

Capítulo 1

Introdução à bioecologia e nutrição de insetos como base para o manejo integrado de pragas

Antônio R. Panizzi

José R. P. Parra

Introdução

Os seres vivos, em geral, são reflexo daquilo que consomem, e esse fato evidencia a importância do alimento para os organismos. No caso dos insetos, muitos aspectos da sua biologia, incluindo o comportamento, a fisiologia e a ecologia, estão de uma ou outra maneira inseridos dentro de um determinado contexto alimentar. Além da quantidade, a qualidade e a proporção de nutrientes presentes no alimento, a presença de compostos secundários ou não-nutricionais (aleloquímicos) causam impacto variável na biologia dos insetos, determinando a sua capacidade de contribuição reprodutiva para a geração seguinte.

Os estudos relativos à bioecologia e à nutrição de insetos evoluíram nas últimas décadas, desde a definição das exigências nutricionais básicas para a sua sobrevivência e reprodução (ver capítulo 2) até a avaliação da sua influência no comportamento e na fisiologia dos insetos, com consequências ecológicas e evolucionárias (ver capítulo 5). O estudo alimentar/nutricional foi chamado de ecologia nutricional de insetos, e sua conceituação e desenvolvimento ocorreram nos últimos anos (SCRIBER; SLANSKY JUNIOR, 1981; SLANSKY JUNIOR, 1982; SLANSKY JUNIOR; SCRIBER, 1985; SLANSKY JUNIOR; RODRIGUEZ, 1987). Neste capítulo introdutório, serão abordados de forma sucinta o alimento natural e as dietas artificiais, o consumo, a digestão e a utilização do alimento, as interações multitróficas dos alimentos, incluindo os simbioses e a interface do alimento com a ecologia química. Hábitos alimentares variados e a abrangência e implicações do estudo da bioecologia dos insetos e a sua nutrição no manejo integrado de espécies-praga serão também tratados, resumidamente.

O alimento

O alimento natural

O alimento natural, isto é, aquele obtido na natureza, se apresenta nas mais diversas formas e possui qualidade nutricional variável. Desde que os insetos apareceram na face da Terra (ver capítulo 5), iniciou-se um processo de evolução adaptativa, com o aparecimento dos diferentes estilos de vida dos insetos aptos para explorar o alimento natural nas suas mais diversas formas. Se, por um lado, os insetos se adaptam para explorar as fontes nutricionais (p. ex.: organismos vegetais e animais), estes, por sua vez, mudam para evitar serem consumidos, num processo coevolutivo contínuo. O fato de os insetos terem uma capacidade lendária de explorar os mais variados habitats em busca do alimento confere a eles um sucesso adaptativo único, constituindo-se nos únicos seres vivos que desafiam o Homem na sua hegemonia total.

Além da qualidade variável, o alimento natural apresenta sazonalidade, o que o torna ainda mais desafiante. O ambiente abiótico, incluindo a temperatura, a umidade e o fotoperíodo, faz com que o alimento natural não esteja disponível de forma permanente, o que força os insetos a se adaptarem para suportar os períodos de desfavorabilidade; essas adaptações variam desde trocas fisiológicas drásticas, como no caso dos insetos que entram em diapausa, até trocas fisiológicas menos drásticas, ou seja, os insetos entram em oligopausa ou quiescência. Em ambos os casos, ocorrem acúmulo de energia estocada na forma de lipídios, o que garante a sua sobrevivência. Outra estratégia é a migração em busca de habitats mais favoráveis, o que também demanda energia estocada para suportar os vôos prolongados.

O alimento natural apresenta variação na sua qualidade, e, não raro, ocorre a presença de aleloquímicos ou produtos do metabolismo secundário, que podem ser tóxicos (ver capítulos 5 e 25). A defesa física (p. ex., presença de pilosidade, espinho, textura grossa de tecidos, etc.) torna também o alimento natural, muitas vezes, inacessível ou indigerível. Assim, precisa-se sempre ter em mente que o alimento natural apresenta muitos desafios e que mesmo insetos monófagos, isto é, especializados em explorar uma única fonte nutricional, se deparam com problemas no momento de explorá-lo. Portanto, quando se estuda a biologia dos insetos em laboratório, a busca de dietas artificiais é muito importante, pois estas permitem que os insetos se desenvolvam sem que haja necessidade de suplantar os problemas apresentados pelo alimento natural.

Dietas artificiais

O desenvolvimento de dietas artificiais para insetos, principalmente a partir da década de 1960, propiciou um refinamento das pesquisas sobre as exigências

nutricionais, existindo meios artificiais para criar mais de 1.300 espécies de insetos. Esse avanço nas técnicas de criação permitiu descobrir que alguns grupos restritos de insetos exigem ácidos nucléicos e, mesmo, vitaminas lipossolúveis. Técnicas sofisticadas de produção de parasitóides *in vitro* (excluindo-se o hospedeiro) têm sido desenvolvidas com sucesso. Embora tenham ocorrido avanços nas dietas para parasitóides e predadores (COHEN, 2004), é para fitófagos, das ordens Lepidoptera, Coleoptera e Diptera, que se concentram 85 % das dietas artificiais. O uso de dietas artificiais para a criação de insetos permitiu grandes avanços em áreas básicas e aplicadas, e hoje essa atividade é considerada uma das mais importantes na área de entomologia, cobrindo desde a utilização de insetos em pesquisas até na educação pública e na alimentação de animais e humanos (ver capítulo 3).

