

UNIVERSIDADE DE PASSO FUNDO
FACULDADE DE AGRONOMIA E MEDICINA VETERINÁRIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGRONOMIA

**Qualidade nutricional e metabólitos de folhas e legumes de soja:
preferência alimentar e desempenho biológico de *Helicoverpa armigera***

Crislaine Sartori Suzana

Passo Fundo 2018

Crislaine Sartori Suzana

Qualidade nutricional e metabólitos de folhas e legumes de soja: preferência alimentar e desempenho biológico de *Helicoverpa armigera*

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Agronomia da Faculdade de Agronomia e Medicina Veterinária da Universidade de Passo Fundo, como requisito parcial para obtenção de título de Doutor em Agronomia.

Orientador:
José Roberto Salvadori

Passo Fundo 2018

CIP – Catalogação na Publicação

S968q Suzana, Crislaine Sartori

Qualidade nutricional e metabólitos de folhas e legumes de soja: preferência alimentar e desempenho biológico de *Helicoverpa armigera*. / Crislaine Sartori Suzana. – 2018.
114 f. : il. ; 30 cm.

Orientador: Prof. Dr. José Roberto Salvadori.

Tese (Doutorado em Agronomia) – Universidade de Passo Fundo, 2018.

1. Soja – Doenças e pragas. 2. Lagarta – Hábitos alimentares.
3. *Helicoverpa armigera*. I. Salvadori, José Roberto, orientador.
II. Título.

CDU: 633.34

ATA DE DEFESA DE TESE



A Comissão Examinadora, abaixo assinada, aprova a tese

Qualidade nutricional e metabólitos de folhas e legumes de soja: preferência alimentar e desempenho biológico de *Helicoverpa armigera*

Elaborada por

Crislaine Sartori Suzana

Como requisito parcial para a obtenção do grau de
"Doutora em Agronomia – Área de Produção e Proteção de Plantas"

Aprovada em: 10/05/2018
Pela Comissão Examinadora


Dr. José Roberto Salvadori
Presidente da Comissão Examinadora
Orientador


Dra. Clara Beatriz Hoffmann-Campo
Embrapa Soja


Dra. Simone Meredith Scheffer Basso
Universidade de Passo Fundo


Dr. Edson Campanhola Bortoluzzi
Coordenador PPGAgro


Dr. Jerson Vanderlei Carus Guedes
Universidade Federal de Santa Maria


Dr. Hélio Carlos Rocha
Diretor da Faculdade de Agronomia e Medicina
Veterinária, Universidade de Passo Fundo


Dra. Andréia Caverzan
Universidade de Passo Fundo

DEDICATÓRIA

À minha maior incentivadora, minha mãe Joice,

À minha força superior, meu pai Glauciano (*in memoriam*).

AGRADECIMENTOS

A Deus, pela minha vida e por me proporcionar força e coragem, pois sem ele nada seria possível.

À minha mãe, Joice, pelo amor e apoio na minha formação pessoal e acadêmica.

Ao meu inesquecível pai, Glauciano (*in memoriam*), que partiu antes que esse momento, tão esperado, chegasse.

À minha irmã Ana Paula, pelo compreensão e amizade.

Ao meu noivo Anderson, pelo amor, ajudas, companheirismo e paciência em todos os momentos.

Ao meu orientador, professor Dr. José Roberto Salvadori, exemplo de profissional que almejo ser, agradeço por essa oportunidade e por todos os ensinamentos nestes cinco anos.

À minha amiga Valdéria, pelo carinho, paciência, ajudas e fiel amizade.

Às amigas das pós-graduação Adriana, Amanda, Ana Paula, Bianca, Cássia, Dielli, Valéria, Victória e Jéssica.

Aos meus amigos e colegas do Laboratório de Entomologia da Universidade de Passo Fundo, Aline, Alan, Afonso, Augusto, Calvin, Eduardo, Fabriele, Fabiane, Francis, Gabriela, Maiara, Melissa, Marivane, Mauricio, Marcos, Karoline, Luiz, Lucas, Jéssica, Ilói, Raquel, Ricardo e Pedro pela amizade, apoio e incansáveis ajudas.

