

ECOLOGY, BEHAVIOR AND BIONOMICS

Desempenho de *Thyriniteina arnobia* Stoll (Lepidoptera: Geometridae) em Eucalipto e Goiaba: o Hospedeiro Nativo Não é um Bom Hospedeiro?

ANDERSON M. HOLTZ¹, HAMILTON G. DE OLIVEIRA¹, ANGELO PALLINI¹, MADELAINE VENZON², JOSÉ C. ZANUNCIO, CLAUDINEI L. OLIVEIRA¹, JEANNE S. MARINHO¹ E MARIA DA C. ROSADO³

¹Depto. Biologia Animal, Univ. Federal de Viçosa, 36571-000, Viçosa – MG, e-mail: aholtz@insecta.ufv.br

²EPAMIG-CTZM, 36571-000, Viçosa – MG, e-mail: venzon@ufv.br

³Bolsista de Aperfeiçoamento da EPEMIG, e-mail: mcrosado@bol.com.br

Neotropical Entomology 32(3):427-431 (2003)

Performance of *Thyriniteina arnobia* Stoll (Lepidoptera: Geometridae) on Eucalyptus and on Guava: Isn't the Native Host a Good Host?

ABSTRACT - Plants can develop mechanisms of defense that reduces the effects of herbivore attacks. In response, the herbivores evolve to breaking the defense mechanisms of plants. Herbivores may also escape from the plant defense system by migrating to other host whose defense is not effective against them. In Brazil, outbreaks of the defoliator caterpillar *Thyriniteina arnobia* Stoll in *Eucalyptus* sp. are frequently observed. However, the native host of this insect is guava, *Psidium guajava* where outbreaks are not registered. The absence of outbreaks in *P. guajava* may be related to the development of defense mechanisms in that specie of Myrtaceae, which has apparently not yet occurred on eucalyptus. Here we investigated the performance of *T. arnobia* reared on its origin host plant, in comparison with those reared on its exotic host, *Eucalyptus* sp. The intrinsic growth rate of *T. arnobia* was higher on eucalyptus than on *P. guajava*. It is possible that the defense mechanism on guava plants acts as a chemical barrier, probably reducing the digestibility of the insect, which could affect the development of the current population and the next generations.

KEY WORDS: Constitutive defense, *Eucalyptus cloesiana*, *Psidium guajava*, herbivory

RESUMO - As plantas podem desenvolver mecanismos de defesa que reduzem o efeito do ataque de herbívoros. Em resposta, os insetos herbívoros evoluem de forma a quebrar os mecanismos de defesa das plantas. Uma das formas que os insetos têm de escapar do sistema de defesa das plantas é migrar para outros hospedeiros cujo sistema de defesa não seja eficiente a seu ataque. No Brasil, em plantios de *Eucalyptus* spp., observam-se surtos freqüentes da lagarta desfolhadora *Thyriniteina arnobia* Stoll, cujo hospedeiro nativo é a goiaba. A não ocorrência de surtos populacionais em goiaba pode estar relacionada ao desenvolvimento de mecanismos de defesa, nessa espécie de Myrtaceae, o que aparentemente ainda não ocorreu com o eucalipto. Por isso, investigou-se neste trabalho se o desempenho de *T. arnobia* criada em seu hospedeiro de origem, plantas de goiaba, difere do seu desempenho em hospedeiro exótico, o eucalipto. A taxa intrínseca de crescimento populacional de *T. arnobia* (r_m) foi maior em eucalipto do que em plantas de goiaba. O pior desempenho de *T. arnobia* em plantas de goiaba possivelmente se deu por atuação do sistema de defesa constitutiva dessas plantas. Barreiras químicas das plantas de goiaba podem estar atuando principalmente na redução da digestibilidade do inseto, afetando o desenvolvimento da população atual e, por conseguinte, o das próximas gerações.

