

Capítulo 2

Índices nutricionais para medir consumo e utilização de alimentos por insetos

*José R. P. Parra
Antônio R. Panizzi
Marinéia L. Haddad*

Introdução

A nutrição pode ser enfocada sob o aspecto qualitativo e quantitativo. A nutrição qualitativa trata exclusivamente dos nutrientes exigidos sob o ponto de vista químico. Nesse aspecto, é perfeitamente conhecido que, independentemente da posição sistemática e do hábito alimentar dos insetos, as exigências nutricionais qualitativas são semelhantes e, excetuando-se uma necessidade geral de esteróis, são próximas às dos animais superiores. Assim, os insetos têm como exigências nutricionais básicas, aminoácidos, vitaminas e sais minerais (nutrientes essenciais) e carboidratos, lipídios e esteróis (nutrientes não-essenciais), os quais devem ser adequadamente balanceados, especialmente na relação proteínas (aminoácidos): carboidratos (ver capítulo 3).

Existem inúmeros trabalhos sobre nutrição de insetos desde o início do século passado (UVAROV, 1928) e, a partir das revisões de Brues (1946) e Fraenkel (1953), houve, especialmente, depois da década de 1970, grande número de publicações sobre o assunto (RODRIGUEZ, 1972; DADD, 1973, 1977, 1985; HOUSE, 1972, 1977; REINECKE, 1985; PARRA, 1991; ANDERSON; LEPPLA, 1992, THOMPSON; HAGEN, 1999; BELLOWS; FISHER, 1999; COHEN, 2004). O desenvolvimento de dietas artificiais para insetos, sobretudo após a década de 1960, propiciou um refinamento das pesquisas sobre as exigências nutricionais (SINGH, 1977); em 1985 existiam meios artificiais para mais de 1.300 espécies de insetos (SINGH, 1985). Este avanço nas técnicas de criação permitiu descobrir que alguns grupos restritos de insetos exigem ácidos nucléicos e, mesmo, vitaminas lipossolúveis como A, E e K₁. Até sofisticadas técnicas de produção de parasitóides in vitro (excluindo-se o hospedeiro) têm sido desenvolvidas (CÔNSOLI; PARRA, 2002). Esses autores referiram 73 espécies de parasitóides criadas in vitro, 16 pertencentes à Ordem Diptera e 57 à Ordem Hymenoptera. As dietas artificiais para fitófagos, hoje utilizadas, têm a mesma composição daquelas desenvolvidas nas décadas de 1960 e 1970 (ver capítulo 3).

Porém, demorou um pouco para que se desse a devida atenção à nutrição quantitativa, pelas dificuldades técnicas na medição de utilização de alimentos. Entretanto, hoje é sabido que o consumo e a utilização de alimento constituem a condição básica para o crescimento, o desenvolvimento e a reprodução dos insetos. Dessa forma, a quantidade e qualidade do alimento consumido na fase larval afetam a taxa de crescimento, o tempo de desenvolvimento, o peso do corpo, a sobrevivência, bem como influenciam a fecundidade, a longevidade, a movimentação e a capacidade de competição de adultos. Larvas alimentadas inadequadamente levam a pupas e adultos de “má qualidade”. Assim, uma dieta artificial para *Pseudoplusia includens* (Walker) que não contenha óleo de germe de trigo (fonte dos ácidos linoléico e linolênico) leva à deformação das asas de todos os adultos (PARRA, J. R. P. observação pessoal). Resultados semelhantes foram registrados por Bracken (1982) e Meneguim et al. (1997) para outras espécies de lepidópteros.

A nutrição quantitativa (SCRIBER; SLANSKY JUNIOR, 1981) ou dietética (BECK, 1972) considera que não é somente importante, para o inseto, as exigências nutricionais básicas, mas a proporção (quantidade) de alimento ingerido, digerido, assimilado e convertido em tecidos de crescimento. Essa quantidade varia conforme os nutrientes e os compostos não-nutritivos (como os aleloquímicos) existentes no alimento. Alguns pesquisadores (SLANSKY JUNIOR; RODRIGUEZ, 1987a) deram dimensão maior à nutrição quantitativa. Assim, quando são examinadas e avaliadas as mudanças no comportamento e na fisiologia dentro de um contexto ecológico (em constantes mudanças), identificando as conseqüências ecológicas e os aspectos evolucionários de tais comportamentos, a nutrição de insetos alcança, segundo esses autores, significado mais amplo, transformando-se na ecologia nutricional de insetos. Segundo esses autores, a maioria, se não todos os processos ecológicos, fisiológicos e comportamentais de insetos, corre dentro de um contexto nutricional, que inclui alimentação, crescimento, metabolismo, síntese de enzimas, acúmulo de lipídios, diapausa, vôo, reprodução.

Considerando que as medidas de consumo e utilização são o limite entre a fisiologia alimentar e o comportamento de seleção da planta hospedeira, seu estudo tem uma série de aplicações não somente na área básica de nutrição, ecologia de comunidades e comportamento, mas também nas áreas aplicadas de controle por meio de resistência de plantas e controle biológico (KOGAN; PARRA, 1981; PARRA, 1991; COHEN, 2004; JERVIS, 2005).

Assim, os conceitos básicos de consumo e utilização de alimentos foram desenvolvidos por nutricionistas, relacionando a qualidade do alimento consumido com o seu efeito no crescimento e desenvolvimento de animais (KLEIN; KOGAN, 1974). Os ecologistas utilizaram esse tipo de análise como base para estudos de fluxo de energia em comunidades (MUKERJI; GUPPY, 1970; LATHEEF; HARCOURT, 1972). Estudiosos em manejo de pragas podem usar medidas de consumo e de taxas de crescimento no desenvolvimento de modelos de simulação para determinação dos níveis de dano econômico de pragas (STIMAC, 1982) ou mesmo para avaliar a parte

da planta preferida pelo inseto (GAMUNDI; 1988). O processo que determina a seleção da planta hospedeira por um inseto, ou seja, a relação inseto-planta (ver capítulo 5) é uma aplicação de medidas de consumo e utilização por insetos. A interação de aleloquímicos e nutrientes tem sido determinada por meio de índices nutricionais, fornecendo subsídios à compreensão dos mecanismos de resistência de plantas a insetos (REESE, 1977). O estudo de índices nutricionais pode ser feito em dietas naturais ou artificiais e explicar os fenômenos que ocorrem em condições variáveis de temperatura (SOUZA et al., 2001), umidade, fotoperíodo, parasitismo e mesmo de nutrientes no solo (OLIVEIRA et al., 1990), aleloquímicos, plantas transgênicas, estudos enzimáticos ou até canibalismo (NALIM, 1991). Para dietas artificiais, a adequação nutricional de uma dieta ou mesmo a determinação do recipiente mais adequado podem ser feitas por meio de medidas de consumo e utilização. Assim, Souza et al. (2001), empregando índices de consumo e utilização de alimento, concluíram que para *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith) a melhor temperatura de criação é a de 30 °C, porém para *Heliothis virescens* (Fabr.) e *Diatraea saccharalis* (Fabr.) tanto faz criá-los a 25 °C ou a 30 °C (Tabela 1).

Tabela 1. Taxa de consumo relativo (RCR), razão de crescimento (GR), taxa metabólica relativa (RMR), digestibilidade aproximada (AD), eficiência de conversão do alimento ingerido (ECI), eficiência de conversão do alimento digerido (ECD), custo metabólico (CM) e mortalidade para lagartas de *Spodoptera frugiperda*, *Heliothis virescens* e *Diatraea saccharalis* criadas em dieta artificial a 25 °C e 30 °C, UR de 60 % ±10 % e fotofase de 14 horas.

Índice nutricional ⁽¹⁾	<i>S. frugiperda</i>		<i>H. virescens</i>		<i>D. saccharalis</i>	
	25 °C	30 °C	25 °C	30 °C	25 °C	30 °C
RCR (g/g/dia)	0,5653± 0,1364a	0,5620± 0,0231a	0,8139± 0,0333b	1,2289± 0,0472a	0,8848± 0,0497b	1,0899± 0,0667a
GR (g/g/dia)	0,0835± 0,0060b	0,1407± 0,0040a	0,1500± 0,0036b	0,2315± 0,0041a	0,0771± 0,0016b	0,1142± 0,0026a
RMR (g/g/dia)	0,2057± 0,1260a	0,0748± 0,0084a	0,3026± 0,0315b	0,5264± 0,0474a	0,1879± 0,0132b	0,4619± 0,0619a
AD (%)	42,04± 3,39a	38,90± 1,00a	54,55± 2,22b	60,64± 1,68a	31,43± 1,37b	50,91± 2,16a
ECI (%)	19,67± 1,44b	26,26± 1,40a	19,77± 0,95a	19,53± 0,56a	9,52± 0,39b	11,64± 0,60a
ECD (%)	53,30± 5,06b	67,06± 3,04a	40,07± 2,99a	33,73± 1,66a	31,87± 1,51a	24,23± 1,45b
CM (%)	46,70± 5,06a	32,94± 3,04b	59,93± 2,99a	66,27± 1,66a	68,13± 1,51b	75,77± 1,45a
Mortalidade (%)	58,0± 14,00a	52,0± 25,80a	18,0± 6,60a	20,0± 12,60a	12,0± 9,80a	20,0± 17,90a

⁽¹⁾ As comparações estatísticas são feitas entre cada espécie e em duas temperaturas.

Fonte: Souza et al. (2001).

Recentemente, Coudron et al. (2006) propuseram o termo nutrigenômica ou genômica nutricional, que tem por objetivo fornecer informações sobre o impacto da nutrição em muitos parâmetros bioquímicos, por meio da investigação de como ela altera os padrões de expressão gênica global. Seriam identificados marcadores moleculares de insetos que poderiam ser usados como indicadores iniciais da resposta a diferentes fontes nutricionais. Tais marcadores moleculares poderiam ser escolhidos pelo grau de expressão e avaliados para adequação como marcadores nutricionais, examinando o desenvolvimento e a expressão, por geração. Marcadores ideais seriam aqueles altamente expressos, os que se manifestariam na 1ª geração para um estágio de desenvolvimento e que seriam consistentes durante muitas gerações. O exemplo inicial foi mostrado pelos autores com *Perillus bioculatus* (F.) (Heteroptera: Pentatomidae), criando-o numa dieta ótima e numa subótima e analisando a presença de genes expressos diferencialmente nos dois tratamentos. Segundo os autores, pesquisas futuras na área poderão fornecer melhor definição da regulação bioquímica, fisiológica e genética da adequação, qualidade e alta performance em populações de insetos. A genômica poderia ser útil ainda na avaliação da taxa de risco de inimigos naturais introduzidos, por ser um método mais rápido para identificar e avaliar potenciais hospedeiros alternativos; em uma perspectiva mais ampla, poderá ser importante para o uso efetivo do controle biológico e outros métodos de controle, bem como melhorar a sustentabilidade na agricultura.

Índices nutricionais para medir consumo e utilização de alimentos

Os primeiros trabalhos sobre consumo e utilização de alimentos por insetos foram feitos com alimentos naturais, sem nenhuma padronização, utilizando-se métodos de precisão variáveis, o que gerou muita confusão. Assim, Waldbauer (1968) fez uma revisão sobre o assunto e padronizou os índices para medir consumo e utilização de alimentos por insetos fitófagos. Esse trabalho é, ainda hoje, a base para aqueles que se dedicam à nutrição quantitativa ou dietética, embora Kogan e Cope (1974) e Scriber e Slansky Junior (1981) tenham sugerido algumas alterações que foram aceitas pela comunidade científica. Esses índices são os seguintes (PARRA, 1991):

a. Taxa de consumo relativo (RCR)

$$\text{RCR} = \frac{I}{B \times T}$$

b. Taxa metabólica relativa (RMR)

$$\text{RMR} = \frac{M}{\bar{B} \times T}$$

c. Taxa de crescimento relativo (RGR)

$$\text{RGR} = \frac{B}{\bar{B} \times T}$$

d. Eficiência de conversão do alimento ingerido (ECI)

$$\text{ECI} = \frac{B}{I} \times 100$$

e. Eficiência de conversão do alimento digerido (ECD)

$$\text{ECD} = \frac{B}{I - F} \times 100$$

f. Digestibilidade aproximada (AD)

$$\text{AD} = \frac{I - F}{I} \times 100$$

O significado das variáveis das diferentes fórmulas é o seguinte:

T = tempo de duração do período de alimentação.

I = alimento consumido durante T.

B = alimento utilizado durante T.

$$B = (I - F) - M$$

F = alimento não digerido + produtos de excreção.

M = (I - F) - B = alimento metabolizado durante T (parte do alimento assimilado, que foi utilizado na forma de energia para o metabolismo).

I - F = alimento assimilado durante T (representa a parcela de I que foi utilizada pelo inseto para conversão em biomassa e para o metabolismo).

\bar{B} = Peso médio das lagartas durante T (algumas formas de determinação são mostradas em KOGAN, 1986).

Técnicas experimentais

Os dados necessários para a determinação desses índices incluem: a quantidade de alimento consumido no tempo T ; o ganho de peso pelo inseto no período T e a excreção total (incluindo exúvias, secreções, casulos e fezes). Além desses dados, o volume de CO_2 produzido na respiração pode ser exigido em certos tipos de estudos. É importante que na determinação dos índices nutricionais adote-se, para todos os dados, uma padronização, utilizando-se para os parâmetros o peso de matéria fresca ou o peso de matéria seca. É preferível a utilização de peso seco, especialmente quando os índices forem determinados em dietas artificiais, pois a perda de água do meio é substancial, tornando-se difícil a correção para se trabalhar com o peso fresco. Os índices calculados com base no peso de matéria fresca não têm valor comparativo por causa da diferença da porcentagem de água no alimento, fezes e tecidos do inseto. Entretanto, o conhecimento da quantidade de água é fundamental para o entendimento de adaptações a diferentes estilos de vida, nas quais a sua utilização tem conseqüências ecológicas importantes (SLANSKY JUNIOR; SCRIBER, 1985). A seleção do período (por exemplo, o ciclo todo, um estágio ou um ou mais ínstares) para medir consumo e utilização é fundamental. Períodos definidos fisiologicamente oferecem a vantagem de poderem ser reproduzidos e comparáveis com os resultados de outros experimentos.

Quantidade de alimento consumido

Este parâmetro é resultante da diferença entre a quantidade de alimento que se ofereceu ao inseto, no início do experimento, e a sobra de alimento no final do período de estudo. O peso inicial tem que ser determinado em peso fresco e o peso seco é obtido com base nos pesos fresco e seco de uma alíquota que deve ser tanto quanto possível semelhante ao alimento oferecido. Quando foram usadas folhas, Waldbauer (1964) e Soo Hoo e Fraenkel (1966) encontraram que uma grande precisão é obtida cortando-se folhas em duas porções simétricas ao longo da nervura central, usando-se uma porção como alimento e outra como alíquota. Essas alíquotas devem ser mantidas nas mesmas condições do lote experimental. A qualidade do alimento deve ser preservada, mantendo-se a umidade (especialmente com papel de filtro) no recipiente utilizado e trocando-se o alimento com freqüência (diariamente). Para que não haja alteração do alimento a ser oferecido ao inseto, o ideal seria que a determinação fosse feita no próprio vegetal intacto, sem que se destacasse a estrutura (p. ex., folha) a ser consumida. Embora isso possa ser realizado por meio de gaiolas que encerrem o inseto junto à parte a ser consumida, esse procedimento nem sempre é viável. Dessa forma, como a alíquota deve ser mantida nas mesmas condições, pode ser que haja absorção de umidade pela folha (se for o caso) e muitas vezes pode ocorrer um "consumo negativo" (peso que sobrou maior que o peso de alimento

oferecido). Para evitar esse problema, quando se determinar o consumo de lagartas muito pequenas (1^o e 2^o ínstaes), deve-se trabalhar com grupos de lagartas (CRÓCOMO; PARRA, 1985). Esses erros são comuns, especialmente nos primeiros ínstaes (CRÓCOMO; PARRA, 1985, SCHMIDT; REESE, 1986) (Fig. 1) Em geral, quando os estudos são conduzidos computando-se todo o alimento consumido na fase larval, os erros são minimizados. Outro aspecto a ser considerado é que deve ser sempre fornecida uma quantidade que permita uma sobra de alimento. Assim, para esses tipos de estudos, deve-se ter conhecimento prévio do hábito alimentar do inseto, para que se possa colocar uma quantidade de alimento suficiente para o período de estudo. Uma série de fórmulas para determinar o peso de alimento ingerido foi proposta por Waldbauer (1968), Crócomo; Parra (1979) e Crócomo; Parra (1985), baseando-se em área ou em peso, ocorrendo, entretanto, diferenças grosseiras entre os métodos (KOGAN, 1986).

Ganho de peso pelo inseto

Como não se pode medir o peso seco do inseto no início do experimento, faz-se uma estimativa da porcentagem de matéria seca de uma alíquota, de uma larva

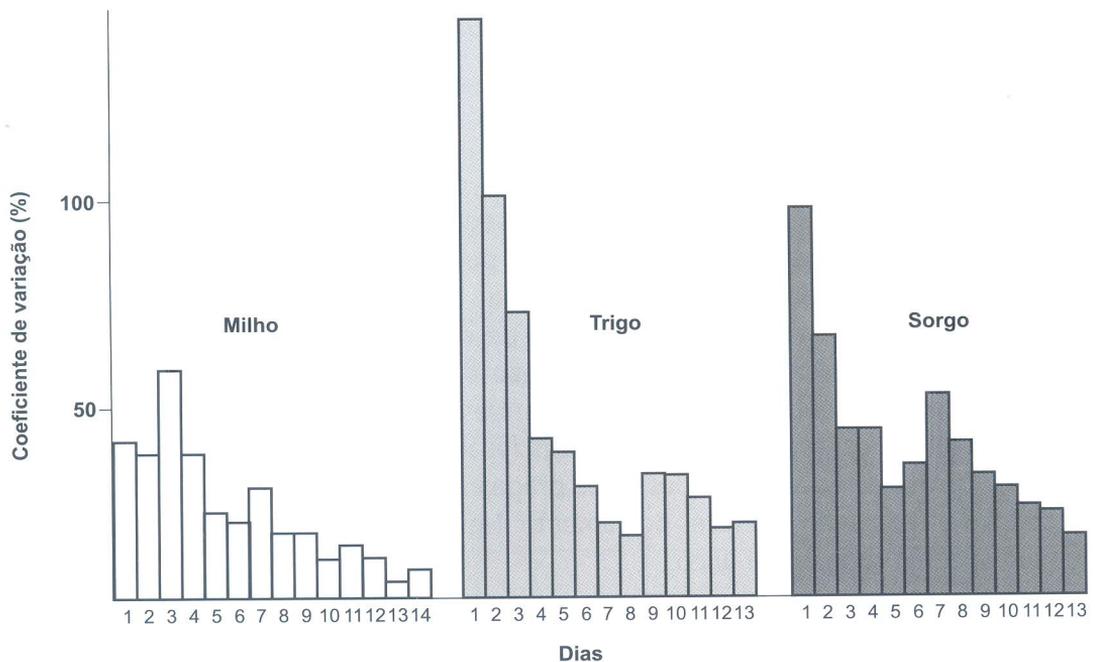


Fig. 1. Coeficiente de variação (CV) das médias de consumo diário acumulado das lagartas de *Spodoptera frugiperda* criadas em milho, trigo e sorgo. Temperatura: 25 °C ± 2 °C, umidade relativa: 60 % ± 10 % e fotofase de 14 horas.

Fonte: Crócomo e Parra (1985).

idêntica, seca até peso constate (55 °C–60 °C). Lagartas muito pequenas, como certos representantes de Noctuidae, devem ser pesadas em grupos de 100, pois em razão de seu peso diminuto não sensibilizam as balanças comumente existentes (exceto microbalanças, altamente sensíveis). É conveniente matar a lagarta de forma rápida, evitando a liberação de fezes, ou por congelamento em freezer ou por imersão em nitrogênio líquido, antes de colocar o inseto para secar. O momento da pesagem é fundamental para que não ocorram erros. Assim, o resíduo de alimento que permanecer no trato digestivo, pode, no início ou final do experimento, causar erros na determinação do ganho de peso. O aparelho digestivo dos insetos poderá estar vazio antes ou logo após a ecdise, pois, de um modo geral, os insetos esvaziam o trato digestivo antes de cada “muda”. A manutenção dos insetos sem se alimentarem por certo período de tempo nem sempre leva à eliminação de todas as fezes (WALDBAUER, 1968), já que alguns chegam, quando mantidos em inanição, a reter uma quantidade de fezes maior do que os que recebem alimento, por causa do estresse causado pela interrupção da alimentação. A ecdise pode levar a erros de determinação de ganho de peso. Assim, o inseto alcança um peso máximo em cada ínstar e perde peso durante a muda, pois a cutícula mudada e a energia usada na ecdise contribuem para perdas que chegam a ser da ordem de 45 % (WALDBAUER, 1962). Para estudos com apenas um ínstar, deve-se dar preferência ao último, pelo grande percentual de alimento consumido, o que facilitará as determinações (pesagens). O ganho de peso é obtido subtraindo-se o peso no início do experimento do peso alcançado no final do período experimental preestabelecido.

