

ECOLOGIA, COMPORTAMENTO E BIONOMIA

Plasticidade Fisiológica e Comportamental de *Brevicoryne brassicae* (L.) (Hemiptera: Aphididae) em Duas Variedades de *Brassica oleraceae* L.

CRISTIANE D. PEREIRA¹ E CECÍLIA LOMÔNACO²

¹Curso de Pós-Graduação em Genética e Bioquímica, Universidade Federal de Uberlândia, 38.400-902, Uberlândia, MG.

²Instituto de Biologia, Universidade Federal de Uberlândia, 38.400-902, Uberlândia, MG. e-mail: lomonaco@ufu.br

Neotropical Entomology 30(1): 29-35 (2001)

Physiological and Behavioural Plasticity of *Brevicoryne brassicae* (L.) (Hemiptera: Aphididae) on Two Varieties of *Brassica oleraceae* L.

ABSTRACT- Interactions between phytophagous insects and their host plants can produce physiological, morphological and behavioural changes on the population of the parasites. Such changes due to phenotypic plasticity may be relevant in both the specialisation process and host races or ecotypes formation. In this work the occurrence of phenotypic plasticity (physiological and behavioural) on distinct aphids clones of *Brevicoryne brassicae* (L.) was investigated utilising two different hosts: cabbage (*Brassica oleraceae* var. *acephala*) and broccoli (*B. oleraceae* var. *italica*). Nymphs, with approximately the same age, were placed individually on the underneath leaf surface on each tested host. Their developmental time and fecundity were observed daily in order to calculate a fitness index (r_m) or performance. Experiments to determine preference (behavioural plasticity) were done inside the laboratory, basing on the choice of eighty aphids (20 per clone) for a particular host. Measurements of variability on plastic responses among clones were done following a quantitative genetic model. Clones demonstrated low physiological plasticity ($F=3.412$; $P=0.067$) probably due to the great genetic similarity between the two variety of plants used as hosts. Small variability was verified for this kind of plasticity among the performance of the analysed clones ($F=1.281$; $P=0.283$). Nevertheless, the clones presented significant preference for a particular host ($\chi^2=4.66$; $P<0.05$), which demonstrates the conditioning behaviour (individuals choosing the hosts were they fed during their development). Apparently the selection pressure was not hard enough to promote biotype or race formation in *B. brassicae* adapted to the host varieties tested.

KEY WORDS: Insecta, phenotypic plasticity, Hopkins principle, conditioning behaviour, quantitative genetics.

RESUMO - Interações entre insetos fitófagos e suas plantas hospedeiras podem gerar modificações fisiológicas, morfológicas e comportamentais na população dos parasitas. Essas modificações, ocorridas devido à plasticidade fenotípica, podem ter relevância nos processos de especialização e formação de ecótipos. Este trabalho, teve como objetivo verificar a ocorrência de plasticidade fenotípica (fisiológica e comportamental) de distintos clones do pulgão *Brevicoryne brassicae* (L.) na utilização de duas variedades de hospedeiros, couve (*Brassica oleracea* var. *acephala*) e brocolis (*B. oleracea* var. *italica*). Ninfas, com aproximadamente a mesma idade, foram alocadas individualmente na face abaxial das folhas dos hospedeiros testados e observadas diariamente quanto ao período de desenvolvimento e fecundidade para cálculo do índice de *fitness* (r_m) ou performance. Experimentos para determinar a preferência (plasticidade comportamental) foram realizados em laboratório, testando-se oitenta indivíduos (20 por clone), com base em suas escolhas por determinado hospedeiro. Medidas de variabilidade na ocorrência de plasticidade foram feitas segundo modelo de genética quantitativa. Os clones demonstraram pequena plasticidade fisiológica provavelmente devido à grande similaridade genética entre as duas variedades de plantas testadas ($F=3,412$; $P=0,067$). Também não foi verificada grande variabilidade nas respostas apresentadas entre clones ($F=1,281$; $P=0,283$). No entanto, os clones apresentaram significativa preferência por determinado hospedeiro ($\chi^2=4,66$; $P<0,05$), sendo marcante o fenômeno de condicionamento (indivíduos “escolhiam” os hospedeiros nos quais se alimentaram durante seu período pré-reprodutivo). Não foi detectada pressão de seleção suficiente para promover a formação de biótipos ou raças nesta espécie, adaptadas às variedades de brássicas testadas.

