



CARACTERÍSTICAS ESTRUTURAIS DAS PLANTAS CONTRA A HERBIVORIA POR INSETOS

Elisa Mitsuko Aoyama¹ Adriana Mascarete Labinas²

1. Professora do Departamento de Ciências Agrárias e Biológicas, Centro Universitário Norte do Espírito Santo, Universidade Federal do Espírito Santo, São Mateus, ES, Brasil (elisaoyama@yahoo.com.br)

2. Professora do Departamento de Ciências Agrárias, Universidade de Taubaté, Taubaté, SP, Brasil.

Recebido em: 06/10/2012 – Aprovado em: 15/11/2012 – Publicado em: 30/11/2012

RESUMO

A interação inseto-planta é um complexo e dinâmico processo que ao longo do tempo e através da seleção natural produziu uma enorme variação de características que adaptam os indivíduos ao meio. Essas adaptações podem ser selecionadas tanto nos insetos quanto nas plantas, num sistema onde um age ou reage em função da resposta do outro. Certamente essas respostas ou características selecionadas tem seu início em modificações muito discretas que ao longo do processo evolutivo vão se intensificando até que passam a ser entendidas como respostas à pressão de seleção do meio. Dentre essas respostas estão algumas características estruturais das plantas que são interpretadas como mecanismos de defesa contra a herbivoria por insetos, tais como as que serão abordadas nesta revisão.

PALAVRAS-CHAVE: interação inseto-planta, seleção natural, anatomia vegetal, adaptação, entomologia.

STRUCTURAL CHARACTERISTICS OF PLANTS AGAINST HERBIVORY BY INSECTS

ABSTRACT

The insect-plant interaction is a complex and dynamic process that during the time and through natural selection produces a great number of characteristics that adapt the individuals to the environment. These adaptations can be selected on both plants and insects, in a system where they act or re-act in relation to the other's answer. Obviously these answers or selected characteristics begin in discreet modifications that during the evolution process become more emphatic and can be considered defense mechanisms against herbivory by insects. These mechanisms will be discussed in this review.

KEYWORDS: insect-plant interaction, natural selection, plant anatomy, adaptation, entomology

INTRODUÇÃO

Herbivoria é a maior interação planta-animal existente, onde o animal (consumidor primário) se alimenta de partes ou de todo o vegetal (produtor primário),

que resulta em efeitos negativos no crescimento e sobrevivência de uma população e em um efeito positivo ou benéfico na outra (ODUM, 1988; RAVEN *et al.*, 1992; BEGON *et al.*, 1996; STILING, 1999; KREBS, 2001). Segundo RICKLEFS (1993), BEGON *et al.* (1996) e CORNELISSEN & FERNANDES (2003), do ponto de vista das relações consumidor-recurso, os herbívoros podem funcionar tanto como predadores, ao consumir a planta inteira quanto como parasitos, consumindo os tecidos vivos, mas não matando suas vítimas.

O impacto da herbivoria na performance da planta depende da sua fenologia (estádio de desenvolvimento), do local consumido, da intensidade e frequência do ataque (BEGON *et al.*, 1996; CRAWLEY, 1997; STILING, 1999; BOEGE & MARQUIS, 2005).

Em cada fase de vida da planta (estabelecimento da plântula, crescimento vegetativo, reprodução e produção de sementes), podem ocorrer danos causados por herbívoros (BOEGE & MARQUIS, 2005). Alguns trabalhos têm demonstrado que a fase de plântula e do seu estabelecimento é crítica para as espécies, se por um lado estruturalmente não apresentam muitos mecanismos de defesa levando a uma alta taxa de herbivoria, isto é compensado pelo grande número de indivíduos disponíveis (BURT-SMITH *et al.*, 2003; HANLEY, 2004; BENÍTEZ-MALVIDO & LEMUS-ALBOR, 2005).

Dentre os herbívoros, estão desde patógenos, nematóides, moluscos, insetos até vertebrados, como, roedores, aves e mamíferos (CRAWLEY, 1997).

Os efeitos negativos da herbivoria tendem a ser pequenos em termos quantitativos quando as populações interativas tiveram uma história evolutiva. Em outras palavras, a seleção natural tende a levar a uma redução nos efeitos prejudiciais, ou à eliminação total da interação, uma vez que a diminuição intensa e contínua de uma população da presa ou hospedeiro, por parte da população do predador ou parasita só pode levar à extinção de uma ou de ambas as populações (ODUM, 1988).

Segundo FUTUYMA (1992), a seleção individual, de um modo geral, deve propiciar em espécies predadas (plantas) a evolução de características protetoras e em espécies predadoras (animais) a evolução da competência para capturar e subjugar suas vítimas, mesmo que isso resulte na diminuição ou na extinção da população da presa. A seleção para a capacidade predadora torna-se mais intensa, se a população do predador é limitada pela escassez da presa.

A herbivoria em comunidades naturais pode ser alta, reduzindo o crescimento e a reprodução das plantas e influenciando o resultado da competição e da diversidade na composição da comunidade (COLEY, 1983; STILING, 1999).

Trabalhos sobre a relação da herbivoria e a complexidade florística em ecossistemas tropicais, vem sendo cada vez mais estudados, dentre eles pode-se citar o de BROWN & EWEL (1987) que comparam a perda foliar entre vegetações primária, primária com alta diversidade, plantada, mas com fisionomia imitando uma distribuição natural das espécies e monocultura de milho. Após quatro anos de observação, verificaram que a diversidade da vegetação circundante associada à espécie hospedeira confere proteção à herbivoria, quando comparada a monocultura.

A maioria dos autores (ODUM, 1988; RICKLEFS, 1993), consideram a herbivoria uma interação negativa, entretanto, alguns pesquisadores (CRAWLEY, 1997; STILING, 1999; KREBS, 2001; CORNELISSEN & FERNANDES, 2003), acreditam que essa relação possa ser considerada como uma relação do tipo +/+, ou seja, benéfica para ambas às espécies envolvidas. Isso acontece quando o ataque de um

herbívoros desencadeia uma série de reações, como aumento do crescimento e da floração de plantas, que acabam beneficiando-as.

Nesta revisão pretende-se compilar, resumidamente, os principais estudos envolvidos com a herbivoria por insetos, principalmente os de interesse agrônomo por afetarem plantas com elevada importância econômica, dando ênfase às características estruturais das plantas que podem interferir nessa relação.

HERBIVORIA POR INSETOS

Para CORNELISSEN & FERNANDES (2003), as relações entre insetos e plantas são justificadas por esses dois grandes grupos constituindo cerca de 80% da diversidade de espécies conhecida hoje pela ciência. Essa imensa e coincidente diversidade não é acidental. Os dois grupos estão ligados por inúmeras e complexas relações, que podem ser benéficas ou prejudiciais para algumas espécies envolvidas. Os insetos herbívoros podem consumir virtualmente todas as partes de uma planta (de botões florais a raízes), enquanto grande parte das plantas depende de insetos polinizadores para sua reprodução.

Dos artrópodes terrestres que apresentam como principal fonte de alimentação as plantas, pode-se citar: Orthoptera, Phasmida, Hemiptera, Homoptera, Thysanoptera, Lepidoptera, Coleoptera, Hymenoptera e Diptera (EDWARDS & WRATTEN, 1981).

As peças bucais dos insetos consistem tipicamente num labro, um par de mandíbulas, um par de maxilas, um lábio e uma hipofaringe (fig. 1) (BORROR & DE LONG, 1969; DU PORTE, 1977; LARA, 1992; STORER *et al.*, 1998). Estas estruturas são variadamente modificadas em diferentes grupos de insetos e são freqüentemente usadas em classificação e identificação. O tipo de peças bucais que um inseto tem determina como ele se alimenta e que tipo de prejuízo ocasiona (BORROR & DE LONG, 1969; DU PORTE, 1977).

As peças bucais dos insetos são de dois tipos gerais, mastigadoras e sugadoras. Nas peças bucais mastigadoras, as mandíbulas se movem para os lados e o inseto é geralmente capaz de arrancar e mastigar seu alimento. Insetos com peças bucais sugadoras não têm mandíbulas deste tipo e não podem mastigar o alimento; suas peças bucais têm a forma de uma probóscide ou bico alongado, através do qual o alimento líquido é sugado (BORROR & DE LONG, 1969; DU PORTE, 1977). A faringe dos insetos com peças bucais sugadoras funciona como uma bomba bulbosa que traz alimentos líquidos através do bico e então para dentro do esôfago. O alimento é movido ao longo do canal alimentar por ação peristáltica (BORROR & DE LONG, 1969).

