influência na relação período de desenvolvimento:temperatura nos ectotérmicos.

Primeiramente, destaca-se o efeito população. O estudo constatou que existe um custo adaptativo entre as populações resistentes, sendo este presente no período de desenvolvimento das linhagens resistentes a inseticidas (estágio larval) e na viabilidade de pupas para a linhagem resistente ao granulovírus. Como já foi ressaltado anteriormente, hoje na França (SAUPHANOR et al., 2000), na Suíça (CHARMILLOT et al., 2005) e Alemanha (FRITSH et al., 2005) a presença de insetos resistentes a inseticidas já foi detectada, assim como populações resistentes ao granulovírus em toda a Europa (SHAUPHANOR et al., 1998).

Ao se deparar com diferentes populações, o usuário deve levar isso em consideração para aplicar um modelo fenológico. Partindo do pressuposto que em geral, uma população ao desenvolver resistência acaba tendo um custo adaptativo, como demonstrado por inúmeros autores (BOIVIN et al., 2001; FRAGOSO et al., 2003; BOIVIN et al., 2005; KONNO & OMOTO, 2006; GASSMANN, 2009) e neste trabalho, é importante se conhecer a existência desse custo adaptativo e em qual parâmetro ele aparece. Isso ajuda a formular modelos específicos para cada população.

No ítem sobre fenologia, ficou evidente a necessidade de se desenvolver um modelo para cada população e de se realizar ainda estudos para se determinar outros parâmetros em que o custo adaptativo pode estar presente, de modo a aumentar a acurácia nas previsões de campo. Deve-se considerar ainda, que no campo, muitas

vezes encontram-se populações cruzadas e estas poderão ter um comportamento diferente daqueles demonstrados neste estudo, logo pesquisas com diferentes populações e cruzamentos são igualmente importantes.

Em segundo lugar, deve-se considerar o regime de temperatura utilizado. O fato de se trabalhar com termoperíodos acarretou numa aceleração no período de desenvolvimento, principalmente de larvas. Muitos autores já haviam constatado uma diferença no período de desenvolvimento de insetos frente a temperaturas constantes e a termoperíodos (HAGSTRUM & HAGSTRUM, 1970; BARFIELD et al., 1978; VAN HOUTEN et al., 1987; HAGSTRUM & MILIKEN, 1991; LIU et al., 1995 e BRAKEFIELD & MAZZOTTA, 1995). O fato é que no campo a temperatura não é constante e que os modelos baseados em estudos com temperaturas que não flutuam podem conduzir a conclusões que podem não ser reais. Por exemplo, estudos realizados por Howell & Neven (2000), sob temperaturas constantes demonstraram que havia alta mortalidade de larvas de carpocapsa submetidas a 35°C. Ainda, os autores verificaram que mesmo a 42°C estas larvas sobreviviam desde que a duração fosse de no máximo 3 horas. Todavia, no trabalho conduzido ao se adotar termoperíodo de 12 horas a temperatura de 35°C, observou-se sobrevivência e desenvolvimento de carpocapsa (observação pessoal).

Um modelo que leva em conta a temperatura letal de 35°C considera que todas as vezes que esta temperatura ocorrer haverá morte do inseto. Mas, este fato não é real, como demonstrado neste estudo. Ainda, dentro do assunto fenologia e termoperíodo, o parâmetro razão sexual observado mostrou respostas interessantes. Quanto ao seu comportamento frente a temperatura e as diferentes populações, observou-se que para todas as linhagens testadas, a razão sexual foi afetada pela temperatura de forma diferente. Na literatura, existem diferentes constatações quanto a este parâmetro. Alguns autores afirmam que a temperatura não altera a razão sexual (PAES et al., 2001), enquanto já outros constataram que este parâmetro se altera com a temperatura (PETAVY et al., 2000; HOY, 2003; SILVA, 2004; RODRIGUES et al., 2004; COLINET et al., 2006; OLIVEIRA et al., 2007; GONÇALVES et al., 2008; DILLON et al., 2009).

Quanto ao efeito do termoperíodo, percebeu-se que a razão sexual obtida, neste estudo, para as linhagens Sv e Rd_{fb}, foi bem diferente da observada em temperaturas constantes. Já a linhagem Rd_{delta} apresentou valores parecidos. Com isto pode-se afirmar que o efeito termoperíodo pode afetar a razão sexual; porém, isso irá depender da população estudada. Petavy et al. (2000) já havia constatado a mesma coisa sobre *Drosophila* sp. No entanto faltam estudos para melhor elucidar este possível efeito, e os dados comparados (Scomparin *versus* Benoît) neste estudo não foram realizados em temperaturas médias iguais e o efetivo observado foi muito pequeno.

Todavia, fica claro que a temperatura e o regime utilizado afeta a razão sexual de carpocapsa. Mas, o fato interessante é que, na realidade, ao se considerar que o sexo é determinado ainda no embrião, deve-se considerar então que a temperatura não determina o sexo do inseto, mas a razão sexual pode ser modificada com a alteração da temperatura devido a diferença na sensibilidade dos sexos frente a este fator. Percebe-se ainda, que faltam estudos que comprovem estes resultados e que ajudem a esclarecer o porquê isto ocorre.

O fator micro-habitat também se mostrou importante neste trabalho, sendo que os adultos provenientes da segunda geração aparecem com 4 dias de antecedência quando considera-se a temperatura do micro-habitat. Kuhrt et al. (2006b) já havia constatado uma diferença de 5 dias a menos no período de desenvolvimento de carpocapsa localizadas em maçãs expostas ao sol com relação as expostas à sombra, que seguem a temperatura do ar. De uma forma geral, os insetos endofíticos estão expostos a temperaturas diferentes que a temperatura do ar. Para insetos minadores, a temperatura das minas pode alcançar até 10°C acima da temperatura do ar (PINCÉBOURDE, 2005). No caso de insetos que permanecem dentro de galhas esta temperatura pode ser de até 5°C (TURNER, 2000) superior e quando no interior dos frutos, como já mencionado, Saudreau et al. (2007) também verificaram uma diferença de até 5°C entre a temperatura interna e a temperatura do ar.

Com o fato destes insetos estarem expostos a temperaturas mais elevadas é de se imaginar que existe uma adaptação e que a temperatura base dos insetos endofíticos é um pouco mais elevada que os ectofíticos. Pincebourde (2005) realizou uma análise comparativa entre as temperaturas máximas e mínimas de

desenvolvimento de insetos endofíticos e ectofíticos e concluiu que de uma forma geral, os endofíticos possuem estas temperaturas mais altas em aproximadamente 5°C. Outro fator importante são as condições nas quais o estudo foi desenvolvido, como por exemplo: dieta artificial ou natural. Chevallier (2009) constatou que larvas de carpocapsa que se alimentaram de maçãs apresentaram um período de desenvolvimento mais longo que as alimentadas com dieta artificial.