PALAVRAS-CHAVE: Insecta, plasticidade fenotípica, princípio de Hopkins, comportamento de condicionamento, genética quantitativa.

A plasticidade fenotípica refere-se a qualquer tipo de variação induzida pelo meio ambiente, sem que mudanças genéticas sejam necessárias (Bradshaw 1965, Scheiner 1993, Via *et al.* 1995). Como a seleção natural age por meio de diferenças no fenótipo (Via 1990), a plasticidade fenotípica é fator evolutivo importante por constituir um mecanismo gerador de variabilidade (Thompson 1991). Se o organismo não apresenta plasticidade e sempre produz o mesmo fenótipo, apesar de mudanças ambientais estarem presentes, pode-se verificar a ocorrência do processo dito canalização (Sterns 1989).

Uma dada característica pode ser plástica em resposta a um fator ambiental, mas não a outro (Bradshaw 1965, Scheiner 1993). Analogamente, caracteres distintos podem representar diferentes graus de plasticidade. Por isso, a plasticidade não é propriedade geral do genótipo, mas é específica ao caráter ou complexo de caracteres (Scheiner 1993).

Respostas plásticas nem sempre são adaptativas (Schlichting 1986). Contudo, a plasticidade fenotípica pode ser adaptativa se representa um mecanismo no qual o *fitness* relativo é mantido, em resposta à variação, devendo, portanto, envolver respostas morfológicas, fisiológicas (Thompson 1991) ou comportamentais.

Sabe-se que variedades de plantas podem apresentar diferentes performances em ambientes distintos. Do mesmo modo, insetos polífagos, podem responder de diferentes modos às variações genotípicas de suas plantas hospedeiras (Fry 1992). A evolução da relação inseto-planta é significativamente influenciada pelo grau de plasticidade dos insetos, pois a seleção para aumento no *fitness* em uma planta hospedeira pode resultar em seleção para um decréscimo em outras espécies de plantas e vice-versa. Este fenômeno, conhecido como *trade-off* na performance pode promover a evolução de genótipos de insetos altamente especializados a determinados hospedeiros (Ueno *et al.* 1997). Se divergências entre populações de insetos que utilizam diferentes hospedeiros forem mantidos por seleção natural, haverá favorecimento para o surgimento de subespécies, raças ou ecótipos (Via & Lande 1985, Falconer 1989, Via 1991).

Muitos problemas com pragas agrícolas são também problemas evolutivos, e compreender como ocorre a evolução em sistemas agrícolas pode facilitar a implementação de estratégias de controle (Via 1990). Pulgões ou afídeos, por exemplo, são considerados pragas de grande relevância na agricultura. As principais características que conferem essa importância econômica aos afídeos são a sua forma de alimentação, o seu alto poder de reprodução e a sua grande capacidade de dispersão (Souza-Silva & Ilharco 1995). Em pouco tempo, os afídeos se instalam em qualquer cultura, causando com isso sérios danos, quer pela sucção contínua da seiva, quer pela transmissão de doenças (Gallo *et al.* 1988). O controle desses insetos-praga em brássicas (couve, brócolis, repolho e similares) é atualmente feito com repetidas

aplicações de inseticidas organofosforados, o que eleva o custo de produção, podendo ocasionar a contaminação do meio ambiente e incompatibilidade entre o intervalo das colheitas e o período de carência do inseticida (Paula *et al.* 1995). O conhecimento sobre potencialidades para a ocorrência de processos de especialização em pragas agrícolas, pode fornecer bases para a idealização de novas alternativas de manejo.