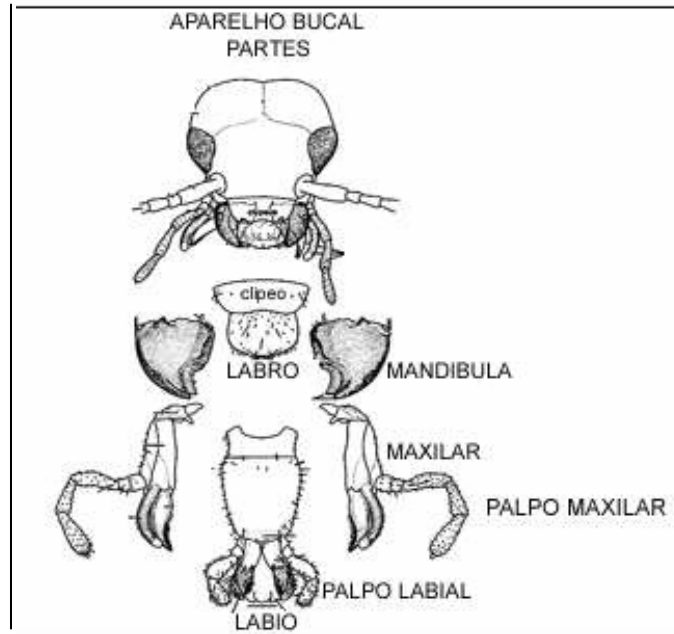


FIGURA 1 – Peças bucais dos insetos (www.insecta.ufv.br)

Segundo GULLAN & CRANSTON (1998), interações recíprocas durante o tempo de evolução entre insetos herbívoros e suas respectivas fontes de alimentação vegetal, têm sido descritas como coevolução. Refere-se a evolução de uma característica de uma determinada espécie (como a habilidade de um inseto de transformar uma substância nociva a muitas espécies em não nociva a ele próprio) em resposta a uma característica do seu hospedeiro (como a elaboração de um veneno pela planta), que foi desenvolvida em resposta a herbivoria.

A herbivoria por insetos é também denominada fitofagia e segundo GULLAN & CRANSTON (1998), podem ocorrer de diversas maneiras:

- Consumo foliar (alimentação externa): mais visível do que ataque por sugadores, os grupos mais frequentes são Lepidoptera e Coleoptera; outras ordens que se alimentam de folhas são: Orthoptera, Hymenoptera, Phasmatodea e Psocoptera.
- Minas e brocas (alimentação interna): podem ser subdivididos em:
 - Minadores: são insetos que residem e se alimentam da epiderme da planta. Podem ser: minadores de folhas, alojando-se entre as duas epidermes da folha e minadores de caules, alojando nas camadas superficiais dos caules. Somente quatro ordens de holometábolos (insetos que sofrem metamorfose completa) são minadores: Diptera, Lepidoptera, Coleoptera e Hymenoptera.
 - Broqueadores: são insetos que residem e se alimentam em camadas profundas da planta, dentro dos tecidos. As brocas podem se alimentar de qualquer parte da planta, estando o material vivo ou morto. As partes mais atacadas são: troncos que são utilizados por Coleoptera, Lepidoptera e Hymenoptera; frutos que são mais utilizados por Diptera, Lepidoptera e Coleoptera; sementes utilizadas basicamente por Coleoptera e Lepidoptera.
- Sugadores de seiva (alimentação interna): é uma forma de alimentação inconspícua, quando comparadas com o consumo foliar, por não envolver estimulação visual de qualquer natureza. A alimentação se dá pela sucção do conteúdo do floema (seiva elaborada). Pode provocar dano direto através do retardamento do crescimento geral da planta e dano indireto através da

transmissão de viroses ou injeção de saliva tóxica. A grande maioria dos sugadores são insetos da ordem Heteroptera (Homoptera e Hemiptera) que se alimentam através de estiletes e insetos da ordem Thysanoptera que se alimentam via estiletes e via raspagem da epiderme.

- Galhadores (alimentação interna): são os insetos que emitem um estímulo químico às células de tecidos vegetais, fazendo com que estes tecidos se desenvolvam patologicamente. Este desenvolvimento pode ser um aumento do tamanho das células causando uma hipertrofia celular ou um aumento do número de células causando uma hiperplasia, como o que ocorre na galha achatada de *Struthanthus vulgaris* (ARDUIN *et al.*, 1991). Esta transformação do tecido vegetal proporciona um local adequado ao desenvolvimento do inseto e alimentação. Segundo RIBEIRO *et al.* (1999), as galhas são produzidas como uma resposta aos hormônios secretados pelo animal. Os animais são bem específicos, freqüentemente atacando uma única espécie, e geralmente as estruturas apresentam uma forma somente.

Os insetos podem ser classificados, segundo GULLAN & CRANSTON (1998), quanto a sua preferência alimentar em: monófagos os que têm uma relação específica com uma só espécie vegetal como, por exemplo, as galhas; oligófagos os insetos que consomem um grupo de espécies como a borboleta monarca e polífagos aqueles que são generalistas e não tem relação específica com nenhuma espécie vegetal como o gafanhoto.

O sistema digestivo varia consideravelmente com os tipos diferentes de alimentos utilizados. Os hábitos alimentares podem variar grandemente em uma dada ordem; larvas e adultos geralmente têm hábitos alimentares inteiramente diferentes e tipos diferentes de sistemas digestivos (BORROR & DE LONG, 1969; CHAPMAN, 1982).

Os hábitos alimentares dos insetos determinam em grande grau os tipos de enzimas produzidas no intestino médio. Insetos que se alimentam de sucos de plantas, ou outros alimentos líquidos, são equipados com várias disposições especializadas para extrair uma grande porcentagem da água do alimento antes que ele entre em contato com as enzimas digestivas (BORROR & DE LONG, 1969).

Segundo LARA (1992) outra característica importante na relação entre os insetos herbívoros e as plantas está na direção do aparato bucal, isto é, na posição da armadura bucal, em relação ao eixo do corpo, pode-se classificar a cabeça em:

- Hipognata: peças são dirigidas para baixo formando um ângulo de 90° como eixo do corpo, e a cabeça apresentam-se em posição normal. Ocorrem em Orthoptera, Mantódea, Odonata, Diptera, Blattodea, etc.
- Prognata: peças bucais são dirigidas para frente, formando a cabeça um ângulo de 180° com o eixo do corpo. Ocorrem em Coleoptera, alguns Neuroptera, etc.
- Opistognata: as peças bucais são dirigidas para baixo e para trás de tal sorte que a cabeça apresenta um ângulo menor que 90° com o eixo do corpo. É comum entre os sugadores, por exemplo, Homoptera, Heteroptera e Anoplura.

Os insetos herbívoros sofreram direta e indiretamente com as mudanças climáticas durante as várias eras geológicas passadas, segundo WILF *et al.*, (2001), as variações na freqüência e diversidade da herbivoria durante o Eoceno (Era Cenozóica), indicaram um aumento representativo dos galhadores e dos minadores, provavelmente em resposta à variação sofrida pela vegetação frente às alterações dos fatores abióticos.

MECANISMOS DE RESISTÊNCIA A HERBIVORIA

Apesar de muitos autores discordarem do termo, FUTUYMA (1992) relata que uma espécie de planta pode, ocasionalmente, desenvolver uma “defesa de amplo espectro” que a protege do ataque da maioria dos predadores. Essa espécie e seus descendentes podem tornar-se mais tarde o recurso básico para linhagens específicas de predadores que adquirem adaptações para superar a defesa. Porém a evolução de tais predadores pode ocorrer tempos depois da diversificação da linhagem da planta e eles podem não ser relacionados às espécies que originalmente se alimentavam da presa.