Medições das fezes

O peso seco das fezes pode ser medido diretamente, tomando-se apenas o cuidado de coletá-las freqüentemente e secá-las imediatamente, para evitar decomposição e crescimento de fungos. O peso fresco de fezes é difícil de ser determinado pela perda ou ganho de água. Fezes de larvas de *Automeris* sp. (Lepidoptera) perdem cerca de 26 % de seu peso fresco em 24 horas (WALDBAUER, 1968). Há casos em que é difícil a separação das fezes, pois elas se misturam ao alimento, especialmente em dietas artificiais. Nesses casos, recomenda-se a inversão do recipiente de criação para que os *pellets* fecais sejam recolhidos na tampa deste. Existem casos, como em estudos com pragas de grãos armazenados, em que é impossível a separação das fezes do alimento. Nessa situação, recorrem-se a métodos indiretos, como o do ácido úrico.

No Departamento de Entomologia, Fitopatologia e Zoologia Agrícola da Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz/Universidade de São Paulo (Esalq/USP), para a determinação desses índices, são utilizadas fichas apropriadas para tomadas dos parâmetros (dados), necessários aos estudos com dietas artificiais (Fig. 2 e 3); a informática permite, hoje, que cada um elabore um modelo para registro de dados. O que interessa é que constem nesses modelos os dados mostrados nas Fig. 2 e 3.

**Departamento de Entomologia, Fitopatologia e Zoologia Agrícola
Esalq/USP
Laboratório de Biologia dos Insetos**

Estudo nutricional – consumo e utilização de alimento

Espécie: _____

Temp.: _____ UR: _____ Fot.: _____

Nº da geração: _____ Início: _____ Final: _____

	1. Peso recipiente	2. Recipiente + dieta	3. Peso fresco da dieta	4. Peso seco da dieta inicial ⁽¹⁾	5. Peso seco da dieta que permaneceu	6. Peso seco da dieta consumida	7. Peso seco do inseto	8. Peso seco das fezes
Recipiente								

⁽¹⁾ Obtido multiplicando-se 3 (peso fresco da dieta) pela relação peso seco da dieta/peso fresco da dieta (Fig. 3).

Fig. 2. Planilha utilizada no Departamento de Entomologia, Fitopatologia e Zoologia Agrícola da Esalq para anotações dos dados de consumo e utilização de alimentos por insetos.

Departamento de Entomologia, Fitopatologia e Zoologia Agrícola
Esalq/USP
Laboratório de Biologia dos Insetos

Estudo nutricional – consumo e utilização de alimento-alíquota

Espécie: _____

Temp.: _____ UR: _____ Fot.: _____

Nº da geração: _____ Início: _____ Final: _____

Recipiente	1. Peso recipiente	2. Recipiente + dieta	3. Peso fresco da dieta	4. Peso seco da dieta	5. $\frac{\text{Peso seco da dieta}}{\text{Peso fresco da dieta}}$

Obs.: _____

Fig. 3. Planilha utilizada no Departamento de Entomologia, Fitopatologia e Zoologia Agrícola da Esalq para anotações dos dados e cálculo da perda de água da dieta artificial (alíquota).

Significado dos diferentes índices nutricionais

Taxa de Consumo Relativo (RCR)

Representa a quantidade de alimento ingerido por miligrama de peso corpóreo do inseto por dia, e é expressa em mg/mg/dia. Pode ser alterada em função da quantidade de água do alimento ou das propriedades físico-químicas da dieta. Embora os insetos consumam grande porcentagem de alimento (mais de 75 %) no último ínstar, em relação ao total de alimento consumido, o consumo é, proporcionalmente ao tamanho, maior nos primeiros ínstaes (Fig. 4A e Tabela 2).

Taxa Metabólica Relativa (RMR)

Representa a quantidade de alimento gasto em metabolismo por miligrama de peso corpóreo (biomassa do inseto por dia) e é expressa em mg/mg/dia (Fig. 4B).

Taxa de Crescimento Relativo (RGR)

Indica o ganho de biomassa pelo inseto em relação ao seu peso e é expressa em mg/mg/dia. Depende da qualidade do hospedeiro, estado fisiológico do inseto e de fatores de ambiente (Fig. 4C).

Eficiência de Conversão do Alimento Ingerido (ECI)

Representa a porcentagem de alimento ingerido que é transformado em biomassa. Esse índice tende a aumentar até o penúltimo ínstar. No último ínstar, ocorrem mudanças fisiológicas e um dispêndio extra de energia na fase anterior à pupação, o que provoca um ganho de peso proporcionalmente menor pelo inseto neste ínstar (Fig. 4D).

Eficiência de Conversão do Alimento Digerido (ECD)

É a estimativa da conversão da substância assimilada em biomassa pelo sistema biológico (representa a porcentagem do alimento digerido que é convertido em biomassa). A ECD cresce com o desenvolvimento do inseto (Fig. 4E). Variações podem ocorrer com a idade, conforme a variação de RMR, da síntese de lipídios, taxa de assimilação e atividade do organismo (SLANSKY JUNIOR; SCRIBER, 1985). O inverso do EDC indica a porcentagem de alimento metabolizado em energia para a manutenção da vida. Portanto, 100-ECD corresponde ao custo metabólico. Almeida e Parra (1988) demonstraram que custo é maior nas maiores temperaturas, para *D. saccharalis* mantida em dieta artificial.

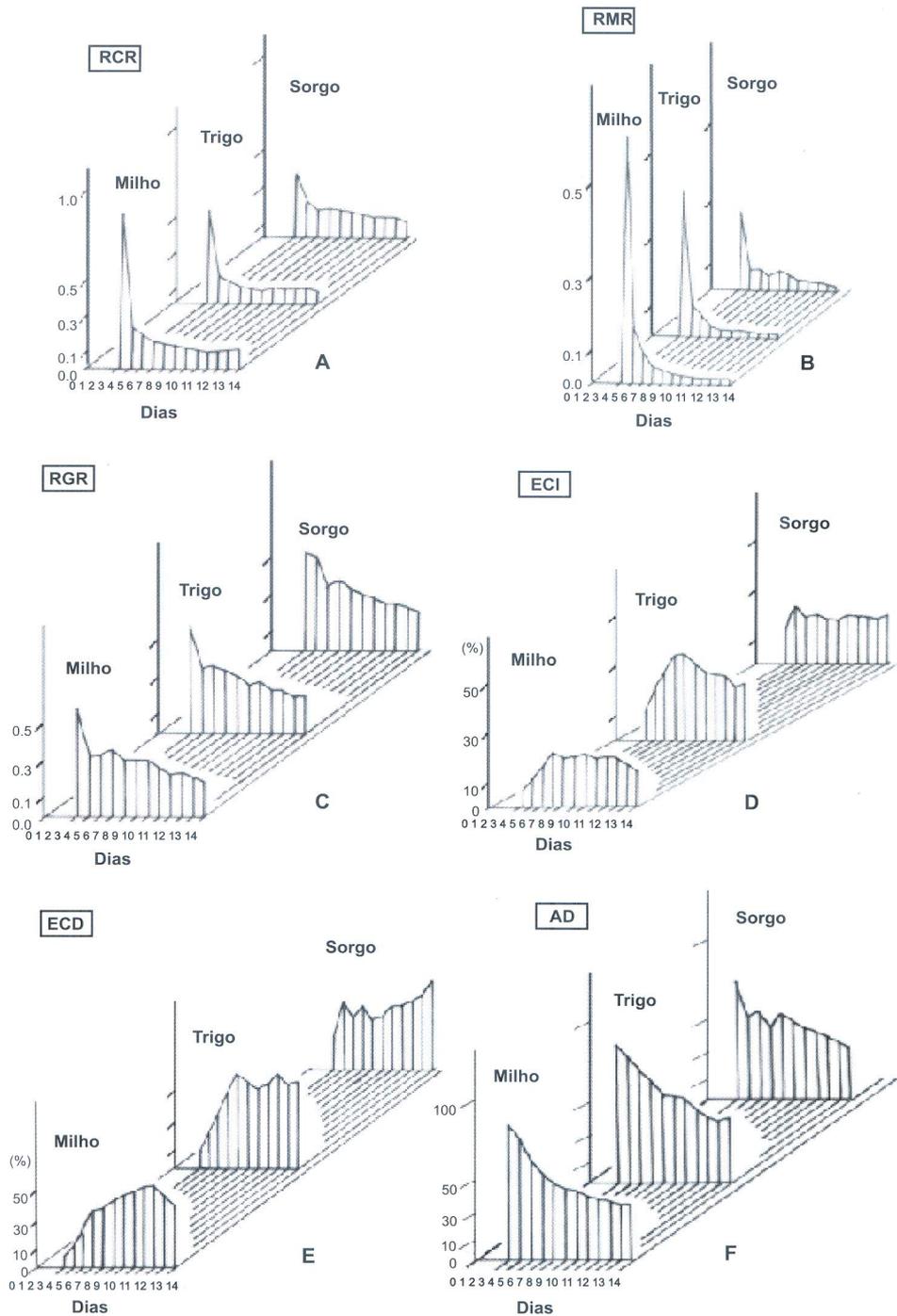


Fig. 4. (A) Taxa de consumo relativo (RCR); (B) Taxa metabólica relativa (RMR); (C) Taxa de crescimento relativo (RGR); (D) Eficiência de conversão do alimento ingerido (ECI); (E) Eficiência de conversão do alimento digerido (ECD); e (F) Digestibilidade aproximada (AD) das lagartas de *Spodoptera frugiperda* alimentadas com folhas de milho, trigo e sorgo. Temperatura: $25\text{ °C} \pm 2\text{ °C}$, umidade relativa: $60\% \pm 10\%$ e fotofase: 14 h. Fonte: Crócomo e Parra (1985).

Tabela 2. Alimento consumido (%) por ínstar do total de alimento consumido durante o estágio larval.

Inseto e alimento	% do Consumo total por ínstar						Referências
	I	II	III	IV	V	VI	
<i>Agrotis orthogonia</i> ⁽¹⁾							
<i>Triticum aestivum</i>	0,21	0,42	2,3	8,70	31,60	56,80	Waldbauer (1968)
<i>T. durum</i>	0,15	0,48	3,10	9,10	32,90	54,20	
<i>Protoparce sexta</i> ⁽²⁾							
Folhas de fumo	0,08	0,53	1,90	10,50	86,40	-	Waldbauer (1968)
<i>Agrotis ipsilon</i> ⁽³⁾							
Folhas de milho	0,06	0,18	0,77	2,60	10,40	86,00	Waldbauer (1968)
<i>Pseudoplusia includens</i> ⁽¹⁾							
Folhas de soja	0,60	0,35	2,33	6,53	14,96	75,08	Kogan e Cope (1974)
<i>Eacles imperialis magnifica</i> ⁽³⁾							
Folhas de cafeeiro	0,37	1,43	3,78	15,13	84,87	-	Crócomo e Parra (1979)
<i>Lonomia circumstans</i> ⁽³⁾							
Folhas de cafeeiro	0,18	0,46	1,30	4,14	13,90	80,02	D'Antonio e Parra (1984)
<i>Alabama argillacea</i> ⁽¹⁾							
Folhas de algodoeiro 'IAC -18'	-	-	7,90 ⁽⁴⁾	11,26	81,00	-	Carvalho e Parra (1983)
<i>Erinnyis ello ello</i> ⁽¹⁾	0,37	0,93	3,49	15,38	79,83	-	Reis Filho (1984)

Fonte: Parra, 1991.

(¹) Medição em peso seco; (²) medição em peso fresco; (³) medição em área; (⁴) consumo do 1º ao 3º ínstar.

Digestibilidade Aproximada (AD)

Representa a porcentagem de alimento ingerido que é efetivamente assimilado pelo inseto. Esse índice é uma aproximação da tomada real de nutrientes através das paredes do intestino, uma vez que a presença da urina nas fezes dificulta a medição acurada da digestibilidade. O peso das fezes, nesse caso, não representa apenas o alimento não-ingrido, mas a este se somam os produtos metabólicos descarregados na urina. Os valores obtidos para a digestibilidade aproximada são, portanto, sempre inferiores aos valores correspondentes à digestibilidade real. Essa diferença nos fitófagos é desprezível. De modo geral, a digestibilidade diminui do primeiro para o último ínstar (Fig. 4F), existindo uma relação inversa entre AD e ECD, já que as larvas menores digerem melhor o alimento, pois elas tendem a selecioná-lo, evitando as nervuras das folhas, que contêm grandes quantidades de fibras e preferindo quase que exclusivamente o tecido parenquimatoso. Assim, a maior parte do alimento consumido pela larva jovem é gasta em energia para a manutenção e pouco é usado para crescimento. Nas larvas mais velhas, o consumo é indiscriminado, incluindo as nervuras. Dessa maneira, menor quantidade de alimento é utilizada para energia e grande parte é incorporada como matéria do corpo, aumentando, portanto, a ECD. A digestibilidade é também afetada por balanceamento inadequado de nutrientes, deficiência de água ou presença de aleloquímicos (BECK; REESE, 1976). Os índices nutricionais têm sido discutidos com muito detalhe (WALDBAUER, 1968; KOGAN; COPE, 1974; SCRIBER; SLANSKY JUNIOR, 1981; COHEN, 2004). Segundo Slansky Junior e Scriber (1982),

esses índices nutricionais variam grandemente nas seguintes proporções: RGR = 0,03 mg/dia/mg–0,39 mg/dia/mg; RCR = 0,04 mg/dia/mg–2,3 mg/dia/mg; AD = 9 %–88 %; ECD = 18 %–89 % e ECI = 0,6 %–68 %. Um resumo desses valores para *S. frugiperda* alimentada de sorgo, milho e trigo é mostrado na Fig. 5.

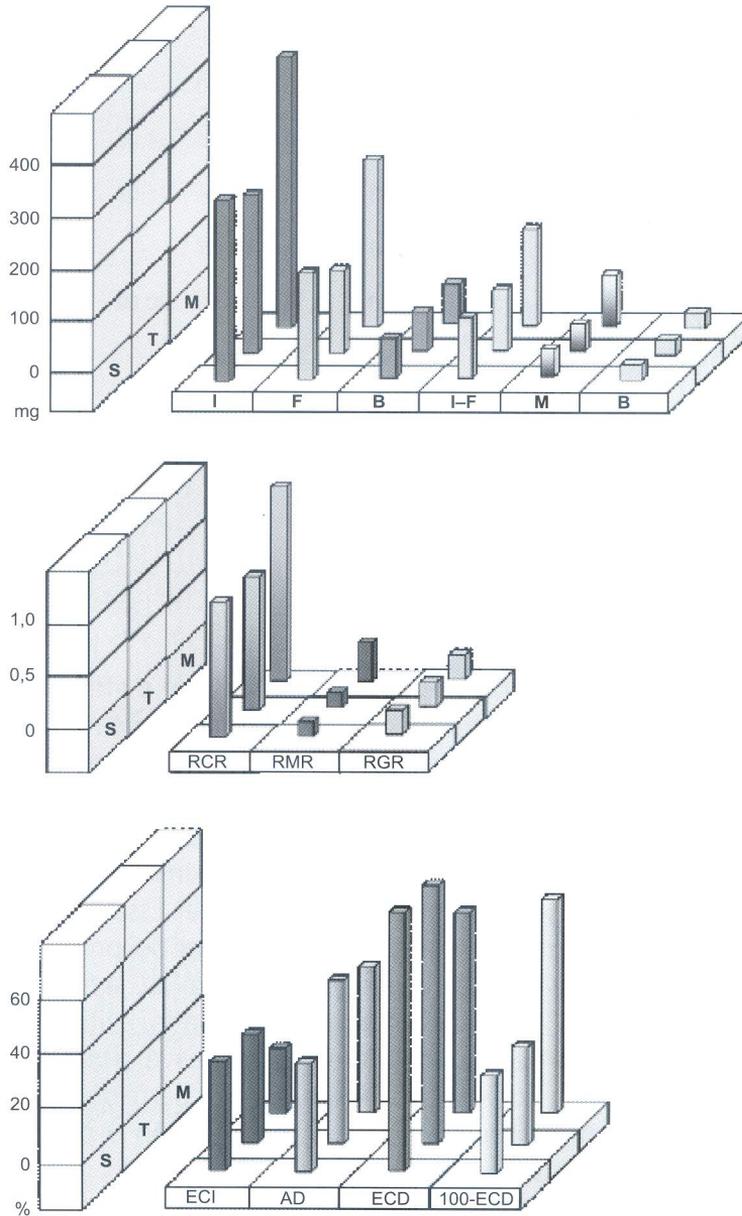


Fig. 5. Médias dos parâmetros e índices nutricionais obtidos para as lagartas de *Spodoptera frugiperda* alimentadas com milho (M), trigo (T), e sorgo (S). Temperatura: 25 °C ± 2 °C, umidade relativa: 60 % ± 10 % e fotofase: 14 h.

Fonte: Crócomo e Parra (1985).

Taxas e eficiências para consumo de compostos específicos podem também ser calculadas (WALDBAUER, 1968). Slansky Junior e Feeny (1977) propuseram os seguintes termos para descrever a utilização de nitrogênio (N): taxa de N, isto é, miligramas de biomassa de N ganha/dia (NAR); taxa de consumo de N, isto é, miligramas de N ingerido/dia (NCR); e eficiência de utilização de N (NUE). Esta última é calculada da seguinte forma:

$$\text{NUE} = \frac{\text{miligramas de biomassa de N ganha}}{\text{miligramas de N ingerido}} \times 100$$

A taxa de biomassa de N ganha é obtida multiplicando-se o peso seco ganho pela porcentagem média de N numa larva-testemunha. Assume-se que eficiência de conversão de N assimilado em biomassa de N da larva seja 100 %. Como parte do N assimilado é excretado como ácido úrico, alantoína, ácido alantóico ou outros compostos, a NUE é subestimada por esses cálculos. Gamundi (1988) observou que a NUE é maior em folhas de soja (superiores ou inferiores) em relação a vagens de soja 'Bragg' para *Anticarsia gemmatalis* Hübner, com menor eficiência de utilização do nitrogênio nas larvas oriundas de vagens em relação às provenientes de folhas. Lee et al. (2004) estudaram a diferença entre a fase solitária e gregária de *Spodoptera exempta* (Walker) e observaram que a fase gregária apresentou maior eficiência de conversão de nitrogênio, numa dieta com o mínimo de proteína, e, acumulou mais lipídios por quantidade de carboidrato consumido em dieta deficiente em carboidrato. Thompson e Redak (2005) estudaram o comportamento alimentar e a seleção de nutrientes em um inseto, *Manduca sexta* (Cr.), e as alterações induzidas pelo parasitismo de *Cotesia congregata* (Say). Assim, lagartas não parasitadas regulam a tomada de proteína e carboidrato, com proporções variáveis. Elas consomem iguais quantidades de nutrientes, independentemente da relação proteína-carboidrato, e crescem igualmente. Se se reduz o nível de combinação dos nutrientes, a lagarta abandona a regulação e se alimenta ao acaso. Lagartas parasitadas não regulam a tomada de alimento. O consumo de nutrientes varia bastante, mas o crescimento não é afetado. Se às lagartas for oferecida escolha de dieta contendo quantidades iguais de caseína e sacarose, mas gordura variável (óleo de milho), elas falham em regular a tomada de gordura, embora ambas, lagartas parasitadas e não parasitadas, prefiram a dieta contendo alto teor de gordura.

Métodos utilizados para medir consumo e utilização de alimentos por insetos

Método direto

Gravimétrico

É o método mais utilizado para medir consumo e utilização de alimentos. Embora demande tempo considerável, exige apenas balança e estufa para tal determinação.

É difícil realizar a medição de utilização de alimento em insetos mantidos em dietas artificiais ou em situações nas quais eles vivem dentro do substrato alimentar tais como: pragas de produtos armazenados, minadores, brocas de colmo, de frutos e coprófagos (KOGAN, 1986).