PALAVRAS-CHAVE: Defesa constitutiva, *Eucalyptus cloesiana*, *Psidium guajava*, herbivoria

No processo de coevolução entre plantas e insetos, as plantas podem desenvolver mecanismos de defesa que levam à redução do efeito do ataque de herbívoros (Harbone 1993). Em resposta, os insetos herbívoros evoluem de forma a quebrar os mecanismos de defesa das plantas (Mauricio & Rausher 1997). Esses

mecanismos se expressam como defesa constitutiva e defesa induzida, as quais têm ação direta ou indireta sobre os artrópodes herbívoros (Karban & Baldwin 1997).

Os componentes do sistema de defesa constitutiva das plantas são compostos químicos e estruturas morfológicas

que dificultam o acesso dos herbívoros às plantas, podendo afetar alguns parâmetros do ciclo biológico, como o desenvolvimento e a reprodução dos insetos (Karban & Baldwin 1997). Esses componentes podem ser encontrados em uma ou mais partes da planta e, normalmente, suas concentrações e/ou quantidades variam com a idade da mesma (Gould 1998). Já a defesa induzida das plantas pode ser definida como qualquer mudança morfológica ou fisiológica resultante da ação de herbívoros sobre as plantas, resultando na não preferência de insetos por estas plantas em um subsequente ataque, melhorando assim o desempenho da planta (Agrawal 1998, Karban & Baldwin 1997).

O sistema de defesa das plantas tem o potencial de afetar a sobrevivência, a fecundidade e o desenvolvimento de insetos fitófagos e, conseqüentemente, a sua abundância (Gould 1998, Karban & Baldwin 1997). Estes, para fugirem da pressão exercida pelas plantas sobre suas populações, também desenvolveram mecanismos de defesa tais como a migração para novos hospedeiros (Agrawal 1998). Um exemplo dessa migração pode estar ocorrendo no Brasil com lepidópteros desfolhadores que atacavam espécies nativas da família Myrtaceae como *Psidium guajava* (goiaba) e que agora se desenvolvem em outra mirtácea, porém introduzida, *Eucalyptus* spp. (eucalipto) (Zanuncio et al. 1991).

Aparentemente, os lepidópteros desfolhadores sobrevivem nas mirtáceas nativas do Brasil, que são os seus hospedeiros de origem, mas sem apresentarem surtos populacionais (Anjos et al. 1987). No entanto, com o avanço da eucaliptocultura brasileira observa-se um número crescente de lepidópteros nativos que vêm se adaptando ao eucalipto, tais como *Eupseudosoma aberrans* Schaus e *Eupseudosoma involuta* Sepp (Arctiidae), *Automeris* sp. Walker e *Eacles imperiales* Walker (Saturniidae), *Sabulodes caberata* Guenée, *Thyrintina arnobia* (Stoll) e *Oxydia vesulia* Cramer (Geometridae), etc. (Zanuncio et al. 1990). Dentre essas espécies destaca-se *T. arnobia* pelos surtos populacionais periódicos e conseqüentes danos em plantios de eucalipto no Brasil (Zanuncio et al. 1991). Os surtos populacionais poderiam estar ocorrendo porque as mirtáceas exóticas (e.g. eucalipto) possivelmente ainda não desenvolveram mecanismos de defesa contra os lepidópteros desfolhadores, o que já teria acontecido nas mirtáceas nativas. Entretanto, Santos et al. (2000) comentam que *T. arnobia* se desenvolve melhor em plantas de goiaba do que em plantas de eucalipto. Desta forma, objetivou-se verificar se há diferença entre o desempenho de *T. arnobia* criada em seu hospedeiro de origem, *Psidium guajava* (goiaba), e no introduzido, *Eucalyptus* spp. (eucalipto).

