

EFEITO DO ESTADO FISIOLÓGICO DE MUDAS DE *Pinus taeda* (L.) NO DESENVOLVIMENTO E SOBREVIVÊNCIA DA MARIPOSA CIGANA, *Lymanthria dispar* (L.) (LEPIDOPTERA: LYMANTHRIIDAE)

ALBERTO FÁBIO CARRANO-MOREIRA
Prof. Adjunto do Dep. de Ciência Florestal da
UFRPE. Bolsista do CNPq.

Foi avaliado o desempenho de lagartas de Mariposa Cigana, *Lymanthria, dispar* (L.), transferidas de folhas de carvalho (*Quercus nigra* L.) no segundo, terceiro e quarto estádios para acículas de *Pinus taeda* (L.), cujas plantas tinham sido submetidas a dois tratamentos culturais: 1. regime de irrigação diária com fertilização periódica (CI/CF) e 2. mudas sob regime de irrigação mínima e sem fertilização (SI/SF). As variáveis mensuradas foram: porcentagem média de sobrevivência e peso médio das pupas. No segundo estádio larval só houve sobrevivência nas acículas do tratamento CI/CF. As lagartas do terceiro e quarto estádios no tratamento CI/CF mostraram alta porcentagem de sobrevivência, porém desenvolveram pupas mais leves. As lagartas do terceiro estádio no tratamento SI/SF apresentaram uma sobrevivência significativamente menor, porém se desenvolveram em pupas mais pesadas. No quarto estádio a sobrevivência média não diferiu entre os tratamentos.

Palavras-chave: Mariposa cigana, pinus, interação inseto-planta, defesa de plantas, estado nutricional do hospedeiro.

INTRODUÇÃO

Nutrientes, caiorrônios, estímulos físicos e visuais e outros fatores como condições micro-climáticas, governam a complexa interação inseto-planta (Barbosa e Wagner, 1989). Os princípios biológicos, que estabelecem os limites para a utilização de plantas hospedeiras ou de suas partes como alimento pelos insetos, não estão totalmente elucidados, mas sem dúvida, estão sob a influência de um ou vários fatores.

A dinâmica populacional de insetos só pode ser compreendida a partir do estudo do fator alimento e do entendimento de sua influência. As alterações populacionais de insetos fitófagos são, muitas vezes, uma decorrência da qualidade do alimento consumido pelos indivíduos. Mudanças fisiológicas na planta hospedeira, consequência de alterações climáticas, podem levar a escassez do alimento nutricionalmente adequado. Estas variações são notáveis nas folhas em vias de abscisão,

quando os nutrientes são translocados das células e re-aproveitados (Barbosa e Wagner 1989). Nitrogênio e água são muitas vezes apontados como determinantes críticos da herbivoria (Brodbeck e Strong 1987, Mattson 1980, White 1974, 1987). Mattson (1980) afirma que a relação entre os conteúdos de nitrogênio e água da planta hospedeira e o desempenho dos insetos seja, talvez, a mais segura generalização em ecologia. Para os insetos, o nitrogênio é fundamental, pois este elemento constitui 7 a 14% das proteínas, principal base nutricional na formação dos tecidos. Como nas plantas o conteúdo de nitrogênio encontrado raramente ultrapassa a 2% (Barbosa e Wagner 1989, Brodbeck e Strong, 1987) o sucesso ou o fracasso da sobrevivência de uma espécie está na sua habilidade em obter N do seu hospedeiro. Dados disponíveis sugerem que as plantas lenhosas em equilíbrio fisiológico possuem conteúdo foliar de nitrogênio e água inferiores àqueles presentes em plantas herbáceas (Barbosa e Fagner 1989). Aliadas a estas deficiências, encontram-se as altas taxas de taninos, lignina, resinas e fibras, que funcionam como redutores da digestibilidade limitando, assim, uma dendrofagia mais intensa. Por outro lado, tem sido demonstrado que árvores em estado de estresse hídrico ou mineral apresentam elevadas taxas de amino-ácidos (as quais são correlacionadas com o conteúdo de N) aumentando grandemente a sua susceptibilidade a insetos fitófagos (Barbosa e Wagner 1989, Brodbeck e Strong 1987, Mattson e Haack 1987, White 1974, 1978). O estresse hídrico da planta hospedeira, segundo White (1969), provocou uma queda na síntese de proteína, acarretando um acúmulo de N total na parte aérea da planta hospedeira. Em consequência ocorreu um aumento de certos amino-ácidos e assim um aumento nos níveis populacionais de insetos herbívoros. Dixon (1973) encontrou uma clara correlação entre os níveis de N solúvel nas folhas e o desenvolvimento populacional de pulgões. Com altos níveis de N houve grande crescimento populacional. Quando as taxas de N decaíram no verão, ocorreu o desenvolvimento de adultos pequenos, queda nas taxas de nascimento e supressão da reprodução com a consequente migração dos indivíduos para plantas herbáceas.