Em geral, as plantas podem ser divididas em suscetíveis (as mais intensamente atacadas por herbívoros e/ou patógenos) e resistentes (as que sofrem ataques menos intensos). A resistência contra a herbivoria decorre de várias estratégias que as plantas usam para escapar, enfrentar e sobreviver ao ataque de insetos herbívoros. Elas podem escapar tornando-se menos “aparentes” (conspícua), ou seja, dificultando sua localização pelos herbívoros (desenvolvendo-se, por exemplo, antes que o número de insetos aumente); podem defender-se ativamente tornando-se um alimento inadequado para os herbívoros que a atacam; e podem sobreviver à herbivoria através de mecanismos denominados “tolerância” e “sobrecompensação” (CORNELISSEN & FERNANDES, 2003; ALMEIDA-CORTEZ, 2005; CINGOLANI *et al.*, 2005; MACDONALD & BACH, 2005).

QUADRO 1 – Alguns exemplos de respostas das plantas à herbivoria (BEGON *et al.*, 1996).

Tipos de respostas	Referências
<i>Produção de defesas químicas</i> Indução na folha de tanino e fenol após o dano	Raup & Tallamy (1990)
<i>Produção de defesas mecânicas</i> Aumento na densidade de tricomas, espinhos após o dano	Kaban & Myers (1989)
<i>Alteração no tamanho, forma e fenologia</i> Retorno para o crescimento vegetativo em troca da abscisão foliar após a herbivoria	Bryant (1981) Williams & Whitham (1986)
<i>Expressão Sexual</i> Redução da reprodução em <i>Pinus edulis</i>	Whitham & Mopper (1985)
<i>Re-alocação de recursos em perenes</i> Aumento no investimento em produção de tubérculo em <i>Helianthus tuberosus</i> depois perda dos botões florais	Westley (1993)
<i>Troca da taxa de crescimento e desenvolvimento</i> Relações entre os parâmetros de prejuízo linear e não linear do crescimento e desenvolvimento da planta e densidade populacional de insetos	Crawley (1983)

PAINTER (1951) define resistência de plantas à insetos, como sendo a soma relativa de qualidades hereditárias possuídas pela planta, as quais influenciam o resultado do grau de dano que o inseto causa. Isto, em outras palavras, representa a capacidade que possuem certas plantas de alcançarem maior produção de boa qualidade, que outras variedades em geral, em igualdade de condições.

Resumindo, pode-se dizer que uma planta resistente é aquela que devido à sua constituição genotípica é menos danificada que uma outra (ROSSETTO, 1973).

A manutenção da variação genética na resistência à herbivoria é um dilema, pois a resistência é benéfica em termos da performance da planta, mas a população

envolvida nem sempre tem um aumento do nível de resistência e pode perder essa característica na média da variabilidade genética. Vários trabalhos vem testando a influência do genótipo na resistência à herbivoria (BERENBAUM *et al.*, 1986; FRITZ, 1990; ZANGERL & BERENBAUM, 1997; MUTIKAINEN *et al.*, 2000; MELLO & SILVA-FILHO, 2002), sugerindo que a variação fenotípica das plantas a resistência a herbivoria pode estar relacionada tanto com fatores ecológicos como principalmente à genéticos.

Já a relação entre a variação genética das plantas e os fatores ambientais e como os resultados dessa interação agem sobre a resistência à herbivoria, foram estudados por vários autores (MADDOX & CAPPUCINO, 1986; AYRES *et al.*, 1987; FRITZ, 1990; HANHIMÄKI & SENN, 1992; MUTIKAINEN *et al.*, 2000; MELLO & SILVA-FILHO, 2002), mostrando que existem evidências entre a herbivoria e a variabilidade genética das plantas com conseqüências evolucionárias e ecológicas para o ecossistema.

Em resposta, os insetos herbívoros evoluem de forma a quebrar os mecanismos de resistência das plantas (MAURICIO & RAUSHER, 1997). Esses mecanismos se expressam como defesa constitutiva e defesa induzida, as quais têm ação direta ou indireta sobre os artrópodes herbívoros (KARBAN & BALDWIN, 1997).

Situação muito semelhante parece descrever a evolução de relacionamento entre insetos herbívoros, como larvas de borboletas e suas plantas hospedeiras. Embora as relações filogenéticas entre insetos herbívoros raramente correspondam as de suas plantas hospedeiras, insetos intimamente relacionados freqüentemente são semelhantes na sua associação com hospedeiros como em outras características (FUTUYMA, 1992).

Os componentes do sistema de defesa constitutiva das plantas são compostos químicos e estruturas morfológicas que dificultam o acesso dos herbívoros às plantas, podendo afetar alguns parâmetros do ciclo biológico, como o desenvolvimento e a reprodução dos insetos (COLEY & BARONE, 1996; KARBAN & BALDWIN, 1997; LUCAS *et al.*, 2000). Esses componentes podem ser encontrados em uma ou mais partes da planta e, normalmente, suas concentrações e/ou quantidades variam com a idade da mesma (COLEY & BARONE, 1996; GOULD, 1998).

Já a defesa induzida das plantas pode ser definida como qualquer mudança morfológica ou fisiológica resultante da ação de herbívoros sobre as plantas, resultando na não preferência de insetos por estas plantas, em um subsequente ataque, melhorando assim o desempenho da planta (COLEY & BARONE, 1996; KARBAN & BALDWIN, 1997; AGRAWAL, 1998). Entre as alterações fisiológicas, algumas podem estar relacionadas com a diminuição da qualidade nutritiva que as plantas apresentam para os herbívoros, dessa forma deixa de ser um recurso utilizado (NEUVONEN & HAUKIOJA 1984; TUOMI *et al.*, 1984).

No trabalho de MORAIS *et al.*, (1995), sobre os padrões de produção de folhas e sua utilização por larvas de Lepidoptera no cerrado, discutem que estudos sobre a herbivoria nesse ecossistema indicam que folhas novas sofrem duas vezes mais (% de área foliar consumida) do que folhas velhas. Isso se deve ao fato, segundo NASCIMENTO *et al.*, (1990), ao grande número de espécies de plantas do cerrado que apresentam produção de folhas em diferentes épocas, o que resulta em um sistema interessante para se testar a hipótese de escape temporal a herbívoros em um ambiente marcadamente sazonal ou sob efeito de fogo.

As causas de resistência nas plantas têm o potencial de afetar a sobrevivência, a fecundidade e o desenvolvimento de insetos fitófagos e,

consequentemente, a sua abundância (KARBAN & BALDWIN, 1997; GOULD, 1998). Estes, para fugirem da pressão exercida pelas plantas sobre suas populações, também desenvolveram mecanismos de defesa tais como a migração para novos hospedeiros e detoxificação (AGRAWAL, 1998). Conforme estudos de HOLTZ *et al.*, (2003), a *Thyrinteina arnobia* (Lepidoptera), que normalmente ataca folhas de *Psidium guajava* (planta nativa), vem migrando para folhas de *Eucalyptus* sp, provavelmente para fugir da pressão exercida pelas barreiras química e/ou física existentes em seu hospedeiro de origem.

Defesas mecânicas ou físicas ou morfológicas

Toda e qualquer característica estrutural ou morfológica da planta, que atue de forma negativa sobre os insetos, ou seja, que afete a espécie de maneira a preservar-se de danos mais sérios é considerado causa morfológica de resistência. Incluem-se neste caso a forma, textura e consistência da epiderme da planta, bem como todos os apêndices ou formações nela encontrados (LARA, 1991; LUCAS *et al.*, 2000).

As paredes das células epidérmicas nas partes aéreas das plantas, principalmente da folha, podem apresentar impregnações de diversas substâncias, como cutina, cera, lignina e mucilagem (ESAU 1974; CUTTER 1986; RAVEN *et al.*, 1992; ALQUINI *et al.*, 2003; SILVA *et al.*, 2005). Tais substâncias podem constituir uma barreira contra fungos, bactérias, insetos e demais fatores abióticos como temperatura, chuva, vento, etc. (ESAU, 1974; FAHN, 1974; CUTTER, 1986; MAUSETH, 1988; LARA, 1991; LUCAS *et al.*, 2000; SILVA *et al.*, 2005).

Algumas espécies vegetais utilizam-se da resina ou látex, produzidas em canais especiais resiníferos ou lactíferos dentro da folha e tecidos do caule, para dificultar a herbivoria. Assim, diversas espécies ou variedades diferentes podem apresentar resistência diferenciada aos insetos, aparentemente baseado na quantidade e localização desses canais no interior da folha (EDWARDS & WRATTEN, 1981; LUCAS *et al.*, 2000).