Aos funcionários da Universidade de Passo Fundo, Cinara, Elaine, Marilei, Marília e Paulo, pelo suporte durante a execução dos trabalhos.

Ao Laboratório de Ecologia Química da Embrapa Soja, especialmente à Dra. Clara Beatriz Hoffmam-Campos pelos ensinamentos.

Ao Drs. José Maurício Fernandes (Embrapa Trigo), Florindo Castoldi (UPF) e José Roberto Parra (ESALQ) pela disponibilidade nas análises dos dados.

À Universidade de Passo Fundo, ao Programa de Pós-graduação em Agronomia e a todos os professores, pelos ensinamentos e contribuições para minha formação.

À CAPES, pela concessão da bolsa de estudos.

EPIGRAFE

“A vitória não pertence aos mais fortes, mas sim aos que a perseguem por mais tempo.”

Napoleão Bonaparte

RESUMO

Suzana, Crislaine Sartori. Qualidade nutricional e metabólitos de folhas e legumes de soja: preferência alimentar e desempenho biológico de *Helicoverpa armigera*. 114 f. Tese (Doutorado em agronomia) – Universidade de Passo Fundo, Passo Fundo, 2018.

Helicoverpa armigera (Lepidoptera: Noctuidae: Heliiothinae) é uma das pragas mais devastadoras do mundo. Na cultura da soja, pode ser tanto praga inicial, atacando os cotilédones, brotos e folhas de plântulas, como consumir legumes e grãos. Como espécie herbívora e polífaga, suas exigências quanto a fontes alimentares tanto em termos de espécies como de órgãos vegetais, precisam ser mais bem investigadas e compreendidas. Objetivou-se avaliar a influência de órgãos de soja na preferência alimentar, na nutrição quantitativa e no desempenho biológico de *H. armigera*. Foram conduzidos experimentos em câmara climatizada (25 ± 2 °C, umidade relativa de $60 \pm 10\%$ e fotoperíodo de 12 horas) no Laboratório de Entomologia da Faculdade de Agronomia e Medicina Veterinária, da Universidade de Passo Fundo, em Passo Fundo. Constatou-se que a composição bromatológica e secundária varia com os órgãos da planta de soja. Em geral, a concentração de proteína foi maior nas folhas em expansão e grãos totalmente desenvolvidos. O conteúdo de ácidos fenólicos foi maior nas folhas. As isoflavonas nas formas agliconas gliciteína e genistina foram encontrados apenas em folhas. As isoflavonas nas formas glicosídica daidzina, glicitina e genistina e nas formas malonis mal- daidzina, mal-glicitina e mal-genistina apresentaram variações de concentração entre os órgãos vegetativos e reprodutivos. Verificou-se que larvas de *H. armigera* no 1º instar preferem folhas em expansão, em relação à quando foram ofertadas folhas novas e folhas velhas e quando foram ofertadas folhas novas, folhas velhas, legumes bem desenvolvidos com grãos em início de desenvolvimento dos grão e legumes bem desenvolvidos com grãos completamente desenvolvidos. Larvas de 4º e 5º instar não apresentam preferência definida entre órgãos vegetativos e reprodutivos da soja. Os melhores índices nutricionais para larvas de *H. armigera* no 4º, 5º e 6º instar ocorrem quando as larvas são alimentadas com folhas novas e folhas velhas. O melhor desempenho biológico de *H. armigera* dá-se quando são ofertados simultaneamente órgãos vegetativos e reprodutivos de soja.

Palavras-chave: 1. Lagarta-do-velho-mundo. 2. Índices nutricionais. 3. Comportamento alimentar.

ABSTRACT

Suzana, Crislaine Sartori. Nutritional quality and secondary metabolites in soybean leaves and pods: food preference and biological performance of *Helicoverpa armigera*. 114 f. Thesis (Doctor in Agronomy) – Universidade de Passo Fundo, Passo Fundo, 2018.