Métodos indiretos

Nesses métodos são utilizados produtos, que adicionados às dietas, permitem a determinação do consumo e utilização de uma forma indireta. O composto a ser adicionado não deve ser tóxico nas concentrações utilizadas e nem ser metabolizado pelos insetos. Têm-se usado, no decorrer dos anos, vários compostos como lignina, amido, substâncias que ocorrem nos pigmentos de plantas (chromogens), corantes (os mais diversos), óxido de ferro, sulfato de bário, óxido crômico, materiais radioativos, etc.

Método colorimétrico

Para a determinação de consumo e utilização de alimento nesse método são utilizados corantes, dos quais os mais comuns são óxido crômico (McGINNIS; KASTING, 1964), *calco oil red N-1700* (DAUM et al. 1969), *solvent red 26* e *soluble blue* (BREWER, 1982) e *amaranth – acid red 27* (HORI; ENDO, 1977; KURAMOCHI; NISHIJIMA, 1980), citados por Kogan (1986). Entre esses métodos serão citados com detalhes aqueles que utilizam como marcadores *calco oil red* e óxido crômico.

Entre os inúmeros corantes utilizados, o *calco oil red N-1700* ou *solvent red 26*, obtido na Keystone Aniline and Chemical, Chicago, Illinois, EUA, é o que tem dado os melhores resultados. Esse método foi desenvolvido, inicialmente, por Daum et al. (1969) para medir ingestão do adulto de *Anthonomus grandis* Boh. O procedimento é mais ou menos o seguinte: o corante deve ser adicionado à dieta na base de 100 ppm a 1.000 ppm. Para facilitar a incorporação, o corante deve ser dissolvido em óleo (por exemplo, óleo de milho, de algodão e de germe de trigo) (HENDRICKS; GRAHAM, 1970). A marcação torna-se mais visível quando o corante é dissolvido em óleo de milho ou algodão, em relação à acetona ou ao álcool; as larvas, pré-pupas e pupas devem ser lavadas com acetona para evitar contaminação externa pelo corante. O *calco oil red* concentrado nas larvas, pupas e fezes é extraído com o auxílio de maceradores de tecidos e com acetona, a solução deve ser filtrada e as concentrações medidas em um espectrofotômetro, ajustando a escala de comprimento de onda em 510 μm (DAUM et al., 1969). Se necessário, o resíduo do corante do papel de filtro utilizado deve ser extraído em aparelho *Soxhlet*. Wilkinson et al. (1972) verificaram que esse corante pode ser adicionado às dietas dos lepidópteros *Pieris rapae* (L.), *Helicoverpa zea* (Boddie) e *Trichoplusia ni* (Hübner) sem prejuízos para o desenvolvimento normal desses insetos; o mesmo fato já havia sido observado por Gast e Landin (1966), Lloyd et al. (1968) e Daum et al. (1969) para *A. grandis* e por Hendricks e Graham (1970) e Jones et al. (1975) para os lepidópteros *H. virescens* e *H. zea*, respectivamente.

Parra e Kogan (1981) observaram que o *calco oil red*, na base de 1 g/L de dieta artificial dissolvido em óleo de germe de trigo, afetou o consumo de *P. includens* reduzindo-o em cerca de 50 % em relação à testemunha.

A digestibilidade aproximada (AD) pode ser calculada sem coleta das fezes ou medição do alimento consumido. Assim,

$$AD = \frac{M_F - M_A}{M_F}$$

em que:

M_F = concentração do marcador nas fezes.

M_A = concentração do marcador no alimento.

Caso se conheça o peso das fezes ou do alimento consumido, pode-se calcular o peso do alimento consumido = $\frac{MF}{MA}$ x peso das fezes ou peso das fezes = $\frac{MA}{MF}$ x peso do alimento consumido.

O método do óxido crômico consiste na adição de uma concentração conhecida de óxido crômico à dieta (4 %) (dissolvido em um meio básico) e determinação da concentração desse elemento nas fezes. Este método consiste em uma oxidação líquida de Cr_2O_3 a $Cr_2O_7^{2-}$, seguido por determinação colorimétrica do íon dicromato, com difenilcarbazide. As amostras são digeridas com uma mistura de ácido perclórico – ácido sulfúrico – molibdato de sódio por 30 minutos. O material digerido frio é diluído com defenilcarbazide e a absorbância medida a 540 μm , contra um “branco”, consistindo de 9,5 mL de H_2SO_4 0,25 N e 0,5 mL de difenilcarbazide. Esse método foi descrito pela primeira vez por McGinnis e Kasting (1964) para medir a digestibilidade aproximada de *Agrotis orthogonia* Morrison (Lepidoptera). Segundo esses autores, tal método foi mais rápido, prático e melhor que o gravimétrico. Entretanto, Daum et al. (1969) o consideram um procedimento químico empírico, que é facilmente influenciado pelo tempo de reação e temperatura, apresentando, ainda, a desvantagem de empregar ácidos perigosos como o perclórico e sulfúrico, além de exigir uma pessoa treinada em química analítica. McMillian et al. (1966) verificaram que o óxido crômico teve um efeito inibidor na alimentação dos lepidópteros *H. zea* e *S. frugiperda*. Em vez de usar a determinação colorimétrica, por meio de defenilcarbazide, Parra e Kogan (1981) usaram a medição direta do cromo por meio de espectroscopia de absorção atômica. Nesse método, são utilizadas as seguintes fórmulas: alimento consumido (F) = (E x % Cr nas fezes) + (B x % Cr no inseto) em que F = alimento consumido; B = ganho de peso pelo inseto; e E = fezes.

O alimento consumido é computado indiretamente e os outros parâmetros são previamente medidos. Com base nesses valores é possível calcular a ECI e a ECD. A digestibilidade aproximada (AD) = 1 (% de Cr no meio / % de Cr nas fezes).

Método de marcação com isótopos

Vários isótopos têm sido utilizados como marcadores em estudos nutricionais. Assim, Crossley Junior (1966) usou céσιο 137 para medir o consumo diário de 3º instar larval de *Chrysomela knaki* Brow (Coleoptera) alimentando-se da *Salix nigra*. Sacarose ou celulose marcadas foi adicionada à dieta para estimar o consumo alimentar de ínstaes larvais (1º e 5º) do lepidóptero *A. orthogonia* (KASTING; MCGINNIS, 1965) e, no final do período de alimentação, suas fezes e CO₂ medidos por radioatividade.

O consumo de alimento do gafanhoto migratório foi determinado com Na por meio de injeção abdominal (BUSCARLET, 1974). O CO₂ medido por radioatividade pode ser bastante alto, pois, em certas dietas, principalmente naquelas não satisfatórias, pode chegar a ser 75 % do total ingerido. Parra e Kogan (1981) encontraram para a lagarta *P. includens* valores de CO₂ iguais a 32 % do total consumido até o 6º instar e 37 % até a pupação. Esses autores utilizaram (¹⁴C) glucose, para medir consumo e utilização de *P. includens* em dieta artificial. A glucose foi dissolvida em acetona, e a solução com uma atividade de 2,1 x 10⁶ cpm/mL foi adicionada ao meio artificial. Foram realizadas determinações durante o desenvolvimento larval completo e até a pupação. Foram mantidas duas larvas por recipiente de criação. O CO₂ expirado foi coletado em locais contendo 75 mL de carb-sorb. O esquema do equipamento, a medição da atividade em cintilador líquido e os cálculos foram detalhadamente descritos em Parra e Kogan (1981) e Kogan (1986).

Método do ácido úrico

Bhattacharya e Waldbauer (1969a,b, 1970) usaram o método do ácido úrico (método espectrofotométrico-enzimático) para medir o consumo e a utilização de alimentos por insetos. Esse método é usado quando é difícil separar as fezes do meio, como no caso de pragas de grãos armazenados. O método é baseado no fato de que o ácido úrico, que tem um pico de absorção a 292 μm é, em presença da uricase, oxidado a alantoína, que absorve menos luz do mesmo comprimento de onda. Assim, a concentração de ácido úrico pode ser calculada, pelo decréscimo da absorbância, após o tratamento com uricase. A extração é feita com uma solução aquosa de carbonato de lítio. Assim, pode-se calcular: mg fezes na mistura.

$$\text{mg fezes} = \frac{\text{mg ácido úrico na mistura}}{\text{mg ácido úrico por mg fezes}} + \text{peso fezes da amostra}$$

Vários autores têm utilizado esse método para medir o consumo de alimento de outros insetos que não sejam pragas de grãos armazenados, como Chou et al. (1973) que usaram este método para medir a utilização de alimento pelos lepidópteros *Argyrotaenia velutinana* (Walker) e *H. virescens* e Cohen e Patana (1984) para *H. zea*.

Método do elemento-traço

Esse método qualitativo pode, ao lado dos quantitativos, ser utilizado em estudos nutricionais. O rubídio e o céσιο são usados para marcar insetos em estudos de ecologia (BERRY et al., 1972; STIMMAN, 1974; SHEPARD; WADDILL, 1976; VAN STEENWYK et al. 1978; ALVERSON et al., 1980; MOSS; VAN STEENWYK, 1982). Esses elementos são rapidamente absorvidos pelos tecidos da planta e transferidos ao inseto por meio da alimentação. Eles podem ser detectáveis por espectroscopia de absorção atômica e, conhecendo-se as concentrações do elemento-traço no alimento, no inseto e nas fezes, podem-se determinar os índices da mesma forma, como descrito para o método do óxido crômico (método colorimétrico).

Método imunológico

O método imunológico (serológico) foi utilizado por Lund e Turpin (1977) para determinar o consumo da lagarta *Agrotis ipsilon* por carabídeos; por Sousa-Silva (1980) para avaliar o consumo da lagarta *D. saccharalis* por predadores e por Sousa-Silva (1985) para estudos com *Deois flavopicta* (Stal) (Homoptera). Uma revisão de técnicas imunológicas para identificar dietas foi feita por Calver (1984).

Método calorimétrico

A utilização de alimento pode ser determinada baseando-se em equivalentes calóricos, em vez de unidades de massa (SCHROEDER, 1971, 1972, 1973, 1976; STEPIEN; RODRIGUEZ, 1972; VAN HOOK; DODSON, 1974; BAILEY; MUKERJI, 1977; SLANSKY JUNIOR, 1978). Loon (1993), usando o método calorimétrico, observou que *Pieris brassicae* L. (Lepidoptera: Pieridae) criada em dieta artificial se desenvolveu com uma eficiência metabólica maior do que quando foi criada na planta (*Brassica oleracea*). Quando ele usou o método gravimétrico, essas diferenças não foram detectadas. Segundo o autor, as eficiências metabólicas originadas de cálculos de dados obtidos pelo método gravimétrico são sujeitas a grande número de erros do acaso que distorcem a determinação da eficiência metabólica em estudos envolvendo plantas. O calor de combustão de larvas, das fezes e do meio é determinado em uma bomba calorimétrica de oxigênio. Esse calor de combustão é definido como sendo a energia liberada como calor, quando a substância é completamente oxidada a CO₂ e H₂O. Waldbauer (1968) propôs os seguintes índices a seguir.

- Coeficiente de energia metabolizável (CME)

$$\text{CME} = \frac{\text{energia bruta no alimento consumido} - \text{energia bruta nas fezes}}{\text{energia bruta no alimento consumido}}$$

- Eficiência de armazenamento de energia ingerida (ESI) (E)

$$\text{ESI (E)} = \frac{\text{energia bruta armazenada no corpo}}{\text{energia bruta no alimento consumido}} \times 100$$

- Eficiência de armazenamento de energia metabolizável (ESM) (E)

$$\text{ESM (E)} = \frac{\text{energia bruta armazenada no corpo}}{\text{energia bruta no alimento consumido} - \text{energia bruta nas fezes}} \times 100$$

Embora a utilização de energia seja maior que a da matéria seca, ambas as determinações são comparáveis (Tabela 3).

Slansky Junior (1985) relatou que mais de 80 % dos valores de AD (CME), ECI (ESI) e ECD (ESM) calculados usando valores energéticos são maiores do que os índices calculados com base no peso seco, baseando-se em dados de mais de 65 espécies. Os maiores valores de AD, baseando-se em energia, devem-se ao grande conteúdo de energia do alimento e fezes, e os de ECI e ECD decorrem do grande conteúdo de energia da biomassa do inseto em relação ao alimento assimilado e ingerido. As fontes de erro envolvidas na conversão de peso seco para energia são discutidas por Slansky Junior (1985).

Loon (1993) observou que a ECD calculada pelo método gravimétrico, a partir da alimentação de *Pieris brassicae* (L.), foi de 58,34 % e 57,10 %, em dieta artificial e em dieta natural (*Brassica oleracea*), respectivamente, valores que não diferiram entre si. Quando se utilizou o método da respirometria (calorimétrico) houve diferenças dos valores de ECD nos dois substratos (9,19 % e 11,72 %, respectivamente), mostrando uma limitação do método gravimétrico para estudos de consumo e utilização de fitófagos em plantas.

Parra (1991) observou grande quantidade de resíduos de Si e Mn, provavelmente, resultantes do arame utilizado no processo de combustão do método, além de Mg, Al e Ca, provenientes das fezes e do meio artificial (Tabela 4). Como a quantidade de resíduos foi alta (4,74 % na dieta artificial e 9,21 % nas fezes) as variações em AD,

Tabela 3. Comparação da utilização de matéria seca e energia pelo lepidóptero *Bombyx mori*.

Até o final do 5º ínstar				Até adulto recém-emergido			
Matéria seca		Energia (cal.)		Matéria seca		Energia (cal.)	
AD	37	CME	42	AD	37	CME	42
ECI	23	ESI (E)	28	ECI	8	ESI (E)	12
ECD	62	ESM (E)	67	ECD	22	ESM (E)	28

Fonte: Hiratsuka (1920).

ECI e ECD entre o método gravimétrico e o método calorimétrico podem ser atribuídas a esses resíduos nas fezes e na dieta artificial.

Como esse trabalho envolveu comparação de métodos, esses elementos foram computados no método gravimétrico e excluídos na análise calorimétrica. Além disso, usualmente há uma perda de calorias correspondente à perda de lipídios durante a preparação de *pellets* no processo de determinação calorimétrica. Em geral, esses lipídios não são extraídos antes da peletização, como realizado por Schroeder (1972, 1973).

Os valores de AD, ECI e ECD, nesse trabalho de Parra (1991), baseados nos métodos gravimétrico e calorimétrico decresceram quando medidos até a pupação em relação às medições feitas somente até o 6º ínstar (Tabela 5). A alta quantidade de energia armazenada até o último ínstar está relacionada à energia bruta armazenada para o estágio pupal. O decréscimo na energia total resulta da atividade metabólica da pupa, a qual não é compensada por um “consumo” adicional de alimento. Entretanto, coincidindo com os resultados citados na literatura, os índices nutricionais obtidos neste trabalho foram superiores àqueles obtidos gravimetricamente (Tabela 6).

Nos estudos de energética ecológica, são usados alguns símbolos do balanço de energia, baseados em Klekowski (1970) (citado por STEPIEN; RODRIGUEZ, 1972). Assim, $C = P + R + U + F = D + F$; $D = P + R + U$; e $A = P + R$. [C= consumo de alimento; P= produção (corpo, exúvia, produtos de reprodução, etc.); R = respiração; U = urina

Tabela 4. Resíduos de combustão de fezes e dieta artificial da lagarta *Pseudoplusia includens* analisada por Jarrel-Ash Plasma Atomcomp Model 975, comparado com o arame usado para medir o calor de combustão.

	Quantidade (mg/g)				
	Si	Mg	Al	Mn	Ca
Fezes	15,6	14,0	5.845	535,7	154,7
Dieta artificial	17,7	16,4	5.583	618,8	145,2
Arame	23,4	62,6	924	1,7	424,0

Fonte: Parra (1991).

Tabela 5. Energia bruta (calorias) no alimento consumido, nas fezes e armazenada no corpo da lagarta *Pseudoplusia includens*.

Estágio	Energia bruta no alimento consumido	Energia bruta nas fezes	Energia bruta armazenada no corpo
I – VI ínstar	1.107,48 ± 119,47	429,80 ± 55,82	398,31 ± 25,65
I – Pupação	1.251,98 ± 83,26	516,03 ± 43,59	365,75 ± 37,35

Fonte: Parra (1991).

Tabela 6. Comparação dos valores de AD, ECI e ECD determinados pelo método gravimétrico (G) e calorimétrico (C).

<i>Pseudoplusia includens</i> Período	Método	Índice		
		AD	ECI	EDC
I – VI ínstar	G	56	25	44
	C	61	36	60
I – Pupação	G	52	22	43
	C	59	29	50

Fonte: Parra (1991) e Parra e Kogan (não publicado).

e resíduos da digestão; F = parte não absorvida do consumo; D= digestão (parte do alimento digerido e absorvido); FU = quando for difícil separar F de U (neste caso são considerados conjuntamente); A = assimilação (soma de produção e respiração, alimento absorvido menos a parte excretada)].

A eficiência de um organismo em utilização de energia é avaliada pelos seguintes índices:

$$U^{-1} = \frac{P + R}{C} = \frac{A}{C} = \text{eficiência de assimilação}$$

$$K_1 = \frac{P}{C} = \text{eficiência de utilização de energia consumida para crescimento} \\ (\text{índice de eficiência de produção bruta})$$

$$K_2 = \frac{P}{P + R} = \frac{P}{A} = \text{eficiência de utilização de energia para crescimento} \\ (\text{índice de eficiência de produção líquida})$$

A eficiência de energia dentre e entre níveis tróficos, incluindo determinação de lipídios, respiração, conteúdo energético de materiais biológicos, pode ser de grande valia para o refinamento de detalhes em estudos sobre ecologia nutricional (SLANSKY JUNIOR, 1985). Detalhes destas medições calorimétricas podem ser encontrados em Petruszewicz e MacFadyen (1970) e Southwood (1978).

Segundo Waldbauer (1972), os índices usados pela energética ecológica correspondem àqueles empregados pelos nutricionistas de insetos. Assim, U^{-1} é equivalente a AD; K_1 a ECI e K_2 a ECD. Os ecologistas calculam o valor calórico de R (respiração) (por meio de respirômetros) pelo consumo de oxigênio do organismo em questão. Esse R inclui a energia gasta para o metabolismo e a atividade e, também, a energia perdida na urina. Segundo Waldbauer (1972), R pode ser determinado gravimetricamente, pois este é equivalente ao conteúdo calórico do alimento ingerido, menos o conteúdo calórico das fezes.

Comparação de métodos

Os métodos indiretos são mais sofisticados e foram discutidos por Waldbauer (1968), Parra (1980), Kogan (1986) e Parra (1991). Um estudo comparativo entre eles foi realizado por Parra e Kogan (1981) e Kogan e Parra (1981). Os resultados de precisão comparativa são apresentados na Tabela 7 e as características gerais dos diferentes métodos constam na Tabela 8. O tempo exigido para processar as amostras pelos métodos indiretos variou de 6 (radioisótopo) a 18 vezes (Cr_2O_3) em relação ao gravimétrico. Todos os métodos indiretos exigiram uma balança, além de outros equipamentos para determinações específicas. Nenhuma precisão maior foi obtida por métodos indiretos e, no caso do método colorimétrico, em que foi utilizado o *calco oil red*, observou-se que esse corante adicionado à dieta afetou o desenvolvimento do inseto. Dessa forma, o método gravimétrico é, baseando-se nesse trabalho, o mais adequado e barato entre os estudados. Existem casos específicos, como em pragas de grãos armazenados em que se deve lançar mão de métodos indiretos, pois a separação de fezes e alimento é impraticável. Nesses casos, utiliza-se necessariamente o método do ácido úrico (BHATTACHARYA; WALDBAUER, 1969a,b).

Kogan e Parra (1981) indicaram as principais fontes de variação em experimentos dessa natureza: 1) variabilidade individual entre insetos de uma população; 2) variações da umidade nas dietas; 3) diferenças no comportamento alimentar resultante da adição

Tabela 7. Precisão de medidas de ECI e ECD para lagartas de *Pseudoplusia includens* criadas em dieta artificial por meio de cinco métodos.

Método	Precisão (%) ⁽¹⁾	
	ECI	ECD
Gravimétrico	85,7	85,7
Colorimétrico (<i>Calco Oil Red</i>) (COR)	33,3	34,7
Colorimétrico ⁽²⁾ (Cr_2O_3)	80,0	82,1
Radioisótopo	60,0	19,4
Calorimétrico	88,9	80,0

⁽¹⁾ Precisão $(1 - \text{desvio-padrão}/\text{média}) \times 100$; ⁽²⁾ Realizado por absorção atômica.

Fonte: adaptado de Parra e Kogan (1981).

Tabela 8. Características gerais e custos de cinco métodos para medir consumo e utilização de alimento (em dieta artificial) pela lagarta de *Pseudoplusia includens*.