Brevicoryne brassicae é um afídeo polífago, cosmopolita, que parasita principalmente crucíferas (Mariconi *et al.* 1963). Dentre os diversos hospedeiros por ele utilizados estão a couve (*Brassica oleraceae* var. *acephala*), brócolis (*B. oleraceae* var. *italica*), nabo (*B. rapa*), couve-flor (*B. oleraceae* var. *botrytis*), repolho (*B. oleraceae* var. *capitata*), espinafre (*Spinaceae oleraceae*), diversas variedades de mostarda e *Trapeolum majus*, a ornamental capuchinha (Souza-Silva & Ilharco 1995). Seu corpo possui coloração verde e apresenta produção de cera branca, sendo que, quando adulto a secreção é tão abundante que cobre completamente o tegumento. É uma espécie holocíclica em climas temperados, possuindo geração sexual no outono, com ovos que atravessam o inverno, e apresentando reprodução partenogenética apomítica até o próximo outono. Em regiões de clima quente não apresentam ciclo sexuado (Heie 1986). Pouco se sabe sobre a biologia reprodutiva da espécie em regiões tropicais (Dixon *et al.* 1987).

Este estudo teve como objetivo verificar o grau de plasticidade fenotípica fisiológica e comportamental em distintos clones de *Brevicoryne brassicae* (L.), na utilização de duas variedades de hospedeiros: couve manteiga (*Brassica oleracea* var. *acephala*) e brócolis (*B. oleracea* var. *italica*).

Material e Métodos

Local de Estudo e Cultivo dos Hospedeiros. Os trabalhos foram conduzidos no Instituto de Biologia, Campus Umuarama da Universidade Federal de Uberlândia, MG. As sementes de *B. oleraceae* var. *italica* (Ramoso Santana) e *B. oleraceae* var. *acephala* (Manteiga) foram cultivadas em sementeiras. Quando as plântulas atingiram em torno de 10 cm de altura e apresentaram quatro folhas definitivas, foram transplantadas para os canteiros com espaçamento 50x50 cm. Este procedimento foi repetido diversas vezes durante o período de experimentação (15 de setembro de 1997 a 30 de agosto de 1998).

Obtenção e Manutenção dos Clones. Para a obtenção de uma amostra com grande variabilidade genética, os clones de *B. brassicae* foram coletados em locais distintos, distantes entre si por, pelo menos, 500 m. Três clones foram obtidos em pés de couve e um, em folhas de brócolis. Estes clones foram estocados e mantidos em folhas completamente expandidas de couve e brócolis, envoltas por uma embalagem de organza (30 x 20 cm) para permitir a ventilação e evitar

que os distintos clones se misturassem. A substituição das folhas dos hospedeiros em uso para o experimento era feita sempre que necessário, após o envelhecimento das mesmas, sendo os clones remanejados para folhas mais jovens que ofereciam melhores condições de sobrevivência.

Plasticidade Fisiológica. Pulgões pertencentes a um mesmo clone (idênticos geneticamente) foram alimentados simultaneamente em dois hospedeiros distintos (variedades de *B. oleracea*) para a avaliação do grau de plasticidade na sua performance. Cinco ninfas de cada clone, com aproximadamente a mesma idade, foram colocadas em cada hospedeiro para estabelecerem diferentes linhagens (descendentes partenogenéticos). Estas fêmeas foram individualizadas nos hospedeiros testados, com o uso de *clipcages* ou pequenas gaiolas na face abaxial das folhas, para que pudessem ser acompanhadas diariamente. A utilização dessas gaiolas também evitou o ataque de parasitoides, fuga e queda dos pulgões. Após terem-se tornado adultas, contava-se o número de ninfas produzidas a cada dia subsequente. As ninfas-filhas produzidas eram removidas diariamente e colocadas nas culturas estoques. Geralmente, no primeiro dia em que o adulto se reproduzia, uma ninfa era isolada para constituir a nova geração a ser testada. Formas aladas eram descartadas e novas ninfas eram escolhidas ao longo do experimento, quando necessário. Os indivíduos selecionados (cerca de $20,9 \pm 1,56$ de cada clone) foram observados, registrando-se seu período de desenvolvimento (tempo decorrido entre o nascimento até o primeiro dia da reprodução) e sua fecundidade (número de ninfas produzidas durante o período de desenvolvimento). Com estes dados foi calculado o índice de performance ou *fitness* (Wyatt & White 1977), enfocando a taxa de crescimento populacional (r_m), com a seguinte fórmula:

