

**CONTROLE BIOLÓGICO****Resposta Funcional de *Trichogramma pretiosum* Riley (Hymenoptera: Trichogrammatidae) Parasitando Ovos de *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae): Efeito da Idade do Hospedeiro**CRISTINA A. FARIA<sup>1</sup>, JORGE B. TORRES<sup>2</sup> E ANGELA M. I. FARIAS<sup>1</sup><sup>1</sup>CCB-Zoologia, UFPE, Av. Prof. Moraes Rego s/n, 51123-900, Recife, PE.<sup>2</sup>DEPA-Fitossanidade, UFRPE, Av. Dom Manoel de Medeiros s/n, Dois Irmãos, 52171-900, Recife, PE.

E-mail: jorge@nelore.npde.ufrpe.br

<sup>2</sup>Autor correspondente.

---

An. Soc. Entomol. Brasil 29(1): 85-93 (2000)

Functional Response of *Trichogramma pretiosum* Riley (Hymenoptera: Trichogrammatidae) to *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae)  
Eggs: Effect of Host Age

**ABSTRACT** - The functional response of *Trichogramma pretiosum* Riley parasitizing *Tuta absoluta* (Meyrick) eggs on industrial var. IPA-5 tomato leaves was studied for individual females at 12-36, 36-60 and > 60 h old eggs during one day exposition time. The handling time ( $T_h = 0.77$  h) and attack rate ( $a' = 0.80$  h<sup>-1</sup>) were obtained from the linearization of parasitism by means of Woolf's equation. Based on these results, the functional response fitted the Type II:  $N_a = N_t [1 - \exp(-0,80 / (1 + 0,0258N_t))]$ , but only when eggs were 12-36 h old. The estimated maximum number of parasitized eggs was 31.1, while the maximum observed number was 30, at the egg density of 60. The  $T_h$  was 3.22% of the total exposure time. The increase in parasitism was up to 55 eggs/leaflet density, showing a Type I functional response for lower egg densities [ $\bar{y} = 4.53 + 0.288 (\pm 0.054)x$ ], while in higher densities the parasitism was stable and similar to that achieved at the 56-80 and 81-100 eggs/leaflet densities (mean  $\pm$  SD =  $20.1 \pm 4.01$  eggs). Increase in host density was not followed by increase in parasitism for eggs 36-60 h old and older than 60 h.

**KEY WORDS:** Insecta, tomato leafminer, biological control, egg parasitoid, parasitism rate.

**RESUMO** – Estudou-se a resposta funcional de *Trichogramma pretiosum* Riley parasitando ovos de *Tuta absoluta* (Meyrick) com idades de 12 a 36, 36 a 60 e > 60 h, em folhas de tomate industrial IPA-5, com exposição dos ovos a uma fêmea pelo período de um dia. A partir do número de ovos parasitados em diferentes densidades foi feita a linearização do parasitismo por meio da equação de Woolf, obtendo-se desta o tempo de manipulação ( $T_h$ ) de 0,77 h e a taxa de ataque ( $a'$ ) de 0,80 h<sup>-1</sup>. Baseando-se nesses resultados, testou-se o tipo de resposta apresentada pelo parasitóide que se ajustou melhor ao Tipo II:  $N_a = N_t [1 - \exp$

$(-0,80/(1+0,0258N))$ ], para ovos de 12 a 36 h de idade. O número máximo estimado de ovos parasitados foi de 31,1, próximo ao número observado de 30 ovos parasitados na densidade de 60 ovos por folíolo. O  $T_h$  correspondeu a 3,22% do tempo total de exposição. Um aumento na taxa de parasitismo foi observado até a densidade de 55 ovos/folíolo, caracterizando uma resposta funcional do Tipo I para baixas densidades [ $\dot{y} = 4,53 + 0,288 (\pm 0,054)x$ ], enquanto que em altas densidades, a taxa de parasitismo foi estável nas densidades de 56 a 80 e de 81 a 100 ovos/folíolo (média  $\pm$  DP = 20,1  $\pm$  4,01 ovos). Em ovos com idades de 36 a 60 ou > 60 h, o parasitóide não apresentou incremento de parasitismo significativo com a densidade.