A distribuição do N também difere de acordo com a espécie, idade, altura e área radial da planta, assim como, com a posição da folhagem na copa e com a época do ano. A herbivoria não é, entretanto, limitada por um único nutriente ou composto. A viabilidade do alimento é afetada pela quantidade e pela qualidade de gorduras, sais minerais, açúcares, bem como resinas, taninos, terpenos, pentoses, hexoses e vários outros compostos não nutricionais (Barbosa e Wagner 1989).

Além destes fatores, existe ainda a possibilidade do nutriente estar quimicamente protegido pela planta. Produtos metabólicos secundários,

normalmente referidos como aleloquímicos, oriundos do metabolismo das plantas e tão comuns no reino vegetal (Edwards e Wratten 1980, Carrano-Moreira 1994, Whittaker e Fenny 1971), afetam a sobrevivência, o crescimento, o vigor da população de insetos, o comportamento e a biologia dos indivíduos não totalmente adaptados para o consumo de determinadas plantas. Entre os principais grupos de substâncias estão os terpenóides, flavonóides, alcalóides e glicosídeos cianogênicos. Muitos estudos ecológicos tem enfatizado a presença de compostos e seus efeitos adversos sobre os insetos (Feeny 1970, 1976, Rhoades 1979). Estes químicos são produzidos em grandes quantidades, por exemplo, em árvores do gênero *Pinus* submetidas a situações de estresse hídrico ou mineral, como uma forma de alocar o excesso de compostos orgânicos (Lorio e Somer 1986, Mattson et al. 1988, Tuomi et al. 1988). Desta forma, plantas estressadas são melhor protegidas do que plantas vigorosas. Nestas os compostos orgânicos são destinados ao crescimento e reprodução em detrimento da produção de compostos defensivos (Chung e Barnes 1980a, 1980b).

A escolha da mariposa cigana, *Lymantria dispar* (L.), neste trabalho foi devido ao fato deste inseto, que ocorre em níveis epidêmicos sobre folhosas na região Nordeste dos Estados Unidos, estar, cada vez mais, ameaçando as florestas mistas de pinos e folhosas do Sul, à medida que expande seus limites geográficos de ocorrência. Com esta expansão, *L. dispar* estará exposta a novos hospedeiros incluindo *P. taeda*, principal conífera nesta região. Há, portanto, uma preocupação constante dos silvicultores em determinar se esta espécie tem chances de se tornar uma praga em pinos, uma vez que os maciços florestais, em geral, são implantados em solos pobres e arenosos, dando origem a povoamentos sujeitos a estresse fisiológico.

O presente estudo teve por objetivo avaliar de que forma condições fisiológicas extremas podem afetar a biologia e a performance de lagartas de *L. dispar*. Determinou-se a sobrevivência e o desenvolvimento de lagartas inicialmente alimentados sobre folhas de carvalho e transferidas para acículas de pinos vigorosas ou estressadas, a partir do segundo, terceiro e quarto estádios larvais.