Material e Métodos

Criação de *T. arnobia*. As criações de *T. arnobia* foram desenvolvidas no Departamento de Biologia Animal da Universidade Federal de Viçosa em salas climatizadas com temperatura a $25 \pm 2^\circ\text{C}$, fotofase de 12h e umidade relativa de $60 \pm 10\%$. Para a criação de manutenção de *T. arnobia* foram utilizados adultos provenientes de coleta em campo em plantios de eucalipto no município de Três Marias, MG. Os adultos coletados foram levados para o laboratório,

separados em casais e acondicionados em potes plásticos (500 ml) com tampa plástica contendo uma abertura central vedada com tela de malha fina. Dentro dos potes, foram colocadas tiras de papel presas à tampa que serviram de substrato para as posturas. Após a eclosão dos ovos, as lagartas foram transferidas para caixas teladas (0,45 x 0,45 x 0,45m) que passaram a ser utilizadas como gaiolas de criação. As gaiolas possuíam um dos lados constituído por uma tampa de vidro que funcionou como porta para facilitar o manuseio dos insetos. Foram formados dois grupos de lagartas conforme a dieta dada aos mesmos. Um grupo foi alimentado exclusivamente com folhas de eucalipto (*Eucalyptus cloesiana*) e o outro somente com folhas de goiaba (*Psidium guajava*). Como a população de *T. arnobia* utilizada neste estudo foi originária de progenitores advindos de plantios de eucalipto, o grupo alimentado com folhas de goiaba foi mantido por quatro gerações em folhas de goiaba para ocorrer um condicionamento do herbívoro nesta dieta, antes da realização dos experimentos.

Os galhos com folhas de goiabeira ou de eucalipto oferecidos às lagartas foram acondicionados em frascos de 300 ml contendo água destilada para manter a turgidez de suas folhas. A limpeza das gaiolas e a troca dos galhos foram realizadas diariamente.

Biologia de *T. arnobia*. Para o estudo da biologia de *T. arnobia*, 80 lagartas recém-eclodidas foram separadas em dois grupos de 40 indivíduos cada. Um grupo foi mantido em folhas de *E. cloesiana* e o outro em folhas de *P. guajava*. As lagartas de cada grupo foram individualizadas em placas plásticas de Petri (diâmetro = 15 cm e altura = 1,5 cm) e receberam uma folha de goiabeira ou de eucalipto cujo pecíolo foi envolto em algodão umedecido. Diariamente, as folhas eram substituídas e as placas eram limpas, retirando-se fezes e resíduos alimentares. A partir do quinto ínstar, devido ao aumento do volume do corpo, as lagartas foram transferidas individualmente para potes plásticos (500 ml) e aí mantidas até o início do período pré-pupal.

Foram observados o número de instares, a mortalidade e o tamanho das lagartas em cada ínstar, a duração do período larval e a mortalidade durante este período, o período de pré-pupa, o peso pupal, a duração e a sobrevivência do período pupal. Para se obter pupas suficientes para o estudo das fases pupal e adulta, foram mantidas nas mesmas condições ambientais e alimentares, duas criações paralelas com aproximadamente 500 lagartas em folhas de goiabeira e 500 em folhas de eucalipto. Para o estudo da fase adulta foram feitas 20 repetições em cada dieta, sendo cada repetição composta por um casal de *T. arnobia*. Cada casal foi acondicionado em um pote plástico (500 ml) contendo tiras de papel presas à tampa, para que nelas fossem efetuadas as posturas. Foram observados os períodos de pré-oviposição e de oviposição, o número total de ovos/fêmea, o período de incubação dos ovos, o número de ovos eclodidos e a longevidade dos adultos. O ciclo total foi calculado desde o período de incubação dos ovos até a emergência dos adultos.

A análise dos dados foi feita pela ANOVA e pelo cálculo da taxa intrínseca de crescimento populacional (r_m) (Carey, 1993).

$$\sum_{x=0}^T l_x m_x e^{-r_m(x+1)} = 1$$

Onde x = intervalo de tempo; T = classe etária mais velha; l_x = taxa de sobrevivência durante o estágio x ; m_x = número de descendentes fêmeas produzidos no estágio x .

Resultados

Analisando-se o ciclo de vida de *T. arnobia* criada em folhas de *E. cloesiana* e em folhas de *P. guajava*, observa-se que houve diferença significativa ($P < 0,05$) entre as dietas para a maioria dos parâmetros mensurados (Tabela 1). Não foram observadas diferenças significativas apenas para a duração dos períodos de pré-oviposição e de oviposição.