Helicoverpa armigera (Lepidoptera: Noctuidae: Heliethinae) is one of the most devastating pests in the world. In the soybean crop, *H. armigera* can be an initial pest attacking the cotyledons, sprouts, seedling leaves, as well as later consume vegetables and grains. As herbivorous and polyphagous species, their requirements as food preferences as in terms of species like organs of some plants require more comprehension and investigation. The objective of this study was to examine the influence of soybeans organs in the food preferences, in the quantitative nutrition and in the biological performance of *H. armigera*. Experiments were carried out in acclimatized chamber (25 ± 2 °C, relative humidity $60 \pm 10\%$ and photoperiod of 12 hours), in the Entomology Laboratory, of the Agronomy and Veterinary Medicine Faculty, of the University of Passo Fundo, in Passo Fundo. It was found that the bromatological and secondary composition varies with the organs of the soybean plant. In general, the protein concentration it was higher in the leaves in growth and grains fully developed. The matter of phenolic acids was bigger in leaves. The isoflavones in the aglycones glycitein forms and genistein were found only in leaves. The isoflavones in the daidzin glycitein forms and genistein and in the forms malonic mal- daidzin, mal-glycytin presented variations in concentration among the vegetative and reproductive organs. It could be observed that the *H. armigera* larva in the first instar prefer expanding leaves instead of new and old leaves, when it were offered new, old leaves, vegetables well developed with grains in the beginning of the development of the grain and vegetables well developed with completely developed grains. Larvae of fourth and fifth instar did not present a defined preference among vegetative or reproductive soybean structures. The best nutritional indexes were reached when fourth, fifth and sixth instar *H. armigera* larvae fed on new plus old leaves blended. The best biological performance of *H. armigera* was observed when both vegetative and reproductive structures were simultaneously offered in the larval stage.

Key words: 1. Caterpillar-of-old-world. 2. Nutritional indexes. 3. Food behavior.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	13
2	REVISÃO DA LITERATURA	16
2.1	<i>Efeito da composição das plantas nos insetos</i>	16
2.1.1	Composição bromatológica	16
2.1.2	Composição secundária	19
2.2	<i>Preferência alimentar dos insetos</i>	22
2.3	<i>Consumo e utilização do alimento em <i>H. armigera</i> e outras lagartas</i>	23
2.4	<i>Efeito do alimento na biologia de <i>H. armigera</i></i>	26
3	CAPÍTULO I	30
3.1	<i>Resumo</i>	30
3.2	<i>Introdução</i>	30
3.3	<i>Material e Métodos</i>	32
3.4	<i>Resultados e Discussão</i>	35
3.5	<i>Conclusões</i>	43
4	CAPÍTULO II	45
4.1	<i>Resumo</i>	45
4.2	<i>Introdução</i>	45
4.3	<i>Material e Métodos</i>	46
4.4	<i>Resultados e Discussão</i>	48
4.5	<i>Conclusões</i>	61
5	CAPÍTULO III	62
5.1	<i>Resumo</i>	62
5.2	<i>Introdução</i>	62
5.3	<i>Material e Métodos</i>	64
5.4	<i>Resultados e Discussão</i>	67
5.5	<i>Conclusões</i>	84
6	CAPÍTULO IV	85
6.1	<i>Resumo</i>	85
6.2	<i>Introdução</i>	85
6.3	<i>Material e Métodos</i>	87
6.4	<i>Resultados e Discussão</i>	88
6.5	<i>Conclusões</i>	95

7	CONSIDERAÇÕES FINAIS	97
8	CONCLUSÃO GERAL	100
	REFERÊNCIAS	101

1 INTRODUÇÃO

Helicoverpa armigera (Lepidoptera: Noctuidae) é uma das pragas mais devastadoras do mundo. Extremamente polífitas, suas larvas foram registradas em mais de trezentas espécies de plantas cultivadas e silvestres. Apresenta ampla distribuição geográfica, com ocorrência na Europa, Ásia, África, Oceania e mais recentemente nas Américas, disseminada como praga de soja (*Glycine max*) e em várias outras culturas e em espécies de plantas daninhas. Em soja, pode ocorrer desde a emergência até a fase de maturação e causar severos danos econômicos, atacando indistintamente órgãos vegetativos e reprodutivos das plantas.