**PALAVRAS-CHAVE:** Insecta, traça-do-tomateiro, controle biológico, parasitóide de ovos, taxa de parasitismo.

O gênero *Trichogramma* tem sido amplamente estudado e utilizado, podendo ser considerado o agente de controle biológico com maior número de investigações no mundo. No Brasil, tem sido realizados estudos com *Trichogramma pretiosum* Riley para controle de *Helicoverpa zea* (Bod.) e *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith) em milho, *Erynnis ello* (L.) em mandioca, *Alabama argillacea* (Hueb.) e *Heliothis virescens* (Fabr.) em algodão (Parra et al. 1987, Bleicher & Parra 1990, Saavedra et al. 1997, Zucchi & Monteiro 1997). No controle de *Tuta absoluta* (Meyrick) e outras brocas em tomate de mesa e industrial, resultados promissores têm sido obtidos com o parasitóide (Freitas et al. 1994, Villas Bôas & França 1996, Haji 1997). Verifica-se, também a ocorrência natural de *T. pretiosum* em diversas pragas e agroecossistemas, demonstrando um largo espectro passível de sua utilização, o que vem sendo explorado comercialmente em outros países (Li 1994). Estudos com *T. pretiosum* e a praga *T. absoluta* são escassos com relação a densidades e idade do hospedeiro, taxas de ataque e capacidade de forrageamento do habitat pelo parasitóide.

O potencial de agentes para controle biológico pode ser avaliado de várias formas. Entre elas, a resposta funcional, que mede a taxa de predação ou parasitismo em função da densidade da presa ou hospedeiro, fornece parâmetros comportamentais envolvidos no

processo de parasitismo, permitindo realizar comparações e estimativas, que poderão indicar o potencial de sucesso do agente estudado. Na modelagem empregando a resposta funcional, o principal interesse é a forma e os parâmetros da curva de resposta. Com os parâmetros tempo de manipulação do hospedeiro ( $T_h$ ) e taxa de ataque ( $a'$ ) podem-se efetuar comparações dos valores obtidos em diferentes condições experimentais, variações do hospedeiro (espécie, tamanho e estágio), das condições ambientais (temperatura, umidade relativa, planta hospedeira), e do parasitismo (laboratório, semi-campo e campo) (Hassell 1978, Casas et al. 1993, Fan & Pettitt 1994). Portanto, o conhecimento desses passos é importante para um programa de controle biológico, pois servirá de instrumento para se estudarem variáveis que possam ser manipuladas, a fim de estabelecer o agente e incrementar sua eficiência. Sendo assim, este estudo visou caracterizar a resposta funcional de *T. pretiosum* em relação a diferentes idades de ovos de *T. absoluta*, depositados naturalmente em folhas de tomate industrial var. IPA-5.

### Material e Métodos

O experimento foi conduzido no Laboratório de Biologia de Insetos da Universidade Federal Rural de Pernambuco a  $27 \pm 1,5^\circ\text{C}$ , UR 60-70% e fotofase de 14 h.

O parasitóide, *T. pretiosum*, utilizado no experimento foi proveniente do Laboratório de Entomologia da EMBRAPA Semi-árido, em Petrolina, PE, sendo multiplicado em ovos da traça dos cereais *Sitotroga cerealella* Oliv. Foram utilizadas fêmeas de *T. pretiosum* acasaladas com 24 h de idade e alimentadas com mel.

A produção de ovos de *T. absoluta* foi obtida de uma criação mantida em laboratório segundo metodologia de Pratisoli (1995). Foram utilizados ovos de *T. absoluta* com idades variando de 12 a 36, 36 a 60 e > 60 h, incluindo o período de exposição à fêmea do parasitóide por 24 h. Os ovos foram obtidos a partir da exposição de folhas de tomate, do terço superior da planta, à oviposição por uma noite, no período de 18:00 a 06:00 h, em gaiolas contendo os adultos. As folhas foram acondicionadas em recipientes de vidro contendo água para a manutenção da turgescência até que os ovos atingissem a idade desejada. Procederam-se às coletas de folíolos com ovos depositados durante três noites sucessivas sendo que, após a última coleta, a idade dos ovos era de até 12, 36 e > 60 h. Bleicher & Parra (1990) e Pratisoli (1995) encontraram 21,9 ovos de *A. argillacea* e 22,8 ovos de *T. absoluta*, respectivamente, parasitados por fêmea de *T. pretiosum* durante um dia, em ovos oferecidos em substratos artificiais (cartolina). Assim, foram delimitadas as densidades de 10 a 100 ovos por folíolo, depositados naturalmente pela praga. Assim, selecionaram-se 28, 32 e 23 folíolos de tomate industrial var. IPA-5, contendo de 10 a 100 ovos por folíolo, nas três idades respectivamente. Cada folíolo foi ofertado por 24 h, para uma fêmea de *T. pretiosum* com 24 h de idade, acasalada e alimentada. Empregou-se um tubo de vidro de superfície interna de 58,74 cm<sup>2</sup>, sendo esta área somada à área do folíolo para cálculos da taxa de procura (a) estimada pela fórmula modificada por Hassell (1978) ( $a = 1/P_t \log_c N_t / N_{np}$ ), onde  $P_t$  representa a densidade do parasitóide;  $N_t$  densidade de ovos e  $N_{np}$  número de ovos não parasitados. Os tubos