Consumo, digestão e utilização do alimento

A nutrição de qualquer organismo, incluindo os insetos, pode ser enfocada sob o aspecto qualitativo, isto é, nutrientes exigidos sob o ponto de vista químico, e quantitativo, ou seja, a proporção (quantidade) de alimento ingerido, digerido, assimilado e convertido em tecidos de crescimento. As medidas de consumo e utilização do alimento que envolvem a fisiologia alimentar e o comportamento de seleção da planta hospedeira têm uma série de aplicações não somente na área básica de nutrição, ecologia de comunidades e comportamento, como nas áreas aplicadas de controle por meio de resistência de plantas e controle biológico (COHEN, 2004; ver também capítulo 2).

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 o desenvolvimento de animais. O processo que determina a seleção da planta hospedeira por um inseto, ou seja, a relação inseto-planta (ver capítulo 5) é a 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. O estudo de índices nutricionais pode explicar os fenômenos que ocorrem em condições variáveis de temperatura, umidade, fotoperíodo, parasitismo e mesmo de nutrientes no solo, aleloquímicos, plantas transgênicas, estudos enzimáticos ou até canibalismo (ver capítulo 2 e referências aí contidas).

Coudron et al. (2006) propuseram o termo *nutrigenômica* ou *genômica nutricional*, que visa fornecer informações sobre o impacto da nutrição em parâmetros bioquímicos, por meio da investigação de como a nutrição altera os padrões de expressão gênica. Esses estudos com marcadores moleculares de insetos poderiam ser usados como indicadores iniciais da resposta a diferentes fontes nutricionais, o que daria pistas da regulação bioquímica, fisiológica e genética em populações de insetos, com implicações múltiplas (ver capítulo 2).

Interações multitróficas

Simbiontes

O sucesso dos insetos como organismos capazes de colonizar os mais variados habitats deve-se à sua enorme capacidade de se alimentar de ampla variedades de recursos nutricionais. Além disso, a exploração de fontes nutricionais inadequadas se torna possível graças à associação dos insetos com microrganismos, num processo simbiótico, o que tem permitido a utilização de vias metabólicas novas com vantagens associativas mútuas ao longo do tempo evolucionário (ver capítulo 6).

Ampla variedade de microrganismos está envolvida no processamento alimentar dos insetos. Esses microrganismos incluem: simbiontes externos de insetos que cultivam fungos, como os besouros-das-ambrósias das subfamílias Scolytinae e Platypodinae, formigas da subfamília Myrmicinae, Tribo Attini, e térmitas da subfamília Macrotermitinae; simbiontes internos como protozoários e bactérias, que tanto podem ser secundários, como bactérias em Heteroptera ou primários ou obrigatórios, como *Buchnera*, *Wigglesworthia* e *Blochmannia* (ver capítulo 6).

O estudo dos simbiontes tem avançado nas últimas décadas principalmente em razão do desenvolvimento de técnicas moleculares que permitiram melhor compreensão dessas interações até então desconhecidas. A obtenção de genomas completos dos endosimbiontes com ampla diversidade ecológica e filogenética permitirá uma comparação mais rica e possibilitará o teste de modelos evolutivos existentes. A possibilidade de manipular os simbiontes bacterianos em insetos-vetores de doenças infecciosas, como malária, dengue, mal de Chagas e doença do sono, importantes causadores de mortalidade humana, surge como uma estratégia promissora para reduzir o período de vida do inseto ou limitar a transmissão dos parasitos. Com relação às pragas agrícolas, o desvendamento das inter-relações dos insetos com seus simbiontes abre oportunidades para elaborar medidas de controle sofisticadas e eficientes. Uma vez conhecido o papel dos simbiontes sobre insetos-praga, a sua manipulação, quer por via genômica, bioquímica quer por via convencional (por exemplo, eliminar simbiontes com o uso de antibióticos) configura-se como uma possibilidade real para mitigar o impacto das pragas nas culturas (BOURTZIS; MILLER, 2007; ver também capítulo 6).

O alimento e a ecologia química

As interações tróficas dos insetos e seus hospedeiros envolvem inúmeros sinais químicos, os chamados infoquímicos, que são fundamentais para a sua biologia. Esses sinais influenciam o mecanismo de busca dos hospedeiros e envolvem voláteis constitutivos, ou seja, que são normalmente produzidos pelo organismo, e voláteis induzidos, isto é, aqueles que são produzidos em consequência das interações

planta–herbívoro–inimigos naturais, como os voláteis de plantas que influenciam a emissão de feromônios por insetos (ver capítulo 7).

Os sinais químicos utilizados pelos insetos compreendem os aleloquímicos que mediam interações interespecíficas e, geralmente, atuam na localização de alimento, tanto por fitófagos como zoófagos, e agem como alomônios, cairomônios, sinomônios ou apneumônios, e os feromônios que agem como sinais intra-específicos. Feromônios de trilha, agregação e sexuais, embora associados ao direcionamento e à atração sexual, exercem função na orientação em direção ao alimento. Alguns feromônios atuam associados a aleloquímicos, incrementando o sucesso da localização hospedeira de co-específicos (ex.: ação sinérgica de feromônios de agregação e componentes da planta hospedeira) (REDDY; GUERRERO, 2004).