MATERIAL E MÉTODOS

As acículas utilizadas no experimento foram obtidas de mudas de *P. taeda* com dois anos de idade plantadas em tubos plásticos com 0,75 m de altura e 0,10 m de diâmetro, mantidos em casa de vegetação. Os tratamentos culturais dispensados às plantas diferiram pela quantidade de água e fertilizante empregados. As plantas do primeiro tratamento (C/CF)

receberam água diariamente e fertilizante (20:20:20) a cada dez dias, enquanto que as do segundo tratamento (SI/SF), receberam água apenas quando, ao ponto de pré-murcha, a pressão média de água no xilema alcançava o valor negativo de 1,50 MPa, não tendo estas plantas recebido nenhuma fertilização. As acículas obtidas separadamente de cada um dos grupos de plantas foram desinfectadas em solução de Hipoclorito de Sódio a 0,5% e enxaguadas em água corrente.

O experimento foi conduzido no laboratório de quarentena da Universidade da Georgia, Athens, GA, sob um regime constante de controle de luminosidade (12/12 horas) e temperatura (25°C) Lagartas de um dia de idade foram colocadas em ramos de carvalho-d'água (*Quercus nigra* L.). À medida que as lagartas foram alcançando o segundo, terceiro e quarto estádios, foram sendo transferidas das folhas de carvalho para as acículas de pinos em placas de petri com 15,0 de diâmetro. O experimento consistiu dos dois tratamentos com seis repetições. As parcelas contendo as lagartas de segundo e terceiro estádios receberam dez indivíduos cada (120 lagartas), enquanto que as parcelas com lagartas de quatro estádios receberam cinco indivíduos cada (30 lagartas). O primeiro estádio larval não foi incluído no experimento devido às tentativas sem êxito de alimentação com acículas, reportadas em testes anteriores (Barbosa et al. 1983, Lanigan 1989). A mortalidade larval por tratamento foi determinada a cada dois dias, ocasião em que eram substituídas às acículas. A performance das lagartas foi avaliada através da porcentagem de sobrevivência a cada dois dias e do peso das pupas dois dias após a pupação (Barbosa et al. 1983).

Os dados de porcentagem de sobrevivência foram transformados pelo $\arcsin \sqrt{x}$. Na análise dos dados empregou-se o Teste de Duncan como discriminador para a diferença das médias, quando o teste-F indicasse diferença entre os tratamentos para $p < 0,05$.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

A figura 1 mostra que o estado nutricional das mudas de pinos teve uma significativa influência sobre a porcentagem média de sobrevivência para larvas de segundo e terceiro estádios. No segundo estádio nenhuma larva sobreviveu além de 10 dias em acículas do tratamento SI/SF. Um número significativamente baixo de sobreviventes foi observado para o tratamento CI/CF (40%) em comparação com os estádios mais avançados. Entretanto, a sobrevivência foi significante quando comparada com SI/SF no mesmo estádio. A baixa sobrevivência das lagartas do segundo estádio transferidas do hospedeiro favorável para as acículas de pinos é um fato conhecido, tendo sido observado por Lanigan (1989) e Berisford et al.

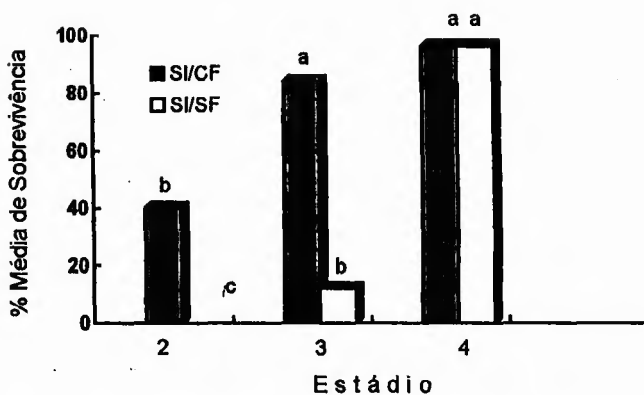


FIGURA 1. Efeito do estado nutricional de *Pinus taeda* L. (CI/CF - plantas sob o regime de irrigação e fertilização, SI/SF - plantas sob o regime sem irrigação e sem fertilização) na sobrevivência de lagartas de Mariposa Cigana, *Lymantria dispar* L. Colunas com a mesma letra não são significativamente diferentes ($P = 0,05$ Teste de Duncan).