Mesmo sendo um inseto polífito, sabe-se que o consumo de alimento, a sobrevivência, a duração e o número de ínstar da fase larval de *H. armigera* variam com a espécie vegetal da qual se alimenta. Todavia, suas exigências quanto a fontes alimentares, tanto de espécies como de órgãos vegetais, precisam ser investigadas e compreendidas. Em soja, esse inseto pode ser tanto praga inicial, atacando os brotos, cotilédones e plântulas, como praga final consumindo legumes e grãos. A sua preferência por órgãos reprodutivos em soja é mencionada, mas pouco estudada. Não se sabe se é uma questão de escolha ou de adequação nutricional.

A variação na qualidade nutricional entre os diferentes hospedeiros de *H. armigera* vem contribuindo para o entendimento da dinâmica populacional da praga. Entretanto, as variações quando essa praga se alimenta exclusivamente com soja, em diferentes fases de desenvolvimento, ainda são desconhecidas.

Os estudos foram desenvolvidos com base no problema de pesquisa: Qual a influência de órgãos vegetativos e reprodutivos da cultura da soja no comportamento alimentar, nutrição e biologia de *H. armigera*? Diante disso, testou-se a hipótese de que

os órgãos da soja apresentam variações na composição bromatológica e de metabólicos secundários e que esses influenciam na resposta do problema.

Os estudos foram conduzidos com o objetivo geral de avaliar a influência de órgãos de soja na preferência alimentar e na nutrição quantitativa de larvas e no desempenho biológico de larvas de *H. armigera*.

Os objetivos específicos do trabalho foram:

a) avaliar se o teor de fibras insolúveis, de nutrientes digestíveis totais, de digestibilidade estimada da matéria seca e da proteína dos órgãos de soja;

b) identificar e quantificar se as concentrações de compostos secundários do grupo dos ácidos fenólicos, flavonoides e isoflavonas em órgãos de soja;

c) avaliar se a escolha e o consumo do alimento por larvas de *H. armigera* no 1º, 4º e 6º ínstar é variável de acordo com os órgãos de soja;

d) quantificar os índices de consumo e utilização do alimento por larvas de *H. armigera* no 4º, 5º e 6º ínstar em órgãos de soja;

e) avaliar se sobrevivência e duração das fases larval, pupal e adulta, peso de pupas, e fecundidade de adultos de *H. armigera* variam conforme os órgãos de soja utilizados como alimento pelas larvas.

Esse trabalho está estruturado em uma parte geral que contém essa introdução, a qual trata da problemática, da justificativa, da hipótese e dos objetivos, e revisão de literatura geral, seguida de quatro capítulos: a) Composição bromatológica e secundária de folhas e legumes de soja, b) Preferência alimentar de larvas de *H. armigera* em soja, c) Consumo e utilização de folhas e legumes de soja por larvas de *H. armigera*, d) Desempenho biológico de *H. armigera* em folhas e legumes de soja. Os capítulos têm

estrutura própria, semelhante à de artigos científicos, e são seguidos pelo item de considerações finais e, por fim, da conclusão geral.

2 REVISÃO DA LITERATURA

2.1 Efeito da composição das plantas nos insetos

Os mecanismos de defesa exibidos pelas plantas aos insetos incluem uma série de características morfológicas e um complexo de substâncias químicas que tendem a tornar a planta repelente, tóxica ou, de outro modo, inadequada para ser utilizada pelo inseto. As substâncias químicas presentes na planta são constituídas por dois grandes grupos: substâncias essenciais para as atividades metabólicas (nutrientes) e substâncias secundárias, utilizadas pelas plantas para defesa contra insetos (VENDRAMIM; CASTIGLIONI, 2000, p.118).

2.1.1 Composição bromatológica

Variações na composição química das plantas podem influenciar o comportamento e o desempenho biológico de insetos herbívoros, em função das características nutricionais e das suas defesas que, por sua vez, variam conforme os órgãos e o estágio de desenvolvimento das plantas.