Método	Espécimen	CO ₂	Dieta	Custo	
				Equipamento	Tempo
Gravimétrico	Vivo ou morto	Não	Natural ou artificial	US\$ 1.300,00	5 min/indiv.
COR	Morto	Não	Artificial	US\$ 1.500,00	1 h/indiv.
Cr_2O_3	Morto	Não	Artificial	US\$ 7.000,00	1,5 h/indiv.
Radioisótopo	Morto	Sim	Natural ou artificial	US\$ 10.000,00	30 min/indiv.
Calorimétrico	Morto	Não	Natural ou artificial	US\$ 5.000,00	1 h/indiv.

Fonte: adaptado de Parra e Kogan (1981).

de componentes (corantes, substâncias químicas) às dietas; 4) diferenças na utilização da dieta após a ingestão; 5) diferenças de instrumental utilizado; e 6) diferenças na manipulação de amostras.

São poucos os trabalhos realizados no Brasil sobre o consumo e a utilização de alimentos, baseando-se em índices nutricionais. O primeiro trabalho com pragas agrícolas foi realizado, em 1977, no Departamento de Entomologia, Fitopatologia e Zoologia Agrícola da Esalq em Piracicaba, SP (CRÓCOMO; PARRA, 1979). A partir dessa pesquisa inicial, foram realizadas outras relacionadas com programas de resistência de plantas, comparação de substratos alimentares (naturais e artificiais), efeito de patógenos ou inimigos naturais na nutrição quantitativa, efeito de diferentes temperaturas na nutrição ou, mesmo, avaliação do comportamento alimentar de um inseto em um hospedeiro. Um resumo destes trabalhos é apresentado na Tabela 9,

Tabela 9. Alguns trabalhos realizados no Brasil relacionados a consumo e utilização de alimentos por insetos, com os índices em que foram determinados.

Inseto	Hospedeiro	Índice						Referência
		RCR	RMR	RGR	AD	ECI	ECD	
<i>Eacles imperialis</i>								
<i>magnifica</i>	Cafeeiro	x ⁽¹⁾	- ⁽²⁾	x	x	x	x	Crócomo e Parra (1979)
<i>Spodoptera latifascia</i>	Algodão, alface e soja	-	-	-	x	-	-	Habib et al. (1983)
<i>Spodoptera frugiperda</i>	Dietas artificiais	x	-	x	x	x	x	Susi et al. (1980)
<i>Anticarsia gemmatalis</i>	Dietas artificiais	x	-	x	x	x	x	Silva e Parra (1983)
<i>Agrotis subterranea</i>	Couve	x	-	x	x	x	x	Vendramim et al. (1983)
<i>Alabama argillacea</i>	Algodoeiro	x	-	x	x	x	x	Carvalho e Parra (1983)
<i>Lonomia circumstans</i>	Cafeeiro	x	-	x	x	x	x	D'Antonio e Parra (1984)
<i>Heliiothis virescens</i>	Dietas artificiais	-	-	-	x	x	x	Mishfeldt et al. (1984)
<i>H. virescens</i>	Algodoeiro	x	-	x	x	x	x	Precetti e Parra (1984)
<i>S. frugiperda</i>	Dietas artificiais	-	-	-	x	x	x	Parra e Carvalho (1984)
<i>Erinnyis ello ello</i>	Seringueira	x	-	x	x	x	x	Reis Filho (1984)
<i>S. frugiperda</i>	Milho, trigo, sorgo	x	x	x	x	x	x	Crócomo e Parra (1985)
<i>Diatraea saccharalis</i>	Dietas artificiais	-	-	-	x	x	x	Misfeldt e Parra (1986)
<i>D. saccharalis</i>	Dietas artificiais	-	-	-	x	x	x	Martins et al. (1989)
<i>S. frugiperda</i>	Dieta artificial	x	-	x	x	x	x	Genthon et al. (1986)
<i>H. virescens</i>	Dietas artificiais	-	-	-	x	x	x	Rodrigues Filho e Parra (1986)
<i>Cotesia flavipes</i>	<i>D. saccharalis</i>	-	-	-	x	x	x	Pádua (1986)
<i>S. eridania</i>	Batata-doce e bracatinga	x	x	x	x	x	x	Matana (1986)
<i>D. saccharalis</i>	Dieta artificial	x	-	x	x	x	x	Almeida (1986)
<i>Pseudaletia sequax</i>	Dietas artificiais	x	-	x	x	x	x	Salvadori (1987)
<i>A. gemmatalis</i>	Soja	x	x	x	x	x	x	Zonta (1987)
<i>S. frugiperda</i>	Milho	x	x	x	x	x	x	Oliveira (1987)
<i>A. gemmatalis</i>	Soja	x	x	x	x	x	x	Gamundi (1988)
<i>S. frugiperda</i>	Milho	x	x	x	x	x	x	Nalim (1991)
<i>D. saccharalis,</i> <i>H. virescens</i> e <i>S. frugiperda</i>	Dietas artificiais				x	x	x	Souza et al. (2001)
<i>S. frugiperda</i>	Milho	-	-	-	x	x	x	Fernandes (2003)

(1) Determinados; (2) Não determinados.

destacando que todas as determinações foram realizadas utilizando-se o método gravimétrico (PARRA, 1987), incluindo-se outros exemplos a partir dessa data.

Interpretação dos valores dos índices nutricionais

A interpretação de resultados obtidos em pesquisas de nutrição quantitativa, baseando-se simplesmente em índices nutricionais, não é fácil. Em geral, os maiores índices indicam maior adequação nutricional, mas a presença de aleloquímicos ou mesmo a interação de nutrientes e aleloquímicos podem levar a resultados ou interpretações errôneas. Às vezes, determinados fatores podem ocasionar diminuição de digestibilidade, fazendo com que o alimento seja consumido em grandes quantidades, porém com uma baixa taxa de crescimento. Além disso, o inseto apresenta, muitas vezes, capacidade de compensar um baixo consumo, por meio de maior utilização do alimento. Todos esses fatores podem alterar os valores dos índices nutricionais anteriormente citados e dificultar a sua interpretação. Assim, muitas vezes, é necessária a associação dos valores de índices obtidos com dados biológicos alcançados em diferentes substratos alimentares ou mesmo baseando-se em dados comportamentais do inseto. Nesse caso, se deve recorrer a outros procedimentos como análises de agrupamento (KOGAN, 1972; PARRA; CARVALHO, 1984; PRECETTI; PARRA, 1984). Existem, obviamente, casos raros em que uma simples análise mediante um teste de comparação de médias é suficiente para se chegar a conclusões satisfatórias. As análises feitas para os índices partem da premissa de que existe uma relação isométrica entre as variáveis do numerador e do denominador, o que nem sempre ocorre na biologia. Raubenheimer e Simpson (1992) provaram que, quando a relação entre numerador e denominador de um índice nutricional é não linear, a estatística F e seu nível de significância são alterados, o que pode comprometer a conclusão do estudo nutricional. Outra consequência desse fato é que o poder estatístico do teste de Tukey para detectar diferenças pequenas entre tratamentos é muito diminuído com o uso dos índices. Como na análise dos índices não é medido o efeito da interação denominador e tratamento, as conclusões sobre o efeito dos tratamentos ficam comprometidas. Apesar do avanço das pesquisas em ecologia nutricional (SLANSKY JUNIOR; RODRIGUEZ, 1987a), ainda hoje muitas conclusões são especulativas e exigem estudos para o seu total esclarecimento.

Raubenheimer e Simpson (1992) apresentaram a análise de covariância como uma alternativa para comparação entre tratamentos, considerando-se um dos índices nutricionais de consumo e utilização de alimento (RCR, RGR, ECI, AD e ECD), e indicaram o RCR como sendo o índice ideal. A análise de covariância (Ancova) é mais adequada para satisfazer as exigências estatísticas, fornecendo informações importantes sobre os dados que são negligenciados na análise de variância convencional e que podem levar a erros em biologia evolucionária, morfometria, sistemática, fisiologia e ecologia

de plantas. Horton e Redak (1993) discutem os cuidados que se devem ter com a utilização da Ancova. Os autores sugerem que a análise pode ser usada para testar se o inseto falha, em algumas dietas, para alterar a biomassa. Ademais, usando o consumo como covariável na Ancova, podem-se fornecer informações se a variação na dependência da dieta for devida a um efeito da pré-ingestão, pós-ingestão ou à combinação de ambos. Sugerem ainda que a Ancova poderia ser utilizada para avaliar o efeito da dieta larval na fecundidade de adultos, após ajustes para consumo larval; os efeitos da dieta do adulto na fecundidade, após ajustes para consumo de alimentos ou os efeitos da dieta larval no tamanho do adulto após ajustes para consumo da fase larval. A Ancova apresenta muitas vantagens sobre o uso dos índices em dados biológicos, a saber: maior poder dos testes de hipóteses; maiores informações sobre os conjuntos de dados; maior redução no erro da variável dependente e redução maior na incidência de efeitos não verdadeiros sobre os tratamentos. Além disso, analisa a interação variável dependente e tratamentos.

Um exemplo de valores de RGR, RCR, AD, ECI e ECD de um consumo hipotético de um lepidóptero da família Noctuidae em duas dietas artificiais é apresentado na Tabela 10.

Tabela 10. Valores de AD, ECI e ECD, RCR, RGR, variável independente Y e covariância (X) de um lepidóptero hipotético da família Noctuidae, em duas dietas artificiais (A e B), com as respectivas análises de covariância e variância para RCR.

AD %	ECI %	ECD %	RCR Dieta A	RGR	Y ⁽¹⁾	COV (X) ⁽²⁾
42,59	16,91	39,71	0,5914	0,1	0,7333	1,2400
40,03	16,72	41,77	0,5981	0,1	0,8822	1,4750
39,63	16,14	40,73	0,6196	0,1	0,8365	1,3500
43,19	20,09	46,52	0,4978	0,1	0,8536	1,7150
43,78	18,99	43,39	0,5265	0,1	0,7897	1,5000
53,03	16,67	31,44	0,5998	0,1	0,6898	1,1500
50,54	15,08	29,84	0,6631	0,1	0,9483	1,4300
47,53	28,97	60,96	0,3451	0,1	0,6385	1,8500
43,86	18,42	42,00	0,5428	0,1	0,6947	1,2800
42,30	17,14	40,52	0,5835	0,1	0,8752	1,5000
42,42	18,45	43,49	0,5421	0,1	0,9378	1,7300
49,40	17,05	34,51	0,5866	0,1	0,7332	1,2500
63,34	28,00	44,22	0,3571	0,1	0,5428	1,5200
41,28	19,52	47,29	0,5123	0,1	0,5943	1,1600
41,17	21,32	51,79	0,4691	0,1	0,6051	1,2900
AD %	ECI %	ECD %	RCR Dieta B	RGR	Y ⁽¹⁾	COV (X) ⁽²⁾
99,03	37,65	38,02	0,2656	0,1	0,1859	0,7000
41,76	46,84	112,16	0,2135	0,1	0,7899	3,7000
41,16	16,00	38,87	0,6250	0,1	0,7563	1,2100

Continua...

Tabela 10. Continuação.

AD %	ECI %	ECD %	RCR Dieta B	RGR	Y ⁽¹⁾	COV (X) ⁽²⁾
34,52	14,50	41,99	0,6898	0,1	0,8140	1,1800
43,94	16,23	36,94	0,6160	0,1	0,7885	1,2800
44,21	16,21	36,66	0,6170	0,1	0,7528	1,2200
40,66	16,46	40,48	0,6075	0,1	0,6926	1,1400
81,70	14,23	17,42	0,7026	0,1	0,6393	0,9100
60,33	11,97	19,83	0,8357	0,1	0,3050	0,3650
51,01	17,25	33,81	0,5798	0,1	0,7654	1,3200
85,35	16,79	19,67	0,5955	0,1	0,6074	1,0200
51,15	10,67	20,86	0,9372	0,1	0,2109	0,2250
96,22	11,20	11,64	0,8931	0,1	0,2590	0,2900

⁽¹⁾ Variável independente = porção de alimento ingerida pelo inseto = numerador de RCR.

⁽²⁾ Covariável (X) = (Peso seco do inseto/2) * tempo experimental = denominador de RCR.

Análise da variância e teste de Tukey para os dados do índice nutricional RCR das dietas A e B.

Causas de variação	GL	Soma de quadrados	Quadrado médio	Teste F	Pr > F
Dieta	1	0,06080541	0,06080541	2,47	0,1280
Resíduo	26	0,63968088	0,02460311		
Total	27	0,70048629			

Grupos	Média	N	Dieta
A	0,62910	13	B
A	0,53566	15	A

Médias seguidas de mesma letra não diferem estatisticamente ($P \leq 0,05$).

Análise de covariância (Ancova) para os dados do índice nutricional RCR das dietas A e B.

Causas de variação	GL	Erro tipo I	Quadrado médio	Teste F	Pr > F
TRAT (dietas)	1	0,21309866	0,21309866	7,92	0,0096
COV (X)	1	0,31338411	0,31338411	11,65	0,0023
COV*dieta	1	0,00017631	0,00017631	0,01	0,9362

Programa SAS (9.1) para a análise de Covariância (Ancova) dos Índices Nutricionais.

```
data ENTO;
input TRAT $ NU CO;
datalines;
DA 0.73333 1.24
DA 0.8822 1.4750
DA 0.8365 1.35
DA 0.8536 1.715
DA 0.7897 1.5
DA 0.6898 1.15
DA 0.9483 1.43
DA 0.6385 1.85
DA 0.6947 1.28
DA 0.8752 1.5
DA 0.9378 1.73
DA 0.7332 1.25
DA 0.5428 1.52
DA 0.5943 1.16
DA 0.6051 1.29
DB 0.1859 0.7
DB 0.7899 3.7
DB 0.7563 1.21
DB 0.8140 1.18
DB 0.7885 1.28
DB 0.7528 1.22
DB 0.6926 1.14
DB 0.6393 0.91
DB 0.3050 0.365
DB 0.7654 1.32
DB 0.6074 1.02
DB 0.2109 0.225
DB 0.2590 0.29
;proc print;
run;
ods html;
ods graphics on;
proc glm data=ENTO;
class TRAT;
model NU=TRAT CO TRAT*CO;
lsmeans TRAT/adjust=tukey pdiff;
run;
ods graphics off;
ods html close;
```

em que:

NUN = numerador de RCR ou variável independente Y.

CO = denominador de RCR ou covariável (X).

TRAT = tratamento, no caso dieta A e dieta B.

Considerando-se o índice RCR das referidas tabelas pela análise de variância convencional e pela Ancova, as dietas A e B diferem estatisticamente ($P = 0,0096$) quando se usa a Ancova e não diferem ($P = 0,1280$) quando se usa o teste de Tukey. Para facilidade do usuário, foi apresentado o programa SAS para Análise de Covariância (p. 66).

Consumo e utilização de alimento para o crescimento da fase larval

Uma larva (nos insetos holometabólicos) ou uma ninfa (nos paurometabólicos) tende a escolher um alimento apropriado para consumi-lo em proporções balanceadas de tal forma a utilizá-lo adequadamente para promover um ótimo crescimento e desenvolvimento, dando origem a um adulto que seja reprodutivamente competitivo. Essa escolha envolve adaptações e estratégias para cada espécie, incluindo a capacidade compensatória em condições inadequadas, e existindo, sobretudo, grande influência das condições de ambiente.

Número de ínstaes

O número de ínstaes não é constante, na maioria dos insetos, variando de quatro a oito. Entretanto, alguns Odonata sofrem 10 ou 12 ecdises e alguns Ephemeroptera apresentam 20 ou mais ínstaes (Tabela 11). Existem várias regras que tentam fazer previsão quanto ao grau de crescimento de insetos como a de Dyar (DYAR, 1890) ("a cápsula cefálica das lagartas cresce em progressão geométrica, aumentando em largura a cada ecdise, numa razão constante para uma dada espécie e em média 1,4") que é válida para muitos Lepidoptera, Archaeognata, Hymenoptera, Coleoptera e Hemiptera. Outras, como a de Prizbram (BATISTA, 1972), são postuladas partindo-se da premissa de que o crescimento dos insetos é harmônico. Como esse crescimento é geralmente desarmônico, heterogônico ou alométrico, essa regra não se aplica, pois segundo ela "a cada ecdise deve haver um aumento de cada parte do corpo na mesma proporção de todo o corpo". Cole (1980) mostrou, em estudos realizados com 105 espécies de insetos, que a cada ecdise, todas as dimensões lineares são aumentadas na razão de 1,52 e 1,27, respectivamente, para insetos holometábolos e hemimetábolos. Vários fatores, além dos intrínsecos da espécie, contribuem para que haja variação do número de ínstaes, como os hereditários (ALBRECHT, 1955;

Tabela 11. Número de ínstaes larvais de diferentes ordens de insetos.

Ordem	Nº de ínstar
Archaeognata	10–14
Zygentoma (ou Thysanura)	9–14
Ephemeroptera	20–40
Odonata	10–12
Blattaria	(3) 6–10 (8)
Mantodea	5–9
Grylloblattodea	8
Orthoptera	5–11
Phasmida	8–12
Isoptera	5–11
Dermaptera	4–6
Embioptera	4–7
Plecoptera	22–33
Zoraptera	–
Heteroptera	(4) 5 (9)
Homoptera	3–5
Thysanoptera	5–6
Psocoptera	6
Phthiraptera	3–4
Strepsiptera	7
Coleoptera	3–5 (10)
Raphidioptera	3–4
Megaloptera	10
Neuroptera	3–5
Mecoptera	4
Siphonaptera	3
Diptera	3–6
Trichoptera	5–7
Lepidoptera	(3) 5–6 (11)
Hymenoptera	3–6

Fonte: Sehnal (1985).

MORETI; PARRA, 1983) (Tabela 12); a forma de criação (LONG, 1953; PETERS; BARBOSA, 1977); a temperatura (FERRAZ et al., 1983; JUNIOR; PARRA, 1984) (Tabela 13); a nutrição (PARRA et al., 1977; REIS FILHO, 1984; MATANA, 1986) (Tabela 14); o sexo (ROE et al., 1982) e o parasitismo (REYNOLDS et al., 1984; ORR; BOETHEL, 1985).

Não existe correlação direta entre a duração do ciclo e o número de ínstaes (SLANSKY JUNIOR; SCRIBER, 1985), e, dependendo do hábito do inseto, pode ser exigida uma mudança de ínstar. Assim, um inseto que desgasta muito as mandíbulas ao se alimentar pode exigir uma troca mais constante (SLANSKY JUNIOR; RODRIGUEZ,

Tabela 12. Porcentagem de lagartas de *Heliothis virescens* que atingiram o 6º ínstar larval, criadas em folhas de algodoeiro ('IAC'-17) por quatro gerações sucessivas. Temperatura 24 °C ± 2 °C; umidade relativa 65 % ± 5 %; Fotofase 14h.

Geração	Macho (%)	Fêmea (%)
F ₁	63,0	33,3
F ₂	95,0	95,0
F ₃	100,0	88,9
F ₄	100,0	100,0

Fonte: Moreti e Parra (1983).

Tabela 13. Efeito da temperatura no número de ínstaes de insetos.

Espécie	Temperatura				Referência
	20 °C	25 °C	30 °C	35 °C	
<i>Spodoptera frugiperda</i>	7	6	6	6	Ferraz et al. (1983)
<i>Alabama argillacea</i>	6	6	5	5	Kasten e Parra (1984)

Fonte: Moreti e Parra (1983).

Tabela 14. Efeito da nutrição no número de ínstaes de duas espécies de lepidópteros.

Espécie	Hospedeiro		Referência
<i>Spodoptera eridania</i>	Algodoeiro	Soja	Parra et al. (1977)
Nº de ínstaes	6	7	
<i>Spodoptera eridania</i>	Batata-doce	Bracatinga	Matana (1986)
Nº de ínstaes	6	7	

1987b) do que o outro que se alimenta de um alimento mais tenro. Um inseto que necessita manter a agilidade em cada ínstar não pode aumentar muito em peso. Dessa forma, para não seguir a tendência normal de aumento de peso ao longo do ínstar (Fig. 6), o inseto tende a sofrer ecdises a intervalos menores (DALY, 1985). Em condições desfavoráveis, o inseto está propenso a apresentar um maior número de ínstaes (ROE et al., 1982; NEALIS, 1987; PARRA et al., 1988).

As fêmeas, pela sua atividade reprodutiva, são geralmente maiores, com tempo de desenvolvimento maior e, assim, podem ter um ínstar adicional (SLANSKY JUNIOR; SCRIBER, 1985). Além disso, para facilitar a cópula, os machos tendem a nascer antes (protandria). Diferenças maiores em tamanhos são observadas entre sexos, nas espécies cujos adultos não se alimentam. O peso é, pelo menos, dobrado a cada ínstar e as larvas que não são móveis (larvas de Lepidoptera) têm incrementos maiores do que aquelas que se movimentam para localizar o alimento (por exemplo, certos besouros, baratas, etc.) (CAPINERA, 1978; VENDRAMIM et al., 1983).