Vários feromônios são comercializados para o manejo de diversas espécies de insetos em todo o mundo. Mais recentemente, o foco inclui também os efeitos de aleloquímicos voláteis de plantas sobre insetos herbívoros, predadores e parasitóides (ver capítulo 7).

A descoberta de que plantas atacadas por herbívoros reagem ativando suas defesas indiretas e alertando predadores e parasitóides sobre a presença de suas presas específicas (De MORAES et al., 1998) teve um grande impacto e despertou o interesse de pesquisadores na investigação de mecanismos bioquímicos e conseqüências ecológicas de tais interações, bem como as implicações e perspectivas de uso desses compostos na agricultura (TURLINGS; TON, 2006). A indução da defesa artificial de plantas pela aplicação de substâncias indutoras, aumentando a repelência de herbívoros e a atratividade de inimigos naturais, é uma estratégia de manejo com enorme potencial e apelo ecológico. Em adição, mecanismos moleculares envolvidos na indução de voláteis de plantas podem ter implicação no desenvolvimento de variedades que expressem defesas temporariamente ou constantemente (TURLINGS; TON, 2006).

O desenvolvimento de estudos que envolvam aspectos da bioecologia e nutrição e da ecologia química relacionados às interações tróficas entre plantas, insetos herbívoros e seus inimigos naturais apresenta-se como uma área de pesquisa com enorme sofisticação e potencial a ser explorado nos seus mais variados aspectos básicos e aplicados (ver capítulo 7).

Hábitos alimentares dos insetos

Sociais

Os hábitos alimentares de insetos sociais estão entre os mais sofisticados da Classe Insecta. As formigas (Hymenoptera) e as abelhas sociais (Bombini, Apini, Meliponini – Hymenoptera), apresentados nos capítulos 9 e 10, respectivamente, dão uma idéia do tema.

As formigas atuam como predadores importantes nas cadeias tróficas (FLOREN et al., 2002), São os principais herbívoros das florestas tropicais; exploram exsudatos de insetos sugadores fitófagos (p. ex., Homoptera) e nectários florais (DAVIDSON et al., 2004) e cultivam fungos para o seu sustento. Como predadores e herbívoros mais significativos por causa de sua abundância e distribuição cosmopolita, durante os mais de 100 milhões de anos de evolução, as formigas desempenharam e continuam a desempenhar enorme influência sobre uma série de organismos e ecossistemas (ver capítulo 9). As estratégias de forrageamento do alimento em formigas são lendárias e demonstram um nível de especialização único entre os seres vivos (FOWLER et al., 1991).

As abelhas sociais, à semelhança das formigas, são altamente especializadas na exploração dos recursos nutricionais e no comportamento de forrageio. A busca em flores de pólen e néctar e a produção de mel estão entre os mais sofisticados sistemas biológicos conhecidos entre os seres vivos (ver capítulo 10).

Fitófagos

Os hábitos alimentares dos insetos fitófagos são extremamente variáveis, incluindo os mastigadores de folhas (capítulo 11), sugadores de sementes (capítulo 12), mastigadores (broqueadores) de sementes (capítulos 13 e 17), insetos rizófagos (capítulo 14), insetos galhadores (capítulo 15), insetos frugívoros (capítulo 18) e insetos sugadores de folhas, brotos e frutos (capítulo 19), entre outros, e que neste volume estão contemplados.

Os mastigadores de folhas englobam espécies das ordens Coleoptera, Hymenoptera e Lepidoptera, as quais são de, maneira geral, especializadas em uma ou poucas famílias de plantas. Assim, as relações evolutivas com suas plantas alimentícias são estreitas e as defesas químicas das plantas fartamente discutidas na literatura (BERNAYS, 1998). Em geral, as lagartas consomem relativamente grande quantidade de alimento, possuem capacidade intestinal grande e rapidamente digerem o alimento. Entretanto, por serem pouco seletivas, muitas vezes, acabam por ingerir partes das plantas pouco nutritivas como nervuras ou tecidos já metabolicamente pobres (ver capítulo 11).

Os sugadores de sementes (percevejos) incluem heterópteros de diversas famílias que preferem se alimentar de sementes verdes (imaturas), embora alguns consomem sementes maduras. Os hemípteros (heterópteros), que se alimentam de plantas, inserem os estiletos (mandíbulas + maxilas) nos tecidos para retirar os nutrientes. Como resultado da atividade alimentar pode ocorrer dano total nas sementes ou queda na sua viabilidade, o que dará origem a plântulas de baixo vigor. O impacto dos insetos na produção de sementes e frutos é discutido amplamente na literatura de entomologia econômica, e é de grande importância para a agricultura mundial (SCHAEFER; PANIZZI, 2000; e capítulo 12).

Os mastigadores (broqueadores) de sementes abrangem espécies de Coleoptera e Lepidoptera, embora apenas os coleópteros apresentem peças bucais mastigadoras no estágio de larva e adulto. Entre os coleópteros consumidores de sementes estão diversas espécies pertencentes a várias famílias, sendo um exemplo clássico os chamados carunchos-de-sementes ou besouros-de-sementes – os bruquídeos ou bruquíneos (ver capítulo 13). As larvas consomem exclusivamente o conteúdo de sementes, enquanto os adultos alimentam-se de pólen e néctar. Embora polípagos, preferem as sementes de leguminosas e várias espécies são consideradas de importância econômica (VENDRAMIN et al., 1992).