TABELA 1- Composição química das acículas de mudas de *Pinus taeda* L. representada pela porcentagem do peso da matéria seca.

Composto	Tratamento	
	CI/CF	SI/SF
Nitrogênio	0.79 bc	0.88 b
Fenólicos totais	5.35 a	4.58 a
Taninos condensados	18.67 b	11.93 ab
Açúcares	2.87 b	1.33 a

Os valores na mesma linha seguidos pela mesma letra não são significativamente diferentes ($P = 0,05$; Teste de Fischer).

(1991). É possível que haja uma certa incompatibilidade das lagartas com o alimento, devido a dureza das acículas, dificultando a alimentação dos insetos nesta fase. Este efeito foi mais acentuado nas lagartas do

tratamento SI/SF porque a folhagem se torna ainda mais dura devido ao estresse hídrico. Scriber (1977) observou que lagartas de *Hyalophora cecropia* cresceram vagarosamente e dando origem a pupas pequenas, quando alimentadas sobre folhas de framboeza com reduzido teor de água. Entretanto, no presente trabalho somente o estresse hídrico não pode explicar a ocorrência do baixo índice de sobrevivência observado no tratamento CI/CF no segundo estágio comparado com os estágios três e quatro. Também a presença de aleloquímicos desempenha um importante papel na interação inseto/planta (Edwards e Wratten 1980; Whittaker e Fenny 1971, Carrano-Moreira 1994). Insetos fitófagos devem encontrar na planta hospedeira não somente nutrientes para suas necessidades básicas, mas devem estar adaptados à presença dos produtos metabólicos secundários. De acordo com Mattson (1987b) hábitos altamente polívoros como o da mariposa cigana, exigem um eficiente aparato enzimático para desintoxicação do alimento. Este aparato químico deve estar apto a neutralizar uma miscelânea de compostos metabólicos secundários ingeridos juntamente com o alimento. Do ponto de vista da planta, a disponibilidade dos recursos minerais afeta a sua fisiologia e o seu mecanismo de defesa. Mudanças que crescem em um solo rico em nutrientes se desenvolvem mais, utilizando os recursos disponíveis e, conseqüentemente, produzem menos compostos defensivos. As mudas se tornam mais tolerantes aos danos dos herbívoros através do crescimento compensatório. De outro modo, mudas que crescem sob estresse fisiológico (água e nutrientes) são limitadas em crescimento, canalizando os recursos para a produção de compostos à base de Carbono (Mattson et al. 1988). Estes compostos (por exemplo, taninos e fenólicos) são acumulados nas plantas porque o crescimento não é mantido no mesmo ritmo do que a taxa de fotossíntese (Tuomi et al. 1988). Taninos não tem um papel funcional no metabolismo primário das plantas e devido à sua afinidade pelas proteínas, são considerados exclusivamente defensivos (Feeny 1970, 1976). Estas substâncias são as responsáveis pelas defesas quantitativas presentes em plantas aparentes (Feeny 1976). Elas se combinam com as proteínas foliares formando complexos indigestos, reduzindo a disponibilidade de N para os insetos (Feent 1970, 1976, Zucker 1983) e inibem enzimas digestivas (Zucker 1983). *P. ponderosa* sob estresse fisiológico mostra alterações na qualidade nutritiva das folhas para os insetos herbívoros, produzindo grandes quantidades de fenóis e taninos e diminuindo os níveis de N disponível (Wagner 1988). Chung (1980a, 1980b) sugeriu que a alocação de fotossintatos em *P. taeda* é feito de acordo com as prioridades da planta. Durante os períodos de crescimento favorável, a formação de novos tecidos tem alta prioridade em detrimento da produção

de químicos para proteção da planta. Os resultados mostrados por Ross e Berisford (1990) confirmam este fato. Os autores encontraram uma relação inversamente proporcional entre a altura das mudas de *P. taeda* e a concentração total de taninos e fenólicos.