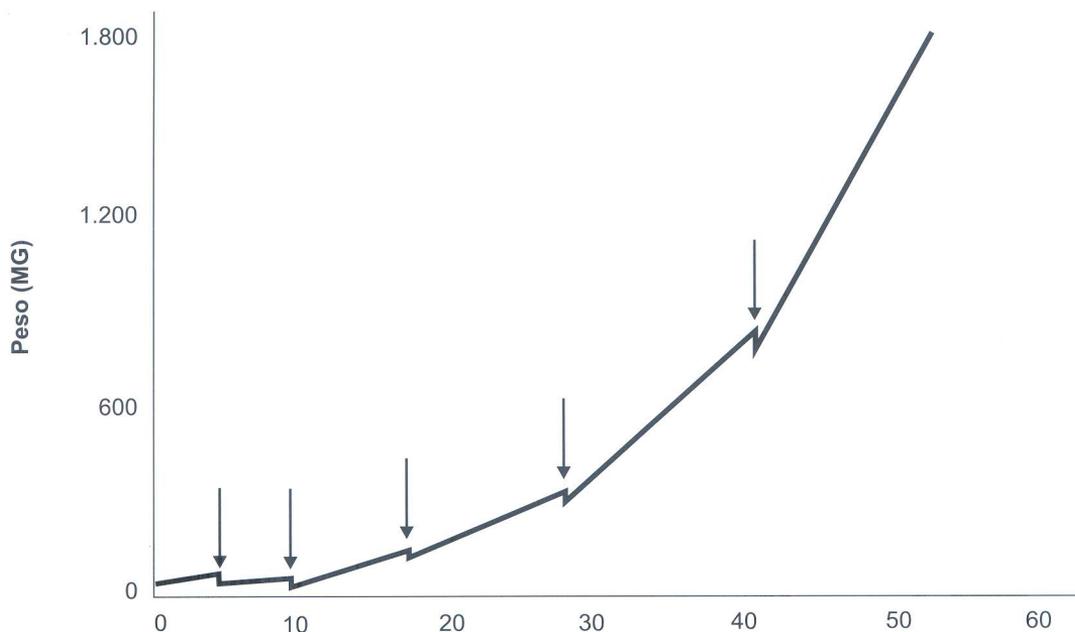


Fig. 6. Padrão de aumento de peso de gafanhotos do gênero *Locusta*.

Fonte: Chapman (1982).

Custos da ecdise

O processo de muda requer alto custo energético e o conteúdo calórico e nutricional de uma cutícula mudada pode representar mais de 20 % da produção total de biomassa larval. O inseto compensa, muitas vezes, essa perda, reabsorvendo as camadas internas da cutícula velha antes da ecdise, e consumindo (e mesmo digerindo) partes da cutícula. Cerca de 33 % de lipídio acumulado pelo penúltimo ínstar ninfal de *Acheta domesticus* (L.) (Orthoptera) é metabolizado na ecdise para o último ínstar e esse lipídio somente é reconstruído no segundo dia depois da muda. De 19 % a 34 % do lipídio existente nas "pré-mudas" são empregados nas quatro ecdises de *B. mori*, bem como de 65 % a 73 % do carboidrato existente nas pré-mudas são utilizados durante as ecdises (HIRATSUKA, 1920). Portanto, para crescer, aumentar o peso e acumular reservas energéticas o inseto necessita, ao longo dos ínstares, alterar a composição do corpo ou melhorar o aproveitamento alimentar.

Consumo e utilização de alimento durante os ínstares

As taxas de consumo, metabolismo e crescimento tendem a atingir um pico no início ou perto da metade de cada ínstar e as eficiências tendem a diminuir ao longo do ínstar (WALDBAUER, 1968; SCRIBER; SLANSKY JUNIOR, 1981; CRÓCOMO; PARRA, 1985). Há tendência de acúmulo de lipídios dos primeiros para os últimos ínstares,

especialmente nos holometabólicos que utilizam energia para produção de casulos. Cerca de 30 % do conteúdo energético da larva de último instar de *B. mori* é utilizado para a confecção do casulo (HIRATSUKA, 1920). O acúmulo de lipídios também se dá nos hemimetabólicos, porém em vez de se dar via pupa, como nos holometabólicos, ocorre no último instar larval. Existem casos de acumulação de lipídios, que fogem dessa regra geral, quando o inseto vai entrar em diapausa.

Para que o inseto adulto seja reprodutivamente competitivo, existem duas características larvais que devem ser satisfeitas: o tamanho, o qual pode influenciar a escolha para a cópula e o seu sucesso, bem como a capacidade de dispersão, e o peso, um indicativo dos nutrientes e energia armazenados e que podem influir na procura para a cópula, vôos de dispersão e fecundidade. O tamanho e o peso mínimos dependem do estilo de vida das espécies, das condições do ambiente, da disponibilidade de alimento e, evidentemente, do controle neurohormonal. Uma relação de pesos mínimos que permitem a pupação de diferentes espécies inclui valores para Lepidoptera, de 13 % a 26 % (em peso de matéria seca) e de 25 % a 60 % (em peso de matéria fresca), em relação ao peso normal das espécies (SLANSKY JUNIOR; SCRIBER, 1985).

O consumo de alimento nos dois últimos ínstaes é de, pelo menos, 75 % (WALDBAUER, 1968) (Tabela 1). Dessa forma, dadas as dificuldades, nos primeiros ínstaes, para separação de fezes e mesmo para detecção do ganho de peso ou alimento consumido (conforme o tamanho do inseto), pode-se dizer que a determinação de índices nutricionais apenas nesses ínstaes é suficiente para muitos tipos de estudos. Em geral, os índices relativos tendem a diminuir do primeiro para o último instar, por causa da reserva de lipídios (menor atividade metabólica). As fêmeas, em geral maiores para acumularem ovos, consomem maior quantidade de alimento, pelo fato também de apresentarem período maior de desenvolvimento, e, em muitos casos, um instar extra. Contudo, as diferenças na eficiência de utilização de alimento entre sexos são pequenas (SLANSKY JUNIOR; SCRIBER, 1985).

Consumo e utilização de alimento pelo adulto para reprodução e dispersão

A função principal do adulto está relacionada à reprodução e, em muitos casos, à dispersão. Essas funções dependem da interação e integração de processos fisiológicos e comportamentais, os quais estão intimamente correlacionados ao consumo e à utilização de alimento. A produção de ovos ou progênie envolve acúmulo de energia e nutrientes pela fêmea, o que faz com que elas consumam mais e ganhem mais peso que os machos. A produção de ovos é afetada por fatores bióticos e abióticos, diretamente na performance do adulto e, indiretamente, no desenvolvimento larval. Alguns componentes do processo reprodutivo e sua relação com o consumo e utilização de alimento são discutidos por Slansky Junior e Scriber (1985). Assim, a atração e aceitação da cópula podem depender da produção de feromônios, a qual pode ser

influenciada pela tomada de precursores de feromônios. O acesso e a aceitação da cópula, que dependem do tamanho do corpo, podem ser influenciados pelo alimento da fase larval, sendo que a qualidade do alimento também pode afetar esta aceitação. Na cópula, o macho pode contribuir nutricionalmente com secreções de glândulas acessórias, espermatóforos, etc. Para a ovogênese e oviposição, o acúmulo de nutrientes pela larva, a quantidade e a qualidade do alimento dos adultos, a quantidade de nutriente colocado pela fêmea para cada ovo e a presença de alimento larval adequado como um estimulante de oviposição podem ser importantes.

Qualidade do alimento

A qualidade do alimento depende de atributos físicos (por exemplo, dureza, pilosidade da superfície, forma) os quais influenciam a capacidade de o inseto consumir e digerir o alimento, além de aleloquímicos e componentes nutricionais. Os aleloquímicos, como os alcalóides, glicosídeos cianogênicos, glucosinolatos, ligninas, inibidores de proteínas, taninos, terpenóides, lipídios e aminoácidos tóxicos, hormônios e anti-hormônios, podem atuar como atraentes e estimulantes de alimentação ou como deterrentes e repelentes (KOGAN, 1977; NORRIS; KOGAN, 1980; BERENBAUM, 1985; ISHAAYA, 1986). Os nutrientes já foram amplamente discutidos e a fim de obter nutrientes em proporções balanceadas, para crescimento e desenvolvimento ótimos, o inseto realiza interconversões ou sínteses, excreções e concentrações seletivas ou conta, muitas vezes, com o auxílio fundamental de microrganismos. O impacto dos diferentes aspectos da qualidade do alimento varia dentro e entre diferentes categorias (*guildas*) alimentares. A quantidade de água e nitrogênio é fundamental para a avaliação desse comportamento. Os mastigadores apresentam as melhores performances em alimentos com altos teores de nitrogênio (N) e de água. Mattson (1980) (citado por HAGEN et al., 1984), ao correlacionar a ECI com a concentração de N para muitos herbívoros encontrou que essa eficiência variou de 0,3 % a 58 %. Os menores valores (1 %) estão associados a insetos aquáticos ou terrestres que se alimentam de madeiras pobres em N, serrapilheira (*litter*) e detritos. Os maiores valores (40 % a 50 %) foram para aqueles insetos que se alimentam de sementes, seiva de floema, pólen e néctar. A maior conversão (superior a 50 %) foi registrada para parasitóides e predadores. Esse autor conclui que os organismos, em dietas pobres em N, consomem mais alimento do que nas dietas ricas desse elemento. O que é limitante para crescimento, desenvolvimento e fecundidade de insetos é a quantidade de N disponível. Assim, Parra e Carvalho (1984) observaram que não houve correlação entre o desenvolvimento de *S. frugiperda* e a proteína total existente em variedades de feijão utilizadas na dieta artificial para esse inseto. O inseto se desenvolveu melhor naquela dieta, em que supostamente, o N se encontrava mais disponível (Fig. 7). Uma relação do conteúdo de N de diferentes alimentos de insetos foi compilada por Slansky Junior e Scriber (1985). Esse N é variável em quantidade e qualidade, dependendo da fonte nutricional (por exemplo, folha, fruto, néctar, pólen, madeira, detritos, etc.). O conteúdo é variável de 0,08 % a 7 % (em peso da matéria seca) conforme a parte da planta e a fase do

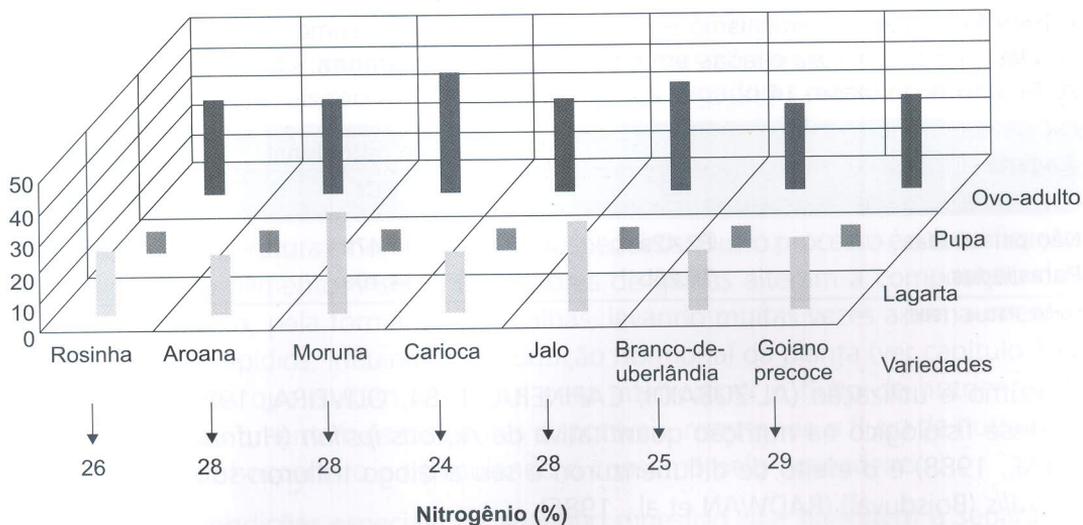


Fig. 7. Duração das fases larval, pupal e do ciclo total (ovo-adulto) de *Spodoptera frugiperda* em sete meios artificiais e as respectivas porcentagens de nitrogênio por variedade utilizada. Temperatura: 25 °C ± 1 °C; umidade relativa: 70 % ± 10 %; fotofase: 14 h. Fonte: Parra e Carvalho (1984).

ciclo da planta. As maiores concentrações são registradas em tecidos novos em crescimento e em propágulos como sementes e bulbos. Com a idade de folha, a concentração de N tende a diminuir até 0,5 % por ocasião da abscisão. O N no floema está em maior quantidade do que no xilema, embora a seiva apresente baixos níveis de N (0,0002 % a 0,6 %). Os fixadores de N (leguminosas e não leguminosas) apresentam variações de 2 % a 5 % (em peso seco). As gimnospermas têm a metade do N de angiospermas, ou seja, 1 % a 2 % e 2 % a 4 %, respectivamente. Pólen e néctar são fontes ricas de N.

Os limites entre as categorias de qualidade de alimentos não são bem distintos. Assim, o aminoácido L-canavanina é tóxico para alguns insetos e, portanto, funciona como aleloquímico. No entanto, para outros é fonte de nitrogênio (ROSENTHAL et al., 1982). Esse raciocínio é válido para muitos fenôis (BERNAYS; WOODHEAD, 1982), e é evidente que essas relações são dependentes da quantidade desses aleloquímicos presentes no alimento e da sua persistência ao longo da sua utilização.

O desempenho do inseto pode ser afetado por fatores bióticos e abióticos. Para herbívoros, a qualidade da planta varia com a idade da folha, condições de crescimento da planta (temperatura, fertilidade do solo), infecção por patógenos e parasitóides e danos anteriores por outros insetos e mesmo pela ação de produtos químicos. A influência de patógenos no consumo e utilização de alimento é discutida por Mohamed et al. (1982) e Sareen et al. (1983); e a de parasitóides, por Slansky Junior (1978), Brewer e King (1980, 1982), Slansky Junior (1986) e Pádua (1986) (Tabela 15). São relatados também o efeito da temperatura em índices nutricionais (BHAT; BHATTACHARYA, 1978; ALMEIDA; PARRA, 1988); a influência da fertilidade no

Tabela 15. Efeito do parasitismo de *Cotesia flavipes* no consumo e utilização de lagartas de *Diatraea saccharalis* criadas em dieta artificial. Temperatura: 25 °C; umidade relativa: 70 % ± 10 %; fotofase: 14 h.

Lagarta	Índice nutricional		
	AD	ECI	ECD
Não parasitadas	82,42a	13,47a	16,38b
Parasitadas	70,28b	14,10a	20,74a

Fonte: Pádua (1986).

consumo e utilização (AL-ZUBAIDI; CAPINERA, 1984; OLIVEIRA, 1987); o efeito de estresse fisiológico na nutrição quantitativa de *Agrotis ipsilon* (Hufnagel) (SCHMIDT; REESE, 1988) e o efeito de diflubenzuron e seu análogo trifluron sobre *Spodoptera littoralis* (Boisduval) (RADWAN et al., 1986).

Seleção e aceitação do alimento

Os semioquímicos (intra ou interespecíficos) estão envolvidos nas interações fisiológicas ou comportamentais entre organismos. Entre os inúmeros semioquímicos a que os insetos respondem, muitos estão associados às plantas. Fraenkel (1953) chamou a atenção para tais substâncias secundárias (aleloquímicos). Assim, certos aleloquímicos (alomônios) protegem as plantas de herbívoros ou patógenos, evitando oviposição, diminuindo a alimentação, reduzindo os processos digestivos e modificando a assimilação de alimentos. Já os cairomônios favorecem os insetos, atraindo-os, estimulando-os a ovipositarem, a se alimentarem e a utilizarem tais compostos como precursores de hormônios, feromônios e alomônios. Um aleloquímico pode ser deterrente para uma espécie e fagoestimulante para outra. Assim, uma substância que é deterrente para um inseto generalista pode ser estimulante para um especialista. Os principais quimiorreceptores responsáveis por rejeição ou aceitação de alimentos estão localizados nos palpos maxilares. Para se alimentar, levam em consideração características do alimento (por exemplo, cor, forma, tamanho, som, temperatura, textura, dureza, etc.) e aspectos químicos (por exemplo, odor e sabor) (MAXWELL; JENNINGS, 1980). Para a obtenção dos diferentes nutrientes, o inseto alimenta-se de quantidades (taxas) variáveis, digere e assimila esse alimento com eficiência também variável. Segundo Slansky Junior e Scriber (1985), a taxa de consumo relativo é variável [0,002 mg (dia x mg)–6,90 mg (dia x mg)] com maiores valores para Lepidoptera. Em alguns alimentos, é difícil a retirada de água, e, nesse caso, como em pragas em grãos armazenados, o inseto retira água livre, ou absorve água do vapor d'água ou ainda produz água metabólica.

Em outros casos, o inseto evita a perda de água construindo casulos, envolvendo-se em folhas ou ainda diminuindo a permeabilidade da cutícula. Muitas vezes, os nutrientes essenciais não estão disponíveis e o inseto adapta-se para consegui-los (SLANSKY JUNIOR; RODRIGUEZ, 1987b) por meio de vários processos.

O sincronismo do estágio do ciclo de vida com épocas nas quais os nutrientes estão mais disponíveis é um desses processos. Assim, os mastigadores alimentam-se de folhas novas, as quais são ricas em nutrientes; os sugadores estão em sincronismo com a emissão de gemas das plantas ou frutificações; os parasitóides estão sincronizados com os hospedeiros; as atividades das abelhas estão em perfeita sintonia com a fenologia das flores e assim por diante. Há harmonia entre esses sincronismos com fotoperíodo, temperatura e hormônios dos hospedeiros. Outro processo é a modificação na qualidade do alimento. Insetos formadores de galhas alteram a composição dos tecidos das plantas, pela formação das galhas, levando muitas vezes a um aumento, por exemplo, de lipídios, influenciando na produção hormonal da planta (ver capítulo 15). Há cerambicídeos que matam os ramos para interromper o fluxo de nutrientes e, parasitóides que aumentam os nutrientes disponíveis, revertendo o fluxo de nutrientes da hemolinfa do hospedeiro e estimulando o consumo pelo hospedeiro.

Existem condições especiais do aparelho digestivo que permitem a separação de nutrientes de complexos usualmente indigeríveis. Assim, insetos que consomem tecidos como tanino podem ter um mesêntero alcalino que reduz a formação de complexo proteínas/tanino indigeríveis. O próprio pH do trato digestivo pode ser importante para o crescimento de microrganismos simbiotes. Já os cerambicídeos degradam todas as classes de polissacarídeos estruturais e, por este motivo, constituem a maior família de insetos que se alimenta de madeira. Já os lictídeos que não têm a capacidade de degradar as paredes das células apresentam um número de espécies bem menor. A síntese de celulose (por insetos que se alimentam de madeira) e queratinase (por insetos que se alimentam de compostos ricos em queratina) permitem a utilização de substâncias indisponíveis. Em *Sitophilus oryzae* (L.) (Coleoptera: Curculionidae) a atividade de amilase é maior do que em *S. granarius* (L.); por este motivo o primeiro utiliza mais amido e cresce mais. Muitos bruquídeos possuem amilases potentes e algumas espécies podem utilizar inibidores de tripsinas nas sementes como uma fonte de nitrogênio. Outras espécies deixam as proteases do aparelho digestivo e utilizam aminoácidos livres, evitando os efeitos dos inibidores de tripsina (ver capítulo 4).

Outra especialização que os insetos apresentam refere-se ao tempo de passagem do alimento pelo trato digestivo. Uma permanência por um tempo maior pode facilitar a extração de nutrientes. Cupins que se alimentam de madeira mantêm o alimento no aparelho digestivo por 13 a 15 horas em contraposição aos que se alimentam de fungos, nos quais o alimento aí permanece por apenas 4 a 5 horas.

A alternância de alimento é outra adaptação apresentada pelos insetos para obter um balanço nutricional adequado. Embora em pequeno número, existem espécies que alternam alimentos inadequados com outros adequados (CHANG et al., 1987). É o caso de afídeos que alternam hospedeiros herbáceos e árvores. Esse fenômeno ocorre também em sugadores de sementes, cupins e artrópodos de solo. Os microrganismos também podem ter papel importante, atuando, externamente, com sua própria ação química, ou fornecendo mais nutrientes facilmente digeríveis concentrados na sua própria biomassa.