Dentre as defesas morfológicas, a arquitetura da planta ou a filotaxia também podem induzir a resistência a herbivoria como o que ocorre com *Populus deltoides* (JONES *et al.*, 1993) e *Betula pendula* (MUTIKAINEN *et al.*, 1996). Isso interfere na capacidade de tolerância a herbivoria e na compensação as partes danificadas (TRUMBLE *et al.*, 1993).

Cutícula

A cutícula (fig. 2) que recobre todas as células da epiderme da planta serve como uma interface entre o corpo da planta e o ambiente, realizando a proteção e a prevenção da perda de água dos tecidos vegetais. A cutícula é também importante barreira à entrada de microrganismos e agroquímicos (ESAU, 1974; CUTTER, 1986; BUKOVAC *et al.*, 1990).

A cutina é o principal componente estrutural da cutícula. É um composto de lipídios, consideravelmente impermeável à água, que se encontra impregnada às paredes periclinais externas das células da epiderme ou se apresenta como uma camada separada (BUKOVAC *et al.*, 1990; HELBSING *et al.*, 2000).

Esse revestimento é na realidade composto de diversas camadas sobre a parede celulósica primária, como: uma camada de pectina, que delimita a parede com a cutícula; uma camada cuticularizada, composta de celulose, cutina e cera; e a cutícula propriamente dita, composta de cutina pura. A cera, que se encontra na

parte externa da cutícula, é um polímero complexo, heterogêneo, resultante da interação de outras substâncias lipídicas. Tanto a cutina como a cera pode apresentar uma série de estriações (ornamentações), geralmente de grande valor taxonômico. Também são barreiras contra fungos, bactérias e insetos (PROCÓPIO *et al.*, 2003).

A presença de cutícula tem sido relacionada à proteção contra herbívoros (EDWARDS & WRATTEN, 1981; SILVA *et al.*, 2005), radiação solar e perda de água por transpiração (AMARAL *et al.*, 1985; HELBSING *et al.*, 2000). A cera epicuticular constitui a fração mais facilmente extraível por solventes lipófilos, localizando-se na interface entre o órgão e o ambiente. A quantidade relativa deste constituinte cuticular tem mostrado variações em função de uma ampla gama de fatores, tais como o patrimônio genético, o desenvolvimento ontogenético do órgão (BAKER *et al.*, 1979), a intensidade luminosa, a disponibilidade hídrica e a temperatura (GIESE, 1975; HELBSING *et al.*, 2000).

A alimentação é frequentemente reduzida ou impedida pela incapacidade de um inseto de perfurar a cutícula dura da planta (EDWARDS & WRATTEN, 1981; SILVA *et al.*, 2005).

No trabalho de AMARAL *et al.*, (1985) sobre o teor de cera foliar epicuticular de dicotiledôneas do cerrado, os autores sugerem uma discreta correlação entre o teor de cera e outros parâmetros como espessura dos estratos lipófilos e pilosidade, o que poderia resultar num mecanismo de resistência a herbivoria com maior eficiência.

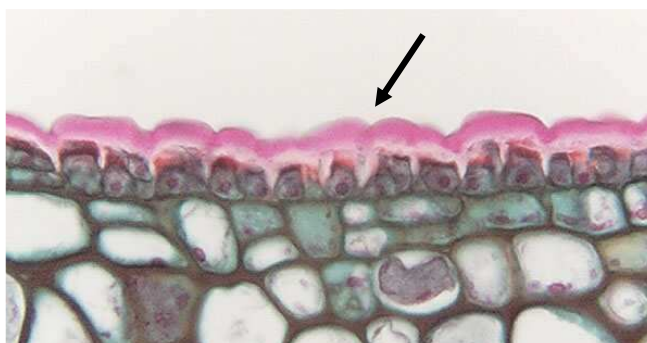


FIGURA 2 – Corte transversal de folha de *Arctostaphylos uvaursii*, seta indica a cutícula (www.sbs.utexas.edu).

Tricomas

Muitas superfícies das plantas não são lisas, mas revestidas de minúsculos apêndices epidérmicos chamados pêlos ou tricomas, que ocorrem em múltiplas formas diferentes (ESAU, 1974; FERRI, 1984; CUTTER, 1986). Alguns tricomas desenvolvem grossas paredes secundárias, algumas vezes impregnadas com sílica e carbonato de cálcio, de modo a formarem fortes ganchos ou pontas. Outros são glandulares e produzem secreções de substâncias como terpenos, gomas e taninos (ESAU, 1974; FAHN, 1974; JOHNSON, 1975; EDWARDS & WRATTEN, 1981; CUTTER, 1986; MAUSETH, 1988; LUCAS *et al.*, 2000).

Tricomas foliares exercem um papel fundamental na defesa de plantas, principalmente em relação a insetos fitófagos. Em várias espécies ou variedades há uma correlação negativa entre a densidade de tricomas e as respostas de alimentação, oviposição de insetos adultos e nutrição das larvas (LEVIN, 1973; THEOBALD *et al.*, 1979; FAHN, 1986; LUCAS *et al.*, 2000; SILVA *et al.*, 2005).

Os tricomas não glandulares (figs. 3 e 4) podem atuar diretamente sobre os insetos, afetando sua oviposição, alimentação, locomoção, ou seu comportamento em relação ao abrigo, através de sua densidade e tamanho (JOHNSON, 1975; GOERTZEN & SMALL, 1993; LUCAS *et al.*, 2000; FORDYCE & AGRAWAL, 2001; TRAW & DAWSON, 2002; SILVA *et al.*, 2005).

Os tricomas glandulares (fig. 4) podem, também, serem complementados pela defesa química devido à secreção de terpenos, alcalóides, substâncias fenólicas e outras que podem ser repelentes/deterrentes olfatórias ou gustatórias (THURSTON & LERSTEN, 1969; JOHNSON, 1975; THEOBALD *et al.*, 1979; SILVA *et al.*, 2005).

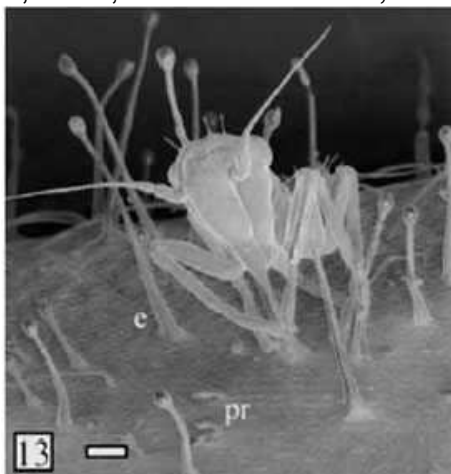


FIGURA 3 – Ninfa de Orthoptera presa nos tricomas. (www.usask.ca/agricultore/plantsci/classes/plsc416/projects_2003/mikel/Trichome_Biotech/defense.html)

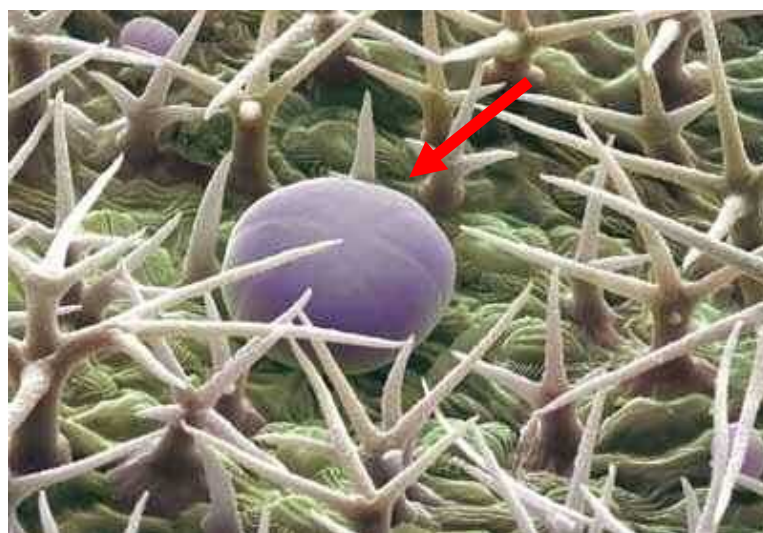


FIGURA 4 – Vista frontal da folha de *Lavandula angustifolia*, presença de tricomas tectores e glandular (seta) (www.herbalgram.org).