foram tampados com filme PVC e, no dia seguinte, as fêmeas foram retiradas dos tubos. Após o escurecimento dos ovos determinou-se o número de ovos parasitados.

O número de ovos parasitados por fêmea, nas densidades de 10 a 30, 31 a 55, 56 a 80 e 81 a 100 ovos por folíolo foi submetido a ANOVA, usando o programa STATISTICA 4.2 for WINDOWS (StatSoft, 1993) e, comparado entre as diferentes idades pelo teste de Tukey HSD (Spjotvoll/Stoline teste), devido à variação no tamanho das amostras.

Dos três tipos de resposta funcional considerado por Holling (1959), a resposta do Tipo II é a mais comum entre parasitóides e predadores. Assim, na expectativa de que *T. pretiosum* apresentasse este tipo de resposta utilizou-se a equação de parasitismo proposta por Royama (1971) e Rogers (1972), a qual não assume constância da densidade de hospedeiro:  $N_a = N_t [1 - \exp(-a'TP_t / 1 + a'T_h N_t)]$ , onde:  $N_a$  representa o número de ovos parasitados no período total de exposição T (T = 1 dia);  $N_t$  densidade de ovos;  $P_t$  densidade do parasitóide e  $T_h$  e  $a'$  correspondem, respectivamente, ao tempo de manipulação e taxa de ataque do parasitóide. Além do coeficiente de determinação da equação ( $R^2$ ), os valores estimados pela equação de resposta funcional foi comparado com os valores observados pelo teste  $\chi^2$ .

Vários caminhos podem ser utilizados para se estimarem os parâmetros  $a'$  e  $T_h$  dessa equação, independente se a equação de resposta funcional assume o modelo linear (Tipo I) ou não linear (Tipo II e III). No entanto, um método grandemente utilizado é sua transformação para a forma linear, conhecido como transformação de Woolf ( $N_t / N_a = T_h \cdot N_t + a'$ ) (Currie 1982, Fan & Pettitt 1994). Portanto, plotando os dados de  $N_t / N_a$  versus  $N_t$  ( $\hat{y} = a + bx$ ), podemos determinar através da equação linear simples o tempo de manipulação do hospedeiro ou presa ( $T_h$ ), multiplicando-se o tempo total de exposição (T) pelo coeficiente angular desta reta (b); a taxa de ataque ( $a'$ ) corresponde ao intercepto da reta (1/a) (Fan & Pettitt 1994).

## Resultados e Discussão

Em ovos de diferentes idades de *T. absoluta*, somente aqueles com 12 a 36 h proporcionaram resposta funcional significativa pelas fêmeas de *T. pretiosum*, em relação ao aumento da densidade de ovos do hospedeiro por folíolo de tomate, sendo caracterizada como do Tipo II (Fig. 1A, linha C). Este tipo de resposta descreve a situação na qual o parasitismo aumenta proporcionalmente ao aumento na densidade do hospedeiro até atingir um platô é considerado por Holling (1961) o tipo mais comum de

densidade de aproximadamente 55 ovos por folíolo para ovos com 12 a 36 h (Fig. 1A, linha A), sendo observada a resposta do Tipo I para as densidades menores [ $\hat{y} = 4,53 + 0,288 (\pm 0,054)x$ ;  $r^2 = 0,65$ ;  $P = 0,0001$ ]. Entretanto, nas densidades acima de 31 ovos, verifica-se redução da taxa de parasitismo (Tabela 1), caracterizando a estabilização da resposta mesmo com o aumento da disponibilidade de ovos (Fig. 1A, linha B, média  $\pm$  DP = 20,1  $\pm$  4,01 ovos). Teoricamente, o número máximo de ovos parasitados nas condições e período do estudo ( $T/T_h$ ) foi de 31,1, porém com a densidade de 63 ovos por folíolo e tempo de