No presente trabalho uma análise química das acículas revelou que o tratamento CI/CF apresentava acículas com alto conteúdo de N, baixo teor de açúcar e baixas concentrações de substâncias secundárias (Tabela 1). As acículas provenientes do tratamento SI/SF apresentavam baixos teores de N e altas concentrações de açúcar e produtos metabólicos secundários, embora nem sempre os resultados fossem estatisticamente significantes pelo teste de Fisher. Portanto, embora houvesse um baixo conteúdo total de fenólicos e taninos condensados nas acículas do tratamento CI/CF, é possível que as lagartas jovens de segundo estágio não possuíssem ainda a habilidade de neutralizar mesmo pequenas quantidades de compostos defensivos em seu alimento, em contraste com estádios mais avançados. No tratamento SI/SF as lagartas encontraram altos conteúdos de fenólicos e taninos condensados (além dos baixos níveis de N) resultando na morte de todos os indivíduos até o décimo dia de experimento.

A figura 1 mostra que a sobrevivência das lagartas foi estatisticamente diferente entre os tratamentos no terceiro estágio larval. Foi observada uma sobrevivência de 83,3% no tratamento CI/CF, enquanto que somente 15% das lagartas sobreviveram no tratamento SI/SF. Embora uma menor sobrevivência média tenha sido constatada para o tratamento CI/CF, o resultado não diferiu estatisticamente quando comparado às porcentagens médias obtidas para ambos os tratamentos no estágio 4 ao nível de significância ($p < 0,05$). Os baixos níveis de nutrientes e o baixo conteúdo de água das acículas também provocaram uma redução significativa (15%) de sobrevivência das lagartas. Este resultado demonstra a influência dos taninos e do conteúdo total de fenólicos nas acículas e também indica que as lagartas de terceiro estágio, transferidas do seu hospedeiro favorável para pinos, não estavam totalmente adaptadas para desintoxicar o seu alimento. As lagartas do terceiro estágio podem se alimentar e sobreviver bem às árvores vigorosas de pinos se elas se alimentarem primeiramente em um hospedeiro favorável.

Todavia, os resultados foram diferentes para as lagartas do quarto estágio. Houve uma alta porcentagem média de sobrevivência (93,3%) em ambos tratamentos em comparação com todos os estádios testados, exceto o terceiro estágio no tratamento CI/CF (Figura 1). Para o quarto estágio o estado nutricional das acículas de pinos não mostrou ser uma condição importante. Os resultados sugerem que a aceitabilidade da planta hospedeira está relacionada a idade da lagarta. Estádios mais velhos da

lagarta podem se alimentar em plantas que seriam inaceitáveis para estádios mais jovens (Barbosa 1978). Berisford et al. (1991) observou que após o segundo estágio a sobrevivência das lagartas de *L. dispar* foi superior àquela em carvalho-vermelho.

Os resultados do peso médio obtido das pupas encontram-se na Tabela 2. Para lagartas transferidas no segundo estágio larval, apesar da baixa sobrevivência, o peso médio dos machos foi estatisticamente igual ao peso médio das pupas transferidas no terceiro e quarto estádios.

Tabela 2 - Peso das pupas de mariposa cigana, *Lymanthria dispar* (L.), cujas lagartas de três estádios de desenvolvimento foram transferidas de *Quercus alba* para acículas de *Pinus taeda* (L.) sujeitas a diferentes regimes nutricionais.

Estádio	n	MACHOS (mg)*				FÊMEAS (mg)*			
		CI/CF†	n	SI/SF††		n	CI/CF†	n	SI/SF††
L2	14	379 ab	0	---	10	980 b	0	---	
L3	20	344 a	6	425 b	33	795 a	4	1110 b	
L4	8	353 a	5	338 a	20	823 a	12	830 a	

* Médias seguidas pela mesma letra, para o mesmo sexo, não diferem significativamente ($P = 0,05$, Teste de Duncan)

† Mudanças sob o regime de irrigação com fertilização.