Os tricomas glandulares podem apresentar uma grande variedade de compostos no seu interior (THURSTON & LERSTEN, 1969; MELLO & SILVA-FILHO, 2002). Segundo EDWARDS & WRATTEN (1981), as plantas são muito ricas em substâncias químicas que aparentemente não são diretamente relacionadas com os processos metabólicos normais da fotossíntese, respiração e crescimento. Essas substâncias químicas secundárias, como são chamadas, também ocorrem em animais, porém mais de 80% de todos os produtos naturais conhecidos são de origem vegetal.

São conhecidas cerca de 30.000 estruturas de compostos vegetais secundários (HARBONE, 1977). Essa riqueza deve estar relacionada, pelo menos parcialmente, com a imobilidade das plantas; uma vez que elas não podem escapar das pressões ambientais pelo movimento, suas únicas defesas são suas estruturas físicas e composição química (EDWARDS & WRATTEN, 1981).

QUADRO 2 – Principais classes de compostos vegetais secundários envolvidos nas interações planta-animal (Harbone, 1977 modificado por EDWARDS & WRATTEN, 1981).

Classe	No. aproximado de estruturas	Distribuição	Atividade fisiológica
NITROGENADOS			
Alcalóides	5.500	Nas Angiospermas, especialmente nas raízes, folhas e frutos.	Muitos tóxicos e de gosto amargo.
Aminas	100	Nas Angiospermas, freqüentemente em flores.	Cheiro repelente e alucinógenas.
Aminoácidos (não protéicos)	400	Especialmente em sementes de legumes, mas espalhadas de modo relativamente amplo.	Muitos tóxicos.
Glicosídeos cianogênicos	30	Esporádicos, especialmente no fruto e folha.	Venenoso (como HCN).
Glucosinolatos	75	Cruciferae e dez outras famílias.	Corrosivos e amargos (como isotiocianatos).
TERPENÓIDES			
Monoterpenos	1.000	Amplamente, em óleos essenciais	Odores agradáveis.
Lactonas e Sesquiterpenos	600	Principalmente em Compositae, mas encontradas cada vez mais em Angiospermas.	Algumas amargas e tóxicos, alergênicos.
Diterpenóides	1.000	Amplamente, especialmente no látex e nas resinas de plantas.	Algumas tóxicas.
Saponinas	500	Em mais de 70 famílias de plantas	Hemólise das células sangüíneas.
Limonóides	100	Em Rutaceae, Meliaceae e Simaroubaceae.	Com gosto amargo.
Cucurbitacinas	50	Principalmente em	Gosto amargo, tóxica.

Cardenólídeos	150	Curcubitaceae Comuns em Apocynaceae, Asclepiadaceae e Scrophulariaceae.	Tóxico e amargo.
Carotenóides	350	Universal em folhas, também em flores e frutos.	Coloridos.
FENÓLICOS			
Fenóis simples	200	Universal em folhas, muitas vezes também em outros tecidos.	Anti-microbianos.
Flavonóides	1.000	Universais em Angiospermas e musgos.	Coloridos
Quinonas	500	Ampla distribuição, especialmente em Rhamnaceae.	Coloridos.
OUTROS			
Poliacetilenos	650	Principalmente em Compositae e Umbelliferae	Alguns tóxicos.

Estima-se que atualmente o número desses produtos deve estar entre 100 mil e 400 mil, de onde se conclui que poucos estudos existem a respeito, ainda nos dias de hoje; a maioria deles enquadra-se quimicamente nas classes: compostos nitrogenados, terpenóides e fenólicos. Eles podem ser encontrados em uma ou mais partes da planta e normalmente suas concentrações variam com a idade da mesma (LARA, 1991).

De acordo com seu efeito sobre o inseto esses produtos, secundários ou não, pode apresentar mais de um tipo de resultado sobre uma espécie de inseto, ou mesmo apresentar efeitos inversos sobre espécies diferentes. Eles também atuam sobre os inimigos naturais, parasitos e predadores. Existem diversas situações em que esses químicos conferem resistência a uma planta, algumas delas são: a) presença de repelente olfativo ou b) gustativo ou ausência de atraente ou arrestante; c) presença de supressor ou d) ausência do incitante; e) presença de deterrente ou f) ausência de estimulante e g) balanço relativo desses estímulos (LARA, 1991).

QUADRO 3 – Substâncias químicas derivadas envolvidas na resistência de plantas aos insetos (MELLO & SILVA-FILHO, 2002).

Classe/Subclasse	Função	Referências
Alcanos, aldeídos, cetonas, ceras	Camada protetora	Panda & Khush (1995)
Taninos	impalatabilidade, inibição da absorção	de Bruxelles & Roberts (2001)
Terpenóides (monoterpenóides, iridóides, sesquiterpenóides, diterpenóides, triterpenóides)	Antibiótico, tóxicos, dissuasivo alimentação e oviposição	Nishida (2002)
Fenólicos	Tóxicos e ovicida	Nishida (2002)
Flavonóides	Fitoalexinas, inibição da oxidação	Ananthakrishnan

(antocianinas, flavonóis, flavones, isoflavonóides)	mitocondrial e da alimentação	(1999)
Quinonas	Tóxicos e inibidor da alimentação	Panda & Khush (1995)
Alcalóides	Tóxicos, interferem no sistema nervoso, inibidor de enzima digestiva, inibidor da alimentação, inibidor de glucosidase	Panda & Khush (1995)
Cianogênico glicosidícos	Tóxicos	Panda & Khush (1995)
Glucosinatos	Repelente, tóxicos, irritante, antibiótico	Kliebenstein <i>et al.</i> (2001)

A presença de tricomas, dependendo da densidade, se torna uma defesa eficiente contra a herbivoria, como o observado por COLEY (1983), em 46 espécies de árvores estudadas na floresta tropical da Ilha do Barro Colorado, Panamá.

Dessa forma, essa característica morfológica vem sendo cada vez mais usada pela entomologia agrícola para entender a resistência de variedades ou genótipos de plantas à insetos (LARA, 1991). Entre os vários estudos realizados, destaca-se o de LOPES & VENDRAMIM (2001) sobre resistência de genótipos de batata com tricomas glandulares à traça-da-batatinha. Esta planta apresenta dois tipos de tricomas, A e B, que liberam exsudatos que podem imobilizar pequenos artrópodes, impedir ou diminuir a alimentação, aumentar a mortalidade e afetar o desenvolvimento de algumas espécies de insetos já observados por TINGEY & GIBSON (1978).

No entanto, os tricomas que às vezes desfavorecem à herbivoria, podem interferir em outras atividades ao longo da vida de insetos. LIMA & LARA (2004), estudaram a correlação entre a densidade dos tricomas presentes nos folíolos dos genótipos de soja e a preferência de ovoposição da mosca branca (*Bemisia tabaci*), encontrando uma alta correlação entre a densidade de tricomas nos genótipos e o número médio de ovos colocados, evidenciando a tendência do inseto em ovipositar nos genótipos com maior número de tricomas, concordando com as observações de VALLE & LOURENÇÃO (2002).

De acordo com LARA (1991), em tomateiro, os tricomas podem proporcionar proteção, limitando o acesso de insetos à superfície da planta devido a sua densidade e comprimento ou através de produção de toxinas que atuam direta e indiretamente sobre os insetos. Tricomas glandulares em espécies silvestres exsudam substâncias tóxicas, como a 2-tridecanona (2-TD), um líquido colante que pode prender os insetos à planta (LARA, 1991); além disso, a substância pode acumular-se nas peças bucais do inseto, impedindo a sucção da seiva (GIBSON, 1971).

As espécies de *Lycopersicon* podem apresentar grandes variações nos tipos de tricomas entre si, sendo eles, glandulares ou não glandulares, unicelulares ou multicelulares e com células da base diferenciadas ou não. Os glandulares são geralmente capitados. A cabeça, que é a região secretora, pode ser unicelular ou multicelular. As células da cabeça são revestidas pela cutícula (THEOBALD *et al.*, 1979; CUTTER, 1986).