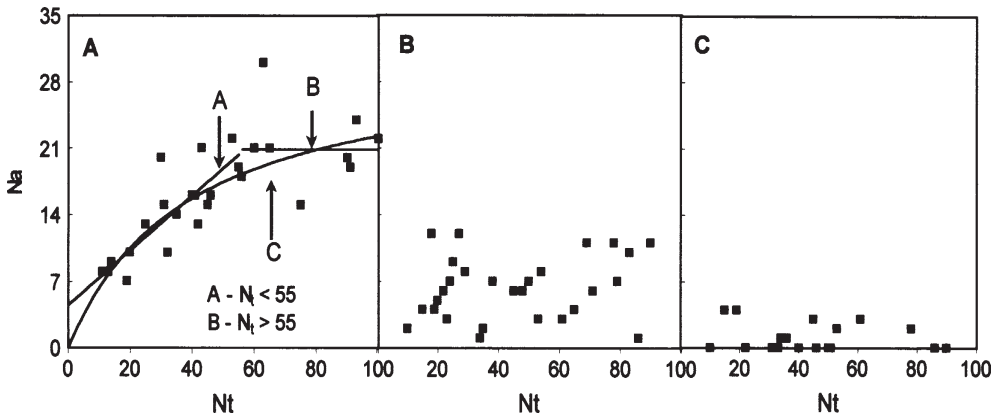


Figura 1. Resposta funcional de *T. pretiosum* parasitando ovos de *T. absoluta* com 12 a 36 h (A), 36 a 60 h (B) e mais de 60 h (C) de idade.

resposta entre parasitóides e predadores.

Através da transformação de Woolf, os parâmetros da resposta funcional de *T. pretiosum* parasitando ovos de *T. absoluta* foram estimados como sendo:  $T_h = 0,77$  h e  $a' = 0,80$  h<sup>-1</sup>. Para esses valores, a transformação de Woolf correspondeu a:  $\hat{y} = 1,25 + 0,0322x$  ( $r^2 = 0,71$ ;  $P = 0,000$ ). Assim, a curva representando a resposta funcional de *T. pretiosum* para ovos de *T. absoluta* com 12 a 36 h de idade (Fig. 1A, linha C) é expressa por:  $N_a = N_t [1 - \exp(-0,80 / 1 + 0,0258N_t)]$  ( $R^2 = 0,81$ ;  $P = 0,0012$ ).

O parasitismo máximo foi atingido com a

manipulação de aproximadamente 3,22% do tempo total disponível para cada fêmea ( $100T_h/T$ ), o máximo observado foi de 30 ovos parasitados/fêmea.

Para ovos de *T. absoluta* com 36 a 60 h, a transformação de Woolf correspondeu a  $\hat{y} = 0,78 + 0,21x$  ( $r^2 = 0,13$ ;  $P = 0,0239$ ), caracterizando os parâmetros da resposta funcional para esta idade de  $T_h = 5,04$  h e  $a' = 1,28$  h<sup>-1</sup>. Assim, a curva representando a resposta funcional de *T. pretiosum* pode ser expressa por:  $N_a = N_t [1 - \exp(-1,28 / 1 + 0,268N_t)]$  ( $R^2 = 0,21$ ;  $P = 0,142$ ). No entanto, esta equação não representa aumento

significativo no parasitismo por *T. pretiosum* com o aumento na densidade de ovos de *T. absoluta* com 36 a 60 h de idade (Fig. 1B). Os valores estimados pela equação foram diferentes, estatisticamente, daqueles observados em todas as densidades estudadas: 10 a 30 ( $\chi^2 = 44,19$ ;  $P = 0,000$ ;  $gl = 10$ ); 31 a 55 ( $\chi^2 = 14,10$ ;  $P = 0,079$ ;  $gl = 8$ ), 56 a 80 ( $\chi^2 = 23,5$ ;  $P = 0,000$ ;  $gl = 6$ ) e, 81 a 100 ( $\chi^2 = 27,3$ ;  $P = 0,000$ ;  $gl = 4$ ) ovos por folíolo (Tabela 1). Com ovos nesta idade, o parasitóide depende 21% do tempo total na manipulação dos ovos e, o parasitismo máximo estimado foi de 4,76 ovos/fêmea. Por outro lado, valores estimados pela equação e observados para a resposta apresentada por *T. pretiosum* quando parasitando ovos com 12 a 36 h foram semelhantes nas densidades de 10 a 30 ( $\chi^2 = 4,45$ ;  $P = 0,610$ ;  $gl = 6$ ), 31 a 55 ( $\chi^2 = 4,43$ ;  $P = 0,925$ ;  $gl = 10$ ), 56 a 80 ( $\chi^2 = 4,90$ ;  $P = 0,931$ ;  $gl = 4$ ) e 81 a 100 ( $\chi^2 = 1,2$ ;