Os insetos rizófagos são representados principalmente pelos coleópteros que se alimentam de tecidos vivos das raízes. Entretanto, seus hábitos podem ser bastante variados, broqueando raízes, caules e tubérculos, formando galerias, ou cortando tecidos a partir do exterior, aproveitando diferentes partes do tecido radicular (ver capítulo 14). Em muitos grupos, a larva é capaz de se alimentar externamente das raízes subterrâneas, e os adultos, das partes aéreas das plantas, não necessariamente da mesma espécie em cujas raízes nutriram-se as larvas. Muitas larvas de espécies de coleópteros rizófagos, além de consumirem raízes (rizófagas), podem explorar caules subterrâneos, bulbos e tubérculos, ou matéria orgânica em decomposição, como madeira (xilófagas), fezes (coprófagas), animais mortos (necrófagas), húmus e palha (OLIVEIRA et al., 2003).

Os insetos galhadores são encontrados em todas as ordens de insetos herbívoros (Hemiptera, Thysanoptera, Coleoptera, Hymenoptera, Lepidoptera e Diptera), com exceção da ordem Orthoptera. As galhas são caracterizadas por serem reações das plantas aos danos causados por insetos e sua classificação inclui as galhas do tipo organóides que são as que pouco diferem estruturalmente do padrão de crescimento normal da planta, e o órgão da planta, mesmo atacado, não perde sua identidade (p. ex., intumescências e calosidades); e galhas do tipo histióides que exibem grande variedade de fenômenos de crescimento anormal (ver capítulo 15).

Os insetos frugívoros abarcam diversas ordens. As moscas-das-frutas serão contempladas em detalhe no capítulo 18. Os tefritídeos formam a guilda dos insetos frugívoros, relacionada ao hábito alimentar dos imaturos. Os adultos alimentam-se desde exsudatos dos frutos até fezes de pássaros, matéria orgânica em decomposição, néctares, pólenes e outros. A alimentação restrita ao fruto ocorre no estágio larval, embora seja possível que as larvas alimentem-se dentro do fruto de seus próprios exoesqueletos e de outros pequenos animais (larvas, vermes e outros invertebrados) e de larvas co-específicas menores (ZUCOLOTO, 1993b). As fêmeas depositam os ovos na casca do fruto e as larvas eclodem diretamente para o seu interior, onde se alimentarão e completarão o ciclo. Quando o fruto já maduro, caem e a larva de último ínstar sai e penetra no solo, onde pupará se transformando, posteriormente em adulto (CHRISTENSON; FOOTE, 1960).

Entre os insetos sugadores de folhas, brotos e frutos, os afídeos constituem agrupamento alimentar interessante e são apresentados no capítulo 19. Além dos

afídeos, os psílídeos, moscas-brancas e outros Sternorrhyncha são exemplos de insetos especializados na sucção da seiva do floema. Os afídeos (Hemiptera: Aphidoidea) ao se alimentarem penetram os tecidos vegetais com o aparelho bucal e sugam a seiva, afetando o desenvolvimento da planta e causando lesões localizadas ou sistêmicas; a transmissão de vírus pelos afídeos é comum e causa danos severos, sendo uma interação especializada inseto-planta. Vários autores tratam da alimentação e nutrição dos afídeos abordando aspectos fisiológicos e bioquímicos, o papel da saliva no processo alimentar e mecanismos de adaptações para a alimentação (ver referências no capítulo 19).

Carnívoros

Os hábitos alimentares de insetos carnívoros incluem os parasitóides (Hymenoptera) (capítulo 20), os percevejos-predadores (Heteroptera) (capítulo 21), os besouros-predadores (Coccinellidae) (capítulo 22) e os neurópteros (capítulo 23), os quais são apresentados neste livro.

Os parasitóides (Hymenoptera) são insetos que se adaptaram ao modo vida parasítico quer utilizando recursos nutricionais limitados pelo imaturo, quer adquirindo nutrientes durante a fase adulta. Os imaturos maximizam a utilização de recursos obtidos do hospedeiro, e os adultos exploram fontes nutricionais de várias maneiras (ver capítulo 20). O desenvolvimento de parasitóides, assim como o de outros entomófagos, é intimamente dependente de seu hospedeiro. Parasitóides são caracterizados de diferentes formas, dependendo do estágio do hospedeiro que exploram (parasitóide de ovo, ovo-larva, larva, larva-pupa, pupa, adulto), de sua localização no hospedeiro (endo ou ectoparasitóide) ou do número de indivíduos alocados pela fêmea em um mesmo hospedeiro (parasitóide solitário ou gregário) (ASKEW, 1973).

Os percevejos-predadores (Heteroptera) englobam inúmeras espécies, entre elas as dos gêneros *Orius* (Anthocoridae), *Geocoris* (Lygaeidae), *Nabis* (Nabidae), *Podisus*, *Brontocoris* e *Supputius* (Pentatomidae), *Macrolophus* (Miridae) e *Zelus* e *Sinea* (Reduviidae). É importante ressaltar que muitos heterópteros predadores apresentam o hábito fitófago (ver capítulo 21). O alcance da nutrição ótima compreende a interação ecológica tritrófica que envolve a entomofagia, a presa ou segundo nível trófico, e o primeiro nível trófico, o alimento da presa, e, freqüentemente, a planta. Assim, a coexistência de hábitos fitófagos e zoófagos em Heteroptera é de grande importância.