ARAGÃO *et al.*, (2000), estudaram os tricomas foliares em dois genótipos de tomateiro com teores contrastantes de 2-tridecanona. Concluíram que a espécie silvestre *Lycopersicon hirsutum* var. *glabratum* apresentou maior densidade de

tricomas glandulares em seus folíolos e também alto teor de 2-TD. Dessa forma, a seleção para maiores densidades de tricomas glandulares pode ser válida como técnica indireta de seleção para resistência a artrópodes, de grande importância em programas de melhoramento.

Já GILARDÓN *et al.*, (2001), realizaram estudo comparativo entre o nível de 2-tridecanona, a densidade de tricomas glandulares do tipo VI e o grau de infestação da traça-do-tomateiro (*Tuta absoluta*), porém não encontraram correlação significativa entre a densidade de tricomas e seu grau de infestação, sendo essa resistência explicada em parte pelo nível de concentração de 2-tridecanona.

Em outro estudo sobre os tricomas foliares de tomateiro, ARAGÃO *et al.* (2002), avaliaram a deterrência a ácaro (*Tetranychus urticae* Koch.) de diversos genótipos de tomateiro, com teores contrastantes de 2-TD nos folíolos. Os maiores níveis de deterrência ao ácaro *Tetranychus urticae* foram observados nos genótipos que apresentam altos teores de 2-TD em seus folíolos, os quais proporcionam bons níveis de resistência ao artrópode.

Sílica

A sílica se deposita principalmente nas membranas celulares, porém às vezes forma corpúsculos no interior das células. As gramíneas constituem o melhor exemplo de grupo de plantas que tem sílica nas paredes e/ou no interior das células. Como corpúsculo, a sílica se apresenta amorfa (ESAU, 1974; ESAU, 1985).

O padrão de deposição de sílica nas plantas é biologicamente específico, sendo possível identificar as plantas pelo exame microscópico das partículas de sílica. Por vezes a presença de sílica parece indicar uma maior resistência da planta a diversas doenças ou insetos. As folhas das urtigas, por exemplo, estão revestidas de milhares de microcristais de silício (MAUSETH, 1988; PRYCHID *et al.*, 2004).

Alguns trabalhos ressaltam a influência da sílica na defesa à herbivoria, como o de McNAUGHTON & TARRANTS (1983) que estudaram gramíneas da África e observaram que após experimentos de simulação de defoliação ocorreu a silificação, mostrando um aumento significativo da deposição de sílica nas plantas que tiveram maior número de folhas retiradas. Já MOTOMURA *et al.* (2002) analisou o padrão de acúmulo de sílica nos diferentes estádios de desenvolvimento das folhas de *Sasa veitchii* ao longo do ano e as implicações no dano.

Segundo SILVA *et al.* (2005) os insetos podem ter dificuldades de ovopositar sob células silicificadas, dessa forma, diminuindo a herbivoria das fases imaturas desses insetos.

Cristais

Segundo ESAU (1985) diferente dos organismos animais que excretam o excesso de materiais inorgânicos, as plantas os depositam no interior dos vacúolos das células de determinados tecidos. Estes depósitos inorgânicos nos vegetais são constituídos principalmente de sais de cálcio. Entre os sais de cálcio, o mais freqüente é o oxalato de cálcio, que se encontra na maioria das famílias de vegetais. Essa substância pode permanecer como sal dissolvido no suco vacuolar ou em formas cristalinas variadas.

Dependendo da forma, os cristais podem ser classificados em prismáticos, ráfides, estilóides e drusas (fig. 5) (FAHN, 1974).

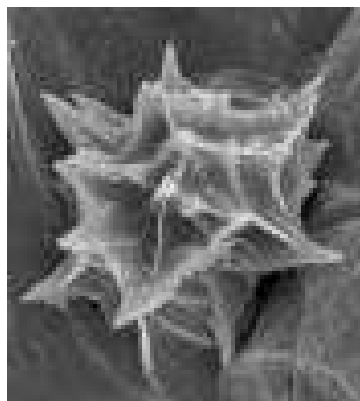


FIGURA 5 – Detalhe de uma drusa (www.euita.upv.es).

Estas estruturas, embora comuns, ainda tem sua função muito discutida (FAHN, 1974; ESAU, 1985; MAUSETH, 1988), pois além de armazenar substâncias inorgânicas, esses cristais diminuem a herbivoria por prejudicar a digestibilidade.

Conforme o trabalho de MOLANO-FLORES (2001) os cristais de oxalato de cálcio têm papel potencial na defesa mecânica das plantas contra os herbívoros, pois plantas que sofrem danos, tendem a aumentar essas estruturas, principalmente se o solo tiver disponibilidade de cálcio.

Lignina

De modo semelhante, a dureza dos tecidos internos das plantas, tais como os feixes de fibras lignificadas nas folhas e caules, ou os esclerídeos altamente espessados nas cascas das sementes também podem constituir um obstáculo para a alimentação dos herbívoros (EDWARDS & WRATTEN, 1981; LUCAS *et al.*, 2000).

Os insetos herbívoros são capazes de selecionar o seu alimento com base nas diferenças anatômicas das folhas, principalmente entre plantas de padrões fotossintéticos C₃ e C₄. Segundo HEIDORN & JOERN (1984), *Ageneotettix deorum* prefere plantas C₃ em oposição a gramíneas C₄, esta preferência é atribuída à diferenças anatômicas entre esses padrões fotossintéticos, tais como porcentagem de proteína, água, lignina, fibras e sílica.

A quantidade de lignina nas paredes celulares é relacionada como uma das características defensivas contra a herbivoria. COLEY (1983), em seu trabalho na Ilha de Barro Colorado (Panamá), encontrou uma relação positiva entre a porcentagem de lignina das folhas e a taxa de herbivoria.

A lignina pode ter um importante papel na defesa mecânica contra os coleópteros, demonstrado por WAINHOUSE *et al.*, (1990) em trabalho sobre o efeito desta substância no desenvolvimento de *Dendroctonus micans*; a lignina afeta a construção de galerias nos troncos das árvores reduzindo a sobrevivência das larvas bem como da sua taxa de crescimento, resultando em adultos menores.

SAXENA & STOTZKY (2001), demonstraram a influência positiva da quantidade de lignina nas células em volta dos feixes vasculares das folhas de vários híbridos de milho contra a herbivoria.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

A herbivoria por insetos é um processo complexo e dinâmico, onde as características estruturais das plantas podem interferir reduzindo ou impedindo o consumo. A eficiência das estruturas nesta defesa vai depender da espécie, do estágio de desenvolvimento da planta, bem como do órgão e da fenologia da mesma. Dessa forma, a busca por variedades ou espécies de plantas que apresentam esses caracteres passa a ser de extrema importância, ainda mais se tratando de espécies com interesse econômico. Uma vez que se conhecem as estruturas que possam vir a serem barreiras aos insetos, pode-se diminuir a quantidade e/ou a frequência na aplicação de defensivos agrícolas, afetando o custo para o produtor e evitando o uso inadequado dessas substâncias.

REFERÊNCIAS

- AGRAWAL, A. A. Induced responses to herbivory and increased plant performance. **Science**, v. 279, p. 1201-1202, 1998.
- ALMEIDA-CORTEZ, J. S. Herbivoria e mecanismos de defesa vegetal. In: NOGUEIRA, R. J. M. C.; ARAÚJO, E. L.; WILLADINO, L. G.; CALVALCANTE, U. M. T. (eds.). **Estresses ambientais: danos e benefícios em plantas**. Recife: UFRPE/Imprensa Universitária, 2005, p.389-396.
- ALQUINI, Y.; BONA, C.; BOEGER, M. R. T.; COSTA, C. G.; BARROS, C. F. Epiderme. In: APPEZATO-DA-GLÓRIA, B.; CARMELLO-GUERREIRO, S. M. (eds.). **Anatomia Vegetal**. Viçosa: UFV, 2003, p.87-107.
- AMARAL, M. C. E.; SALATINO, M. L. F.; SALATINO, A. Teor de cera foliar epicuticular de dicotiledôneas do cerrado. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 8, p. 127-130, 1985.
- ARAGÃO, C. A.; DANTAS, B. F.; BENITES, F. R. G. Tricomas foliares em tomateiro com teores contrariantes do aleloquímico 2-tridecanona. **Scientia Agricola**, v. 57, p. 813-816, 2000.
- ARAGÃO, C. A.; DANTAS, B. F.; BENITES, F. R. G. Efeito de aleloquímicos em tricomas foliares de tomateiro na repelência a ácaro (*Tetranychus urticae* Koch.) em genótipos com teores contrastantes de 2-tridecanona. **Acta Botanica Brasilica** v. 16, p.83-88, 2002.
- ARDUIN, M.; KRAUS, J. E.; VENTURELLI, M. Estudo morfológico de galha achatada em folha de *Struthanthus vulgaris* Mart. (Loranthaceae). **Revista Brasileira de Botânica**, v. 14, p. 147-156, 1991.
- AYRES, M. P.; SUOMELA, J.; MACLEAN JR., S. F. Growth performance os *Epirrita autumnata* (Lepidoptera: Geometridae) on mountain birch: trees, broods, and treexbrood interactions. **Oecologia**, v. 74, p. 450-457, 1987.
- BAKER, E. A.; BUKOVAC, M. J.; FLORE, J. A. Ontogenetic variations in the composition of peach leaf wax. **Phytochemistry**, v. 18, p. 781-784, 1979.