As fêmeas criadas em dieta de eucalipto apresentaram o número total de ovos/fêmea e o número total de ovos eclodidos/fêmea maior do que as fêmeas criadas com folhas de goiaba (Tabela 1). A dieta de eucalipto levou ao menor período para a eclosão de ovos, quando comparada com a dieta goiaba. A longevidade dos adultos foi maior em insetos criados em goiaba do que em insetos criados em eucalipto (Tabela 1). A mortalidade larval em todos os instares foi maior em goiaba quando comparada com a dieta eucalipto (Fig. 1). O período larval foi significativamente menor em lagartas criadas com folhas de goiaba (Tabela 1). O comprimento das lagartas foi significativamente maior em lagartas criadas em folhas de eucalipto comparando-se com lagartas mantidas em folhas de goiaba (Fig. 2).

O período pré-pupal foi maior em goiaba. Porém, o peso das pupas foi maior em eucalipto, tanto para machos como para fêmeas. Houve maior sobrevivência das pupas em eucalipto, onde também se verificou duração menor desse

período (Tabela 1). O ciclo total abrangendo o período de incubação até a emergência dos adultos foi menor em eucalipto do que em goiaba.

Quando a taxa intrínseca de crescimento populacional (r_m) de *T. arnobia* foi calculada, obteve-se maior valor na dieta de eucalipto (0,10) do que na dieta de goiaba (0,07) mostrando assim, que o desenvolvimento de *T. arnobia* foi melhor em eucalipto do que em goiaba (Tabela 1).

Discussão

É importante comparar os parâmetros biológicos dos insetos herbívoros sobre diferentes espécies vegetais e analisar a capacidade de esses insetos permanecerem ou não sobre tais espécies vegetais (van der Meijden *et al.* 1988, Prins & Verkaar 1992). Se os parâmetros não forem mantidos sobre uma determinada espécie de planta, mesmo que os insetos tenham sido encontrados sobre a mesma, pode ser uma indicação de que eles não estejam adaptados a essa espécie de planta (Rosenthal & Welter 1995, Lehtilä & Syrjanen 1995, Welter & Steggal 1993). O período larval de *T. arnobia* foi menor quando as lagartas foram alimentadas com seu hospedeiro de origem (goiaba) do que com eucalipto. No entanto, *T. arnobia* apresentou maior taxa intrínseca de crescimento populacional (r_m) em eucalipto do que em goiaba. Se a duração do período larval de *T. arnobia* fosse utilizada isoladamente como parâmetro indicador de desempenho, poder-se-ia acreditar que esse herbívoro estaria se desenvolvendo melhor em seu hospedeiro de origem (goiaba) uma vez que com um período larval menor, *T. arnobia* poderia apresentar maior número de gerações, superando as populações existentes em eucalipto. No entanto, no cálculo da taxa intrínseca de crescimento populacional, vários

Tabela 1. Parâmetros biológicos de *T. arnobia* criada em dois hospedeiros: *E. cloesiana* e *P. guajava*.

Parâmetros	Eucalipto	Goiaba
Pré-oviposição (dias)	1,5 ± 0,39 a	1,2 ± 0,44 a
Período de oviposição (dias)	4,1 ± 1,41 a	5,2 ± 2,43 a
Número total de ovos/fêmea	998,9 ± 387,22 a	657,8 ± 445,97 b
Número total de ovos eclodidos/fêmea	829,0 ± 391,35 a	437,0 ± 371,94 b
Período de incubação (dias)	10,2 ± 0,92 b	12,3 ± 0,60 a
Longevidade de adultos (dias)	7,0 ± 2,26 b	9,3 ± 2,11 a
Período larval (dias)	31,4 ± 0,47 a	29,1 ± 0,43 b
Mortalidade larval (%)	12,5 ± 0,33 b	75,0 ± 0,44 a
Comprimento da lagarta em 6 ^o instar	3,3 ± 0,29 a	2,8 ± 0,31 b
Período pré-pupal	2,1 ± 0,45 b	2,7 ± 0,67 a
Peso da pupa (g) (♂)	0,3 ± 0,02 a	0,2 ± 0,05 b
Peso da pupa (g) (♀)	0,8 ± 0,13 a	0,6 ± 0,18 b
Sobrevivência pupal (%)	78,9 ± 1,32 a	25,0 ± 1,17 b
Período pupal (dias)	9,5 ± 1,08 b	10,9 ± 1,08 a
Ciclo total (dias)	53,3 ± 0,87 b	54,7 ± 0,91 a
Taxa intrínseca de crescimento (r_m)	0,10	0,07

Médias seguidas pelas mesmas letras nas linhas não diferem significativamente entre si pelo teste F ($P < 0,05$).