$$r_m = [0,738 (\ln Md)]/d$$

onde: d = Tempo de desenvolvimento até a fase adulta e Md = Número de ninfas produzidas no período d. A verificação de diferenças significativas nos caracteres coletados: período de desenvolvimento, fecundidade relativa e índice de *fitness* (r_m), foram estimadas utilizando análise de variância (ANOVA) para dois fatores, clones e hospedeiros. Segundo o modelo quantitativo de Via & Lande (1985), respostas plásticas podem ser detectadas quando a variação causada pelo fator "hospedeiro" for significativa. Interações entre clones e hospedeiros informam o grau de variabilidade nas respostas plásticas entre os genótipos analisados. A variabilidade genotípica entre os clones estudados é dada pela quantidade de variação atribuída ao fator "clone". Para cada clone, em cada ambiente, foram calculados os valores médios dos caracteres analisados (valores genotípicos), que correspondem às medidas genéticas de cada caráter (valores médios fenotípicos). Utilizando estes valores, foram calculadas as correlações genéticas dos caracteres genotípicos dos clones nos diferentes hospedeiros, por meio do coeficiente de correlação de Pearson. Correlações genéticas entre dois caracteres métricos informam sobre a influência de um mesmo grupo de genes na determinação fenotípica destes caracteres (Falconer 1989). Para verificar a ocorrência de *trade-offs* (ou correlações genéticas negativas), normas

de reação também foram efetuadas para cada caráter analisado. A norma de reação representa a direção das respostas plásticas e a variabilidade entre os genótipos (clones) quanto ao grau de plasticidade (Scheiner 1993). As análises estatísticas foram realizadas com auxílio do programa SYSTAT para Windows versão 5.04 (Systat 1992).

Plasticidade Comportamental. No período de 9 de julho a 5 de agosto de 1998, foram realizados os experimentos de preferência de clones de *B. brassicae*, para avaliar o grau de escolha, em detrimento da experiência prévia. Os indivíduos testados foram cultivados nos hospedeiros por sessenta dias antes da realização do experimento. Dez recipientes plásticos, contendo duas aberturas no fundo foram utilizados como arenas. Nestas aberturas, eram inseridas folhas de cada hospedeiro, fixadas com rolhas de borracha, após o que, adultos ápteros eram colocados individualmente no centro dos recipientes. Os recipientes eram fechados com uma tampa plástica, para evitar a interferência de odores e iluminação externos. Os 20 indivíduos de cada clone testados quanto à escolha do hospedeiro foram previamente submetidos à inanição por uma hora, antes da execução do experimento. A escolha final dos indivíduos era registrada após uma hora e 20 minutos. Um teste de heterogeneidade (χ^2) foi realizado para se verificar diferenças nas respostas entre distintos clones. Tabelas de contingência foram feitas para verificar diferenças nas categorias de escolha. Nesta análise utilizou-se a correção de Yates (Zar 1984).

Resultados

Plasticidade Fisiológica. O tempo médio obtido para o período de desenvolvimento mostrou-se significativamente maior no brócolis (7,2 dias) que na couve (6,3 dias). Fora isto, os demais caracteres (fecundidade relativa e índice de *fitness*) não mostraram diferenças significativas nos valores médios entre hospedeiros, ou seja, não se apresentaram fenotipicamente plásticos, apresentando performances equivalentes em ambos hospedeiros (Tabelas 1 e 2). Não

Tabela 1. Valores médios dos caracteres estimados (\pm erro padrão) para os clones de *B. brassicae* que utilizaram couve e brócolis como hospedeiros.

Característica	Couve	Brócolis
Índice de <i>fitness</i> (fêmeas/ fêmeas por dia)	0,4 \pm 0,01 (n=98)	0,3 \pm 0,02 (n=69)
Período de desenvolvimento (dias)	6,3 \pm 0,16 (n=98)	7,2 \pm 0,25 (n=69)
Fecundidade relativa (fêmeas/ dia)	4,5 \pm 0,17 (n=98)	4,3 \pm 0,24 (n=69)

foram detectadas diferenças significativas entre clones para nenhum dos caracteres analisados (Tabela 2), o que indica pequena ou nenhuma variabilidade genética entre os clones de *B. brassicae*. Também não foi verificada significativa

Tabela 2. Análise de Variância (ANOVA) para dois fatores na performance ou índice de *fitness* ou performance (r_m), fecundidade relativa e período de desenvolvimento de clones de *B. brassicae* que utilizaram couve e brócolis como hospedeiros.