†† Mudanças sob o regime sem irrigação e sem fertilização

Entretanto, as pupas fêmeas foram, em média, significativamente mais pesadas do que as pupas de terceiro e quarto estádios em ambos os tratamentos e não diferiram daquelas transferidas no terceiro estágio no regime SI/SF no terceiro estágio. Tanto machos (344 mg) quanto fêmeas (795 mg) do tratamento CI/CF desenvolveram-se em pupas mais leves comparado com machos (425 mg) e fêmeas (1110 mg) do regime SI/SF. A literatura sobre a relação entre os nutrientes vegetais e o crescimento dos insetos é escassa. Sabe-se que a falta de N na alimentação de insetos imaturos pode ser um fator determinante de baixos níveis populacionais (White 1974) ou fator limitante no crescimento dos indivíduos (Mattson 1980). Lagartas que se alimentam sobre plantas nutricionalmente inadequadas, frequentemente, originam pupas pequenas e prematuras, sendo que os adultos emergidos apresentam reduzida fecundidade (Barbosa et al. 1986, Barbosa e Wagner 1989). Com relação ao metabolismo de carboidratos Vaadia et al. (1961) e Hodges e Lorio Jr.

(1969) afirmam que carboidratos complexos são reduzidos a açúcares simples em árvores estressadas. Desta forma, pode-se especular que os altos níveis de açúcares encontrados no regime SI/SF podem ter aumentado a alimentação das larvas superando, assim, a deficiência de N em sua dieta. Por outro lado, talvez a folhagem em CI/CF tenha sido menos atrativa para o terceiro estágio larval devido ao baixo conteúdo de açúcares, embora as folhas tivessem mais N disponível. Logo o terceiro estágio larval no tratamento CI/CF alimentou-se menos e desenvolveu pupas mais leves. Lechowicz (1983) afirma que açúcares solúveis (sucrose) são, provavelmente, o fator chave na seleção do hospedeiro pela mariposa cigana: Heron (1965) também constatou que o conteúdo de açúcar influenciou a resposta alimentar de *Choristoneura fumiferana* (Clem.) Mattson (1963) reportou um aumento no crescimento de machos e fêmeas de *C. fumiferana* alimentados em hospedeiros estressados por moderado conteúdo de água. Plantas estressadas pela falta de água tem um melhor balanço de amino-ácido e altos teores de açúcares solúveis e de minerais, os quais são compatíveis com o crescimento dos insetos (Barbosa e Wagner 1989, Mattson e Haack 1987a, White 1974). Como estes nutrientes estão frequentemente em baixos níveis para insetos herbívoros, qualquer aumento traz grandes benefícios para estes insetos (Brodbeck e Strong 1987, Haack e Slansky Jr. 1987). No presente trabalho, não foram observadas diferenças no peso médio das pupas entre os tratamentos para lagartas transferidas no quarto estágio para ambos os sexos, mostrando que *L. dispar* neste estágio está adaptada para ambas as condições nutricionais do novo hospedeiro.

SURVIVAL AND DEVELOPMENT OF GYPSY MOTH (LEPIDOPTERA : LYMANTRIIDAE) RELATIVE TO WATER AND NUTRIENT STATUS OF LOBLOLLY PINE

ABSTRACT

This study evaluated the survival of gypsy moth, *Lymantria dispar* (L.), larvae transferred from water oak leaf at second, third and fourth instars on loblolly pine foliage subjected to two cultural treatments. The treatments were: saplings grown under a high water/high nutrient (CI/CF) regime, or a low water/low nutrient (SI/SF) regime. Both larval survival and pupal weight were measured. Second instar survived only on foliage of CI/CF. Third and 4th instar on CI/CF had higher mean percent survival but developed into lighter pupae. Third instar on SI/SF, had significantly lower survival but survivors developed into heavier pupae. Survivalship and pupal weight developed from 4th instars were not significantly different.