ovos com mais de 60 h de idade,  $T_h$  e  $a'$  assumiram valores negativos, devido ao parasitismo quase nulo (Fig. 1C), não sendo portanto, apresentados.

O tempo de manipulação ( $T_h$ ) e a taxa de ataque ( $a'$ ) de *T. pretiosum*, aumentaram 6,5 e 1,6 vezes com a idade dos ovos de *T. absoluta* de 12 a 36 para 36 a 60 h, respectivamente. Segundo Mackauer (1983), alterações nos parâmetros da resposta funcional são típicas para parasitóides e predadores, quando submetidos a diferentes fatores, que afetam a capacidade de busca e, conseqüentemente, a taxa de procura e a área explorada, o que permite traçar inferências sobre esses fatores. A taxa de ataque ( $a'$ ) é a quantidade de área explorada para localizar o hospedeiro por unidade de tempo, e essa área define a velocidade com que a curva atinge a assíntota e, conseqüentemente, a taxa de procura ( $a$ ) durante o tempo de

Tabela 1. Número médio observado e estimado (entre parênteses) de ovos de *T. absoluta* parasitado por *T. pretiosum* durante 24h, em função da idade e densidade do hospedeiro.

Idade dos ovos (h)	Densidade (ovos/folíolo)			
	10 a 30	31 a 55	56 a 80	81 a 100
12 - 36	10,7 ± 4,51 Ab <sup>1</sup> (9,9 ± 2,4)	16,6 ± 3,41 Aab (16,0 ± 1,4)	21,0 ± 5,63 Aa (19,2 ± 0,8)	22,0 ± 2,55 Aa (21,8 ± 0,3)
36 - 60	6,5 ± 3,42 Ba (3,1 ± 0,1) <sup>2</sup>	5,3 ± 2,61 Ba (3,4 ± 0,1) <sup>2</sup>	7,1 ± 3,12 Ba (3,5 ± 0,1) <sup>2</sup>	8,2 ± 4,82 Ba (3,5 ± 0,1) <sup>2</sup>
> 60	1,6 ± 2,20 Ca	0,8 ± 1,10 Ca	1,2 ± 1,52 Ca	1,2 ± 1,56 Ca

<sup>1</sup>Médias seguidas pela mesma letra maiúscula na coluna e minúscula na linha não diferem estatisticamente pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

<sup>2</sup>Significativo a 0,01 através do teste  $\chi^2$  entre valores de parasitismo observado e estimado (entre parenteses) pela equação de resposta funcional.

$P = 0,874$ ;  $gl = 4$ ) ovos por folíolo (Tabela 1), o que corrobora a veracidade da resposta funcional do Tipo II ( $R^2 = 0,81$ ;  $P = 0,0012$ ) para este parasitóide, em ovos com 12 a 36 h de idade, nas condições desse estudo. Para

experimentação (T). Todavia, o decréscimo na taxa de procura está correlacionado com a estabilização do número de encontros (Fig. 2A e B). Como o parasitóide move-se ao acaso e pode ter reencontros, o número total de