Fonte	GL	MQ	F	P
Performance (r_m)				
Clone	3	0,004	0,341	0,796
Hospedeiro	1	0,039	3,412	0,067
Clone*hospedeiro	3	0,015	1,281	0,283
Erro	159	0,012		
Fecundidade relativa				
Clone	3	1,810	0,582	0,664
Hospedeiro	1	3,967	1,157	0,284
Clone*hospedeiro	3	1,428	0,416	0,741
Erro	159	3,429		
Período de desenvolvimento				
Clone	3	3,044	0,906	0,439
Hospedeiro	1	30,041	8,943	0,003
Clone*hospedeiro	3	1,307	0,389	0,761
Erro	159	3,359		

variabilidade entre os clones quanto às respostas plásticas (interações clone x hospedeiro não foram significativas) dos caracteres analisados (Tabela 2). As normas de reação confirmam não haver diferenças também na direção de variação das respostas plásticas entre clones (Fig. 1).

Não foram encontradas correlações genéticas negativas significativas (indicativas de ocorrência de *trade-offs*) em nenhum dos caracteres testados entre os hospedeiros. Todos os coeficientes obtidos foram positivos, embora não significativos (Tabela 3).

Plasticidade Comportamental. O teste de heterogeneidade demonstrou que as respostas dos distintos clones não foram diferentes estatisticamente quanto ao comportamento de escolha ($\chi^2=6,696$; $P>0,05$). Por isso, os dados foram agrupados para análise de preferência (Tabela de Contingência). O teste de preferência revelou que os clones testados escolheram a variedade na qual haviam sido criados ($\chi^2=11,328$; $P<0,001$). Deste modo, clones criados no brócolis preferiram esta variedade independentemente do hospedeiro em que foram inicialmente coletados. Analogamente, clones criados na couve preferiram este mesmo hospedeiro (Fig. 2).

Discussão

A ausência de plasticidade provavelmente ocorreu devido à grande similaridade existente entre as duas variedades de *B. oleracea* testadas, o que possibilitou ao afídeo *B. brassicae* a expressão de um fenótipo constante, com eficiência alimentar semelhante em ambos os hospedeiros. Embora divergências na performance não tenham sido encontradas, houve significativo aumento no período de desenvolvimento no brócolis, indicando assim, a presença de certo grau de

plasticidade em um dos elementos determinantes da performance.

Outros estudos já demonstraram alto potencial plástico na performance de pulgões. Debarro *et al.* (1995) trabalhando com oito clones do afídeo *Sitobion avenae* (Fabricius) em duas espécies de hospedeiros, o trigo (*Triticum aestivum*) e a gramínea (*Dactylis Glomerata*), obtiveram performances significativamente diferentes nestes hospedeiros. O fato de clones diferirem na performance quando testados em hospedeiros distintos também já foi registrado para outras espécies de afídeos como *Acythosiphon pisum* (Haris) (Via 1991) e *Aphis fabae* (Scopoli) (Mackenzie 1996).

Pelo método quantitativo também não foi verificada a ocorrência de variabilidade entre os clones para a plasticidade fisiológica, visto que as respostas plásticas dos distintos clones foram similares. As correlações obtidas foram positivas não significativas, não sendo portanto acusada a existência de *trade-offs*. O afídeo *B. brassicae* possivelmente não está sofrendo seleção para a especialização no uso dos hospedeiros testados. Não se espera deste modo, pelo menos a curto prazo, que possa haver a formação de biótipos ou raças dessa espécie adaptadas às diferentes variedades de brássicas.

Embora os diferentes clones de *B. brassicae* não tenham demonstrado plasticidade fisiológica no uso dos hospedeiros testados, apresentaram significativa preferência por determinado hospedeiro. Indivíduos selecionaram, de modo significativo, os hospedeiros nos quais se alimentaram durante seu período pré-reprodutivo. O fenômeno de condicionamento para a escolha de hospedeiros (Müller 1985) é também conhecido como Princípio de Hopkins (Hopkins 1917) ou preferência induzida (Jermy *et al.* 1968).