Key words: gypsy moth, loblolly pine, insect-plant interaction, plant defenses, plant nutritional status

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

1. BARBOSA, P. Distribution of an endemic larval gypsy moth population among various tree species. *Environ. Entomol.* v. 7, p. 526-527, 1978.
2. ____; MARTINAT, P.; WALDVOGEL, M. Development, fecundity and survival of the herbivore *Lymantria dispar* (L.) and the number of plant species in its diet. *Ecol. Entomol.* v.11, p. 1-6, 1986.
3. ____; WAGNER, M. R. *Introduction to forest and shade tree insects*. San Diego : Academic Press. 1986. 639 p.
4. ____; WALDVOGEL, M.; MARTINAT, P.; et al. Developmental and reproductive performance of the gypsy moth, *Lymantria dispar* (L.) (Lepidoptera : Lymantriidae), on selected hosts common to mid-Atlantic and southern forest. *Environ. Entomol.* v. 12, p. 1858-1862. 1983.
5. BERISFORD, C. W.; DALUSKY, M. J.; LANIGAN, T. J. *Survival and growth of gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae) larvae on loblolly pine*. (não publicado) 1991.
6. BRODBECK, B., STRONG, D. *Amino acid nutrition of herbivorous insects and stress to host plants*. p. 347-364 In : P. Barbosa, P., Schultz, J. C. (eds). *Insects outbreaks*. San Diego : Academic Press. 1987. 578 p.
7. CARRANO-MOREIRA, A. F. Interações artrópode-planta: Produtos metabólicos secundários em plantas arbóreas e sua influência sobre insetos fitófagos. *Caderno Ômega. Série Agronomia*, Recife, v. 6, p. 15-23. 1994.
8. CHUNG, H. H.; BARNES, R. L. Photosynthate allocation in *Pinus taeda*. II. Seasonal aspects of photosynthate allocation to different biochemical fractions in shoots. *Can. J. For. Res.* v. 10, p. 338-347. 1980a.
9. ____; BARNES, R. L. Photosynthate allocation in *Pinus taeda*. III. Photosynthate economy: its production, consumption and balance in shoots during the growing season. *Can. J. For. Res.* v. 10, p. 348-356. 1980b.
10. DIXON, A. F. G. *Biology of Aphids*. London : Arnold. 1973. 268p.
11. EDWARDS, P. J.; WRATTEN, S. D. *Ecology of insect-plant interaction*. The Institute of Biology. Studies in Biology No. 121. London : Edwards Arnold. 1980. 60p.
12. FEENY, P. P. Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. *Ecology* v. 51, p. 565-581. 1970.
13. FEENY, P. P. Plant apparency and chemical defense. p. 1-40 In : Wallace, J. W.; Mansell, R. L. (ed.) *Rec. Adv. Phytochem.* New York : Plenum Press. 1976. 425p.
14. HAACK, R. A.; SLANSKY Jr., F. Nutritional ecology of wood-feeding Coleoptera, Lepidoptera, and Hymenoptera. p. 449-486 In : Slansky Jr. F., Rodriguez, J. G. (eds.). *The nutritional ecology of insects, mites and spiders*. New York : John Wiley & Sons. 1987. 1016 p.