Para finalizar, existe também o método empregado para o estabelecimento da relação inseto:temperatura. Partindo-se dos resultados obtidos neste estudo, constata-se que apesar do método linear, utilizando apenas temperaturas amenas, em alguns casos (1ª. geração) resultar em previsões adequadas, como trabalhou-se com indivíduos ectotérmicos, que possuem uma curva em “j” invertido com relação a seu desenvolvimento frente a temperatura, não pode-se ignorar os dados extremos. No entanto, quando a temperatura extrema foi mantida, o método linear passou a prever taxas de crescimento muito diferentes que as taxas observadas, enquanto que no método curvilinear, os dados observados foram sempre muito próximos dos previstos, evidenciando que este é o melhor método de cálculo. Ainda, para as segunda e terceira gerações, a diferença passa a ser muito maior com valores de até 15 dias entre o aparecimento dos adultos segundo o método linear e o curvilinear. Este fato está diretamente ligado ao aparecimento de temperaturas extremas principalmente as mais elevadas.

Na literatura muitos autores já haviam constatado que o principal problema do método linear era que ele não seguia a curva de crescimento: temperatura dos ectotérmicos (SHAFFER & GOLD, 1985; HIGLEY et al., 1986; KUHRT et al., 2006b). Ainda, muitos autores constataram que o método curvilinear de Shoolfield et al. (1981) era o mais adequado para os modelos fenológicos (WAGNER et al., 1984; YIN et al., 1995; LIU et al., 1995; DAVIDSON et al., 2003; GOSH & BHATTACHARYYA, 2008). Porém muitos pesquisadores ainda afirmam que os métodos lineares são eficazes e práticos a serem utilizados no campo (ROCK & SHAFFER, 1983; PITCAIRN et al., 1991; HOWELL & NEVER, 2000; JONES et al., 2005; KUHRT et al., 2006a; TETRIN et al., 2008).

Como foi visto neste estudo, no caso da carpocapsa ambos os métodos são eficazes para a primeira geração; porém, quando a temperatura começa a se elevar há diferença entre eles. Isto ocorre por que os métodos lineares consideram, conforme discutido anteriormente, taxa de crescimento constante entre a temperatura ótima de desenvolvimento e a temperatura letal, enquanto que o curvilíneo considera desaceleração na taxa de crescimento após temperatura ótima, isto é o principal fator que acarreta a grande diferença entre os métodos.

Neste trabalho, a temperatura máxima média testada foi de 32,5°C e para algumas linhagens esta ainda não era a temperatura na qual a taxa de crescimento começava a decrescer. Para solucionar este problema e se conhecer melhor o comportamento do método curvilíneo sob temperaturas elevadas, sugere-se que sejam realizados mais experimentos, com temperaturas acima de 32,5°C e com diferentes termoperíodos para se poder ajustar uma curva mais adequada e se conhecer qual tendência desta curva (deslocamento, mais para a direita ou mais para a esquerda). Estes estudos poderão também ajudar a se conhecer a curva da mortalidade a temperaturas extremas.

Para finalizar, de forma geral, pode-se verificar que todos os fatores afetaram a relação período de desenvolvimento:temperatura e que estes devem ser abordados e considerados em estudos de modelos fenológicos de modo a esclarecerem o máximo possível a tênue relação inseto:temperatura. Ainda, não se pode ignorar também que, cada espécie, cada região e cada população devem ser analisadas separadamente. O ideal é que se façam mais estudos, com maior número de repetições, maiores amplitudes de temperaturas, diferentes termoperíodos e diferentes populações de forma a esclarecer e confirmar as tendências avaliadas no estudo em questão.

Os parâmetros mortalidade, taxa de crescimento e razão sexual, devem ser avaliados com atenção, pois observando-se o conjunto das curvas obtidas por estes parâmetros com relação a temperatura será possível prever, por exemplo, o período de desenvolvimento do embrião num ovo colocado sobre uma folha exposta ao sol que originará uma lagarta que se deslocará para uma maçã, também exposta a raios solares. Com isso, pode-se determinar a probabilidade e o período de desenvolvimento

deste ovo até a fase adulta, bem como a probabilidade de se obter mais machos ou mais fêmeas.

De modo geral, pode-se concluir que é importante se fazer um modelo fenológico para cada linhagem, devido ao custo de adaptação, considerando termoperíodos e que o modelo de Schoolfield et al. (1981) é o mais adequado para se “formular” um modelo fenológico de carpocapsa. Ainda, é extremamente importante lembrar que carpocapsa é um representante dos ectotérmicos e, dessa forma, aspectos discutidos nesta tese podem ser dirigidos para todos os seres deste grupo e não unicamente para *C. pomonella*.

Como perspectivas, além de todos os estudos sugeridos neste ítem, a validação em campo dos modelos fenológicos aqui descritos será crucial para ajustes finais e utilização pelos produtores de maçã.

5 CONCLUSÕES

- ✓ As linhagens de *C. pomonella* resistentes a inseticidas e ao granulovírus apresentam custo adaptativo.
- ✓ O termoperíodo acelera o desenvolvimento de larvas e pupas de carpocapsa.
- ✓ A temperatura e o termoperíodo afetam a razão sexual de carpocapsa.
- ✓ Para as linhagens sensíveis (Sv) e resistentes a inseticidas (Rdfb), o termoperíodo influencia a razão sexual destes insetos diminuindo-a.
- ✓ O modelo curvilíneo é o mais adequado para ser utilizado em modelos fenológicos, independente da temperatura.
- ✓ Os modelos fenológicos devem ser individuais para cada população, devem ser baseados em experimentos conduzidos sob condições de termoperíodos e o método mais indicado para se relacionar o período de desenvolvimento: temperatura, para todos os ectotérmicos é o curvilíneo de Schoolfield et al. (1981).
- ✓ Os fatores população, termoperíodo, temperatura do micro-habitat e o método de cálculo são elementos que devem ser avaliados e considerados em estudos de modelos fenológicos.

6 REFERENCIAS

AGRISALON. “**Interpoma 2008**”: **marché des pommes entre variétés de succès et innovations**. Disponível em: <<http://www.agrisalon.com/06-actu/article-20857.php>>. Acesso em: 20 maio 2009.

ALMEIDA, D. P. F.; PINTADO, M. **Caracterização nutritiva e funcional de variedades de maçãs de alcobaça**: relatório final. Porto: Universidade Católica Portuguesa, 2007. 27p.

ANGILLETTA, M. J.; NIEWIAROWSKIB, P. H.; NAVAS, C. A. The evolution of thermal physiology in ectotherms. **J. Therm. Biol.**, Oxford, v. 27, p. 249-268, 2002.