As exigências nutricionais dos insetos apresentam variações principalmente entre seus estádios de desenvolvimento, com a necessidade de balanceamento de nutrientes, especialmente proteínas e carboidratos (PARRA; PANIZZI; HADDAD, 2009, p. 74). Apesar do balanceamento, o fator limitante para o desenvolvimento dos herbívoros é a qualidade da proteína presente na dieta, e não o carboidrato (MOREIRA, 2011, p. 42), mais importante no início do desenvolvimento (GASTON; REAVEY; VALLADARES, 1991). Quando o equilíbrio de proteínas e carboidratos não é alcançado nas fases jovens, esse pode resultar na falta de reservas para a fase adulta, influenciando na migração, na

dispersão e na oogênese (LEE; RAUBENHEIMER; SIMPSON, 2004; O'BRIEN; FOGEL; BOGGS, 2002).

As larvas têm a alimentação como sua principal atividade (BELLANDA; ZUCOLOTTI, 2009). Considerando o hábito generalista em busca por alimentos, os lepidópteros decidem do que vão se alimentar de acordo com a oferta e a adequação nutricional dos alimentos (BABIC et al., 2008). Essa decisão é fundamental e pode ter influência no seu crescimento, desenvolvimento e sucesso reprodutivo (BEDE; MCNEIL; TOBE, 2007).

A qualidade nutricional das plantas hospedeiras influencia a escolha dos insetos tanto na fase larval para alimentação como na adulta, para oviposição. Em Lepidoptera, a seleção das plantas é realizada pelos adultos, de acordo com a composição nutricional, as características físicas e dos aleloquímicos dos alimentos (BRUCE; WADHAMS; WOODCOCK, 2005; PARRA, PANIZZI; HADDAD, 2009, p. 74). Essa seleção é extremamente importante, pois as larvas recém-nascidas, geralmente, apresentam dificuldades de locomoção (BEDE; MCNEIL; TOBE, 2007).

O desequilíbrio de nutrientes causa redução da ingestão de alimentos, pois o crescimento ótimo depende principalmente da proporção de aminoácidos e minerais. Estudos utilizando dietas e plantas hospedeiras com variações de proteína e carboidratos demonstraram influência no desenvolvimento de larvas de *Agria affinis* (Diptera: Sarcophagidae) (NATION, 2015, p. 45), de *Spodoptera exigua* (Lepidoptera: Noctuidae) (BABIC et al., 2008; MERKX-JAQUES; DESPLAND; BEDE, 2008), de *Anticarsia gemmatalis* (Lepidoptera: Noctuidae) (PARRA, 2009, p. 117) e de larvas e adultos de *H. armigera* (AWMACK; LEATHER, 2002; WU; LI, 1992).

Larvas de *H. armigera* alimentadas com folhas e órgãos reprodutivos de espécies vegetais apresentaram variação quanto à sobrevivência, duração e consumo e no peso de pupas que originam (SUZANA, 2015, p. 82; SUZANA et al., 2015). Esses resultados, provavelmente, se devem à falta de qualidade nutricional e/ou a presença de compostos secundários e, o não atendimento às exigências nutricionais da espécie não permitiram

que completasse a fase larval. Esses dados corroboram os resultados obtidos para outros lepidópteros, como no caso em que foi verificado que folhas de milho (*Zea mays*) e trigo (*Triticum aestivum*) não são bons hospedeiros para *Spodoptera eridania* (Lepidoptera: Noctuidae) (PORTILLO; PITRE, 1991; TIBOLA, 2011, p. 87).

Além da capacidade de escolha do alimento, as lagartas geralmente possuem mecanismos bioquímicos para lidar com alimentos não adequados nutricionalmente (BEDE; MCNEIL; TOBE, 2007). Muitas vezes, a limitação de proteínas e carboidratos não está na deficiência nutricional do alimento, e sim devido a estratégias das larvas em interromperem a digestão desses nutrientes por meio de utilização de inibidores presentes no intestino médio (CHEN et al., 2005; KANG et al., 2006).

Tecidos vegetais novos apresentam maior concentração de compostos de defesa em comparação com tecidos velhos e, também, maior concentração de nitrogênio (MCCALL; FORDYCE, 2010) e menor concentração de fibra (MOREIRA et al., 2016). As partes mais jovens, por estarem em pleno crescimento, são locais de intensa produção de compostos, principalmente de síntese de proteína, o que resulta em fontes ricas de nutrientes (MOREIRA, 2011, p. 64).