Ainda pode ocorrer conservação de nutrientes. Os recursos assimilados são conservados pelo inseto digerindo e absorvendo a parte interna da cutícula, antes da ecdise, ou mesmo consumindo o córion e o exoesqueleto deixados neste processo. De 3 % a 27 % da biomassa larval (energia e N) pode ser perdida no desprendimento da cutícula. Entretanto, enzimas digestivas podem ser absorvidas pelo aparelho digestivo durante a metamorfose. Outros tipos de conservação de nutrientes envolvem metabolismo do ácido úrico e utilização de nutrientes que têm função aleloquímica. A coprofagia pode permitir uso mais completo de nutrientes bem como facilitar o consumo de bactérias ricas em nutrientes.

Outra adaptação é a transferência de nutrientes entre estágios do ciclo de vida. O desempenho de cada estágio de vida depende basicamente do sucesso do estágio anterior em obter, sintetizar e acumular as substâncias nutricionais em quantidades apropriadas. Esse fato é mais evidente para estágios em que não se alimentam (ovo, pupas e alguns adultos), sendo, no entanto, também apreciável a influência dos estágios anteriores em insetos que se alimentam. Fêmeas de pernilongo (*Aedes aegypti* L.) podem completar a fase pré-vitelogênica do ciclo ovariano sem se alimentar, se elas não forem criadas em superpopulação como larvas. Entretanto, se criadas em superpopulação, elas exigem sangue ou açúcar para completar essa fase. Em algumas espécies em que o adulto normalmente se alimenta numa fase anterior à produção de ovos, um número limitado de ovos pode ser colocado se as fêmeas ficarem sem se alimentar, dependendo dos micronutrientes transferidos durante a metamorfose. Muitas vezes, os micronutrientes transferidos pela fase de ovo são suficientes para satisfazer as necessidades das fases subseqüentes do ciclo de vida, pelo menos por uma geração. Dessa forma, estudos nutricionais devem ser conduzidos por gerações sucessivas. Finalmente, a transferência de nutrientes entre indivíduos pode ocorrer. Nessa categoria são englobados os canibais (incluindo o autoparasitismo), a produção e o consumo de ovos não fertilizados, as secreções de glândulas especializadas (por exemplo, uma fêmea consumindo, digerindo e absorvendo internamente o espermatóforo e fluido seminal). Também pode ser considerada a trofalaxia para insetos sociais e coprofagia. Essas trocas permitem não somente a troca de nutrientes, mas também de simbiontes e produtos químicos associados com a regulação de castas em insetos sociais.

O papel dos aleloquímicos

Os aleloquímicos têm papel importante na seleção do hospedeiro, sobretudo em regiões tropicais, pois por causa da pressão por insetos durante todo o ano, esse número tende a ser maior do que em regiões temperadas (EDWARDS; WRATTEN, 1981). Entretanto, os insetos desenvolveram mecanismos para evitá-los. Assim, sugadores e semente evitam as toxinas existentes na casca, atravessando-a com os estiletos e alimentando-se apenas dos cotilédones. De forma análoga, sugadores de xilema e floema podem evitar aleloquímicos. O coccinelídeo *Epilachna tredecimnotata* (Latreille) faz orifícios circulares na planta para evitar substâncias deterrentes produzidas quando a folha é danificada.

A desintoxicação enzimática é também usada por muitos artrópodos para metabolizar aleloquímicos e, portanto, evitar sua toxicidade. Muitos sugadores de plantas injetam com a saliva fenolases que são desintoxicadoras. Além disso, alguns insetos evitam os aleloquímicos com a produção de surfactantes, alcalinização do trato digestivo ou mesmo pela excreção rápida. Para evitar compostos fotoativos, os insetos se alimentam à noite ou mesmo dentro das folhas, as quais são enroladas por eles. Existem, nos insetos que se alimentam de fungos, certas espécies desses microrganismos que têm a função de desintoxicar aleloquímicos.

A interação de nutrientes e aleloquímicos pode afetar a adequabilidade do alimento. Os taninos podem bloquear a disponibilidade de proteínas, formando complexos. Fox e Macauley (1977) encontraram altos níveis de tanino condensado em algumas espécies de *Eucalyptus* e baixos níveis em outras. Os valores da ECI para *Paropsis atomaria* Olivier (Coleoptera) foram similares quando o inseto se alimentou das diferentes espécies de plantas, levando os autores a concluir que os taninos e outros fenóis não afetaram a fisiologia nutricional. Em certos gafanhotos, o tanino hidrolizado é prejudicial por passar através da membrana peritrófica, o que não ocorre em outras espécies, não havendo, portanto, efeitos deletérios (BERNAYS, 1978). Para passar pelo trato digestivo, os nutrientes devem estar em formas apropriadas. Assim, as proteínas são desdobradas em aminoácidos, desdobramento este seguido da produção de proteases, as quais diminuem a disponibilidade das proteínas. As plantas podem produzir níveis maiores dessas enzimas inibidoras após serem atacadas por insetos e as transferem para as demais partes da planta. Isto é referido por Green e Ryan (1972) para o coleóptero *Leptinotarsa decemlineata* (Say) (ver capítulo 4).

Os aleloquímicos, com o grupamento dehidroxi-orto no anel aromático, podem quelar os minerais essenciais. O gossipol reduz a assimilação de larvas de *H. zea* embora não tenha efeito em *H. virescens*. A sinigrina reduz a assimilação de *Papilio polyxenes* F. (Lepidoptera) e muitos outros aleloquímicos reduzem o crescimento de insetos (BECK; REESE, 1976; BERENBAUM, 1978). Os estudos de anti-hormônios extraídos de plantas como *Ageratum houstonianum* (BOWERS et al., 1976) que atuam nos estágios iniciais ou em adultos e dos análogos dos hormônios juvenis que agem nos últimos estágios da metamorfose mostram uma função ecológica desses componentes (HARBORNE, 1982).

Os insetos podem compensar a baixa qualidade nutricional, consumindo mais alimento (CRÓCOMO; PARRA 1985; SIMPSON; ABISGOLD, 1985) ou alterando a eficiência de sua utilização. Slansky Junior e Wheeler (1992) observaram que essa tentativa de compensação pode levar à ingestão de doses maiores de aleloquímicos, por exemplo. Assim, para *Anticarsia gemmatalis* Hub. em dietas mais pobres, o inseto tende a se alimentar mais, e se ela contiver um aleloquímico como cafeína, haverá alteração na utilização de alimento, no crescimento e sobrevivência. Efeito similar foi encontrado por Lee et al. (2004) em uma dieta desbalanceada com relação à ingestão de celulose num lepidóptero generalista. De forma análoga, Pompermayer et al. (2001) observaram que a composição da dieta é importante no efeito de inibidores de

proteínase e para *D. saccharalis*, assim como Broadway e Duffey (1986) e Jongasma e Bolter (1997) já haviam anteriormente observado. Warbrick-Smith et al. (2006) observaram que *Plutella xylostella* L. criada por gerações sucessivas em uma dieta rica em carboidratos, desenvolve progressivamente a habilidade de comer o excesso de carboidratos sem convertê-lo em gordura, evidenciando que o excesso de armazenamento de gordura tem um custo adaptativo. Sempre esses estudos demandam muitos cuidados, pois o inseto pode se adaptar fisiologicamente aos inibidores de proteínase, como acontece com *S. frugiperda*, que altera o complemento das enzimas proteolíticas do mesêntero (PAULILLO et al., 2000); o mesmo ocorre com *Heliothis virescens* (BRITO et al., 2001) e com *Spodoptera frugiperda* e *Diatraea saccharalis* (FERREIRA et al., 1996).

Chang et al. (2000) demonstraram que uma cisteína proteínase de plantas de milho causou decréscimo na eficiência de digestão e absorção de *S. frugiperda* que se alimentava de dieta natural e, em dieta artificial contendo essa substância, essa menor eficiência se deve ao dano à membrana peritrófica causada pela enzima em milho (PECHAN et al., 2002). Outras vezes, o inseto, por limitação de alimento, tem que aumentar a procura, a capacidade de dispersão e, mesmo, o espectro de alimentos utilizados. Em jejum, a ação enzimática é diminuída, por causa da menor ação metabólica. Em jejum total, a postura pode cessar. Quando o alimento é limitado, o adulto pode reduzir a taxa de postura (diminuindo a embriogênese ou reabsorção de ovos). Em jejum completo, há transformação precoce em pupas, as quais são de pesos menores. A taxa de consumo, em muitos casos, pode voltar ao normal, se após um jejum for oferecido alimento, dando origem a um inseto normal. Muitas vezes, o inseto promove alterações associadas à alimentação, como adaptações morfológicas (por exemplo, peças bucais, pernas, formação de espinhos), alteração do número de sensores (por exemplo, número de sensila coelocônica nos palpos), alteração do tamanho do aparelho digestivo ou mesmo estruturas internas, como nas baratas, as quais facilitam o estabelecimento de colônias de microrganismos. Portanto, o inseto apresenta estratégias adaptativas que incluem especializações, desenvolvimento e tamanho adequados, defesa, respostas às variações de ambiente (fatores abióticos, jejum, qualidade do alimento, endoparasitismo, densidade e competição, migração) (SLANSKY JUNIOR; SCRIBER, 1985; SCRIBER, 1984).

Muitos estudos nutricionais são realizados em dietas artificiais, com resultados comparáveis àqueles obtidos em alimentos naturais. As dietas são apropriadas para certos tipos de pesquisas, como a avaliação do efeito de nutrientes específicos, suas concentrações e determinação das concentrações de aleloquímicos que afetam a relação inseto-planta (GIUSTOLIN et al., 1995). Entretanto, são necessários alguns cuidados nesses estudos, pois muitas dietas exigem celulose (VENDRAMIM et al., 1982) que pode alterar a digestibilidade aproximada. Além disso, os aleloquímicos adicionados às dietas podem interagir de forma diferente com os nutrientes em relação ao alimento natural. Assim, não deve ocorrer, na dieta artificial, como acontece na natureza, indução de fitoalexinas nos tecidos danificados. Os anticontaminantes adicionados às dietas (GREENBERG, 1970; SIKOROWSKI et al., 1980; FUNKE, 1983; KING; LEPPLA, 1984;

REINECKE, 1985), podem afetar os simbiossitos existentes e mesmo interferir na desintoxicação de enzimas. Em outros tipos de estudos de relações inseto–planta, são utilizados extratos de planta adicionados a dietas artificiais. Nesses casos, há possibilidade de destruição da resistência química no preparo do extrato e mesmo diluição indevida da substância química responsável pela resposta do inseto. Entretanto, esses estudos com extratos de plantas podem levar a bons resultados (MARTINS et al., 1989). Esses autores, pesquisando a resistência de variedades de arroz à *D. saccharalis*, utilizando extratos de plantas em dietas artificiais, eliminaram o fator físico da resistência e, por meio da análise química, detectaram possíveis fontes de resistência a esse inseto.

Sempre que as dietas artificiais forem utilizadas como “veículos” para testar antinutrientes e toxinas, devem existir algumas características para que os resultados sejam confiáveis: 1) a substância a ser testada, aleloquímico, cristal protéico ou vírus, entre outros, não deve ser afetada (alterada) quimicamente pela dieta; 2) tal substância não deve afetar a palatabilidade e/ou atratividade à dieta; 3) ela não pode ser evitada por mecanismos alimentares especializados (como digestão extra-oral); 4) os ingredientes da formulação da dieta básica não podem mascarar ou alterar os efeitos da substância que está sendo testada; e 5) a dieta deve ser totalmente adequada para oferecer e manter características saudáveis (sem microrganismos) (COHEN, 2004).

Considerações finais

Independentemente da sua posição sistemática e do seu hábito alimentar, as exigências nutricionais qualitativas são semelhantes nos insetos (regra da identidade). Entretanto, as proporções dos nutrientes exigidas são muito variáveis de inseto para inseto (princípio da proporcionalidade nutricional), o que determina uma grande diversidade de hábitos alimentares. Além disso, a escolha do alimento não é determinada somente pelos componentes nutritivos como também pelas características físicas e pelos aleloquímicos das dietas. Assim, a forma como o alimento é ingerido, digerido, assimilado e convertido em tecidos de crescimento depende desses componentes dentro de um contexto ecológico e evolucionário (ecologia nutricional).

Essas análises nutricionais acerca de interações nos diferentes níveis tróficos exigem, na maioria das vezes, a determinação dos índices nutricionais mencionados neste capítulo, os quais demandam estudos meticolosos e que, dependendo do tipo e tamanho de inseto, podem, especialmente nas determinações realizadas nos primeiros instares, levar a erros.

Esses tipos de estudos evoluíram muito nas décadas de 1970 e 1980, conforme atestam as 347 citações sobre consumo e utilização de alimento apresentadas por Slansky Junior e Scriber (1982,1985). Essa evolução não impediu que continuassem a existir muitos problemas nas suas determinações (fontes de variação) e na interpretação dos valores obtidos (ver item Interpretação dos Valores de Índices Nutricionais, neste capítulo). Em alguns níveis tróficos, há necessidade de maior aprofundamento nas pesquisas sobre fisiologia, nutrição, genética, comportamento, entre outros,

especialmente nas relações hospedeiro–parasitóide. Inúmeros aspectos de acasalamento, alimentação de adultos, oviposição, desenvolvimento de formas imaturas e mesmo diapausa (em regiões mais frias) necessitam ser pesquisadas e desvendadas (THOMPSON, 1986). Nesses casos, a tentativa de criar o inimigo natural in vitro é ainda um desafio ao entomologista. Espera-se que, com as novas técnicas de biologia molecular, esses desafios sejam vencidos. No Brasil, cujas pesquisas com esses índices nutricionais iniciaram-se no final da década de 1970 (CRÓCOMO; PARRA, 1979) e que apresentam poucos grupos envolvidos diretamente com o assunto, os problemas são ainda maiores. De modo geral, as pesquisas limitam-se à determinação dos índices nutricionais e à análise fria dos resultados obtidos, não atingindo a profundidade esperada. Sugere-se que haja maior interação, principalmente, de entomologistas e bioquímicos, pois, com essa associação, muitos dos intrincados mecanismos que envolvem as relações inseto–planta poderão ser desvendados. Nos últimos anos, novos métodos de análise dos dados (utilização da análise de covariância – Tabela 10), estudos com plantas transgênicas (FERNANDES, 2003) (Tabela 16) e mesmo o desenvolvimento da nutrigenômica poderão desvendar intrincados mecanismos da nutrição de insetos.

Tabela 16. Consumo de área foliar de *Spodoptera frugiperda* em milho convencional e geneticamente modificado (MON810), durante três gerações de laboratório. Temperatura de 28 °C ± 1°C, UR de 60 % ± 10 % e fotofase de 14h.

Tratamento	Geração		
	F ₁	F ₂ Consumo foliar (cm ²)	F ₃
Milho convencional	201,44 ± 5,12 a A ⁽¹⁾	215,58 ± 6,10 a A	214,98 ± 6,24 a A
MON810	164,67 ± 4,44 b A	171,50 ± 7,15 b A	177,48 ± 5,38 b A

⁽¹⁾ Médias seguidas de mesma letra minúscula nas colunas e maiúscula nas linhas não diferem entre si pelo teste de Tukey (P<0,05).

Fonte: Fernandes (2003).

Referências

ALBRECHT, F. O. La densité des populations et al croissance chez *Schistocerca gregaria* (Forsk.) et *Nomadacris septemfasciata* (Serv.): la meu d'ajustement. **Journal D'Agriculture Tropicale et de Botanique Appliquée**, Paris, v. 11, p. 109-192, 1955.

ALMEIDA, R. M. S. **Nutrição quantitativa e influência da densidade populacional no desenvolvimento e fecundidade de *Diatraea saccharalis* (Fabr., 1974) (Lepidoptera: Pyralidae)**. 1986. 68 f. Dissertação (Mestrado) – Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Universidade de São Paulo, Piracicaba.

ALMEIDA, R. M. S.; PARRA, J. R. P. Nutrição quantitativa de *Diatraea saccharalis* (Fabr., 1974) em dieta artificial e em diferentes temperaturas. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE ZOOLOGIA, 15., Curitiba, 1988. **Anais...** Curitiba: Sociedade Brasileira de Zoologia, 1988. p. 182.

ALVERSON, D. R.; ALL, J. N.; BUSH, P. D. Rubidium as marker and simulated inoculum for the black-faced leafhopper *Graminella nigrifrons*, the primary vector of maize chlorotic virus of corn.

Environmental Entomology, Lanham, v. 9, p. 29-31, 1980.

AL-ZUBAIDI, F.; CAPINERA, J. L. Utilization of food and nitrogen by the beet armyworm *Spodoptera exigua* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) in relation to food type and dietary nitrogen levels.

Environmental Entomology, Lanham, v. 13, p. 1604-1608, 1984.

ANDERSON, T. E.; LEPLA, N. C. **Advances in insect rearing for research & pest management**. Boulder: Westview, 1992. 517 p.

BAILEY, C. G.; MUKERJI, M. K. Energy dynamics of *Melanoplus bivittatus* and *M. femurrubrum* (Orthoptera: Acrididae) in a grassland ecosystem. **The Canadian Entomologist**, Ottawa, v. 109, p. 605-614, 1977.

BATISTA, G. C. **Fisiologia dos insetos**. Piracicaba: Esalq, 1972. 264 p.

BECK, S. D. Nutrition, adaptation and environment. In: RODRIGUEZ, J. G. (Ed.). **Insect and mite nutrition: significance and implications in ecology and pest management**. Amsterdam: North-Holland Pub., 1972. p. 1-3.

BECK, S. D.; REESE, J. C. Insect-plant interactions: nutrition and metabolism. In: WALLACE, J. W.; MANSELL, R. L. (Ed.). **Biochemical interaction between plants and insects. Recent Advances in Phytochemistry**, New York, v. 10, p. 41-92, 1976.

BELLOWS, T. S.; FISHER, T. W. **Handbook of biological control**. New York: Academic Press, 1999. 1046 p.

BERENBAUM, M. Bremontown revisited: interactions among allelochemicals in plants. **Recent Advances in Phytochemistry**, New York, v. 19, p. 139-169, 1985.

BERENBAUM, M. Toxicity of a furanocoumarin to armyworms: a case of biosynthetic escape from insect herbivores. **Science**, New York, v. 201, p. 532-534, 1978.

BERNAYS, E. A. Tannins: an alternative viewpoint. **Entomologia Experimentalis Applicata**, Dordrecht, v. 24, p. 44-53, 1978.

BERNAYS, E. A.; WOODHEAD, S. Plant phenols utilized as nutrients by a phytophagous insect. **Science**, New York, v. 216, p. 201-203, 1982.

BERRY, W. L.; STIMMAN, M. W.; WOLF, W. W. Marking of native phytophagous insects with rubidium: a proposed technique. **Annals of the Entomological Society of America**, Lanham, v. 64, p. 236-238, 1972.

BHAT, N. S.; BHATTACHARYA, A. K. Consumption and utilization of soybean by *Spodoptera litura* (Fabricius) at different temperatures. **Indian Journal of Entomology**, New Delhi, v. 40, p. 16-25, 1978.

BHATTACHARYA, A. K.; WALDBAUER, G. P. Faecal acid uric as an indicator in the determination of food utilization. **Journal of Insect Physiology**, Oxford, v. 15, p. 1129-1135, 1969b.

BHATTACHARYA, A. K.; WALDBAUER, G. P. Quantitative determination of uric acid in insect feces by lithium extraction and the enzymatic spectrophotometric method. **Annals of the Entomological Society of America**, Lanham, v. 62, p. 925-927, 1969a.

BHATTACHARYA, A. K.; WALDBAUER, G. P. Use of fecal uric acid method in measuring the utilization of food by *Tribolium confusum*. **Journal of Insect Physiology**, Oxford, v. 16, p. 1983-1990, 1970.