ARTHURS, S. P., LACEY, L. A.; FRITTS, R. Optimizing Use of codling moth granulovírus: effects of application rate and spraying frequency on control of codling moth larvae in pacific nothwest apple orchards. **J. Econ. Entomol.**, Lanham, v. 98, n. 5, p. 1459-1468, 2005.

ARTHURS, S. P.; LACEY, L. A.; MILICZKY, E. R. Evaluation of the codling moth granulovírus and spinosad for codling moth control and impact on non-target species in pear orchards. **Biol. Control**, Orlando, v. 41, p. 99-109, 2007.

ARYSTA LIFESCIENCE. **Carpovirusine**. 2000. Disponível em: <<http://www.arysta-eame.com/fr/carpovirusine.asp>>. Acesso em: 20 abr. 2008.

ASOU, H.; INQUE, T.; KOYAMA, T. Effect of thermoperiod on immature development of powdered oakblue narathura bazalus (Hewitson) (Lepidoptera: Lycaenidae). **Jpn. J. Appl. Entomol. Zool.**, Tokyo, v. 50, n. 3, p. 241-246, 2006.

ASSER-KAISER, S. et al. Rapid emergence of baculovirus resistance in codling moth due to dominant, sex-linked inheritance. **Science**, London, v. 317, n. 5846, p. 1916-1918, 2007.

BALAZS, K. et al. Incorporation of apples clearwing (*Synanthedon myopaeformis*, Bork) control into the IPM system of apple. **Acta Hortic.**, Wageningen, n. 422, p.134-139, 1996.

BALLARD, J.; ELLIS, D. J.; PAYNE, C. C. Uptake os granulovírus from the surface os apple and leaves by first instar larvae of the codling moth *C. pomonella* L. (Lepdoptera: Olethreutidae). **Biocontrol Sci. Technol.**, Oxford, v. 10, p. 617-625, 2000,

BARFILED, C. S.; MITCHELL, E; R.; POE, S. L. A temperature-Dependend Model for Fall Armyworm Development. **Ann. Entomol. Soc. Am.**, Lanham, v. 71, n. 1, p. 70-74, 1977.

BECK. S. D. Insect thermoperiodism. **Annu. Rev. Entomol.**, Palo Alto, v. 28, p. 91-108, 1983.

BEHRENS, W. K. et al. Effects of diurnal thermoperiods and quickly oscillating temperatures on the development and reproduction of crickets, *Gryllus bimaculatus*. **Oecologia**, Berlin, v. 59, p. 279–287, 1983.

BENTZ, B. J.; LOGAN, E. A.; AMMAN, G. D. Temperature-dependent development of the moutain pine beetle (Coleoptera: Scolytidae) and simulation of its phenology. **Can. Entomol.**, Ottawa, v. 123, p. 1083-1094, 1991.

BENZ, G. Environment. In: FUXA, J. R.; TANADA, Y. (Ed.). **Epizootiology of insect diseases**. New York: Wiley, 1987. p. 177-215.

BERLING, M. *Cydia pomonella granulovirus* genotypes overcome virus resistance in the codling moth and improve virus efficiency by selection against resistant hosts. **Appl. Environ. Microbiol.**, v. 75, n. 4, p. 925-930, 2009a.

BERLING, M. Field trials of CpGV virus isolates overcoming resistance to CpGV-M. **Virol. Sin.**, Beijing, v. 24, n. 5, p. 470-477, 2009b.

BLEICHER, J. **A cultura da macieira**. Florianópolis: EPAGRI, 2002. 743 p.

BLOEM, S.; CARPENTER, J. E.; DORN, S. Mobility of mass-reared diapaused and nondiapaused *C. pomonella* (Lepidoptera: tortricidae): effect of different constant temperature and lengths of cold storage. **J. Econ. Entomol.**, Lanham, v. 99, p. 707-713, 2006.

BOIVIN, T.; SAUPHANOUR, B. Modélisation de la phénologie du carpocapse des pommes: Verges= Modelling codling moth phenology: A need to integrate insecticide resistance. **Phytoma Déf. Végétaux**, Paris, n. 581, p. 25-27, 2005.

BOIVIN, T. et al. Pleiotropy of insecticide resistance in the codling moth *C. pomonella*. **Entomol. Exp. Appl.**, Dordrecht, v. 99, p. 381-386, 2001.

BOIVIN, T. et al. Constraints on adaptive mutations in the codling moth *C. pomonella* (L.): measuring fitness trade-offs and natural selection. **Heredity**, Essex, v. 90, p. 107-113, 2003.

BOIVIN, T. et al. Variability in diapause propensity within populations of a temperate insect species: interactions between insecticide resistance genes and photoperiodism. **Biol. J. Linn. Soc.**, London, v. 83, p. 341-351, 2004.

BRAKEFIELD, P. M.; MAZZOTTA, V. Matching field and laboratory environments: effects of neglecting daily temperature variation on insect reaction norms. **J. Evol. Biol.**, v. 8, p. 559-573, 1995.

BUTTURINI, A.; TISO, R.; BERANDINIS, E. Influenza della temperatura sullo sviluppo di *C. pomonella* (L.) (Lepidoptera: tortricidae). **Boll. Ist. Entomol. Univ. Bologna**, Bologna, v. 47, p.123-134, 1992.

BYLEMANS, D. **2. La carpocapse: lutte et strategie antiresistance.** Dossier carpocapse. Paris, 1997. p. 37-40. (Le fruit belge, 466).

CARTER, K.; FRASER, H. **Que faire en cas de problèmes de lutte contre la carpocapse dans les verges de l'Ontario.** Ontario, 2006. Disponível em: <<http://www.omafra.gov.on.ca/french/crops/hort/news/hortmatt/2006/02hrt06a5.htm>>. Acesso em: 20 abr. 2008.

CASEY, T. M. Activity patterns, body temperature, and thermal ecology in two desert caterpillars. **Ecology**, Tempe, v. 57, p. 485-497, 1976.

CASTRO, M. E. B. et al. Biologia molecular de baculovirus e seu uso no controle biológico de pragas no Brasil. **Pesqui. Agropec. Bras.**, Brasília, v. 34, n. 10, p. 1733-1761, 1999.

CHAPMAN, R., F. **The insects**: structure and function. Cambridge. Cambridge University Press, 1959. 770 p.

CHARMILLOT, O. J.; PASQUIER, D.; BRIAND, F. R. Résistance du carpocapse *C. pomonella* aux insecticides: tests par application tonique sur larves diapausantes collectées en automne 2003 dans les verges suisses. **Rev. Suisse Vitic. Arboric. Hortic.**, Bugnon, v. 37, n. 2, p. 123-127, 2005.