Em brássicas, há maior concentração de proteína em folhas novas e decréscimo com o envelhecimento foliar (LAMBTON et al., 2003; MOREIRA et al., 2016). Isso se deve ao processo de senescência das plantas, quando ocorrem mudanças no metabolismo dos órgãos, entre as quais a degradação de proteína, devido à rápida remobilização de algumas formas de nitrogênio e à inibição da síntese de proteínas (HILL, 1980).

O teor de fibra nos alimentos, como hemicelulose, celulose e lignina, pode atuar como redutor de digestibilidade para insetos não xilófagos. Com essa redução há menor disponibilidade de nutrientes para insetos fitófagos, limitando a performance e o sucesso reprodutivo dos mesmos (MOREIRA et al., 2016).

Em brássicas, a redução na quantidade de proteína e o aumento na concentração de fibras, em função do envelhecimento foliar, reduziram a qualidade nutricional do

alimento e contribuíram para maior duração e consumo alimentar de larvas de *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae) (MOREIRA et al., 2016) podendo, conseqüentemente, levar à interferências na fecundidade dos adultos (AWMACK; LEATHER, 2002). A redução de proteína e o aumento de fibras também podem ser desfavoráveis aos insetos, em função da redução da palatabilidade, da digestibilidade e do valor nutricional do alimento ingerido, além da presença de compostos secundários e da sua alocação estar relacionada com o desenvolvimento das plantas (HANLEY et al., 2007).

O conteúdo de fibra em detergente ácido (FDA), que consiste na quantificação de celulose e lignina presentes no tecido foliar, é a celulose lignificada. Já a fibra em detergente neutro (FDN) consiste na quantificação da hemicelulose, celulose e lignina, ou seja, consiste na parede celular (BALL; HOVELAND; LACEFIELD, 1991, p. 130; VAN SOEST et al., 1991). Os valores de fibra em detergente neutro estão negativamente correlacionados com o consumo voluntário pelos animais, enquanto a fibra em detergente ácido é negativamente correlacionada à digestibilidade (BALL; HOVELAND; LACEFIELD, 1991, p. 130).

2.1.2 Composição secundária

Os metabólitos secundários são produzidos por diferentes tecidos das plantas, incluindo folhas, caules, raízes e sementes, em quantidades variáveis de um órgão para outro (HONG et al., 2004; PARVEZ et al., 2003; WESTON; DUKE, 2003). Os flavonoides são descritos como os principais metabólitos secundários da soja (HOFFMANN-CAMPO; HARBORNE; MCCAFFERY, 2001) e, dentre eles, a rutina pode influenciar negativamente a duração e a massa dos estádios de desenvolvimento dos insetos, além de causar mortalidade em condições extremas, quando ingeridos (ANSHUL et al., 2013; FUGI; LOURENÇÃO; PARRA, 2005; HOFFMANN-CAMPO; HARBORNE; MCCAFFERY, 2001; HOFFMANN-CAMPO et al., 2006; SAMUEL et al., 2014; SILVA, 2015, p. 53; SILVA et al., 2016).

Na soja, além da rutina podem ser encontrados os isoflavonoides daidizina, genistina, genisteína, naringenina, quercetina e daidzeína (PIUBELLI et al., 2003), que são os seus principais metabólitos secundários (HOFFMANN-CAMPO; HARBORNE; McCAFFERY, 2001) e os mais abundantes, estando envolvidos na resistência a pragas (HOFFMANN-CAMPO, 1995). Seus efeitos dependem da concentração, podendo atuar como atraentes, deterrentes, repelentes ou tóxicos a determinados insetos (HOFFMANN-CAMPO; HARBORNE; McCAFFERY, 2001).

Na soja, os isoflavonoides são encontrados em diferentes concentrações e variam em função do estágio fenológico da planta e até mesmo do tecido vegetal como folhas, raízes, sementes e caule (DHAUBHADEL et al., 2003). A acumulação em sementes de soja é crescente durante os estádios de sua maturação (DHAUBHADEL; GIJZEN; FARHANGKHOEE, 2007).