15. HERON, R. J. The role of chemotactic stimuli in the feeding behavior of the spruce larvae on white spruce. *Can. J. zool.* v. 43, p. 247-269. 1965.
16. HODGES, J. D.; LORIO Jr., P. L. Carbohydrate and nitrogen fractions on the inner bark of loblolly pine under moisture stress. *Can. J. Bot.* v. 47, p. 1651-1657. 1969.
17. LANIGAN, T. J. *Performance of gypsy moth larvae (Lepidoptera: Lymantriidae) on foliage of selected trees indigenous to the southern United States.* M.S., University of Georgia. 1989.
18. LECHOWICZ, M. J. Leaf quality and the host preferences of gypsy moth in the northern deciduous forest. p. 67-82. *Forest defoliator - Host interactions: A comparison between gypsy moth and spruce budworms.* Proceedings. U. S. Dep. Agric., For. Serv., Northeastern St., Gen. Tech. Rep. NE-85, 1983. 141 p.
19. LORIO Jr., P. L.; SOMMER, R. A. Evidence of competition for photosynthates between growth processes and oleoresin synthesis in *Pinus taeda* L. *Tree physiol.* v. 2, p. 301-306. 1986.
20. MATTSON, W. J. Herbivory in relation to plant nitrogen content. *Ann. Rev. Syst.* v. 11, p. 119-161 1980.
21. ____; HAACK, R. A. The role of drought in outbreaks of plant-eating insects. *BioScience* v. 37, n. 2, p. 110-118. 1987a.
22. ____; ____; . The role of drought stress in provoking outbreaks of phytophagous insects. p. 365-407 In : Barbosa, P.; Schultz J. (eds.). *Insects outbreaks : ecological and evolutionary perspectives.* Orland: Academic Press. 1987b. 578 p.
23. MATTSON, W. J.; LAWRENCE, R. K.; HAACK, R. A.; et al. Defensive strategies of woody plants against different insect-feeding guilds in relation to plant ecological strategies and intimacy of association with insects. p. 3-38 In : Mattson, W. J.; Leveux, J. e Bernard-Dagan C. (ed.). *Mechanisms of wood plant defenses against insects. Search for pattern.* New York : Spring-Verlag 1988. 416 p.
24. ____; SLOCUM, S. S.; KOLLER, N. Spruce budworm (*Choristoneura fumiferana*) performance in relation to foliar chemistry of its host plant. p. 55-65. *Forest defoliator - Host interactions : A comparison between gypsy moth and spruce budworms.* Proceedings. U. S. Dep. Agric., For. Serv., Northeastern St., Gen. Tech. Rep. NE-85, 1983. 141 p.
25. RHOADES, D. F. Evolution of plant chemical defense against herbivores. p. 4-54 In : Rosenthal, G. A.; Jansen, D. H. (eds.). *Herbivores : Their interaction with secondary plant metabolites.* New York : Academic Press, 1979. 718 p.
26. ROSS, D. W.; BERISFORD, C. W. Nantucket pine tip moth (Lepidoptera: Tortricidae) response to water and nutrient status of loblolly pine. *For. Sci.* v. 36, p. 719-733, 1990.
27. SCRIBER, J. M. Limiting effects of low leaf-water content on the nitrogen utilization, energy budget, and larval growth of *Hyalophora cecropia* (Lepidoptera : Saturniidae). *Oecologia* v. 28, p. 269-287. 1977.

28. TUOMI, J. P.; NIEMELÄ, F. S.; CHAPIN III, J. P.; et al. Defensive responses of trees in relation to their carbon/nutrient balance. p. 57-72 In: Mattson, W. J.; Levieux, J.; Bernard-Dagan, C. (eds.). *Mechanisms of woody plant defenses against insects : Search for pattern*. New York : Spring-Verlag, 1988. 416 p.
29. VAADIA, Y.; RONEY, F. C.; HAGEN, R. M. Plant water deficits and physiological process. *Ann. Rev. Plant Physiol.* v. 12, p 293-326. 1961.
30. WAGNER, M. R. Induced defenses in ponderosa pine against defoliating insects. p. 141-155 In : Mattson, W. J.; Levieux, J.; Bernard-Dagan, C. (eds.). *Mechanisms of woodyplant defenses against insects. search for pattern*. New York : Spring-Verlag. 1988. 416 p.
31. WHITTAKER, R. H.; FENNY, P. P. Allelochemics: chemical interactions between species. *Science* Washington, v. 171, p. 757-770. 1971.
32. WHITE, T. C. R. An index to measure weather-induced stress of trees associated with outbreaks of psyllids in Australia. *Ecology* v. 50, p. 905-909. 1969.
33. _____. A hypothesis to explain outbreaks of looper caterpillars, with special reference to populations of *Selidosema suavis* in a plantation of *Pinus radiata* in New Zeland. *Oecologia* v. 16, p. 279-301. 1974.
34. _____. The importance of a relative shortage of food in animal ecology. *Oecologia* v. 33, p. 71-86. 1978.
35. ZUCKER, W. V. Tannins : Does the structure determines the function? An ecological perspective. *Amer. Nat.* v. 121, p. 335-365. 1983.

Recebido para publicação em 19/10/95.