CHEVALLIER, F. **Influence du microclimat et d'un granulovirus, le CpGV, sur le choix du micro-habitat par la chenille du carpocapse, Cydia pomonella (Lepidoptera : Tortricidae)**. Rapport De Stage Presente: Master II Biologie et Environnement Spécialité : Gepv. Junho de 2009. 69 p.

CMISS. **Bionomics of codling moth, distribution**. Disponível em: <<http://ipmnet.org/CodlingMoth/bionomics/distrib.html>>. Acesso em: 20 abr. 2008.

COLINET, H. et al. The impact of fluctuating thermal regimes on the survival of a cold-exposed parasitic wasp, *Aphidius colemani*. **Physiol. Entomol.**, Oxford, v. 31, p. 234-240, 2006.

CORY, J.; MYERS, J. H. The Ecology and evolution of Insect Baculoviruses. **Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.**, Palo Alto, v. 34, p. 239-272, 2003.

COUSTAU, C.; CHEVILLON, C.; FFRENCH-CONSTANT, R. Resistance to xenobiotics and parasites: can we count the cost ?. **Trees**, Berlin, v. 15, n. 9, p. 378-383, 2000,

COUTIN, R. Le carpocapse des pommes et despoires (*Laspeursia pomonella* L.). Paris: ACTA, 1960. p. 48.

CROSS, J. V. et al. Biocontrol of pests of apple in Northern and Central Europe: 1. Microbial agents and nematodes. review. **Biocontrol Sci. Technol.**, Oxford, v. 9, p. 125-149, 1999.

DAVIDSON, G. et al. Study of temperature-growth interactions of entomopathogenic fungi with potential for control of *Varroa destructor* (Acari: mesostigmata) using a nonlinear model of poikilotherm development. **J. Appl. Microbiol.**, Washington, v. 94, p. 816-825, 2003.

DAVIDSON, J. On the speed of development of insect eggs at constant temperature. **Aust. J. Exp. Biol. Med. Sci.**, Adelaide, v. 20, p. 233-239, 1942;

DILLON, E. M. et al. Thermal preference in *Drosophila*. **J. Therm. Biol.**, Oxford, v. 34, p. 109-119, 2009.

DORN, S. et al. Global and regional pest insect and their antagonists in orchards: spatial dynamics. **Agric. Ecosyst. Environ.**, Amsterdam, v. 73, p. 111-118, 1999.

DROUET, J. L.; MODICA and MODANCA: modelling the three-dimensional shoot structure of graminaceous crops from two methods of plant description. **Fields Crops Res.**, Amsterdam, v. 83, p. 215-222, 2003.

DURANTEL, D.; LÓPEZ-FERBER, M.; CROIZIER, G. Baculovirus gene regulation. v. 2, n. 4, Julho/agosto 1998. Disponível em: <http://www.john-libbey-eurotext.fr/en/revues/bio_rech/vir/e-docs/00/03/F8/4C/article.phtml>. Acesso em: 10 jan. 2009.

DWYER, G.; ELKINTON, S. J. Using simple models to predict virus epizootics in gypsy moth populations. **J. Anim. Ecol.**, Oxford, v. 62, p. 1-11, 1993.

EBERLE, K. E. et al. Overcoming the resistance of codling moth against conventional *C. pomonella* granulovirus (CpGV-M) by a new isolate CPGV-112. **J. Invert. Pathol.**, Duluth, v. 98, p. 293-298, 2008.

EL IDRISSE, A. M. A. **Etudes bioeconomiques comparées en verger de pommier au Maroc et influence de la température sur la fécondité et le développement du carpocapse (*Laspeyresia pomonella* L.-Lepidoptera-Tortricidae), dans une perspective de protection intégrée.** 1980. 246 f. Tese (Doutorado em Zooecologia) - Université de Droit, d'Economie et des Sciences d'Aix- Marseille, Marseille, 1980.

EUROPEAN COMMISSION HEALTH & CONSUMERS DIRECTORATE-GENERAL. **Review report for the active substance *C. pomonella* granulovirus (Mexican isolate)** Disponível em: <http://ec.europa.eu/food/plant/protection/evaluation/existactive/cydia_pomonella_granulovirus.pdf>. Acesso em: 20 abr. 2009.

FALCON, L. A.; HUBER, J. **Biological control of the codling moth.** In:_____. **Tortricid pest their biology, natural enemies and control.** Amsterdam: Elsevier, 1991. p. 355-365.

FALCON, L. A.; KANE, W. R.; BETHEL, R. S. Preliminary evaluation of a granulosis virus for control the codling moth. **J. Econ. Entomol.**, Lanham, v. 61, p.1208-1213, 1968.

FERRO D. N.; SOUTHWICK, E. E. Micro-climates of small arthropods: estimating humidity within the leaf boundary layer. **Environ. Entomol.**, Lanham, v. 13, p. 926-929, 1994.

FOURNIER, C.; ANDRIEU, B. ADEL-maize: an L-system based model for the integration of growth processes from the organ to the canopy. Application to regulation of morphogenesis by light availability. **Agronomie**. v. 19, p. 313-327, 1999.

FRAGOSO. D. B.; GUEDES R. N. C.; REZENDE, S. T. Biochemical mechanisms of resistance in Brazilian populations of *Sitophilus zeamais* Motschulsky (Coleoptera: Curculionidae). **Entomol. Exp. Appl.**, Dordrecht, v. 109, p. 21-29, 2003.

FRAGOSO. D. B.; GUEDES R. N. C.; PETERNELLI, L. A. Development rate and population growth of insecticide-resistant and susceptible populations of *Sitophilus zeamais*. **J. Stored Prod. Res.**, Oxford, v. 41. p. 271-281, 2005.

FRAGOSO. D. B. et al. Demografia de *Sitophilus zeamais* (Coleoptera: Curculionidae) susceptível e resistente a inseticidas. **Rev. Ciênc. Agroamb.**, Tocantins, v. 1, n. 1, p. 53-59, 2006.

FRITSCH, E. et al. **Apfelwickler-granulovírus: unterschiede in der empfindlichkeit lokaler apfelwickler-populationen codling moth granulovírus**: variations in the susceptibility of local codling moth populations. 2005. Disponível em: < <http://orgprints.org/9723/>>. Acesso em: 20 abr. 2008.

GASSMAN, A.J.; CARRIÉRE, Y.;TABASHNIK, B. E. Fitness Costs of Insect Resistance to *Bacillus Thuringiensis*. **Annu. Rev. Entomol.**, Palo Alto, v. 54, p. 147-163, 2009.

GEORGES, A. et al. Modelling development of reptile embryos under fluctuating temperature regimes. **Physiol. Biochem. Zool.**, Chicago, v. 78, p. 18-30, 2005.