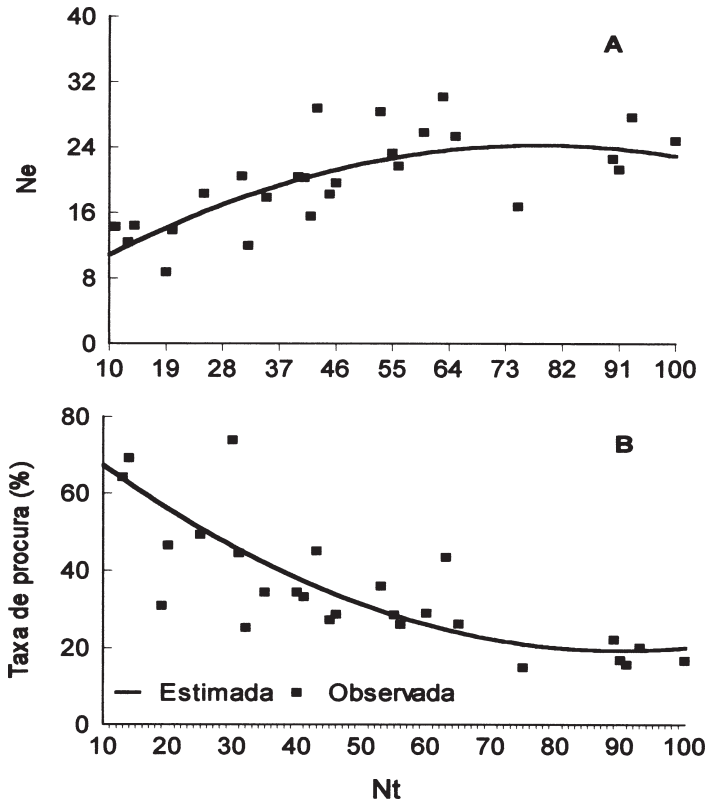


Figura 2. Em A, número estimado de encontros ( $N_e$ ) e, B, taxa de procura de fêmeas de *T. pretiosum*, parasitando ovos de *T. absoluta* com idade de 12 a 36 h, em função da densidade de ovos por folíolo ( $N_t$ ) de tomate IPA-5.

encontros com o hospedeiro pode ser estimado através da equação  $N_t - N_a = N_t e^{-(N_e/N_t)}$ , proposta por Benson (1973). Assim, *T. pretiosum* respondeu ao aumento da densidade do hospedeiro pelo número de encontros até a densidade de  $\approx 30$  ovos/folíolo com 12 a 36 h de idade. Em condições de maior densidade do hospedeiro, o  $N_e$  tendeu à estabilização. Esse comportamento pode ser atribuído a duas hipóteses: limitação do tempo ou deposição de todos seus ovos viáveis neste período, cessando o parasitismo mesmo com hospedeiros ainda disponíveis. A segunda hipótese parece mais aceitável, pois nas densidades maiores, o parasitóide reduziu a taxa de ataque e, conseqüentemente, a área

explorada (Fig. 2B), porém, mantendo o número de ovos parasitados (resposta funcional Tipo II, Fig. 1A, linha C). Alguns modelos tem explorado o efeito da limitação reprodutiva em parasitóides, mostrando alteração na sua resposta funcional (Lessells 1985, Getz & Mills 1996, Heimpel & Roseheim 1998). Para o trichogramatídeo *Uscana lariophaga* Steffan, Alebeek et al. (1996) encontraram resposta linear do Tipo I em massas com até 60 ovos de *Callosobruchus maculatus* Fabr., expostas por 24 h ao parasitóide. Resultados semelhantes, com resposta linear de parasitismo na densidade de 60 ovos e sua estabilização e entre 60 e 90 ovos de *H. zea*

foram obtidos para *Trichogramma atopovirilia* Oatman & Platner (Paron *et al.* 1998). Estes autores encontraram o máximo de 11,6 ovos de *H. zea* parasitados por fêmea de *T. atopovirilia*, com taxa de parasitismo variando de 50,7 a 68,0% e de 3,3 a 26,8% nas densidades de 15 e 150 ovos, respectivamente. Em ambos os estudos (Alebeek *et al.* 1996 e Paron *et al.* 1998), quando a taxa de parasitismo foi menor que 50%, a resposta foi do Tipo II, caracterizando, portanto, a limitação da capacidade de parasitismo deste parasitóide.

A partir da Fig. 2A, pode-se observar que o aumento no número de encontros reduz proporcionalmente a taxa de procura das fêmeas (Fig. 2B). Este fato induz uma resposta do Tipo I, para alta probabilidade de encontros (Fig. 1A, linha A). Por outro lado, em infestações elevadas como neste estudo, *T. pretiosum* apresentou parasitismo inversamente dependente da densidade (resposta Tipo II), decorrente de fatores como a limitação da capacidade reprodutiva. Esse comportamento pode variar entre espécies de *Trichogramma*, bem como sob diferentes condições como densidade e tipo de hospedeiro (Smith 1996, Alebeek *et al.* 1996, Paron *et al.* 1998). Embora a taxa de ataque ( $a'$ ) seja considerada constante mediante o aumento da densidade de ovos, a taxa de procura ( $a$ ) torna-se variável e decresce com a densidade de ovos (Fig. 2B). Para um parasitóide ativo como *T. pretiosum* em que seu hospedeiro é sedentário (ovo) e isolado (*T. absoluta*), este fato é válido, pois se o parasitóide não buscar, não encontrará o hospedeiro.