Thompson (1988) já havia verificado que a preferência para a escolha de um hospedeiro pode variar dentro de uma

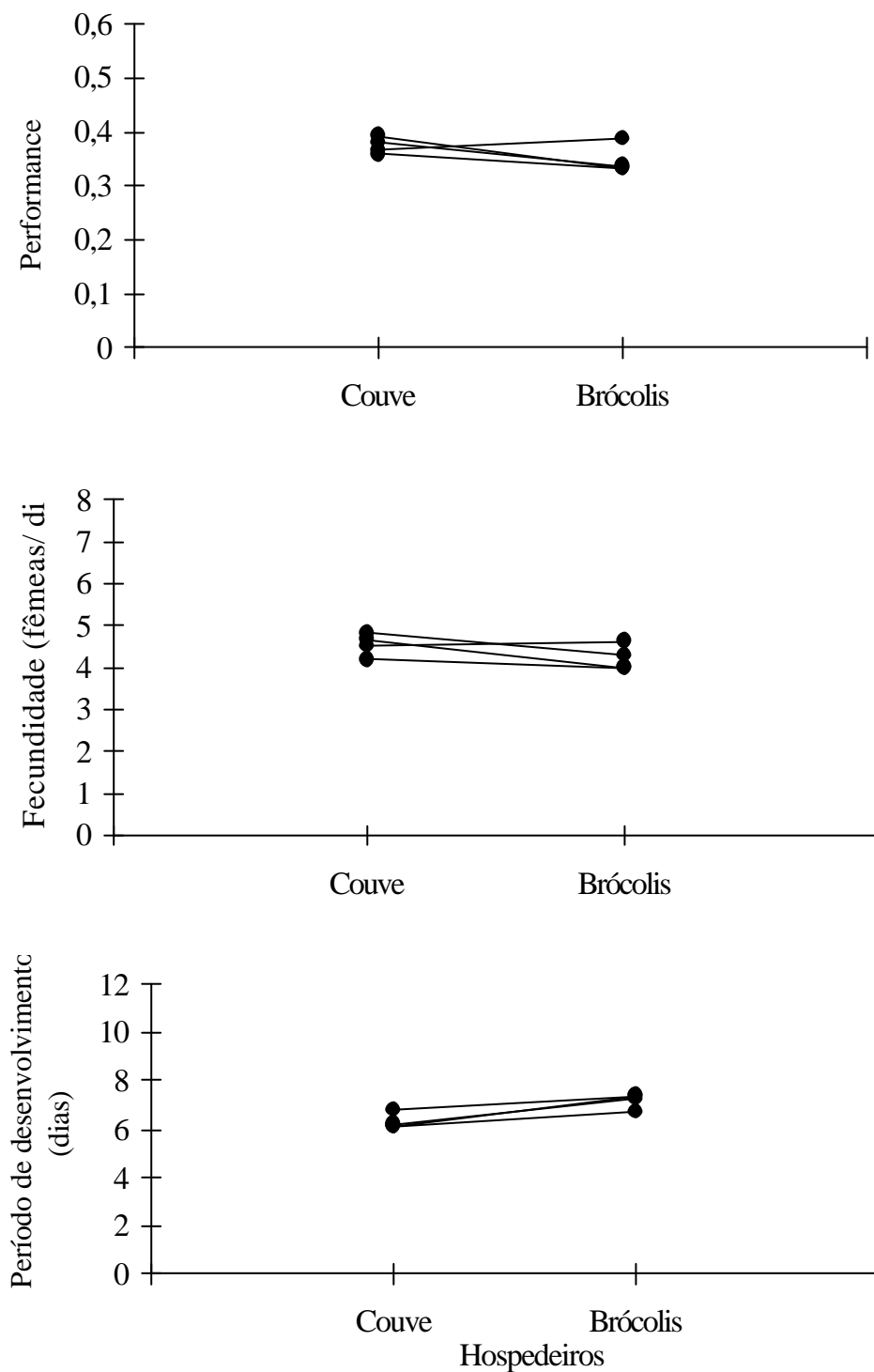


Figura 1. Normas de reação da performance (índice de *fitness*), fecundidade relativa e o período de desenvolvimento de clones de *B. brassicae* nos hospedeiros couve e brócolis.