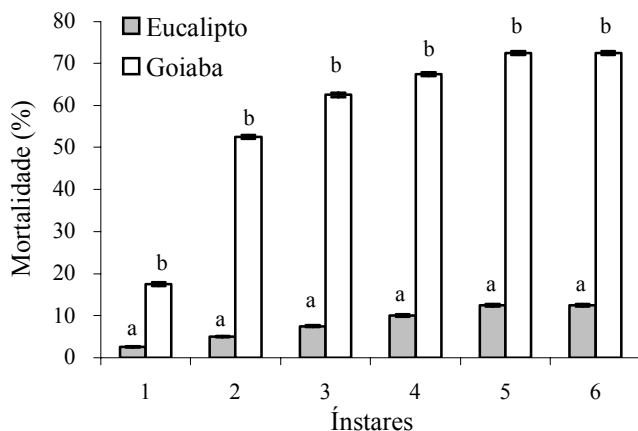


Figura 1. Mortalidade de lagartas de *T. arnobia* criadas em folhas de *E. cloesiana* e em folhas de *P. guajava*. Para cada instar, médias seguidas pelas mesmas letras não diferem significativamente entre si. (ANOVA, $F = 76,22$, $GL = 39$)

aspectos biológicos além do período larval foram considerados, tornando-a assim uma medida completa do desempenho do inseto nos diferentes hospedeiros.

Um estudo realizado por Santos *et al.* (2000) com a mesma espécie de herbívoro e os mesmos hospedeiros (goiaba e eucalypto), mostrou que em plantas de goiaba, *T. arnobia* desenvolve-se melhor do que em plantas de eucalypto, principalmente quando se observa a mortalidade larval (5,0% de mortalidade em goiaba e 46,5% em eucalypto), a qual é totalmente diferente dos resultados apresentados neste trabalho (75,0% em goiaba e 12,5% em eucalypto). Essa diferença pode estar relacionada com o período de adaptação do inseto ao novo hospedeiro. Santos *et al.* (2000) mediram as taxas de mortalidade utilizando diretamente posturas de *T. arnobia* coletadas em eucalypto no campo, sem manter os insetos provenientes dessas posturas, por algumas gerações, no novo hospedeiro (goiaba), como foi realizado no presente trabalho. Não ocorrendo o período de adaptação, os herbívoros podem ser eficientes em alguns aspectos biológicos sobre o novo hospedeiro em uma primeira geração. Porém, a partir da segunda e das gerações subsequentes, a população do herbívoro pode ser afetada pelos compostos químicos da planta (Berenbaum & Zangerl 1996).

Com a taxa de crescimento maior em eucalypto, haverá maior número de gerações de *T. arnobia* em plantas de eucalypto do que em goiaba. Desta forma, pode-se inferir que plantas de goiaba, por meio de compostos químicos e/ou barreira física, atuam negativamente sobre a população desses insetos. As barreiras químicas nas plantas incluem a produção de toxinas que atuam principalmente na redução da digestibilidade pelo inseto, afetando desta forma o seu desempenho no hospedeiro e seu desenvolvimento na população atual, bem como nas suas próximas gerações (Price 1997, Maurício & Rausher 1997).