Considerando a superfície interna do tubo de 58,7 cm<sup>2</sup> e as áreas dos folíolos de tomate variando de 5,4 a 11,4 cm<sup>2</sup>, a fêmea de *T. pretiosum* poderá explorar de 9,6 a 6,2 folíolos, respectivamente, com infestação variando de 10 a 100 ovos/folíolo e parasitar até 31,1 ovos durante um dia. Em ovos com 36 a 60 h, a área explorada estimada foi de 89,5; 95,1 e 98,5 cm<sup>2</sup> para folíolos pequenos, médios e grandes, respectivamente. Em função de  $\theta$  ser maior (6,5 vezes) em ovos

com esta idade, esperava-se que a área explorada fosse menor. Entretanto, houve aumento na taxa de ataque em 1,6 vezes, mantendo a taxa de parasitismo baixa, a partir do que deduziu-se que é dispensado um menor tempo em ovos com adiantado desenvolvimento embrionário, já que ao abandoná-lo rapidamente, maior área pode ser explorada.

Os resultados demonstram que *T. pretiosum* responde ao aumento da densidade de ovos de *T. absoluta* com 12 a 36 h de idade, porém esta resposta não é significativa para ovos com 30 a 60 h e > 60 h. Este fato, aliado ao tempo de manipulação, taxa de ataque e de procura são informações importantes para o programa de controle biológico de *T. absoluta* em tomate. A partir da associação desses parâmetros à quantificação e distribuição da oviposição de *T. absoluta* no dossel da planta (Torres *et al.* in press), poderemos em futuros estudos determinar intervalos de liberações e quantidade de *T. pretiosum* em função da idade dos ovos e densidade do hospedeiro na área.

### Agradecimentos

À Fundação de Amparo à Ciência e Tecnologia do Estado de Pernambuco (FACEPE), pelo auxílio financeiro e pela concessão de bolsa de Iniciação Científica a Cristina A. Faria e suporte ao projeto APQ 0655-5.01. A José Adalberto Alencar e Francisca N.P. Haji do CPATSA-EMBRAPA, pelo apoio. A José R.P. Parra e Marinéia Haddad e dois revisores anônimos pelas sugestões no manuscrito.

### Literatura Citada

- Alebeek, F.A.N., C.M. Koning, E.A.P. Korte & A. van Huis. 1996. Egg-limited functional response of *Uscana lariophaga*, egg parasitoid of bruchid beetle pests in stored cowpea. Entomol. Exp. Appl. 81: 215-225.
- Benson, J.F. 1973. Intraspecific competition in the population dynamics of *Bracon*