Os besouros-predadores (Coccinellidae) são, entre os besouros (Coleoptera), os predadores mais importantes. Os hábitos alimentares das larvas são semelhantes aos dos adultos e por isso suas mandíbulas são, em geral, semelhantes. Muitas espécies são predadoras, principalmente de afídeos, coccídeos e ácaros, e um pequeno grupo de espécies têm hábito fitófago, com mandíbulas adaptadas para cortar e triturar o tecido das plantas, alimentando-se principalmente de plantas das famílias Cucurbitaceae e Solanaceae (ver capítulo 22). Os coccinélídeos predadores são eficientes na busca

das presas em todos os ambientes, além de serem muito vorazes, o que os caracteriza como eficientes predadores, principalmente de afídeos (HODEK, 1973).

Os neurópteros, conhecidos no Brasil como crisopídeos ou bichos-lixeiros, pelo hábito das larvas de carregar detritos em seu dorso, são predadores eficientes de outros insetos. Por serem comuns nos mais variados agroecossistemas e apresentarem potencial de uso como predadores em programas de controle biológico de pragas, os neurópteros (crisopídeos) têm chamado a atenção, mas no Brasil são ainda pouco conhecidos e explorados nesse sentido (ver capítulo 23). As larvas são predadoras e os adultos alimentam-se de néctar, pólen e/ou *honeydew* (CANARD, 2001). As presas das larvas e dos poucos adultos predadores consistem de artrópodes pequenos, relativamente imóveis e com tegumento, suficientemente, macio para serem perfurados ou triturados pelas suas peças bucais, como ácaros, moscas-brancas, psilídios, pulgões, cochonilhas, ovos e larvas pequenas de lepidópteros, psocópteros e tripes, além de ovos e larvas pequenas de besouros, moscas, etc. (ALBUQUERQUE et al., 2001).

Sugadores de sangue

Os insetos sugadores de sangue (hematófagos), alimentam-se do sangue de diferentes hospedeiros e podem transmitir agentes patogênicos. Espécies de Diptera, Hemiptera, Phthiraptera, Siphonaptera, por exemplo, são vetores de agentes de doença epidemiológicas tais como dengue, malária, leishmaniose, doença de Chagas e peste bubônica. A atividade hematofágica pode ser desempenhada por imaturos e adultos de ambos os sexos, ou, exclusivamente, por fêmeas que procuram os hospedeiros para a oogênese (FORATTINI, 2002). Algumas espécies, embora não hematofagas, podem provocar reações alérgicas, causadas por compostos presentes na saliva que é liberada no momento da picada, ou pela inoculação de substâncias tóxicas (veneno). Outras espécies se desenvolvem no interior de hospedeiros vertebrados, alimentando-se dos tecidos e sangue, provocando lesões e desenvolvimento de infecções secundárias associadas a bactérias e fungos (ver capítulo 24).

Outros hábitos alimentares

Outros recursos alimentares explorados por inúmeras espécies de insetos são os detritos, os quais podem conter relativamente poucos nutrientes como é o caso de troncos mortos, penas, acículas, etc., até grandes concentrações de energia e nutrientes essenciais como carcaças e fezes. Alguns recursos têm disponibilidade constante no tempo e no espaço, como é o caso de folhas e ramos, e outros são efêmeros, como carcaças e ovos em decomposição. A detritivoria como hábito alimentar é amplamente utilizada por uma gama enorme de insetos pertencentes a diversas ordens. Hábito alimentar sofisticado e relativamente pouco compreendido será apresentado e discutido de forma pioneira neste livro (ver capítulo 16).

Abrangência e implicações do estudo da bioecologia e nutrição dos insetos

Os estudos na área da bioecologia e nutrição dos insetos passaram por uma série de transformações. Inicialmente, as pesquisas se concentraram em determinar os hábitos alimentares e as exigências nutricionais qualitativas, ou seja, as exigências nutricionais básicas (aminoácidos, vitaminas, sais minerais, carboidratos, esteróis, lipídios, ácidos nucléicos, água) necessárias para o desenvolvimento e a reprodução normal dos insetos. Nesse contexto, vários trabalhos foram publicados, por exemplo, a revisão da nutrição e metabolismo de insetos (UVAROV, 1928), o regime alimentar dos insetos (BRUES, 1946) e os clássicos trabalhos de G. Fraenkel, reunidos de forma sucinta em Fraenkel (1959). Esses estudos permitiram o desenvolvimento de dietas artificiais (SINGH, 1977; SINGH; MOORE, 1985), as quais propiciaram condições para a criação em massa de insetos em laboratório, com utilidades múltiplas em programas de manejo de pragas como, por exemplo, em controle biológico, genético, técnica do macho estéril, produção de feromônios.