- BOWERS, W. S.; OHTA, T.; CLEERE, J. S.; MARSELLA, P. A. Discovery of anti-juvenile hormones in plants. **Science**, New York, v. 193, p. 542-547, 1976.
- BRACKEN, G. K. The bertha armyworm, *Mamestra configurata* (Lepidoptera: Noctuidae): effects of dietary linolenic acid on pupal syndrome, wing syndrome, survival and pupal fat composition. **The Canadian Entomologist**, Ottawa, v. 114, p. 567-573, 1982.
- BREWER, F. D. Development and food utilization of tobacco budworm hybrids fed artificial diet containing iol soluble dyes. **Journal of the Georgia Entomological Society**, Griffin, v. 17, p. 248-254, 1982.
- BREWER, F. D.; KING, E. G. Consumption and utilization of a soyflour-wheat germ diet by larvae of the tobacco budworm parasitized by the tachnid *Eucelatoria* sp. **Entomophaga**, Amsterdam, v. 25, p. 95-101, 1980.
- BREWER, F. D.; KING, E. G. Food consumption and utilization by sugarcane borers parasitized by *Apanteles flavipes*. **Journal of the Georgia Entomological Society**, Griffin, v. 16, p. 185-192, 1982.
- BRITO, L. O.; LOPES, A. R.; PARRA, J. R. P.; TERRA, W. R.; SILVA-FILHO, M. C. Adaptation of tobacco budworm *Heliothis virescens* to proteinase inhibitors may be mediated by the synthesis of new proteinases. **Comparative Biochemistry and Physiology**, New York, v. 128, p. 365-375, 2001.
- BROADWAY, R. M.; DUFFEY, S. S. Plant proteinase inhibitor: mechanism of action and effect on the growth and digestive physiology of larval *Heliothis zea* and *Spodoptera exigua*. **Journal of Insect Physiology**, Oxford, v. 32, p. 827-833, 1986.
- BRUES, C. T. **Insect dietary**: an account of the food habits of insects. Cambridge: Harvard University, 1946. 466 p.
- BUSCARLET, L. A. The use of ^{22}Na for determining the food intake of the migratory locust. **Oikos**, Copenhagen, v. 25, p. 204-208, 1974.
- CALVER, M. C. A review of ecological applications of immunological techniques for diet analysis. **Australian Journal of Ecology**, Melbourne, v. 9, p. 19-25, 1984.
- CAPINERA, J. L. Variegated cutworm: consumption of sugarbeet foliage and development on sugarbeet. **Journal of Economic Entomology**, Lanham, v. 71, p. 978-980, 1978.
- CARVALHO, S. M.; PARRA, J. R. P. Biologia e nutrição quantitativa de *Alabama argillacea* (Hübner, 1818) Lepidoptera, Noctuidae) em três cultivares, de algodoeiro. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE ENTOMOLOGIA, 8., 1983, Brasília, DF. **Resumos...** Londrina: SEB, 1983. p. 78.
- CHANG, N. T.; LYNCH, R. E.; SLANSKY JUNIOR, F.; WISEMAN, B. R.; HABECK, D. H. Quantitative utilization of selected grasses by fall armyworm larvae. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Dordrecht, v. 45, p. 29-35, 1987.
- CHANG, Y. M.; LUTHE, D. S.; DAVIS, F. M.; WILLIAMS, W. P. Influence of whorl region from resistant and susceptible corn genotypes on fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) growth and development. **Journal of Economic Entomology**, Lanham, v. 93, p. 477-483, 2000.
- CHAPMAN, R. F. **The insects**: structure and function. Cambridge: Harvard University, 1982. 788 p.
- CHOU, Y. M.; ROCK, G. C.; HODGSON, E. Consumption and utilization of chemicals defined diets by *Argyrotaenia velutinana* and *Heliothis virescens*. **Annals of Entomology of Society of America**, Lanham, v. 66, p. 627-632, 1973.

COHEN, A. C. **Insect diets: science and technology**. Boca Raton: CRC, 2004. 324 p.

COHEN, A. C.; PATANA, R. Efficiency of food utilization by *Heliothis zea* (Lepidoptera: Noctuidae) fed artificial diets or green beans. **The Canadian Entomologist**, Ottawa, v. 116, p. 139-146, 1984.

COLE, J. B. Growth ratios in holometabolous and hemimetabolous insects. **Annals of Entomology of Society of America**, Lanham, v. 64, p. 540-544, 1980.

CÔNSOLI, F. L.; PARRA, J. R. P. Criação "in vitro" de parasitóides e predadores. In: PARRA, J. R. P.; BOTELHO, P. S. M.; CORRÊA-FERREIRA, B. S.; BENTO, J. M. S. (Ed.). **Controle biológico no Brasil: parasitóides e predadores**. São Paulo: Manole, 2002. p. 239-275.

COUDRON, T. A.; YOCUM, G. D.; BRANDT, S. L. Nutrigenomics: a case study in the measurement of insect response to nutritional quality. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Dordrecht, v. 121, p. 1-14, 2006.

CRÓCOMO, W. B.; PARRA, J. R. P. Biologia e nutrição de *Eacles imperialis magnifica* Walker, 1856 (Lepidoptera, Attacidae) em cafeeiro. **Revista Brasileira de Entomologia**, Curitiba, v. 23, p. 51-76, 1979.

CRÓCOMO, W. B.; PARRA, J. R. P. Consumo e utilização de milho, trigo e sorgo por *Spodoptera frugiperda* (Smith, J. E. 1797) (Lepidoptera, Noctuidae). **Revista Brasileira de Entomologia**, Curitiba, v. 29, p. 225-260, 1985.

CROSSLEY JUNIOR, D. A. Radioisotope measurement of food consumption by a leaf beetle species, *Chrysomela knabi* Brown. **Ecology**, Washington, DC, v. 47, p. 1-8, 1966.

D'ANTONIO, A. M.; PARRA, J. R. P. Biologia e nutrição quantitativa de *Lononia circumstans* (Walker, 1855) (Lepidoptera, Attacidae) em cafeeiro. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE ENTOMOLOGIA, 9., 1984, Londrina. **Anais...** Londrina: Sociedade Entomológica do Brasil, 1984. p. 19.

DADD, R. H. Insect nutrition: current development and metabolic implications. **Annual Review of Entomology**, Palo Alto, v. 18, p. 381-420, 1973.

DADD, R. H. Nutrition organisms. In: KERKUT, G. A.; GILBERT, G. I. (Ed.). **Comprehensive insect physiology biochemistry and pharmacology**. Oxford: Pergamon, 1985. v. 8, p. 319-390.

DADD, R. H. Qualitative requirements and utilization of nutrients: insects. In: RECHCIGL JUNIOR, M. (Ed.). **CRC Handbook Series in Nutrition and Food, Section D: nutritional requirements**. Boca Raton: CRC, 1977. v. 1, p. 305-346.

DALY, H. V. Insect morphometrics. **Annual Review of Entomology**, Palo Alto, v. 30, p. 415-438, 1985.

DAUM, R. J.; MCKIBEEN, G. H.; DAVICH, T. B.; McLAUGHLIN, R. Development of the bait principle for boll weevil control: Calco Oil Red N-1700 dye for measuring ingestion. **Journal of Economic Entomology**, Lanham, v. 62, p. 370-375, 1969.

DETHIER, V. G. Feeding behavior. **Symposia of the Royal Entomological Society of London**, London, v. 3, p. 46-58, 1966.

DYAR, H. G. The number of molts of lepidopterous larvae. **Psyche**, Heidelberg, v. 5, p. 420-422, 1890.

EDWARDS, P. J.; WRATTENS, S. D. **Ecologia das interações entre insetos e plantas**. São Paulo: EPU-Edusp, 1981. 71 p.

FEENY, P. Biochemical coevolution between plants and their insect herbivores. In: GILBERT, L. E.; RAVEN, P. H. (Ed.). **Coevolution of animals and plants**. Austin: University of Texas, 1975. p. 3-19.

FERNANDES, O. D. **Efeito do milho geneticamente modificado (MON810) em *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith, 1797) e no parasitóide de ovos *Trichogramma* spp.** 2003. 163 f. Tese (Doutorado) – Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Universidade de São Paulo, Piracicaba.

FERRAZ, M. C. V. D.; PARRA, J. R. P.; VENDRAMIM, J. D. Determinação das exigências térmicas de *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith, 1797) (Lepidoptera, Noctuidae) em condições de laboratório. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE ENTOMOLOGIA, 8., 1983, Brasília. **Resumos...** Londrina: SEB, 1983. p. 17.

FERREIRA, C.; PARRA, J. R. P.; TERRA, W. R. The effect of dietary glycosides on larval midgut b glucosidases from *Spodoptera frugiperda* and *Diatraea saccharalis*. **Insect Biochemistry and Molecular Biology**, Oxford, v. 27, p. 55-59, 1996.

FOX, L. R.; MACAULEY, B. J. Insect grazing on *Eucalyptus* in response to variation in leaf tannins and nitrogen. **Oecologia**, Berlin, v. 29, p. 145-162, 1977.

FRAENKEL, G. The nutritional value of green plants for insects. In: INTERNATIONAL CONGRESS OF ENTOMOLOGY, 9., 1951, Amsterdam. **Transactions...** The Hague: W. Junk, 1953. v. 2. p. 90-100.

FROST, S. W. **Insect life and insect natural history**. New York: Dover Press, 1959. 534 p.

FUNKE, B. R. Mold control for insect rearing media. **Bulletin of the Entomological Society of America**, Lanham, v. 29, p. 41-44, 1983.

GAMUNDI, J. C. **Biologia comparada e nutrição quantitativa de *Anticarsia gemmatalis*. Hübner, 1818 (Lepidoptera, Noctuidae) em folhas e vagens de soja.** 1988. 137 f. Tese (Mestrado) - Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Universidade de São Paulo, Piracicaba.

GAST, R. T.; LANDIN, M. Adult boll weevils and eggs marked with dye fed in larval diet. **Journal of Economic Entomology**, Lanham, v. 59, p. 474-475, 1966.

GENTHON, M.; ALMEIDA, R. P.; PARRA, J. R. P. Nutrição, metabolismo respiratório e taxa de conversão protéica de *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith, 1797) em dieta artificial. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE ENTOMOLOGIA, 10., 1986, Rio de Janeiro. **Resumos...** Londrina: SEB, 1986. p. 45.

GIUSTOLIN, T. A.; VENDRAMIM, J. D.; PARRA, J. R. P. Desenvolvimento de uma dieta artificial para estudos do efeito de aleloquímicos sobre *Scrobipalpus absoluta* (Meyrick). **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, Londrina, v. 24, p. 265-272, 1995.

GREEN, T. R.; RYAN, C. A. Wounds-induced proteinase inhibitor in plant leaves: a possible defense mechanism against insects. **Science**, New York, v. 175, p. 776-777, 1972.

GREENBERG, B. Sterilizing procedures and agents, antibiotics and inhibitors in mass rearing of insects. **Bulletin of the Entomological Society of America**, Lanham, v. 16, p. 31-36, 1970.

HABIB, M. E. M.; PALEARI, L. M.; AMARAL, M. E. C. Effect of three larval diets on the development of armyworm, *Spodoptera latifascia* Walker, 1856 (Noctuidae, Lepidoptera). **Revista Brasileira de Zoologia**, São Paulo, v. 1, p. 177-182, 1983.

HAGEN, K. S.; DADD, R. H.; REESE, J. The food of insects. In: HUFFAKER, C. B.; RABB, R. L. (Ed.). **Ecological entomology**. New York: J. Wiley, 1984. p. 80-112.

HARBORNE, J. B. **Biochemical aspects of plant and animal coevolution**. New York: Academic Press, 1982. 435 p.

- HARRIS, W. A.; READY, D. F.; LIPSON, E. D.; HUDSPETH, A. J.; STARK, W. S. Vitamin A deprivation and *Drosophila* photo pigments. **Nature**, London, v. 266, p. 648-650, 1977.
- HENDRICKS, D. E.; GRAHAM, H. M. Oil soluble dye in larval diet for tagging moths, eggs, and spermatophores of tobacco budworms. **Journal of Economic Entomology**, Lanham, v. 63, p. 1019-1020, 1970.
- HIRATSUKA, E. Researches on the nutrition of the silk worm. **Bulletin Series Experiment Station**, Tokyo, v. 1, p. 257-315, 1920.
- HORI, K.; ENDO, M. Metabolism of ingested auxins in the bug *Lygus disponis*: conversion of indole-3-acetic acid and gibberillin. **Journal of Insect Physiology**, Oxford, v. 23, p. 1075-1080, 1977.
- HORTON, D. R.; REDAK, R. A. Further comments on analysis of covariance in insect dietary studies. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Dordrecht, v. 69, p. 263-275, 1993.
- HOUSE, H. L. Insect nutrition. In: FIENNES, R. N. (Ed.). **Biology of nutrition**. Oxford: Pergamon, 1972. v. 18, p. 513-573.
- HOUSE, H. L. Nutrition of natural enemies. In: RIDGWAY, R. L.; VINSON, S. B. (Ed.). **Biological control by augmentation of natural enemies**. New York: Plenum, 1977. p. 151-182.
- ISHAAYA, I. Nutritional and allelochemic insect-plant interactions relating to digestion and food intake: some examples. In: MILLER, J. R.; MILLER, T. A. (Ed.). **Insect-plant interactions**. New York: Springer-Verlag, 1986. p. 191-223.
- JERVIS, M. A. **Insects as natural enemies: A practical perspective**. New York: Springer, 2005. 748 p.
- JONES, R. L.; PERKINS, W. D.; SPARKES, A. N. *Heliothis zea*: effects of population density and a marker dye in the laboratory. **Journal of Economic Entomology**, Lanham, v. 68, p. 349-350, 1975.
- JONGSMA, M. A.; BOLTER, C. B. The adaptation of insects to plant protease inhibitors. **Journal of Insect Physiology**, Oxford, v. 43, p. 885-895, 1997.
- KASTEN JUNIOR, P.; PARRA, J. R. P. Biologia de *Alabama argillacea* (Hübner, 1818) I. Biologia em diferentes temperaturas na cultivar de algodoeiro IAC-17. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, DF, v. 19, p. 269-280, 1984.
- KASTING, R.; MCGINNIS, A. J. Measuring consumption of food by an insect with carbon-14 labelled compound. **Journal of Insect Physiology**, Oxford, v. 11, p. 1253-1260, 1965.
- KING, E. G.; LEPLA, N. C. **Advances and challenges in insect rearing**. New Orleans: USDA, 1984. 306 p.
- KLEIN, I.; KOGAN, M. Analysis of food intake, utilization and growth in phytophagous insects: a computer program. **Annals of Entomological Society of America**, Lanham, v. 67, p. 295-297, 1974.
- KOGAN, M. Bioassays for measuring quality of insect food. In: MILLER, J. R.; MILLER, T. A. (Ed.). **Insect-plant interactions**. New York: Springer-Verlag, 1986. p. 155-189.
- KOGAN, M. Intake and utilization of natural diets by the Mexican bean beetle *Epilachna varivestis* a multivariate analysis. In: RODRIGUEZ, J. G. (Ed.). **Insect and mite nutrition**. Amsterdam: North Holland, 1972. p. 107-126.
- KOGAN, M. The role of chemical factors in insect/plant relationships. In: INTERNATIONAL CONGRESS OF ENTOMOLOGY, 15., 1976, Washington, DC. **Proceedings...** New York: Plenum Press, 1977. p. 211-227.

KOGAN, M.; COPE, D. Feeding and nutrition associated with soybeans 3: food intake, utilization and growth in the soybean looper *Pseudoplusia includens*. **Annals of Entomological Society of America**, Lanham, v. 67, n. 1, p. 66-72, 1974.

KOGAN, M.; PARRA, J. R. P. Techniques and applications of measurements of consumption and utilization of food by phytophagous insects. In: BHASKARAN, G.; FRIEDMAN, S.; RODRIGUEZ, J. G. (Ed.). **Current topics in insect endocrinology and nutrition**. New York: Plenum, 1981. p. 337-362.

KURAMOCHI, K.; NISHIJIMA, Y. Measurement of the meal size of the horn fly, *Haematobia irritans* (L.) (Diptera: Muscidae) by the use of amaranth. **Applied Entomology and Zoology**, Tokyo, v. 15, p. 262-269, 1980.

LATHEEF, M. A.; HARCOURT, D. G. A quantitative study of food consumption, assimilation and growth in *Leptinotarsa decemlineata* (Coleoptera: Chrysomelidae) on two host plants. **The Canadian Entomologist**, Ottawa, v. 104, p. 1271-1276, 1972.

LEE, K. P.; RAUBENHEIMER, D.; SIMPSON, S. J. The effects of nutritional imbalance on compensatory feeding for cellulose-mediated dietary dilution in a generalist caterpillar. **Physiological Entomology**, Oxford, v. 29, p. 108-117, 2004.

LEE, K. P.; SIMPSON, S. J.; RAUBENHEIMER, D. A comparison of nutrient regulation between solitary and gregarious phases of the specialist caterpillar, *Spodoptera exempta* (Walker). **Journal of Insect Physiology**, Oxford, v. 50, p. 1171-1180, 2004.

LLOYD, E. P.; DAUM, R. J.; McLAUGHLIN, R. E.; TINGLE, F. C.; McKIBEEN, G. H.; BURT, E. C.; MCCOY, J. R.; BELL, M. R.; CLEVELAND, T. C. A red dye to evaluate bait formulations and to mass mark field populations of boll weevils. **Journal of Economic Entomology**, Lanham, v. 61, p. 1440-1444, 1968.

LONG, D. B. Effects of population density on larvae of Lepidoptera. **Transactions of the Royal Entomological Society of London**, London, v. 104, p. 543-584, 1953.

LOON, J. J. A. Gravimetric vs respirometric determination of metabolic efficiency in caterpillars of *Pieris brassicae*. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Dordrecht, v. 67, p. 135-142, 1993.

LUND, R. P.; TURPIN, F. T. Serological investigation of black cutworm larval consumption by ground beetles. **Annals of the Entomological Society of America**, Lanham, v. 70, p. 322-324, 1977.

MARTINS, J. F. S.; PARRA, J. R. P.; MIHSFELDT, L. H. Resistência de arroz a broca-do-colmo II: avaliação pela alimentação de lagartas em dietas artificiais contendo extratos de plantas. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, DF, v. 24, n. 3, p. 357-365, 1989.

MATANA, A. L. **Efeito do alimento no ciclo de vida e na nutrição, e exigências térmicas de *Spodoptera eridania* (Stal, 1871) (Lepidoptera: Noctuidae)**. 1986. 99 f. Tese (Mestrado) – Universidade Federal do Paraná, Curitiba.

MAXWELL, F. G.; JENNINGS, P. R. **Breeding plants resistant to insects**. New York: J. Wiley, 1980. 683 p.

MCGINNIS, A. J.; KASTING, R. Calorimetric analysis of chromic oxide used to study food utilization by phytophagous insects. **Journal of Agricultural and Food Chemistry**, Washington, DC, v. 12, p. 259-262, 1964.

MCMILLIAN, W. W.; STARKS, K. J.; BOWMAN, M. C. Use of plant parts as food by larvae of the corn earworm and fall armyworm. **Annals of the Entomological Society of America**, Lanham, v. 59, p. 863-864, 1966.

- MENEGUIM, A. M.; PARRA, J. R. P.; HADDAD, M. L. Comparação de dietas artificiais, contendo diferentes fontes de ácido graxos, para criação de *Elasmopalpus lignosellus* (Zeller) (Lepidoptera: Pyralidae). **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, Londrina, v. 26, p. 35-43, 1997.
- MIHSFELDT, L. H.; PARRA, J. R. P. Comparação de dietas artificiais para criação de *Diatraea saccharalis* (Fabricius, 1794) (Lepidoptera: Pyralidae). In: CONGRESSO BRASILEIRO DE ENTOMOLOGIA, 10., 1986, Rio de Janeiro. **Resumos...** Londrina: SEB, 1986. p. 67.
- MIHSFELDT, L. H.; PARRA, J. R. P.; SERRA, H.J.P. Comparação de duas dietas artificiais para *Heliothis virescens* (F., 1781). In: CONGRESSO BRASILEIRO DE ENTOMOLOGIA, 9., 1984, Londrina. **Anais...** Londrina: Sociedade Entomológica do Brasil, 1984. p. 70.
- MOHAMED, A. K. A.; BREWER, F. W.; BELL, J. V.; HAMALLE, R. J. Effect of *Nomuraea rileyi* on consumption and utilization of food by *Heliothis zea* larvae. **Journal of the Georgia Entomological Society**, Griffin, v. 17, p. 256-363, 1982.
- MORETI, A. C. C. C.; PARRA, J. R. P. Biologia comparada e controle de qualidade de *Heliothis virescens* (Fabr., 1781) (Lepidoptera-Noctuidae) em dietas natural e artificial. **Arquivos do Instituto Biológico**, São Paulo, v. 50, p. 7-15, 1983.
- MOSS, J. I.; VAN STEENWYK, R. A. Marking pink bollworm (Lepidoptera: Gelechiidae) with cesium. **Environmental Entomology**, Lanham, v. 11, p. 1264-1268, 1982.
- MUKERJI, M. K.; GUPPY, J. C. A quantitative study of food consumption and growth in *Pseudaletia unipuncta* (Lepidoptera: Noctuidae). **The Canadian Entomologist**, Ottawa, v. 102, p. 1179-1188, 1970.
- NALIM, D. M. **Biologia, nutrição quantitativa e controle de qualidade de populações de *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith, 1797) (Lepidoptera: Noctuidae) em duas dietas artificiais**. 1991. 180 f. Tese (Doutorado) – Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Universidade de São Paulo, Piracicaba.
- NEALIS, V. The number of instars in jack pine budworm, *Choristoneura pinus pinus* Free. (Lepidoptera: Tortricidae) and the effect of parasitism on head capsule width and development time. **The Canadian Entomologist**, Ottawa, v. 119, p. 773-778, 1987.
- NORRIS, D. M.; KOGAN, M. Biochemical and morphological bases of resistance. In: MAXWELL, F. G.; JENNINGS, P. R. (Ed.). **Breeding plants resistant to insects**. New York: J. Wiley, 1980. p. 23-61.
- OLIVEIRA, L. J. **Biologia, nutrição quantitativa e danos causados por *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith, 1797) (Lepidoptera: Noctuidae) em milho cultivado em solo corrigido para três níveis de alumínio**. 1987. 125 f. Tese (Mestrado) – Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Universidade de São Paulo, Piracicaba.
- OLIVEIRA, L. J.; PARRA, J. R. P.; CRUZ, I. Nutrição quantitativa da lagarta-do-cartucho em milho cultivado para três níveis de alumínio. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, DF, v. 25, p. 235-241, 1990.
- ORR, D. B.; BOETHEL, D. T. Comparative development of *Copidosoma truncatellum* (Hymenoptera: Encyrtidae) and its host, *Pseudoplusia includens* (Lepidoptera: Noctuidae) on resistant and susceptible soybean genotypes. **Environmental Entomology**, Lanham, v. 14, p. 612-616, 1985.
- PÁDUA, L. E. M. **Influência de nutrição, temperatura e umidade relativa do ar na relação *Apanteles flavipes* (Cameron, 1891): *Diatraea saccharalis* (Fabricius, 1792)**. 1986. 85 f. Tese (Doutorado) - Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Universidade de São Paulo, Piracicaba.