BEGON, M.; MORTIMER, M.; THOMPSON, D. J. **Population Ecology**: a unified study of animals and plants. 3ed. Oxford: Blackwell, 1996.

BENÍTEZ-MALVIDO, J.; LEMUS-ALBOR, A. The seedling community of tropical rain Forest edges and its interaction with herbivores and pathogens. **Biotropica**, v. 37, p. 301-313, 2005.

BERENBAUM, M. R.; ZANGERL, A. R.; NITAO, J. K. Constraints on chemical coevolution: wild parsnips and the parsnip webworm. **Evolution**, v. 40, p. 1215-1228, 1986.

BOEGE, K.; MARQUIS, R. J. Facing herbivory as you grow up: the ontogeny of resistance in plants. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 20, p. 441-448, 2005.

BORROR, D. J.; DE LONG, D. M. **Introdução ao Estudo dos Insetos**. São Paulo: Edgard Blücher/Editora da Universidade de São Paulo, 1969.

BROWN, B. J.; EWEL, J. J. Herbivory in complex and simple tropical successional ecosystems. **Ecology**, v. 68, p. 108-116, 1987.

BUKOVAC, M. J.; PETRACEK, P. D.; FADER, R. G.; MORSE, R. D. Sorption of organic compounds by plant cuticles. **Weed Science**, v. 38, p. 289-298, 1990.

BURT-SMITH, G. S.; GRIME, J. P.; TILMAN, D. Seedling resistance to herbivory as a predictor of relative abundance in a synthesized prairie community. **Oikos**, v. 101, p. 345-353, 2003.

CHAPMAN, R. F. **The Insects**: structure and function. 3 ed. Cambridge: Harvard University Press, 1982.

CINGOLANI, A. M.; POSSE, G.; COLLANTES, M. B. Plant functional traits, herbivore selectivity and response to sheep grazing in Patagonian steppe grasslands. **Journal of Applied Ecology**, v. 42, p. 50-59, 2005.

COLEY, P. D. Herbivory and defensive characteristic of tree species in a Lowland tropical forest. **Ecological Monographs**, v. 53, p. 209-233, 1983.

COLEY, P. D.; BARONE, J. A. Herbivory and plant defenses in tropical forests. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 27, p. 305-335, 1996.

CORNELISSEN, T. G.; FERNANDES, W. Insetos herbívoros e plantas de inimigos a parceiros? **Ciência Hoje**, v. 32, p. 24-30, 2003.

CRAWLEY, M. J. Plant-Herbivores Dynamics. In: CRAWLEY, M. J. (ed.). **Plant Ecology**. 2 ed. Oxford: Blackwell Science, 1997, p.401-474.

CUTTER, E. G. **Anatomia Vegetal**: células e tecidos. 2ed. São Paulo: Rocca, 1986.

DU PORTE, E. M. **Manual of Insect Morphology**. Huntington: Publishing Company, 1977.

EDWARDS, P. J.; WRATTEN, S. D. **Ecologia das interações entre insetos e plantas**. São Paulo: E.P.U., 1981. (Temas de Biologia, v. 27).

ESAU, K. **Anatomia de plantas com sementes**. São Paulo:Edgard Blücher, 1974.

ESAU, K. **Anatomia Vegetal**. 3ed. Barcelona: Omega, 1985.

FAHN, A. **Anatomia Vegetal**. Madrid: H. Blume Ediciones, 1974.

FAHN, A. Structural and Functional Properties of Trichomes of Xeromorphic leaves. **Annals of Botany**, v. 57, p. 631-637, 1986.

FERRI, M. G. **Botânica: morfologia interna das plantas (anatomia)**. 9 ed. São Paulo: Nobel, 1984.

FORDYCE, J. A.; AGRAWAL, A. A. The role of plant trichomes and caterpillar group size on growth and defence of the pipevine swallowtail *Battus philenor*. **Journal of Animal Ecology**, v. 70, p. 997-1005, 2001.

FRITZ, R. S. Effects of genetic and environmental variation on resistance of willow to sawflies. **Oecologia**, v. 82, p. 325-332, 1990.

FUTUYMA, D. J. **Biologia Evolutiva**. 2ed. Ribeirão Preto: Sociedade Brasileira de Genética/CNPq, 1992.

GIBSON, R. W. Glandular hairs providing resistance to aphids in certain wild potato species. **Annals of Applied Biology**, v. 68, p. 113-119, 1971.

GIESE, B. N. Effects of light and temperature on the composition of epicuticular wax of barley leaves. **Phytochemistry**, v. 14, p. 921-929, 1975.

GILARDÓN, E.; POCOVI, M.; HERNÁNDEZ, C.; COLLAVINO, G.; OLSEN, A. Papel da 2-tridecanona e dos tricomas glandulares tipo VI na resistência do tomateiro a *Tuta absoluta*. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 36, p. 929-933, 2001.

GOERTZEN, L. R.; SMALL, E. The defensive role of trichomes in black medick (*Medicago lupulina*, Fabaceae). **Plant Systematics and Evolution**, v. 184, p. 101-111, 1993.

GOULD, F. Sustainability of transgenic insecticidal cultivars: Integrating pest genetics and ecology. **Annual Review Entomological**, v. 43, p. 701-726, 1998.

GULLAN, P. J.; CRANSTON, P. S. **The insects: an outline of entomology**. 5ed. London: Chapman & Hall, 1998.

HANHIMÄKI, S.; SENN, J. Sources of variation in rapidly inducible responses to leaf damage in the mountain birch-insect herbivore system. **Oecologia**, v. 91, p. 318-331, 1992.

HANLEY, M. E. Seedling herbivory and the influence of plant species richness in seedling neighbourhoods. **Plant Ecology**, v. 170, p. 35-41, 2004.

HARBONE, J. B. **Introduction to Ecological Biochemistry**. London: Academic Press, 1977.

HEIDORN, T.; JOERN, A. Differential herbivory on C₃ versus C₄ grasses by the grasshopper *Ageneotettix deorum* (Orthoptera: Acrididae). **Oecologia**, v. 65, p. 19-25, 1984.

HELBSING, S.; RIEDERER, M.; ZOTZ, G. Cuticles of vascular epiphytes: efficient barriers for water loss after stomatal closure? **Annals of Botany**, v. 86, p. 765-769, 2000.

HOLTZ, A. M.; OLIVEIRA, H. G.; PALLINI, A.; VENZON, M.; ZANUNCIO, J. C.; OLIVEIRA, C. L.; MARINHO, J. S.; ROSADO, M. C. Desempenho de *Thyrintea arnobia* Stoll (Lepidoptera: Geometridae) em Eucalipto e Goiaba: o hospedeira nativo não é um bom hospedeiro? **Neotropical Entomology**, v. 32, p. 427-431, 2003.

JOHNSON, H. B. Plant Pubescence: an ecological perspective. **Botanical Review**, v. 41, p. 233-258, 1975.

JONES, C. G.; HOPPER, R. F.; COLEMAN, J. S.; KRISCHIK, V. A. Control of systemically induced herbivore resistance by plant vascular architecture. **Oecologia**, v. 93, p. 452-456, 1993.

KARBAN, R.; BALWIN, I. T. **Induced responses to herbivory**. Chicago: University of Chicago Press, 1997.

KREBS, C. J. **Ecology**: the experimental analysis of distribution and abundance. 5ed. San Francisco, Benjamin Cummings, 2001.