- hebetor* Say (Hymenoptera: Braconidae). J. Anim. Ecol. 42: 105-124.
- Bleicher, E. & J.R.P. Parra. 1990.** Espécies de *Trichogramma* parasitóides de *Alabama argillacea*. II. Tabela de vida de fertilidade e parasitismo de três populações. Pesq. Agrop. Bras. 25: 207-214.
- Casas, J., W.S.C. Gurney, R. Nisbet & O. Roux. 1993.** A probabilistic model for the functional response of a parasitoid at the behavioural time-scale. J. Anim. Ecol. 62: 194-202.
- Currie, D.J. 1982.** Estimating Michaelis-Menten parameters: Bias, variance, and experimental design. Biometrics 38: 907-919.
- Fan, Y. & F.L. Petitt. 1994.** Parameter estimation of the functional response. Environ. Entomol. 23: 785-794.
- Freitas, F.S., J.B. Torres, D. Pratisoli & E. Fosse. 1994.** Controle, em época de maior ocorrência, da traça do tomateiro *Scrobipalpuloides absoluta* (Meyrick, 1917) por *Trichogramma pretiosum* (Riley, 1879) e cartap. Rev. Ceres 41: 244-253.
- Getz, W.M. & N.J. Mills. 1996.** Host-parasitoid coexistence and egg-limited encounter rate. Am. Natur. 148: 333-347.
- Haji, F.N.P. 1997.** Controle biológico da traça do tomateiro com *Trichogramma* no Nordeste do Brasil, p. 319-324. In: J.R.P. Parra & R.A. Zucchi (eds.), *Trichogramma* e o controle biológico aplicado. Piracicaba, FEALQ, 1997. 324p.
- Hassell, M.P. 1978.** The dynamics of arthropod predator-prey systems. Princeton, Princeton University Press, 237p.
- Heimpel, G.E. & J.A. Rosenheim. 1998.** Egg limitation in parasitoids: a review of the evidence and a case study. Biol. Control 11: 160-168.
- Holling, C.S. 1959.** Some characteristics of simple types of predation and parasitism. Can. Entomol. 91: 385-398.
- Holling, C.S. 1961.** Principles of insect predation. Annu. Rev. Entomol. 6: 163-182.
- Lessells, C.M. 1985.** Parasitoid foraging: Should parasitism be density dependent? J. Anim. Ecol. 54: 27-41
- Li, L.-Y. 1994.** Worldwide use of *Trichogramma* for biological control on different crops: A survey, p.37-53. In E. Wajnberg & S.A. Hassan (eds.), Biological control with egg parasitoids. Wallingford, CAB International, 286p.
- Mackauer, M. 1983.** Quantitative assessment of *Aphidius smithi* (Hymenoptera: Aphidiidae): fecundity, intrinsic rate of increase, and functional response. Can. Entomol. 115: 399-415
- Naranjo, S.E. & J.E. Stimac. 1987.** Plant influence on predation and oviposition by *Geocoris puncticeps* (Hemiptera: Lygaeidae) in soybeans. Environ. Entomol. 16: 132-189.
- Paron, M.J.F.O., I. Cruz & A.I. Ciociola. 1998.** Resposta de *Trichogramma atopovirilia* Oatman & Platner (Hymenoptera: Trichogrammatidae) a diferentes densidades de ovos do hospedeiro natural, *Helicoverpa zea* (Boddie) (Lepidoptera: Noctuidae). An. Soc. Entomol. Brasil 27: 427-433.
- Parra, J.R.P., R.A. Zucchi & S. Silveira Neto. 1987.** A importância de *Trichogramma* no controle de pragas na



- agricultura. Agrotécnica 1:12-15.
- Pratissoli, D. 1995.** Bioecologia de *Trichogramma pretiosum* Riley, 1879, nas traças *Scrobipalpuloides absoluta* (Meyrick, 1917) e *Phthorimaea operculella* (Zeller, 1873), em tomateiro. Tese de Doutorado, Esalq/USP, Piracicaba, 130p.
- Rogers, D.J. 1972.** Random search and insect population models. J. Anim. Ecol. 41: 369-383.
- Royama, T. 1971.** A comparative study of models for predation and parasitism. Res. Pop. Ecol. 1: 1-91.
- Saavedra, J.L.D., J.B. Torres & M.G. Ruiz. 1997.** Dispersal and parasitism of *Heliothis virescens* eggs by *Trichogramma pretiosum* Riley in cotton. Int. J. Pest Manag. 43: 169-171.
- Smith, S.M. 1996.** Biological control with *Trichogramma*: advances, success, and potential of their use. Annu. Rev. Entomol. 41: 375-406.
- StatSoft. 1993.** STATISTICA 4.2: StatSoft for Windows: General conventions & statistics I. User's Handbook. Tulsa, Microsoft Corporation. 1877p.
- Torres, J.B., C.A. Faria, W.S. Evangelista Junior & D. Pratissoli. 2000.** Within-plant distribution of the *Tuta absoluta* (Meyrick) leaf miner immatures in processing tomatoes, with notes on plant phenology. Int. J. Pest Manag. 46: in press.
- Wiedenmann, R.N. & R.J. O'Neil. 1992.** Searching strategy of the predator *Podisus maculiventris* (Say) (Heteroptera: Pentatomidae). Environ. Entomol. 21: 1-9.
- Villas Bôas, G.L. & F.H. França. 1996.** Utilização do parasitóide *Trichogramma pretiosum* no controle da traça-do-tomateiro em cultivo protegido de tomate. Hort. Bras. 14: 223-225.
- Zucchi, R.A. & R.A. Monteiro. 1997.** O gênero *Trichogramma* na América do Sul, p. 41-6. In: J.R.P. Parra & R.A. Zucchi (eds.), *Trichogramma* e o controle biológico aplicado. Piracicaba, FEALQ, 1997. 324p.

Recebido em 30/11/98. Aceito em 10/01/2000.

---