Tabela 3. Correlações genéticas (correlações do mesmo caráter estimado nos dois hospedeiros testados) do índice de *fitness* ou performance (r_m), período de desenvolvimento (PD), fecundidade relativa (FR) de *B. brassicae* nos hospedeiros couve e brócolis.

Característica	r	P	N
r_m	0,782	0,218	4
PD	0,315	0,685	4
FR	0,622	0,378	4

mesma população. Lushai *et al.* (1997) também verificaram forte influência do condicionamento na preferência do pulgão *S. avenae*. Guldemon (1990), que conduziu experimentos

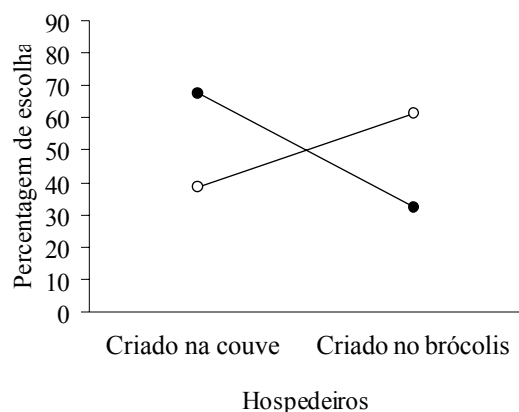


Figura 2. Preferência de clones do afídeo *B. brassicae* criados nos hospedeiros couve e brócolis.

para determinação de preferência em espécies de afídeos do gênero *Cryptomyzus*, verificou grandes possibilidades para o isolamento reprodutivo em decorrência de preferência acentuada pelo hospedeiro usualmente utilizado. Além disso, parasitoides de afídeos tendem a permanecer no mesmo cultivar à procura de hospedeiros (van Emden *et al.* 1996), num processo resultante de condicionamento.

Embora as diferenças entre os hospedeiros testados não tenham sido grandes o bastante para influenciar a performance dos indivíduos, foram, entretanto, suficientes para produzir condicionamento induzido pela experiência prévia. O condicionamento para escolha de hospedeiros ocorrido entre clones (indivíduos idênticos) como resultado de um comportamento de aprendizagem, pode ser considerado como um processo de plasticidade fenotípica comportamental.

Agradecimentos

Aos professores Dr. Warwick Estevam Kerr e Dr. Glein Monteiro Araújo pelas sugestões dadas e à FAPEMIG pela concessão da bolsa de Iniciação Científica.