A daidzeína e a genistina são reportadas como formas constitutivas, porém a daidzeína entra como uma precursora na produção de fitoalexinas como as gliceolinas e coumestrol. Em soja, está relacionada à defesa das plantas a insetos, como inibidor do desempenho biológico dos herbívoros (ZHOU et al., 2011). As formas coumestrol e gliceolinas são reconhecidas por atuarem na defesa da planta contra lepidópteros e patógenos em diferentes tecidos da planta (HOFFMANN-CAMPO; HARBORNE; McCAFFERY, 2001).

Os flavonoides daidzina, rutina e quercetina são produzidos por plantas de soja como parte da composição química de defesa contra pragas (HOFFMANN-CAMPO et al., 2006; SALVADOR et al., 2010), e podem atuar sinergisticamente contra a herbivoria (MALARVANNAN et al., 2008). A daidzina é produzida principalmente nas cultivares resistentes a insetos independentemente de estresse biótico ou abiótico, e se trata de uma defesa natural da soja em relação a insetos (ZAVALA et al., 2015; ZHOU et al., 2011).

Além disso, as plantas produzem uma série de metabólitos secundários defensivos em resposta à herbivoria de insetos, infecções patogênicas e outros estresses (WAR et al., 2013). Esses compostos não interferem no desenvolvimento das plantas, mas interferem

na sua palatabilidade e no aproveitamento pelos insetos (BOERJAN; RALPH; BAUCHER, 2003).

Estudos com a mosca-branca (*Bemisia tabaci* – Hemiptera: Aleyrodidae) e as lagartas *A. gemmatilis* e *H. armigera*, mostram que a soja aumenta a concentração de isoflavonas glicosídicas (constitutivas), como as formas malonil e acetil, e/ou induz a produção de agliconas e de fitoalexinas (coumestrol e gliceolinas) sob o ataque destas pragas (DIAS et al., 2015; HOFFMANN-CAMPO; HARBORNE; McCAFFERY, 2001; HOFFMANN-CAMPO et al., 2006; PIUBELLI et al., 2005; VIEIRA et al., 2011).

Herbívoros alimentados com plantas com diferentes níveis de substâncias secundárias necessitam de adaptações, investindo em desintoxicação o que pode afetar o seu crescimento (RODA; BALDWIN, 2003). Além disso, de maneira geral a sensibilidade das lagartas aos compostos secundários reduz conforme o desenvolvimento larval avança (PIZZAMIGLIO-GUTIERREZ, 2009, p. 224).

A menor adequação de algumas cultivares de soja, como plantas hospedeiras de *H. armigera*, pode ser devida à presença de fitoquímicos secundários ou agentes antibióticos e antixenóticos como as isoflavonas (RIBEIRO et al., 2007) ou, ainda, à ausência de nutrientes primários essenciais para o crescimento e desenvolvimento dessa praga (NASERI; GATEHOUSE, 2010). Por outro lado, o sucesso da colonização desta larva na soja em condições naturais, pode também ser resultado de sua constante locomoção à procura de tecidos mais nutritivos ou menos protegidos quimicamente, como já demonstrado em outras plantas hospedeiras (PERKINS et al., 2013).

Com base em 57 espécies de insetos fitófagos comprovou-se que as características nutricionais das plantas reduziram o desempenho biológico dos herbívoros, o crescimento e a sobrevivência, com menor influência de compostos secundários na defesa das plantas e no desempenho dos herbívoros (WETZEL et al., 2016). Esse estudo verificou que as variações de nutrientes nas plantas contribuem para a eliminação de populações de herbívoros e que a heterogeneidade de nutrientes nas culturas agrícolas pode contribuir para o controle sustentável de insetos pragas.

2.2 Preferência alimentar dos insetos

Mecanismos comportamentais permitem aos herbívoros escolher o local onde depositar os ovos ou a progênie, escolhendo por plantas que ofereçam as melhores condições para o desenvolvimento da futura geração (KARBAN; AGRAWAL, 2002; PIZZAMIGLIO-GUTIERREZ, 2009, p. 225). Folhas, raízes e órgãos reprodutivos das plantas apresentam variações morfológicas, como pelos, tricomas, espinhos, camada cerosa das folhas, tecidos rígidos e essas características evoluíram como meio de defesa contra insetos e outros herbívoros. Além dessas, o hábito gregário de alimentação de muitas espécies pode trazer vantagens para o inseto superar as defesas das plantas, contribuindo na defesa contra predadores e parasitoides (PIZZAMIGLIO-GUTIERREZ, 2009, p. 231).