Gradativamente, além do estudo nutricional qualitativo, o enfoque quantitativo acerca de concentrações e proporções de nutrientes passou a ser abordado. Várias técnicas foram desenvolvidas para medir o consumo e a utilização de alimentos por insetos (WALDBAUER, 1968; KOGAN, 1986a). Uma relação bibliográfica selecionada sobre nutrição quantitativa de insetos imaturos foi publicada (SCRIBER; SLANSKY JUNIOR, 1981), assunto complementado posteriormente (SLANSKY JUNIOR; SCRIBER, 1982).

A chamada dietética dos insetos (BECK, 1972; BECK; REESE, 1976) ou nutrição quantitativa (SCRIBER; SLANSKY JUNIOR, 1981) expandiu-se, envolvendo aspectos comportamentais e fisiológicos dos insetos, que variam segundo a presença de diferentes nutrientes e compostos secundários ou não-nutricionais (aleloquímicos). Os fatores abióticos também condicionam respostas comportamentais e fisiológicas; por exemplo, a decisão de migrar ou entrar em diapausa com a queda de temperatura e diminuição do fotoperíodo, ou aumentar a produção metabólica de água nas condições de baixa umidade. Essas respostas acarretam, ao longo do tempo, conseqüências ecológicas e evolucionárias.

A chamada lógica do pensamento ecológico nutricional de insetos ou paradigma desenvolve-se em três estágios. No primeiro estágio, considerando-se um ambiente ideal, isto é, fatores abióticos, como luz, temperatura, umidade, em condições ideais, e fatores bióticos, alimento em abundância e de elevada qualidade nutricional, ausência de inimigos naturais, etc., o inseto atinge seu potencial fisiológico máximo no desempenho de suas atividades biológicas, com conseqüente contribuição reprodutiva para a próxima geração ao nível máximo. Em um segundo estágio, considerando-se o ambiente natural, o qual apresenta variações nos seus componentes abióticos e bióticos, ocorre redução no potencial fisiológico do inseto e na capacidade de contribuição

reprodutiva. No último estágio, após a avaliação do ambiente pelo inseto, segue-se uma “tomada de decisão” e surge a resposta como resultado aos estímulos captados.

As respostas dos insetos aos sinais do ambiente envolvem três processos fisiológicos e comportamentais. A alternativa é a manutenção do *status quo*, ou seja, continuar desempenhando a atividade em curso, no intuito de alcançar o seu desempenho máximo. Outra opção consiste em compensar (resposta compensatória) determinadas variações no ambiente biótico a abiótico. Assim, o inseto pode aumentar o consumo de certos alimentos de menor qualidade nutricional, ou expor-se ao sol para compensar a queda de temperatura. Uma terceira opção consiste numa resposta induzida, para a qual o inseto está geneticamente programado. Em geral, isto decorre como resposta a sinais do ambiente (por exemplo, diminuição do fotoperíodo, queda de temperatura), e o inseto troca para um desempenho máximo diferente em consequência das condições menos favoráveis, como, por exemplo, ao iniciar o processo de diapausa. Qualquer que seja a resposta, implica consequências ecológicas para o inseto, pois elas representam maior ou menor “custo”. Ao longo do tempo, essa resposta resultará em consequências evolucionárias, com o surgimento dos diferentes estilos de vida dos insetos (SLANSKY JUNIOR; SCRIBER, 1985).

Bioecologia e nutrição dos insetos e manejo integrado de pragas

Por definição, o manejo integrado de pragas (MIP) compreende a utilização dos múltiplos métodos de controle. Para sua implementação, é necessário que se entenda e planeje o agroecossistema em questão, que se analise a relação custo–benefício da implementação do MIP, que se conheça a tolerância da cultura aos danos dos insetos, que se determine a época da utilização de inseticidas e, finalmente, que se eduquem as pessoas a entender e aceitar o MIP (LUCKMANN; METCALF, 1982; KOGAN; JEPSON, 2007).

No conceito de integração de várias táticas para o manejo de insetos-praga estão incluídas aquelas que se inserem no contexto da bioecologia e nutrição (ver capítulos 25 e 26), por exemplo, a utilização de cultivares resistentes, as quais possuem atributos químicos e/ou físicos que causam efeito adverso na biologia dos insetos (antibiose) ou que fazem com que determinada planta seja menos preferida que outra para alimentação e/ou oviposição (antixenose). Aqui estão incluídas também a resistência ecológica por evasão ou escape do hospedeiro, ou seja, pela não coincidência da fenologia da planta com a do inseto-praga ou, ainda, a resistência induzida, a qual consiste em modificar as condições do ambiente, com o objetivo de afetar negativamente a biologia dos insetos (MAXWELL; JENNINGS, 1980; KOGAN, 1986b; KOGAN; JEPSON, 2007).

O uso de plantas atrativas ou preferenciais é uma das táticas de controle de insetos em que a planta, isto é, a fonte alimentar, é manipulada, com a finalidade de

minimizar o impacto dos insetos-praga nas culturas. Vários casos são conhecidos de plantas atrativas, as quais são usadas como plantas-armadilha ou na forma de iscas tóxicas (partes das plantas são misturadas aos inseticidas), com resultados altamente positivos (ver item Culturas ou plantas-armadilha no capítulo 26). Ainda a consorciação de plantas em sistemas agrícolas, tornando-as menos evidentes ao ataque dos insetos, a suplementação de nutrientes para atrair inimigos naturais ou para concentrar insetos-praga em um determinado local, para facilitar o seu controle, uso de atraentes, repelentes e agentes que interrompam o processo alimentar se inserem como táticas de manejo de insetos com forte apelo ecológico-nutricional. Muitas dessas táticas são ainda pouco utilizadas, pelo fato de serem pouco entendidas, pouco avaliadas e, principalmente, pouco difundidas.