GHOSH, S.; BHATTACHARYYA, S. Effect of temperature on viral infection and its control: A mathematical approach. **J. Theor. Biol.**, London, v. 247, p. 50-63, 2007.

GILBERT, N.; RAWORTH, D. A. Insects and temperature-a generaltheory. **Can. Entomol.**, Ottawa, v. 128, p.1-13, 1996.

GLENN, P. A. Relation of temperature to development of the codling moth. **J. Econ. Entomol.**, Lanham, v. 15, n. 3, p. 193-199, 1922.

GOLD, H. J.; KENDALL, W. L.; SHAFFER, P. L. Nonlinearity and effects of micro-climatic variability an a codling moth population (*C. pomonella*): a sensitivity simulation. **Ecol. Modell.**, Amsterdam, v. 37, p. 139-154, 1987.

GOMES, O. O.; MADI-RAVAZZI, L. Componentes do valor adaptativo em linhagens de *Drosophila melanogaster* e *Drosophila simulans* (Diptera, Drosophilidae) com diferentes níveis de suscetibilidade ao inseticida DDT. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GENÉTICA, 54., 2008, Salvador. **Resumos...**

GONÇALVES, L.; ALMEIDA, F. S.; MOTA, F. M. Efeito da temperatura no desenvolvimento e reprodução de *Edessa meditabunda* (Fabricius, 1974)(Hemiptera: Pentatomidae). **Acta Biol. Paras.**, Curitiba, v. 37. p. 111-121, 2008.

GUEDES, R. N. C. Cost and mitigation of inseticide resistance in the maize weevil, *Sitophilus zeamais*. **Physiol. Entomol.**, Oxford, v. 31, p. 30-38, 2006.

GUENNELON, G. et al. Progrés realizes dans l'élevage permanent du Carpocapse (*Laspeyresia pomonella* L;) sur milieu artificiel. **Agronomie**, v. 1, n. 1, p. 59-64, 1981.

GUTIERREZ, A. P. **Applied population ecology**: a supply-demand approach. Amazon, 1996. 300 p.

GUTIERREZ, S.; LOPEZ-FERBER, M. Les stratégies des baculovirus pour franchir l'intestin des insectes. **Virologie**, Montrouge, v. 8, n. 4, p. 311-321, 2004.

HADDAD, M. L.; PARRA, J. R. P. **Métodos para estimar os limites térmicos e faixa ótima de desenvolvimento de diferentes ciclos evolutivos dos insetos**. Piracicaba: Fundação Luiz de Queiroz, 1984. 12 p. (Boletim da Série de Agricultura e Desenvolvimento).

HAGSTRUM, D. W.; HAGSTRUM, W. R. A simple device for producing fluctuating temperatures, with an evaluation of the ecological significance of fluctuation temperatures. **Ann. Entomol. Soc. Am.**, Lanham, v. 63, p. 1385-1389, 1970,

HAGSTRUM, D. W.; MILLIKEN, G. A. Modeling differences in insect development times between constant and fluctuating temperatures. **Ann. Entomol. Soc. Am.**, Lanham, v. 84, n. 4, p. 369-379, 1991.

HANEGAN, J. L.; HEATH, J. E. Temperature dependence of the neural control of the moth flight system. **J. Exp. Biol.**, Cambridge, v. 53, p. 629-640, 1970,

HARDY, H. T. The effect of temperature and sunlight on the posture of *Perithemis tenera*. **Proc. Okla. Acad. Sci.**, Tulsa, v. 46, p. 41-45, 1966.

HASHMI, A. A. **Horticulture**. Islamabad: National Book Foundation, 1994. p. 336-472.

HATHAWAY, D. O.; CLIFT, A. E.; BUTT, B. A. Development and fecundity of Codling moths reared on artificial diets or immature apples. **J. Econ. Entomol.**, Lanham, v. 64, p. 1088-1090, 1971.

HEINRICH, B. Thermoregulation in bumblebees. **J. Comp. Physiol.**, Berlin, v. 88, p. 129-140, 1974.

HEINRICH, B. **The hot-blooded insects**: strategies and mechanisms of thermoregulation. Cambridge: Harvard University Press, 1993. 601p.

HIGLEY, L. G. et al. Degree: a program for calculation degree-days, and assumptions behind the degree-day approach. **Environ. Entomol.**, Lanham, v. 15, p. 999-1016, 1986.

HOLB, I. J. Effect of pruning on Apple scab in organic Apple production. **Plant. Dis.**, Saint Paul, v. 89, p. 611-618, 2005.

HOLM, E.; EDNEY, E. B. Daily activity of Namid Desert arthropods in regulation to climate. **Ecology**, Tempe, v. 54, p. 45-56, 1973.

HOUGH, W. S. Relative resistance to arsenical poisoning of two codling moth strains. **J. Econ. Entomol.**, Lanham, v. 21, p. 325-329, 1928.

HOWELL, J. F.; NEVEN, L. G. Physiological developement time and zero development temperature of the codling moth (Lepdoptera:Tortricidae). **Entomol. Soc. Am.**, v. 29, n 4, p. 765-772, 2000,

HOWELL, J. F.; SCHMIDT, R. Codling Moth (Lepidoptera: Tortricidae): development at Constant and Orchard temperatures. **J. Agric. Urban Entomol.**, v. 19, n. 1, p. 15-23, 2002.

HUTIN, C. Le verger européen bieillit, mais reste productf. Evolutions tendanciellles entre 1992-1997. **Info Ctifl**, v. 170, p. 17-21, 2001.

IORIATTI, C. et al. Early detection of resistance to tebufenozide in field populations of *C. pomonella* L: methods and mechanisms. **J. Appl. Entomol.**, Hamburg, v. 131, n. 7, p. 453-459, 2007.

JAROSIK, V. et al. A general rule for the dependence of development rate on temperature in ectothermic animals. **Proc. R. Soc. London Ser. B**, London, v. 271, suppl., p. S219-S221, 2004.

JOHNSON, F. H.; LEWIN, I. The growth rate of *E. coli* in relation to temperature, quinine and coenzyme. **J. Cell. Comp. Physiol.**, Philadelphia, v. 28, p. 47-75, 1946.

JONES, V. P. et al. A synthesis of the temperature dependent development rate for the obliquebanded leafroller, *Choristoneura rosaceana*. **J. Insect Sci.**, v. 5, p. 24, 2005.
Disponível em: <<http://www.insectscience.org/5.24/i1536-2442-2005-24.pdf>>. Acesso em: 03 mar. 2009.

KAPPEL, F.; QUAMME, H. A. Orchard training systems influence early canopy development and light micro-climate within apple tree canopies. **Can. J. Plant Sci.**, Ottawa, v. 73, p. 237-248, 1993.