A qualidade nutricional e a digestibilidade das plantas são críticos para os herbívoros, sendo que os compostos secundários presentes em muitas plantas reduzem a disponibilidade de proteínas aos herbívoros (Jãremo *et al.* 1999). Por exemplo, os taninos armazenados em vacúolos nas

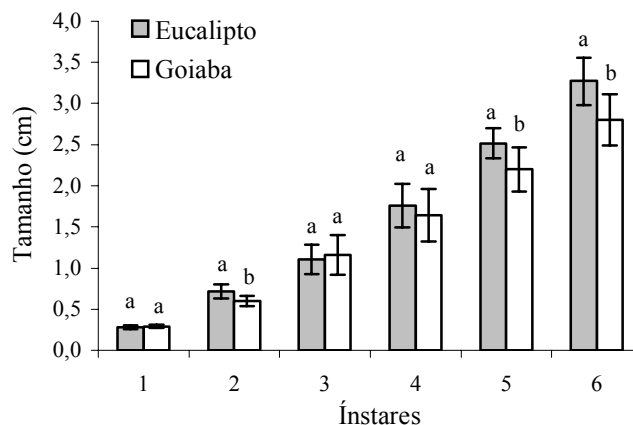


Figura 2. Tamanho em cada instar larval de *T. arnobia* criadas em folhas de *E. cloesiana* e em folhas de *P. guajava*. Para cada instar, médias seguidas pelas mesmas letras não diferem significativamente entre si. (ANOVA, $F = 17,86$, $GL = 39$)

folhas de carvalho e de outras plantas combinam-se com as proteínas das folhas e enzimas digestivas nos intestinos dos herbívoros, e assim dificultam a digestão das proteínas. Entretanto, os insetos podem reduzir os efeitos inibitórios do tanino através da produção de surfactantes semelhantes aos detergentes nos fluidos de seus intestinos, os quais tendem a desagregar o complexo tanino-proteína (Jãremo *et al.* 1999). Apesar de as plantas de eucalypto também apresentarem em sua estrutura compostos secundários como óleos essenciais e taninos (Fox & Macauley 1977, Panizzi & Parra 1991), aparentemente esses compostos não estão afetando o desempenho de *T. arnobia* nessas plantas. É possível que esses herbívoros tenham conseguido quebrar as barreiras químicas provenientes das plantas de eucalypto. Outro fator a ser considerado e que pode favorecer a adaptação de insetos a plantas de eucalypto são as áreas extensas dos mesmos, o que facilitaria a adaptação pela abundância de alimento e pela dificuldade de estabelecimento dos inimigos naturais, pois além de presas, estes necessitam de outras fontes de alimento, tais como pólen e néctar (Whitman 1994, Jervis & Kidd 1996).

As goiabeiras, aparentemente, apresentam em sua estrutura compostos químicos do metabolismo secundário que não favorecem o estabelecimento e desenvolvimento de *T. arnobia* quando comparado com o eucalypto. Todavia, conforme mostrado neste estudo, a resistência apresentada pelas plantas é um fator condicionante na biologia dos indivíduos, podendo contribuir para um processo de seletividade negativa quanto ao vigor dos indivíduos. A resistência de plantas ocorre através de evolução e co-evolução e, como o eucalypto é uma planta exótica com pouco tempo de adaptação no Brasil, vem sofrendo surtos periódicos de *T. arnobia*, que migraram para estas plantas, provavelmente para fugir da pressão exercida pelas barreiras química e/ou física existentes em seu hospedeiro de origem.

Agradecimentos

Ao Prof. Arne Janssem por úteis comentários na elaboração do trabalho, ao Conselho Nacional de

Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão de bolsas e à Universidade Federal de Viçosa (UFV) pelo apoio na realização deste trabalho.