Considerações finais

O estudo dos insetos sob a ótica da bioecologia e da nutrição (ecologia nutricional) envolve a integração da várias áreas de conhecimento, como bioquímica, fisiologia e comportamento, dentro de um contexto ecológico e evolucionário (SLANSKY JUNIOR; RODRIGUEZ, 1987). Muitas informações científicas sobre a biologia dos insetos foram sendo acumuladas ao longo dos anos, entretanto, pouco se tem feito em termos de análise dessas informações, considerando-se as áreas do conhecimento mencionadas, de forma conjunta.

A análise dos dados, na visão holística e abrangente da ecologia nutricional, resulta no surgimento de questões para as quais as respostas não estão ainda disponíveis. Por exemplo, vamos considerar um agroecossistema qualquer, como no caso de uma plantação de soja. Sabe-se que várias espécies de insetos atacam essa cultura simultaneamente. Quais são os efeitos da competição inter e intra-específica na biologia das espécies envolvidas? Como os insetos reagem às variações dos fatores abióticos, tais como flutuações de temperatura e troca de fotoperíodo? Como o comportamento alimentar do inseto e a sua fisiologia são afetados com as trocas na qualidade nutricional do alimento ao longo do tempo? Como se comporta um inseto parasitado em termos de alimentação, reprodução e dispersão? Quais fatores fazem com que certas espécies de insetos passem do status de não-pragas ao de pragas importantes? Essas e outras perguntas devem ser respondidas, e a abordagem sob a ótica da bioecologia e nutrição de insetos (ecologia nutricional *lato sensu*) serve como o princípio básico para a análise dessas questões.

Está claro que muitos processos ecológicos, fisiológicos e comportamentais demonstrados pelos insetos ligam-se ao contexto nutricional. Assim, é de extrema importância o conhecimento do comportamento e da preferência alimentar, dos hábitos alimentares, e das necessidades nutricionais dos insetos e as suas conseqüências no crescimento, na sobrevivência, na longevidade, na reprodução, nos movimentos, nos hábitos gregários, etc. Isto permitirá o delineamento de uma estratégia de controle

que inclua as mais variadas táticas. Por exemplo, o conhecimento da preferência dos insetos por determinadas plantas permite que se usem essas plantas como armadilhas para atrair os insetos e facilitar o seu controle; ou a preferência por plantas em determinados estágios do seu desenvolvimento possibilita a manipulação da época de plantio para um controle mais eficiente. Ainda, a constatação de características físicas, como a presença de pilosidade, a dureza dos tecidos, e químicas, como a quantidade e proporção dos nutrientes e a presença de compostos não-nutricionais (aleloquímicos) com propriedades de toxicidade potencial criam perspectivas para a manipulação dessas características como alternativas de controle de insetos pragas.

Dessa forma, estudos nessa área, tanto no contexto básico como aplicado, devem ser encorajados. Esses estudos certamente irão contribuir com informações altamente relevantes para se entender os diferentes estilos de vida dos insetos, e para manejá-los de forma mais eficiente em programas de manejo integrado de pragas.

Referências

- ALBUQUERQUE, G. S.; TAUBER, C. A.; TAUBER, M. J. *Chrysoperla externa* and *Ceraeochrysa* spp.: potential for biological control in the New World tropics and subtropics. In: McEWEN, P.; NEW, T. R.; WHITTINGTON, A. E. (Ed.). **Lacewings in the crop environment**. Cambridge: Cambridge University, 2001. p. 408-423.
- ASKEW, R. R. Parasitic Hymenoptera. In: ASKEW, R. R. (Ed.). **Parasitic insects**. New York: Elsevier, 1973. p. 113-184.
- BECK, S. D. Nutrition, adaptation and environment. In: RODRIGUEZ, J. G. (Ed.). **Insect and mite nutrition**. Amsterdam: North-Holland Publishing, 1972. p. 1-6.
- BECK, S. D.; REESE, J. C. Insect-plant interactions nutrition and metabolism. **Recent Advances in Phytochemistry**, New York, v. 10, p. 41-92, 1976.
- BERNAYS, E. A. Evolution of feeding behavior in insect herbivores. **BioScience**, Washington, DC, v. 48, p. 35-44, 1998.
- BOURTZIS, K.; MILLER, T. A. **Insect symbiosis**. Boca Raton: CRC, 2007. 347 p.
- BRUES, C. T. **Insect dietary**: an account of the food habits of insects. Cambridge: Harvard University, 1946. 466 p.
- CANARD, M. Natural food and feeding habits of lacewings. In: McEWEN, P.; NEW, T. R.; WHITTINGTON, A. E. (Ed.). **Lacewings in the crop environment**. Cambridge: Cambridge University, 2001. p. 116-129.
- CHRISTENSON, L. D.; FOOTE, R. H. Biology of fruit flies. **Annual Review of Entomology**, Palo Alto, v. 5, p. 171-192, 1960.
- COHEN, A. C. **Insect diets**: science and technology. Boca Raton: CRC, 2004. 324 p.
- 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.