KEY, K. H.; DAY, M. F. A temperature controlled physiological colour response in the grasshopper *Kosciuscola tritis* **Aust. J. Zool.**, East Melbourne, v. 2, p. 309-339, 1954.

KONNO, R. H.; OMOTO, C. Custo adaptativo associado à resistência de *Aphis gossypii* Glover (Hemíptera: Aphidae) ao inseticida Carbosulfam. **Neotrop. Entomol.** v. 35, n. 2, p. 246-250, 2006.

KOVALESKI, A.; MUNFORD, J. Pulling out the evil by the root: the codling moth *C. pomonella* eradication programme in Brazil. In: VREYSEN, M. J. B.; ROBISON, A. S.; HENDRICH, J. **Area-wide control of insect pests**. Amsterdam: Springer, 2007. p. 581-590,

KOVALESKI, A.; PROTAS J. F. S.; SUGAYAMA, R. L. Traça-da-maçã, *C. pomonella* (LEPIDOPTERA:TORTRICIDAE). In: VILELA, E. F.; ZUCCHI, R. A.; CANTOR, F. **Histórico e impacto das pragas introduzidas no Brasil**. Ribeirão Preto: Holos, 2001. p. 31-38.

KUHRT, U.; SAMIETZ, J.; DORN, S. Thermoregulation behaviour in codling moth larvae. **Physiol. Entomol.**, Oxford, v. 30, p. 54-61, 2005.

KUHRT, U.; SAMIETZ, J.; DORN, S. Effect of plant architecture and hail nets on temperature of codling moth habitats in Apple orchards. **Entomol. Exp. Appl.**, Dordrecht, v. 118, n. 3, p. 245-259, 2006a.

KUHRT, U.; SAMIETZ, J.; DORN, S. Thermal response in adult codling moth. **Physiol. Entomol.**, Oxford, v. 31, p. 80-88, 2006b.

KUHRT, U. et al. S. Modelling the phenology of codling moth: influence of habitat and thermoregulation. **Agric. Ecosyst. Environ.**, Amsterdam, v. 17, p. 29-38, 2006b.

KUKAN, B. Vertical transmission of nucleopolyhedrovirus in Insects. **J. Invertebr. Pathol.**, Duluth, v. 74, n. 2, p. 103-111, 1999.

LIU, S.; ZHANG, G.; ZHU, J. Influence of temperature variations on rate of development in insects: analysis of case studies from entomological literature. **Ann. Entomol. Soc. Am.**, Lanham, v. 88, n. 2, p. 107-119, 1995.

LOGAL, J. A. et al. An analytic model for description of temperature dependent rate phenomena in arthropods. **Environ. Entomol.**, Lanham, v. 5, n. 6, p. 1133-1140, 1976.

MARJORIE, A. H. Sex determination in Insects. In:_____. **Insect molecular genetic, an introduction to principles and applications**. 2. ed. San Diego: Elsevier Science Academic Press, 1994. cap. 10, p. 283-299.

MARTINS, R. P.; BARBEITOS, M. S. Adaptação de insetos e mudanças no ambiente: ecologia e evolução da diapausa. In: MARTINS, R. P.; LEWINSOHN, T. M.; BARBEITOS, M. S. **Ecologia e comportamento de insetos**. Rio de Janeiro: PPGE-UFRJ, 2000. p. 149-192. (Séria Oecologia Brasiliensis, 8).

MAY, M. L. Thermoregulation and adaptation to temperature on dragonflies. **Ecol. Monogr.**, Tempe, v. 46, n. 1, p. 1-32, 1976.

MAY, M. L. Insect thermoregulation. **Annu. Rev. Entomol.**, Palo Alto, v. 24, p. 313-349, 1979.

MELLO, L. M. R. **Produção e mercado brasileiro de maçã**. Bento Gonçalves: Embrapa Uva e Vinho, 2004. 4 p. (Comunicado Técnico, 50).

MELLO, L. M. R. Produção e mercado de maçã brasileira-panorama, 2005. **Circular Técnica**. Bento Gonçalves, RS. n. 64, julho, 2006. Disponível em: <<http://www.cnpuv.embrapa.br/publica/circular/>>. Acesso em: 20 abr. 2008.

MELLO, L. M. R.; GARAGORRY, F. L.; CHAIB FILHO, H. **Evolução da dinâmica de produção da maçã no Brasil no período de 1975 a 2003**. Bento Gonçalves: Embrapa/Uva Vinho, 2007. 40 p. (Documento, 66).

MERKEL, G. The effects of temperature and food quality on the development of *Gryllus bimaculatus* (Orthoptera: gryllidae). **Oecologia**, Berlin, v. 30, n. 2, p.129-140, 1977.

METZLER, D. E. Biochemistry: the chemical relations of living cells. 2. ed. Nova York: Academic Press, 2000. 1 CD-ROM.

MITTLER, T. E. The excretion of honey-dew by *Tuberolachnus salignun*. **Proc. R. Entomol. Soc. London Ser. A.**, London, v. 33, p. 49-55, 1958.

MOSCARDI, F. Assessment of the application of Baculoviruses for control of Lepidoptera. **Annu. Rev. Entomol.**, Palo Alto, v. 44, p. 257-289, 1999.

OLIVEIRA, C. R. F. et al. Biologia de *Acarophenax lacunatus* (Cross & Krantz) (Prostigmata: Acarophenacidae) sobre *Tribolium castaneum* (Herbst) (Coleoptera: tenebrionidae) e *Cryptolestes ferrugineus* (Stephens) (Coleoptera: Cucujidae). **Neotrop. Entomol.**, Londrina, v. 36, n. 3, p. 459-464, 2007.

OLIVEIRA, E. E. et al. Resistência vs susceptibilidade a piretróides em *Sitophilus zeamais* Motschulsky (Coleoptera: Curculionidae): há vencedor? **Neotrop. Entomol.**, Londrina, v. 34, n. 4, p. 981-990, 2005.

OMOTO, C. RISCO, M. D. M.; SCHMIDT, J. B. **Resistência de pragas a inseticidas no MIP na cultura do milho**. Disponível em: <www.irac-br.org.br/arquivos/resistenciaMIP.doc>. Acesso em: 04 maio 2009.

PAES, M. J. et al. Determinação das exigências térmicas para desenvolvimento pós-embrionário de *Lucillia cuprina* (Wiedl., 1830) (Díptera: Calliphoridae). **Parasitol. Dia.**, Santiago, v. 25, n. 3-4, julho 2001. Disponível em: <http://www.scielo.cl/scielo.php?script=sci_isoref&pid=S0716-07202001000300005&lng=es&tlng=pt>. Acesso em: 20 ago. 2009.