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. Métodos para medir consumo e utilização de alimentos por insetos. In: RAMIRO, Z.; GRAZIA, J.; LARA, F. M. (Ed.). In: CONGRESSO BRASILEIRO DE ENTOMOLOGIA, 6., 1980, Campinas. **Anais...** Londrina: SEB, 1980. p. 77-102.

PARRA, J. R. P. Nutrição quantitativa de Lepidoptera. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE ENTOMOLOGIA, 9., 1987, Campinas. **Anais...** Londrina: SEB, 1987. p. 39-65.

PARRA, J. R. P. Técnicas de criação e produção massal de inimigos naturais. In: CRÓCOMO, W. B. (Ed.). **Manejo de pragas**. Botucatu: Unesp, 1988. p. 117-146.

PARRA, J. R. P.; CARVALHO, S. M. Biologia e nutrição quantitativa de *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith, 1797) em meios artificiais compostos de diferentes variedades de feijão. **Anais da Sociedade de Brasileira de Entomologia**, Londrina, v. 13, p. 305-319, 1984.

PARRA, J. R. P.; ESTEVAM, R. C.; BOTELHO, P. S. M.; AGUIAR, J. A. D. Respiratory metabolism of *Diatrea saccharalis*. **Sugarcane**: Turnbridge Wells, p.19-23, apr./june 1988. Supplement.

PARRA, J. R. P.; KOGAN, M. Comparative analysis of method for measurements of food intake and utilization using the soybean looper, *Pseudoplusia includens* and artificial media. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Dordrecht, v. 30, p. 45-57, 1981.

PARRA, J. R. P.; PRECETTI, A. A. C. M.; KASTEN JUNIOR, P. Aspectos biológicos de *Spodoptera eridania* (Cramer, 1782) (Lepidoptera: Noctuidae) em soja e algodoeiro. **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, Jaboticabal, v. 6, p. 147-155, 1977.

PAULILLO, L. C. M. S.; LOPES, A. R.; CRISTOFOLETTI, P. T.; PARRA, J. R. P.; TERRA, W. R.; SILVA-FILHO, M. C. Changes in midgut endopeptidase activity of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) are responsible for adaptation to soybean proteinase inhibitors. **Journal of Economic Entomology**, Lanham, v. 93, p. 892-896, 2000.

PECHANN, T.; COHEN, A. C.; WILLIAMS, W. P.; LUTHE, D. S. Insect feeding mobilizes a unique plant defense protease that disrupts the peritrophic matrix of caterpillars. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, Washington, DC, v. 99, p. 13319-13323, 2002.

PETERS, T. M.; BARBOSA, P. Influence of population density on size, fecundity, and development rate of insects in culture. **Annual Review of Entomology**, Palo Alto, v. 22, p. 431-454, 1977.

PETRUSEWICZ, K.; MACFADYEN, A. **Productivity of terrestrial animals**: principles and methods. Oxford: Blackwell, 1970. 190 p. (Int. Biol. Proj. Handbook, 13).

POMPERMAYER, P.; LOPES, A. R.; TERRA, W. R.; PARRA, J. R. P.; FALCO, M. C.; SILVA-FILHO, M. C. Effects of soybean proteinase inhibitor on development, survival and reproductive potential of the sugarcane borer, *Diatraea saccharalis*. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Dordrecht, v. 99, p. 79-85, 2001.

PRECETTI, A. A. C. M.; PARRA, J. R. P. Biologia e nutrição quantitativa de *Heliothis virescens* (Fabr., 1781) (Lepidoptera, noctuidae) em três cultivares de algodoeiro (*Gossypium hirsutum* var. *Latifolium* L.). In: REUNÃO NACIONAL DO ALGODÃO, 3., 1984, Recife. **Anais...** Recife, 1984. p. 148.

RADWAN, H. S. A.; ASSAL, O. M.; ABOELGHAR, G. E.; RISKALLAH, M. R.; AHMED, M. T. Some aspects of the action of diflubenzuron and trifluron on food consumption, growth rate and food utilization by *Spodoptera littoralis* larvae. **Journal of Insect Physiology**, Oxford, v. 32, p. 103-107, 1986.

RAUBENHEIMER, D.; SIMPSON, S. J. Analysis of covariance: an alternative to nutritional indices. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Dordrecht, v. 62, p. 221-231, 1992.

REESE, J. C. Interaction of allelochemicals with nutrients in herbivore food. In: ROSENTHAL, G. A.; JANZEN, D. H. (Ed.). **Herbivores: their interaction with secondary plant metabolites**. New York: Academic Press, 1979. p. 309-329.

REESE, J. C. The effects of plant biochemical on insect growth and nutritional physiology. In: HEDIN, P. A. (Ed.). **Host plant resistance to pests**. Washington, DC: America Chemical Society, 1977. p. 129-152.

REINECKE, J. P. Nutrition: artificial diets. In: KERKUT, G. A.; GILBERT, L. I. (Ed.). **Comprehensive insect physiology biochemistry and pharmacology**. Oxford: Pergamon, 1985. v. 4, p. 319-419.

REIS FILHO, W. **Influência de clones de seringueira na biologia e nutrição de *Erynnis ello* (L., 1758) (Lepidoptera: Sphingidae)**. 1984. 136 f. Dissertação (Mestrado) - Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Universidade de São Paulo, Piracicaba.

REYNOLDS, G. W.; SMITH, C. M.; KESTER, K. M. Reductions in consumption, utilization and growth rate of soybean looper (Lepidoptera: Noctuidae) larvae fed foliage of soybean genotype PI 227687. **Journal of Economic Entomology**, Lanham, v. 77, p. 1371-1375, 1984.

RODRIGUES FILHO, I. L.; PARRA, J. R. P. Comparação de dietas artificiais para a criação de *Heliothis virescens*. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE ENTOMOLOGIA, 10., 1986, Rio de Janeiro. **Resumos...** Londrina: SEB, 1986. p. 50.

RODRIGUEZ, J. G. **Insect and mite nutrition: significance and implications in ecology and pest management**. Amsterdam: North-Holland Pub., 1972. 702 p.

ROE, R. M.; HAMMOND JUNIOR, A. M.; SPARKS, T. C. Growth of larval *Diatraea saccharalis* (Lepidoptera: Pyralidae) on an artificial diet and synchronization of the last larval stadium. **Annal of the Entomological Society of America**, Lanham, v. 75, p. 421-429, 1982.

ROSENTHAL, G. A.; HUGHES, G. C.; JANZEN, D. H. L-canavanine, a dietary nitrogen source for the seed predator *Caryedes brasiliensis* (Bruchidae). **Science**, New York, v. 217, p. 353-355, 1982.

SALVADORI, J. R. **Biologia, nutrição e exigências térmicas de *Pseudaletia sequax* Franclemont, 1951 (Lepidoptera: Noctuidae) em dieta artificial**. 1987. 121 f. Dissertação (Mestrado) - Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Universidade de São Paulo, Piracicaba.

SARREN, V.; RATHORE, Y. S.; BHATTACHARYA, A. K. Influence of *Bacillus thuringiensis* on the utilization of *Spodoptera litura* (Fabricius). **Z. Angew. Entomol.**, Berlin, v. 95, p. 253-258, 1983.

SCHMIDT, D. J.; REESE, J. C. Sources of error in nutritional index studies of insects on artificial diet. **Journal of Insect Physiology**, Oxford, v. 32, p. 193-198, 1986.

SCHMIDT, D. J.; REESE, J. C. The effects of physiological stress on black cutworm (*Agrotis ipsilon*) larval growth and food utilization. **Journal of Insect Physiology**, Oxford, v. 34, p. 5-10, 1988.

SCHROEDER, L. A. Effect of food deprivation on the efficiency of utilization of dry matter, energy and nitrogen by larvae of the cherry scallop moth *Calocalpe undulata*. **Annals of the Entomological Society of America**, Lanham, v. 69, p. 55-58, 1976.

SCHROEDER, L. A. Energy budget of cecropia moth, *Platysamia cecropia* (Lepidoptera: Saturniidae) fed lilac leaves. **Annals of the Entomological Society of America**, Lanham, v. 62, p. 367-372, 1972.

SCHROEDER, L. A. Energy budget of larvae of *Hyalophora cecropia* (Lepidoptera) fed *Acer negundo*. **Oikos**, Copenhagen, v. 22, p. 256-259, 1971.

SCHROEDER, L. A. Energy budget of the larvae of the moth *Pachysphinx modesta*. **Oikos**, Copenhagen, v. 24, p. 278-281, 1973.

SCRIBER, J. M. Host-plant suitability. In: BELL, W. J.; CARDÉ, R. T. (Ed.). **The chemical ecology of insects**. London: Chapman and Hall, 1984. p. 159-202.

SCRIBER, J. M.; SLANSKY JUNIOR, F. The nutritional ecology of immature insects. **Annual Review of Entomology**, Palo Alto, v. 26, p. 183-211, 1981.

SEHNAL, F. Growth and life cycles. In: KERKUT, G. A.; GILBERT, L. I. (Ed.). **Comprehensive insect physiology biochemistry and pharmacology**. Oxford: Pergamon, 1985. v. 2, p. 1-86.

SHEPARD, M.; WADDIL, V. W. Rubidium as a marker for Mexican bean beetle *Epilachna varivestis* (Coleoptera Coccinellidae). **The Canadian Entomologist**, Ottawa, v. 108, p. 337-339, 1976.

SIKOROWSKI, P. P.; KENT, A. D.; LINGING, O. H.; WIYGUL, G.; ROBERSON, J. Laboratory and insectary studies on the use of antibiotics and antimicrobial agents in mass rearing of bollweevils, *Anthonomus grandis*. **Journal of Economic Entomologist**, Lanham, v. 73, p. 106-110, 1980.

SILVA, R. F. P.; PARRA, J. R. P. Consumo e utilização de alimento artificial por *Anticarsia gemmatalis* Hübner. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE ENTOMOLOGIA, 8., 1983, Brasília, DF. **Resumos...** Londrina: SEB, 1983. p. 18.

SIMPSON, S. J.; ABISGOLD, J. D. Compensation by locust for changes in dietary nutrients: behavioral mechanisms. **Physiological Entomology**, Oxford, v. 10, p. 443-452, 1985.

SIMPSON, S. J.; RAUBENHEIMEIR, D. The geometric analysis of feeding and nutrition: an user's guide. **Journal of Insect Physiology**, Oxford, v. 41, p. 545-553, 1995.

SINGH, P. **Artificial diets for insects, mites, and spiders**. London: Plenum, 1977. 594 p.

SINGH, P. Multiple-species rearing diets. In: SINGH, P.; MOORE, R. F. (Ed.). **Handbook of insect rearing**. Amsterdam: Elsevier, 1985. v. 1, p. 19-24.

SLANSKY JUNIOR, F.; WHEELER, G. S. Caterpillars compensatory feeding response to diluted nutrients leads to toxic allelochemical dose. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Dordrecht, v. 65, p. 171-186, 1992.

SLANSKY JUNIOR, F. Food utilization by insects interpretation of observed differences between dry weight and energy efficiencies. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Dordrecht, v. 39, p. 47-60, 1985.

SLANSKY JUNIOR, F. Nutritional ecology of endoparasitic insects and their host: an overview. **Journal of Insect Physiology**, Oxford, v. 32, p. 255-261, 1986.

SLANSKY JUNIOR, F. Utilization of energy and nitrogen by larvae of the imported cabbage worm, *Pieris rapae* as affected by parasitism by *Apanteles glomeratus*. **Environmental Entomology**, Lanham, v. 7, p. 179-185, 1978.

SLANSKY JUNIOR, F.; FEENY, P. Stabilization of the rate of nitrogen accumulation by larvae of the cabbage butterfly on wild and cultivate food plants. **Ecological Monographs**, Ithaca, v. 47, p. 209-228, 1977.

SLANSKY JUNIOR, F.; RODRIGUEZ, J. G. (Ed.). **Nutritional ecology of insects: mites, spiders, and related invertebrates**. New York: J. Wiley, 1987b. p. 1-69.

- SLANSKY JUNIOR, F.; RODRIGUEZ, J. G. **Nutritional ecology of insect mites, spiders and related invertebrates**. New York: J. Wiley, 1987a. 1016 p.
- SLANSKY JUNIOR, F.; SCRIBER, J. M. Food consumption and utilization. In: KERKUT, G. A.; GILBERT, L. I. (Ed.). **Comprehensive insect physiology biochemistry and pharmacology**. Oxford: Pergamon, 1985. v. 4, p. 87-163.
- SLANSKY JUNIOR, F.; SCRIBER, J. M. Selected bibliography and summary of quantitative food utilization by immature insects. **Bulletin of the Entomological Society of America**, Lanham, v. 28, p. 43-55, 1982.
- SOO HOO, C. F.; FRAENKEL, G. The consumption, digestion, and utilization of food plants by a polyphagous insect, *Prodenia eridania* (Cramer). **Journal of Insect Physiology**, Oxford, v. 12, p. 711-730, 1966.
- SOUSA-SILVA, C. R. **Serologia aplicada ao estudo de *Deois flavopicta* (Stal, 1854) (Homoptera: Cercopidae)**. 1985. 90 f. Tese (Doutorado) - Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Universidade de São Paulo, Piracicaba.
- SOUSA-SILVA, C. R. **Uso de radiotraçador e serologia no estudo das relações alimentares entre a broca da cana-de-açúcar *Diatraea saccharalis* (Fabr., 1974) e artrópodes predadores**. 1980. 63 f. Dissertação (Mestrado) – Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Universidade de São Paulo, Piracicaba.
- SOUTHWOOD, T. R. E. **Ecological methods**. New York: Holsted, 1978. 575 p.
- SOUZA, A. M. L. **Adequação de recipientes, para criação em dietas artificiais de pragas com comportamentos variáveis**. 1999. 95 f. Dissertação (Mestrado) – Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Universidade de São Paulo, Piracicaba.
- SOUZA, A. M. L.; ÁVILA, C. J.; PARRA, J. R. P. Consumo e utilização de alimento por *Diatraea saccharalis* (Fabr.) (Lepidoptera: Pyralidae), *Heliothis virescens* (Fabr.) e *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) em duas temperaturas. **Neotropical Entomology**, Londrina, v. 30, p. 11-17, 2001.
- STEPIEN, Z. A.; RODRIGUEZ, J. G. Food utilization by acarid mites. In: RODRIGUEZ, J. G. (Ed.). **Insect and mite nutrition: significance and implication in ecology and pest management**. Amsterdam: North-Holland Pub., 1972. p. 127-151.
- STIMAC, J. L. History and relevance of behavioral ecology in models of insect population dynamics. **The Florida Entomologist**, Lutz, v. 65, p. 9-16, 1982.
- STIMANN, M. W. Marking insects with rubidium: imported cabbage worm marked in the field. **Environmental Entomology**, Lanham, v. 3, p. 327-328, 1974.
- SUSI, R. M.; PARRA, J. R. P.; CRÓCOMO, W. B. Comparação de corantes para medir consumo e utilização de alimento por *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith, 1797) em dieta artificial. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE ENTOMOLOGIA, 6., 1980, Campinas. **Anais...** Londrina: SEB, 1980. p. 5-6.
- THOMPSON, S. N. Nutrition and in vitro culture of insect parasitoids. **Annual Review of Entomology**, Palo Alto, v. 31, p. 197-219, 1986.
- THOMPSON, S. N.; HAGEN, K. S. Nutrition of entomophagous insects and other arthropods. In: BELLOWS, T. S.; FISHER, T. W. (Ed.). **Handbook of biological control**. New York: Academic Press, 1999. p. 594-652.

THOMPSON, S. N.; REDAK, R. A. Feeding behavior and nutrient selection in an insect *Manduca sexta* L. and alterations induced by parasitism. **Journal of Comparative Physiology A**, Oxford, v. 191, p. 909-923, 2005.

UVAROV, B. P. Insect nutrition metabolism: a summary of the literature. **Transactions of the Royal Entomological Society of London**, London, v. 74, p. 255-343, 1928.

VAN HOOK, R. J.; DODSON, G. I. Food energy budget for the yellow-poplar weevil, *Odontopus calceatus* (Say). **Ecology**, Washington, DC, v. 55, p. 205-207, 1974.

VAN STEENWYK, R. A.; BALLMER, G. T.; PAGE, A. L.; REYNOLDS, H. T. Marking pink bollworm with rubidium. **Annals of the Entomological Society of America**, Lanham, v. 71, p. 81-84, 1978.

VENDRAMIM, J. D.; SOUZA, A. R. R.; PARRA, J. R. P. Ciclo biológico de *Heliothis virescens* (Fabricius, 1781) (Lepidoptera, Noctuidae) em dietas com diferentes tipos de celulose. **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, Jaboticabal, v. 11, p. 3-11, 1983.

VENDRAMIN, J. D.; LARA, F. M.; PARRA, J. R. P. Consumo e utilização de folhas de cultivares de couve (*Brassica oleracea* L. var. *acephala*) por *Agrotis subterranea* (Fabricius, 1974) (Lepidoptera-Noctuidae). **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, Jaboticabal, v. 12, p. 129-144, 1983.

WALDBAUER, G. P. Food utilization. In: RODRIGUEZ, J. G. (Ed.). **Insect and mite nutrition: significance and implications in ecology and pest management**. Amsterdam: North-Holland Pub., 1972. p. 53-55.

WALDBAUER, G. P. The consumption and utilization of food by insects. **Advances in Insect Physiology**, London, v. 5, p. 229-288, 1968.

WALDBAUER, G. P. The consumption, digestion and utilization of solanaceous and non-solanaceous plants by larvae of the tobacco horworm *Protoparce sexta* (Lepidoptera Sphingidae). **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Dordrecht, v. 7, p. 252-269, 1964.

WALDBAUER, G. P. The growth and reproduction of maxillectomized tobacco horworms feeding on normally rejected non-solanaceous plants. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Dordrecht, v. 5, p. 147-158, 1962.

WARBRICK-SMITH, J.; BEHMER, S. T.; LEE, K. P.; RAUBENHEIMER, D.; SIMPSON, S. T. Evolving resistance to obesity in an insect. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, Washington, DC, v. 103, n. 38, p. 14045-14049, 2006.

WILKINSON, J. D.; MORRISON, R. K.; PETERS, P. K. Effects of calco oil red N-1700 dye incorporated into a semi-artificial diet of the imported cabbage worm, corn earworm, and cabbage looper. **Journal of Economic Entomology**, Lanham, v. 65, p. 264-268, 1972.

ZONTA, N. C. C. **Consumo e utilização de alimento por larvas de *Anticarsia gemmatilis* Hübner, 1818 (Lepidoptera, Noctuidae), infectadas com *Nomuraea rileyi* (Farlow) Samson**. 1987. 125 f. Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal do Paraná, Curitiba.