Literatura Citada

- Agrawal, A.A. 1998.** Induced responses to herbivory and increased plant performance. *Science* 279: 1201-1202.
- Anjos, N., G.P. Santos & J.C. Zanuncio. 1996.** Pragas do eucalipto e seu controle. *Inf. Agropec.* 12: 50-8.
- Berenbaum, M.R. & A.R. Zangerl. 1996.** Constraints on chemical coevolution: wild parsnips and the parsnip webworm. *Evolution* 40: 1215-1228.
- Carey, J.R. 1993.** Applied demography for biologists with special emphasis on insects. New York, Oxford University Press, 206p.
- Fox, L.R. & B.J. Macauley. 1977.** Insect grazing on *Eucalyptus* in response to variation in leaf tannins and nitrogen. *Oecologia* 29: 145-162.
- Futuyma, D.J. & M.C. Keese. 1992.** Evolution and coevolution of plants and phytophagous arthropods, p. 439-475. In G.A. Rosenthal & M.R. Berenbaum (eds.), *Herbivores: their interactions with secondary plant metabolites*. vol. 2, Evolutionary and ecological processes. 2nd ed. San Diego, Academic Press, 718p.
- Gould, F. 1998.** Sustainability of transgenic insecticidal cultivars: Integrating pest genetics and ecology. *Annu. Rev. Entomol.* 43: 701-726.
- Harborne, J.B. 1993.** Introduction to ecological biochemistry. London, Academic Press, 574p.
- Karban, R. & I.T. Baldwin. 1997.** Induced responses to herbivory. Chicago, Univ. of Chicago Press, 275p.
- Järemo, J. 1999.** Plant adaptations to herbivory: mutualistic versus antagonistic coevolution. *Oikos* 84: 313-320.
- Jervis, M.A. & N.A.C. Kidd. 1996.** Phytophagy, p. 375-394. In M. Jervis & N. Kidd (eds.), *Insect natural enemies: practical approaches in their study and evaluation*. London, Chapman & Hall, 732p.
- Lehtilä, K.P. & K. Syrjanen. 1995.** Compensatory responses of two *Melampyrum* species after damage. *Func. Ecol.* 9: 511-517.
- Mauricio, R. & M.D. Rausher. 1997.** Variation in the defense strategies of plants: are resistance and tolerance mutually exclusive? *Ecology* 78: 1301-1311.
- Meijden, E. van der, M. Wijn & H.J. Verkaar. 1988.** Defense and regrowth, alternative plant strategies in the struggle against herbivores. *Oikos* 51: 355-363.
- Panizzi, A.R. & J.R.P. Parra. 1991.** Ecologia nutricional de insetos e suas aplicações no manejo de pragas. São Paulo, Manole, 391p.
- Price, P.W. 1997.** *Insect Ecology*. New York, John Wiley & Sons, 874p.
- Prins, A.H. & H.J. Verkaar. 1992.** Defoliation: do physiological and morphological responses lead to (over) compensation?, p. 13-31. In P.G. Ayres (ed.), *Pests and pathogens: plant responses to foliar attack*. Oxford, Bios Scientific, 216p.
- Rosenthal, J.P. & S.C. Welter. 1995.** Tolerance to herbivory by a stem-boring caterpillar in architecturally distinct maize and wild relatives. *Oecologia* 102: 146-155.
- Santos, G.P., T.V. Zanuncio & J.C. Zanuncio. 2000.** Desenvolvimento de *Thyrinteina arnobia* Stoll (Lepidoptera: Geometridae) em folhas de *Eucalyptus urophylla* e *Psidium guajava*. *An. Soc. Entomol. Brasil* 29: 13-22.
- Welter, S.C. & J.W. Stegall. 1993.** Contrasting the tolerance of wild and domesticated tomatoes to herbivory: agroecological implications. *Ecol. Appl.* 3: 271-278.
- Whitman, D.W. 1994.** Plant bodyguards: mutualistic interactions between plants and the third trophic level, p. 133-159. In T.N. Ananthakrishnan, (ed.), *Functional dynamics of phytophagous insects*. New Delhi, India, Oxford and IBH Publishing, 557p.
- Zanuncio, J.C., L.G. Batista, T.V. Zanuncio, E.F. Vilela & J.F. Pereira. 1991.** Levantamento e Flutuação de lepidópteros associados à eucaliptocultura: VIII – Região de Belo Horizonte, Minas Gerais, junho de 1989 a maio de 1990. *Rev. Árvore* 15: 83-93.
- Zanuncio, J.C., M. Fagundes, N. Anjos, T.V. Zanuncio & L.C. Capitani. 1990.** Levantamento e flutuação populacional de lepidópteros associados à eucaliptocultura: V- Região de Belo Oriente, MG. Junho de 1986 a maio de 1987. *Rev. Árvore* 1: 35-44.

Received 05/11/02. Accepted 15/06/03.