PARRA, J. R. P. Consumo e utilização de alimentos por insetos. In: PANIZZI, A. R.; PARRA, J. R. P. (Ed.). **Ecologia nutricional de insetos e suas implicações no manejo de pragas**. São Paulo: Manole, 1991. p. 9-65.

PARRA, J. R. P. **Técnicas de criação de insetos para programas de controle biológico**. Piracicaba: Fealq, 2001. 134 p.

PERES, J. J. **Différenciation sexuelle chez les insectes. Le mondes des phasmes**. Disponível em: <<http://lemondedesphasmes.free.fr/spip.php?article424>>. Acesso em: 12 set. 2009.

PETAVY, G. et al. Viability and rate of development at different temperatures in *Drosophila*: a comparison of constant and alternating thermal regimes. **J. Therm. Biol.**, Oxford, v. 26, n. 1, p. 29-39, 2001.

PIMENTEL, M. A. G. **Resistência a fosfina**: magnitude, mecanismo e custo adaptativo. 2006. 80 f. Dissertação (Mestrado em Entomologia) - Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 2006.

PINCEBOURDE, S. **Biophysique environnementale des insects endophytes**. 2005. 166 f. Tese (Doutorado em Sciences de la Vie) -Universidaé François-Rebelais, Tours, 2005.

PINCEBOURDE, S.; CASAS, J. Multitrophic biophysical budgets: thermal ecology of an intimate herbivore insect–plant interaction **Ecol. Monogr.**, Tempe, v. 76, n. 2, p. 175–194, 2006.

PITCAIRN, M. J. et al. Development and survivorship of *C. pomonella* (Lepidoptera:Tortricidae) at ten constant temperatures. **Pan-Pacific Entomol.**, San Francisco, v. 63, n. 3, p. 189-194, 1991.

POLETTI, M.; OMOTO, C. **Resistência de inimigos naturais a pesticidas**. Janeiro de 2005. Disponível em: <<http://www.mediterr.com.br/mediter/monografias.php?id=288>>.

Acesso em: 20 maio 2009.

PRADHAN, S; Insect population studies. II. Rate of insect-development under variable temperatures of the field. **Proc. Natl. Inst. Sci. India**, New Delhi, v. 11, n. 1, p. 74-80, 1945.

REGULAROTY Note. Virosoft CP4 *C. pomonella* granulosus vírus. Pest Management Regulatory Agency Health, Canadá, 2000, Disponível em: <<http://www.pmr-arla.gc.ca/english/pdf/reg/reg2000-10-e.pdf>>. Acesso: 20 abr. 2008.

RIBEIRO, L. G. Principais pragas da macieira. In: BONETTI, J. I. S.; KATSURAYAMA, Y.; RIBEIRO, L. G. (Ed.). **Manual de identificação de doenças e pragas da macieira**. Florianópolis: EPAGRI, 1999. p. 97-149.

ROCK, G. C.; SHAFFER, P. L. Developmental rates of codling moth (Lepidoptera: Olethreutidae) reared on apple at four constant temperature. **Environ. Entomol.**, Lanham, v. 12, p. 831-834, 1983.

ROCK G. C.; PATTON R. L.; GLASS E. H. Studies of the fatty acid requirements of *Argyrotaenia velutinana* (Walk). **J. Insect Physiol.**, Oxford, v. 11, p. 91-101, 1965.

RODRIGUES, S. M. M. et al. Influência da Temperatura no desenvolvimento e parasitismo de *Lysiphlebus testaceipes* (Cresson) (Hymenoptera: Braconidae, Aphidinae) AM *Aphis gossypii* Glover (Homoptera: Aphididae). **Neotrop. Entomol.**, Londrina, v. 33, n. 3, p. 341-346, 2004.

SALAMIN, C. et al. Efficacité du virus de la granuloose appliqué par trempage des pommes sur des larves de carpocapse *C. pomonella*. **Rev. Suisse Vitic. Arboric. Hortic.**, Bugnon, v. 39, n. 3, p. 207-209, 2007. Disponível em: <http://www.dbacw.admin.ch/pubs/ch_pv_07_pub_RSVAH_39_3_207-209_f.pdf>.

Acesso em: 20 abr. 2009.

SAMIETZ, J. et al. Phenology modelling of major pests in fruit orchards from biological basics to decision support: the forecasting tool SOPRA. **Bull. OEPP/EPPO**, n 37, p. 255-260, 2007.

SANBORN, S. M.; WYMAN, J. A.; CHAPMEN, R. K. Threshold temperature and heat unit summations for seedcorn maggot development under controlled conditions. **Ann. Entomol. Soc. Am.**, Lanham, v. 75, n. 1, p. 103-106, 1982.

SAUDREAU, M. et al. A 3D model for simulating the spacial and temporam distribution of temperature within ellipsoidal fruti. **Agric. For. Meteorol.**, Amsterdam, v. 147, n. 1-2, p. 1-15, 2007.

SAUPHANOUR, B. et al. Mechanism of Resistance to Deltamethrin in *C. pomonella* (L.) (Lepidoptera: Tortricidae). **Pest Biochem. Physiol.**, Duluth, v. 58, n. 2, p. 109-117, 1997.

SAUPHANOUR, B. et al. Differential ovicidal and larvicidal resistance to benzoylureas in the codling moth, *C. pomonella*. **Entomol. Exp. Appl.**, Dordrecht, v. 88, n. 3, p. 247-253, 1998.

SAUPHANOUR, B. et al. Monitoring resistance to diflubenzuron ond deltamethrin in French codling moth populations (*C. pomonella*). **Pest Manage. Sci.**, West Sussex, v. 56, p. 74-82, 2000.

SAUPHANOR B. et al. Carpocapse despommes. Cas de résistance au virus de la granulose en vergers biologiques. **Phytoma**, Paris, n. 590, 2006.

SCHOOLFIELD, R. M.; SHARPE, P. J. H.; MAGNUSON, C. E. Non-linear regression of biological temperature-dependent rate models based on absolute reaction-rate theory. **J. Theor. Biol.**, London, v. 88, n. 4, p. 719-731, 1981.

SCHUMACHER, P. et al. Heritability of flight distance for *C. pomonella*. **Entomol. Exp. Appl.**, Dordrecht, v. 85, n. 2, p. 169-175, 1997.

SCOTT, J. A. Convergence of population biology and adult behaviour in two sympatric butterflies, *Neiminius ridingsii* and *Amblyscirtes simius*. **J. Anim. Midl. Nat.**, v. 91, p. 383-394, 1973.

SEAB. **A traça-da-maçã (*C. pomonella*)**. 11 p. Disponível em: <http://www.seab.pr.gov.br/arquivos/File/defis/educacao/cydia_saiba.pdf>. Acesso em: 12 maio 2009.