- DAVIDSON, D. W.; COOK, S. C.; SNELLING, R. R. Liquid-feeding performance of ants (Formicidae): ecological and evolutionary implications. **Oecologia**, Oxford, v. 139, n. 3, p. 255-266, 2004.
- FLOREN, A.; BIUN, A.; LINSSENMAIR, K. E. Arboreal ants as key predators in tropical lowland rainforest trees. **Oecologia**, Oxford, v. 131, p. 137-144, 2002.
- FORATTINI, O. P. **Culicidologia médica**. São Paulo: Edusp, 2002. v. 2, 860 p.
- FOWLER, H. G.; FORTI, L. C.; BRANDÃO, C. R. F.; DELABIE, J. H. C.; VASCONCELOS, H. L. Ecologia nutricional de formigas. In: PANIZZI, A. R.; PARRA, J. R. P. (Ed.). **Ecologia nutricional de insetos**. São Paulo: Manole, 1991. p. 131-223.
- FRAENKEL, G. A historical and comparative survey of the dietary requirements of insects. **Annals of the New York Academy of Sciences**, New York, v. 77, p. 267-274, 1959.
- HODEK, I. **Biology of Coccinellidae**. Prague: Academy of Science, 1973. 260 p.
- KOGAN, M. Bioassays for measuring quality of insect food. In: MILLER, J. R.; MILLER, T. A. (Ed.). **Insect-plant interactions**. New York: Springer-Verlag, 1986a. p. 155-189.
- KOGAN, M. Plant defense strategies and host-plant resistance. In: KOGAN, M. (Ed.). **Ecological theory and integrated pest management practice**. New York: J. Wiley, 1986b. p. 83-134.
- KOGAN, M.; JEPSON, P. (Ed.). **Perspectives in ecological theory and integrated pest management**. Oxford: Cambridge University, 2007. 588p.
- LUCKMANN, W. H.; METCALF, R. L. The pest-management concept. In: METCALF, R. L.; LUCKMANN, W. H. (Ed.). **Introduction to insect pest management**. New York: J. Wiley, 1982. p. 1-31.
- MAXWELL, F. G.; JENNING, P. R. **Breeding plants resistant to insect**. New York: J. Wiley, 1980. 683 p.
- MORAES, C. M. de; LEWIS, W. J.; PARÉ, P. W.; ALBORN, H. T.; TUMLINSON, J. H. Herbivore-infested plants selectively attract parasitoids. **Nature**, London, v. 393, p. 570-573, 1998.
- OLIVEIRA, L. J.; BROWN, G. G.; SALVADORI, J. R. Corós como pragas e engenheiros do solo em agroecossistemas. In: O USO da macrofauna edáfica na agricultura do século XXI: a importância dos engenheiros do solo. Londrina: Embrapa Soja, 2003. p. 76-86.
- REDDY, G. V. P.; GUERRERO, A. Interactions of insects pheromones and plant semiochemicals. **Trends in Plant Science**, London, v. 9, p. 253-261, 2004.
- SCHAEFER, C. W.; PANIZZI, A. R. **Heteroptera of economic importance**. Boca Raton: CRC, 2000. 828 p.
- SCRIBER, J. M.; SLANSKY JUNIOR, F. The nutritional ecology of immature insects. **Annual Review of Entomology**, Palo Alto, v. 26, p. 183-211, 1981.
- SINGH, P. **Artificial diets of insects, mites, and spiders**. New York: Plenum, 1977. 594 p.
- SINGH, P.; MOORE, R. F. **Handbook of insect rearing**. Amsterdam: Elsevier, 1985. v. 1, 488 p.
- SLANSKY JUNIOR, F. Toward the nutritional ecology of insects. In: INTERNATIONAL SYMPOSIUM ON INSECT-PLANT RELATIONSHIPS, 5., 1982, Wageningen. **Proceedings...** Wageningen: Centre for Agricultural Publishing and Documentation, 1982. p. 253-259.
- SLANSKY JUNIOR, F.; RODRIGUEZ, J. G. Nutritional ecology of insects, mites, spiders, and related invertebrates: an overview. In: SLANSKY JUNIOR, F.; RODRIGUEZ, J. G. (Ed.). **Nutritional ecology of insects, mites, spiders, and related invertebrates**. New York: J. Wiley, 1987. p. 1-69.

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. 1, 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.

TURLINGS, T. C. J.; TON, J. Exploiting scents of distress: the prospect of manipulating herbivore-induced plant odours to enhance the control of agricultural pests. **Current Opinion in Plant Biology**, Amsterdam, v. 9, p. 421-427, 2006.

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

VENDRAMIM, J. D.; NAKANO, O.; PARRA, J. R. P. Pragas dos produtos armazenados. In: FUNDAÇÃO DE ESTUDOS AGRÁRIOS LUIZ DE QUEIROZ (Org.). **Curso de entomologia aplicada à agricultura**. Piracicaba: Fealq, 1992. p. 673-704.

WALDBAUER, G. P. The consumption and utilization of food by insects. **Bulletin of the Entomological Society of America**, Lanham, v. 5, p. 229-288, 1968.

ZUCOLOTO, F. S. Adaptation of a *Ceratitis capitata* population (Diptera, Tephritidae) to an animal protein base diet. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Dordrecht, v. 67, p.119-127, 1993b.