Literatura Citada

- Bradshaw, A.D. 1965.** Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Adv. Genet.* 13: 115-155.
- Debarro, P.J., T.N. Sherratt, O. David & N. Maclean. 1995.** An investigation of the differential performance of clones the aphid *Sitobion avenae* on two host species. *Oecologia* 104: 379-385.
- Dixon, A.F.G., P. Kindlaman, J. Leps & J. Holman. 1987.** Why there are few species of aphids especially in the Tropics? *Amer. Nat.* 129: 580-592.
- van Emden, H.F., B. Sponagl, E. Wagner, T. Backer, S. Ganguly & S. Douloumpaka. 1996.** "Hopkins" "host selection principle, another nail in its coffin. *Physiol. Entomol.* 21: 325-328.
- Compton, D.S. 1989.** Introduction quantitative genetics. 3rd ed., New York, Hongmansei & Tech, 438p.
- Jones, J.D. 1992.** On the maintenance of genetic variation by disruptive selection among hosts in a phytophagous mite. *Evolution* 46: 540-550.
- Alves, J.B., O. Nakano, S. Silveira Neto, R.P.L. Carvalho, J.C. Batista, E. Berti Filho, J.R.P. Parra, R.A. Zucchi, J.B. Alves & J.D. Vendramim. 1988.** Manual de entomologia agrícola. 2ª ed., São Paulo, Agronômica Ceres, 649p.
- Guldemon, J.A. 1990.** Choice of plant as a factor in reproductive isolation of the aphid genus *Cryptomyzus* (Homoptera: Aphididae). *Ecol. Entomol.* 15: 43-51.
- Heie, O.E. 1986.** The aphidoidea (Hemiptera) of Fennoscandia and Dnmark III. *Fauna Entomologica Scandinavica*. V. 25, Conpenhaagen, Scandinavian Science Press Ltda, 189p.
- Hopkins, A.D. 1917.** A discussion of C.G. Hewitt's paper on "Insect Behaviour". *J. Econ. Entomol.* 10: 92-93.
- Jermey, T., F.E. Hanson & V.G. Dethier. 1968.** Induction of specific food preference in lepidopterous larvae. *Entomol. Exp. Appl.* 11: 211-230.
- Lushai, G., N. Sherratt, O. David, P.J. Debarro & N. Maclean. 1997.** Host selection by winged summer females of the aphid *Sitobion avenae*. *Entomol. Exp. Appl.* 85: 199-209.
- Mackenzie, A. 1996.** A trade-off for host plant utilisation in the black bean *Aphis fabae*. *Evolution* 50: 155-162.
- Mariconi, F.A.M., A.P.L. Zamith & M. Menezes. 1963.** "Pulgão das brássicas" *Brevicoryne brassicae* (L; 1758): estudo descritivo, bionômico e de combate. *Olericult.*

Bras. 3: 165-202.

- Müller, V.F.P. 1985.** Genetic and evolutionary aspects of host choice phytophagous insects, especially aphids. *Biol. Zbl.* 104: 225-237.
- Paula, S.V., M.C. Picanço, F.H. Koga & J.C. Moraes. 1995.** Resistência de sete clones de couve comum a *Brevicoryne brassicae* (L) (Homoptera: Aphididae). *An. Soc. Entomol. Brasil.* 24: 99-104.
- Scheiner, S.M. 1993.** Genetics and evolution of phenotypic plasticity. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 24: 35-68.
- Schlichting, C.D. 1986.** The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17: 667-693.
- Souza-Silva, C.R. & F.A. Ilharco. 1995.** Afídeos do Brasil e suas plantas hospedeiras: Lista Preliminar. São Carlos, EDUFSCar, 85p.
- Sterns, S. C. 1989.** The evolutionary significance of phenotypic plasticity. *Bioscience* 39: 436-445.
- Systat. 1992.** Systat for windows: statistics. version 5th ed., SYSTAT, Evaston, III.
- Thompson, J.D. 1988.** Variation in preference and specificity in monophagous and oligophagous swallow tail butterflies. *Evolution* 42: 118-128.
- Thompson, J.D. 1991.** Phenotypic plasticity as a component of evolutionary chance. *TREE* 6: 246-249.
- Ueno, H., N. Fujiyama & H. Katakura. 1997.** Genetics basis for different host use in *Epilachna pustulosa*, a herbivorous ladybird beetle. *Heredity* 78: 227-283.
- Via, S. 1990.** Ecological genetics and host adaptation in herbivorous insects: the experimental study of evolution in natural and agricultural systems. *Ann. Rev. Entomol.* 35: 421-446.
- Via, S. 1991.** The genetic structure of host plant adaptation in a spatial patchwork: demographic variability among reciprocally transplanted pea aphid clones. *Evolution* 45: 827-852.
- Via, S., R. Gomulkiewicz, G. Dejong, S.M. Scheiner, C.D. Schlichting & P.H.V. Tienderen. 1995.** Adaptive phenotypic plasticity. *Consensus and Controversy. TREE* 10: 212-217.
- Via, S. & R. Lande. 1985.** Genotype-environment interactions and the evolution of phenotypic plasticity. *Evolution* 39: 505-522.
- Wyatt, L.J. & P.F. White. 1977.** Simple estimation of intrinsic increase rates aphids and tetranychid mites. *J. Appl. Ecol.* 14: 757-766.
- Zar, J.H. 1984.** Biostatistical analysis. New Jersey, Prentice Hall, 718p.

Recebido em 05/11/99. Aceito em 10/10/2000.