SEYMOUR, R. S. Behavioral thermoregulation by juvenile green toads, *Bufo debilis*. **Copeia**, Lawrence, n. 3, p. 572–575, 1972.

SHAFFER, P. L.; GOLD, H. J. A simulation model of population dynamics of the codling moth, *C. pomonella*. **Ecol. Modell.**, Amsterdam, v. 30, p. 247-274, 1985.

SHARPE, P. J. H.; DEMICHELE, D. W. Reation kinetics of poikilotherm development. **J. Theor. Biol.**, London, v. 64, p. 649-670, 1977.

SHEARMAN, D. C. A. The evolution of sex determination systems in dipteran insects other than *Drosophila*. **Genetica**, The Hague, v. 116, n. 1, p. 25-43, 2002.

SILVA, C. A. D. Efeito da temperatura no desenvolvimento, fecundidade e longevidade de *Gargaphia torresi* Lima (Hemíptera, Tingidae). **Rev. Bras. Entomol.**, São Paulo, v. 48, n. 4, p. 1-8, 2004. Disponível em: <<http://www.scielo.br/pdf/rbent/v48n4/a18v48n4.pdf>>. Acesso em: 20 ago. 2008.

SIMON, S.; SAUPHANOR, B.; LAURI, P. E. **Control of fruit tree pest through manipulation of tree architecture**. p. 33-37. Saint-Marcel lès Valence: Centre de Recherche d'Avignon 2007. (Pest Technology, 1).

SPORLEDER, M. et al. Effects of temperature on the activity and kinetics of the granulovirus infecting the potato tuber moth *Phthorimaea operculella* Zelles (Lepidoptera: Gelechiidae). **Biol. Control**, Orlando, v. 44, p. 286-295, 2008.

STINNER, R. E.; GUTIEREZ, A. P.; BUTLER Jr, G; D. An algorithm for temperature-dependent growth rate stimulation. **Can. Entomol.**, Ottawa, v. 106, p. 519-524, 1974.

STOECKLI, S.; MODY, K.; DORN S. Influence os canopy aspect and height on codling moth (Lepdoptera: Tortricidae) larval infestation in apple, and relationship between Infestation and fruit size. **J. Econ. Entomol.**, Lanham, v. 101, n. 1, p. 81-89, 2008.

STOWER, W. J.; GRIFFITHS, J. F. The boby temperature of desert locust. **Entomol. Exp. Appl.**, Dordrecht, v. 9, n. 2, p. 127-178, 1966.

TANADA, Y. A granulosis virus of the *C. pomonella* (L). **Insect Pathol.**, San Diego, v. 6, p. 378-380, 1964.

TANADA, Y.; FUXA, J. R. The pathogen population. In: FUXA, J. R.; TANADA, Y. (Ed.). **Epizootiology of insect disease**. New York, 1987. p. 113-158. Dlisponível em: http://books.google.fr/books?id=uR7mYJn6etAC&pg=PA37&lpg=PA37&dq=tanada+fuxa+1978&source=bl&ots=XvfUlfOdIh&sig=CuAKT38zSfJ1GtCFGg5IPO6I_xo&hl=fr&ei=YpHVSradG86usAaW8-iCw&sa=X&oi=book_result&ct=result&resnum=1&ved=CAsQ6AEwAA#v=onepage&q=tanada%20fuxa%201978&f=false. Acesso em: 10 dez. 2008.

TETRIN, R. et al. Thermal time of developmental phases in watermelon. **Ciênc. Rur.** Santa Maria, v. 38, n. 9, p. 2464-2470, 2008. Disponível em: http://www.scielo.br/scielo.php?pid=S0103-84782008005_000016&script=sci_arttext. Acesso em: 04 maio 2009.

THOMAS, M. B.; JENKINS, N. E. Effects of temperature on growth of *Metarhizium flavoviride* on virulence to the variegated grasshopper, *Zonocerus variegatus*. **Mycol. Res.**, Cambridge, v. 101, n. 12, p. 1469–1474, 1997.

TRILLOT, M. et al. **Le pommier**. Paris: Ctifl - Centre Technique Interprofessionnel des Fruits et Légumes, 2002. 228 p.

UC IPM online. **Statewide Integrated Pest Management Program**. University of California. Agriculture and Natural resources. Disponível em: <<http://www.ipm.ucdavis.edu/WEATHER/ddconcepts.html>>. Acesso em: 12 abr. 2008.

VAN HOUTEN, Y. M. et al. Thermoperiodically induced diapause in a mite in constant darkness is vitamin A dependent. **Experientiae**, Viçosa, v. 43, n. 8, p. 933-35, 1987.

VASCONCELOS, S. D. et al. Modified behavior in Baculovirus-infected lepidopteran, Larvae and its impact on the spatial distribution of inoculum. **Biol. Control**, Orlando, v. 7, p. 299-306, 1996.

VINCENT, C.; ANDERMATT, M.; VALERO, J. **Madex and virosoft, viral biopesticides for codling moth control. biological control: a global perspective – case studies around the world**. Wallingford: Cabi Publishing, 2007. p. 336-343.

WAGNER, T. L. et al. Modeling insect development rates: a literature review and application of a biophysical model. **Ann. Entomol. Soc. Am.**, Lanham, v. 77, n. 2, p. 208-225, 1984.

WALOFF, Z. Field studies on solitary and transiens desert locusts in the Red Sea area. **Anti Locust Bull.**, London, v. 40, p. 1-93, 1963

WHALON, M. E.; WINGERD, B. A. Bt: mode of action and use. **Arch. Insect Biochem. Physiol.**, New York, v. 54, n. 4, p. 200–211, 2003.

WIKIPEDIA. Disponível em: < http://fr.wikipedia.org/wiki/Organisation_des_Nations_unies_pour_l%27alimentation_et_l%27agriculture>.

Acesso em 12 abr. 2008.

WILLIAMS, D. G.; MACDONALD, G. The duration and number of the immature stages of codling moth *C. pomonella* (L.) (Tortricidae:Lepidoptera). **J. Aust. Entomol. Soc.**, Brisbane, v. 21, n. 1, p. 1-4, 1982.

YIN X. et al. A nonlinear model for crop development as a function of temperature. **Agric. For. Meteorol.**, Amsterdam, v. 77, n. 1, p. 1-16, 1995.

YOUNG, L. J.; YOUNG, J. H. **Statistical ecology**: a population perspective. Boston: Kluwer Academic Publishers, 1998. 565 p.

ZHOU, M. et al. Horizontal and vertical transmission of wild-type and recombinant *Helicoverpa armigera* single-nucleocapsid nucleopolyhedrovirus. **J. Invertebr. Pathol.**, Duluth, v. 89, p.165-175, 2005.