LARA, F. M. **Princípios de resistência de plantas a insetos**. 2ed. São Paulo: Ícone, 1991.

LARA, F. M. **Princípios de entomologia**. 3ed. São Paulo: Ícone, 1992.

LEVIN, D. A. The role of trichomes in plant defense. **The Quarterly Review of Biology**, v. 48, p. 3-15, 1973.

LIMA, A. C. S.; LARA, F. M. Resistência de genótipos de soja à mosca branca *Bemisia tabaci* (Genn.) biótipo B (Hemiptera: Aleyrodidae). **Neotropical Entomology**, v. 33, p. 71-75, 2004.

LOPES, M. T. R.; VENDRAMIM, J. D. Resistência de genótipos de batata a *Phthorimaea operculella* (Zeller). **Scientia Agricola**, v. 58, p. 235-239, 2001.

LUCAS, P. W.; TURNER, I. M.; DOMINY, N. J.; YAMASHITA, N. Mechanical Defences to Herbivory. **Annals of Botany**, v. 86, p. 913-920, 2000.

MACDONALD, K. P.; BACH, C. E. Resistance and tolerance to herbivory in *Salix cordata* are affected by different environmental factors. **Ecological Entomology**, v. 30, p. 581-589, 2005.

MADDOX, G. D.; CAPPUCCINO, N. Genetic determination of plant susceptibility to an herbivorous insect depends on environmental context. **Evolution**, v. 40, p. 863-866, 1986.

MAURICIO, R.; RAUSHER, M. D. Variation in the defense strategies of plants: are resistance and tolerance mutually exclusive? **Ecology**, v. 78, p. 1301-1311, 1997.

MAUSETH, J. D. **Plant Anatomy**. Menlo Park: The Benjamin/Cummings Publishing Company, 1988.

McNAUGHTON, S. J.; TARRANTS, J. L. Grass leaf silicification: Natural selection for an inducible defense against herbivores. **Proc. Natl. Academic Science**, v. 80, p. 790-791, 1983.

MELLO, M. O.; SILVA-FILHO, M. C. Plant-insect interactions: na evolutionary arms race between two distinct defense mechanisms. **Brazilian Journal of Plant Physiological**, v. 14, p. 71-81, 2002.

MOLANO-FLORES, B. Herbivory and Calcium Concentrations affect Calcium Oxalate Crystal formation in leaves of *Sida* (Malvaceae). **Annals of Botany**, v. 88, p. 387-391, 2001.

MORAIS, H. C.; DINIZ, I. R.; BAUMGARTEN, L. Padrões de produção de folhas e sua utilização por larvas de Lepidoptera em um cerrado de Brasília. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 18, p. 163-170, 1995.

MOTOMURA, H.; MITA, N.; SUZUKI, M. Silica Accumulation in Long-lived Leaves of *Sasa veitchii* (Carrière) Rehd. (Poaceae-Bambusoideae). **Annals of Botany**, v. 90, p. 149-152, 2002.

MUTIKAINEN, P.; WALLS, M.; OVASKA, J. Herbivore-induced resistance in *Betula pendula*: the role of plant vascular architecture. **Oecologia**, v. 108, p. 723-727, 1996.

MUTIKAINEN, P.; WALLS, M.; OVASKA, J.; KEINÄNEN, M.; JULKUNEN-TIITTO, R.; VAPAAVUORI, E. Herbivore resistance in *Betula pendula*: effect of fertilization, defoliation, and plant genotype. **Ecology**, v. 81, p. 49-65, 2000.

NASCIMENTO, M. T.; VILLELA, D. M.; LACERDA, L. D. Foliar growth, longevity and herbivory in two "cerrado" species near Cuiabá, MT, Brazil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 13, p. 27-32, 1990.

NEUVONEN, S.; HAUKIOJA, E. Low nutritive quality as defence against herbivores: induced responses in birch. **Oecologia**, v. 63, p. 71-74, 1984.

ODUM, E. P. **Ecologia**. Rio de Janeiro: Guanabara, 1988.

- PAINTER, R. H. **Insect Resistance in Crop Plants**. New York: McMillan, 1951.
- PROCÓPIO, S. O.; SILVA, E. A. M.; SILVA, A. A.; FERREIRA, E. A. **Anatomia foliar de plantas daninhas do Brasil**. Viçosa: UFV, 2003.
- PRYCHID, C. J.; RUDALL, P. J.; GREGORY, M. Systematics and Biology of Silica Bodies in Monocotyledons. **Botanical Review**, v. 69, p. 77-440, 2004.
- RAVEN, P. H.; EVERT, R. F.; EICHHORN, S. E. **Biologia Vegetal**. 5ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 1992.
- RIBEIRO, J. E. L. S.; HOPKINS, M. J. G.; VICENTINI, A.; SOTHERS, C. A.; COSTA, M. A. S.; BRITO, J. M.; SOUZA, M. A. D.; MARTINS, L. H. P.; LOHMANN, L. G.; ASSUNÇÃO, P. A. C. L.; PEREIRA, E. C.; SILVA, C. F.; MESQUITA, M. R.;
- RICKLEFS, R. E. **A Economia da Natureza**. 3ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 1993.
- ROSSETTO, C. J. **Resistência de Plantas a Insetos**. Piracicaba: Esalq-USP, 1973.
- SAXENA, P.; STOTZKY, M. *Bt* corn has a higher lignin content than non-*Bt* corn. **American Journal of Botany**, v. 88, p. 1704-1706, 2001.
- SILVA, L. M.; ALQUINI, Y.; CAVALLET, V. J. Inter-relações entre a anatomia vegetal e a produção vegetal. **Acta Botanica Brasilica**, v. 19, p. 183-194, 2005.
- STILING, P. **Ecology: Theories and Applications**. 3ed. Upper Saddle River: Prentice-Hall, 1999.
- STORER, T. I.; USINGER, R. L.; STEBBINS, R. C.; NYBAKKEN, J. M. **Zoologia Geral**. 6ed. São Paulo: Companhia Editora Nacional, 1998.
- THEOBALD, W. L.; KRAHULIK, J. L.; ROLLINS, R. C. Trichome description and classification. In: METCALFE, C. R.; CHALK, L. (eds.). **Anatomy of dicotyledons**. 2ed. Oxford: Oxford Science, v.1, cap.5, p.41-53, 1979.
- THURSTON, E. L.; LERSTEN, N. R. The morphology and toxicology of plant stinging hairs. **Botanical Review**, v. 35, p. 393-412, 1969.
- TINGEY, W. M.; GIBSON R. W. Feeding and mobility of the potato leafhopper impaired by glandular trichomes of *Solanum berthaultii* and *S. polyadenium*. **Journal of Economic Entomology**, v. 71, p. 856-858, 1978.
- TRAW, M.B.; DAWSON, T.E. Differential induction of trichomes by three herbivores of black mustard. **Oecologia**, v. 131, p. 526-532, 2002.
- TRUMBLE, J. T.; KOLODNY-HIRSCH, D. M.; TING, I. P. Plant compensation for arthropod herbivory. **Annual Review of Entomological**, v. 38, p. 93-119, 1993.

TUOMI, J.; NIEMELÄ, P.; HAUKIOJA, E.; SIRÉN, S.; NEUVONEN, S. Nutrient stress: an explanation for plant anti-herbivore responses to defoliation. **Oecologia**, v. 61, p. 208-210, 1984.

VALLE, G. E.; LOURENÇÃO, A. L. Resistência de genótipos de soja a *Bemisia tabaci* (Genn.) Biótipo B (Hemiptera: Aleyrodidae). **Neotropical Entomological**, v. 31, p. 285-295, 2002.

WAINHOUSE, D.; CROSS, D. J.; HOWELL, R. S. The role of lignin as a defence against the spruce bark beetle *Dendroctonus micans*: effect on larvae and adults. **Oecologia**, v. 85, p. 257-265, 1990.

WILF, P.; LABANDEIRA, C. C.; JOHNSON, K. R.; COLEY, P. D.; CUTTER, A. D. Insect herbivory, plant defense, and early Cenozoic climate change. **PNAS**, v. 98, p. 6221-6226, 2001.

ZANGERL, A.; BERENBAUM, M. R. Cost of chemically defending seeds: furanocoumarins and *Pastinaca sativa*. **American Naturalist**, v. 150, p. 491-504, 1997.