O sucesso da colonização de herbívoros, como por exemplo *H. armigera* em condições naturais, pode ser resultado de sua constante locomoção à procura de tecidos mais nutritivos ou menos defendidos quimicamente, como já demonstrado em algumas plantas hospedeiras (PERKINS et al., 2013). Larvas de *H. armigera* demonstram ter preferência por atacar as folhas da soja, mas podem consumir e se desenvolver em outros órgãos como legumes (ÁVILA; VIVAN; TOMQUELSKI, 2013).

Larvas de *Helicoverpa zea* (Lepidoptera: Noctuidae) evitam consumir plantas com gossipol, substância que promove resistência da planta de algodão (*Gossypium hirsutum*) aos insetos, da mesma forma que ocorre com larvas de *Heliothis virescens* (Lepidoptera: Noctuidae) (PARROT; JENKINS; McCARTY Jr., 1983; WAISS Jr. et al., 1981), embora se tornem menos seletivas a essa substância 48 a 72 horas após a troca de ínstar. *H. armigera* demonstrou ser capaz de se desintoxicar e lidar com o estresse induzido por diferentes doses de gossipol (CELORIO-MANCERA et al., 2011).

Spodoptera exempta (Lepidoptera: Noctuidae) demonstra seletividade na alimentação, atribuída a um mecanismo no acúmulo de reservas. Consome alimentos com alta densidade energética na fase larval e, na fase adulta, adquire a energia exclusivamente de néctar (O'BRIEN; FOGEL; BOGGS, 2002).

Embora existam muitas exceções, as larvas tendem a sobreviver melhor em espécies vegetais preferidas pelos adultos os quais tendem a colocar mais ovos em espécies de plantas que permitam a sobrevivência e o melhor desempenho da prole (GRIPENBERG et al., 2010). Observações indicam que larvas *H. armigera* também selecionam órgãos de soja para se alimentar (FITT, 1989; REED, 1965; WANG; LI, 1984).

Abrigo, nutrição e atração por partes de plantas são as principais influências na variação de alimentação de larvas de *H. armigera*. A espécie é conhecida por ter melhor desempenho em algumas partes que em outras (HMIMINA, 1988; SISON e SHANOWER, 1994). As mudanças nas exigências nutricionais durante o desenvolvimento do inseto, normalmente, se refletem no consumo, além do comportamento alimentar (BARTON, 1995, p. 330).

A idade das plantas hospedeiras, como ervilha (*Pisum sativum*) e feijão (*Phaseolus vulgaris*), afeta o tempo que as larvas de primeiros ínstar de *H. armigera* permanecem nos órgãos das plantas (JOHNSON; ZALUCKI, 2005). Nos dois casos, as larvas ficam a maior parte do tempo no topo de plantas maduras, enquanto que em plântulas se movimentavam com mais frequência. Inicialmente, a maioria delas se movia em direção ao topo, o que sugere que o movimento não foi aleatório. Esse fato também sugere uma possível busca por partes mais atrativas, evitando nutrição inadequada de plantas e/ou detecção de compostos secundários (WALDBAUER; COHEN; FRIEDMAN, 1984) ou falta de compostos voláteis (HARRIS et al., 1999).

2.3 Consumo e utilização do alimento em *H. armigera* e outras lagartas

Para os insetos, muitos aspectos biológicos, incluindo o comportamento, a fisiologia e a ecologia, estão de uma ou outra maneira inseridos dentro de um determinado contexto alimentar (PANIZZI; PARRA, 2009, p. 23).

A nutrição qualitativa trata exclusivamente dos nutrientes exigidos sob o ponto de vista químico. Estudos mostram que o consumo e a utilização de alimento constituem a

condição básica para a sobrevivência, o crescimento, o tempo de desenvolvimento, o peso do corpo e a reprodução dos insetos. Assim, a quantidade e a qualidade do alimento consumido na fase larval afetam atributos da fase jovem, bem como influenciam a fecundidade, a longevidade, a movimentação e a capacidade de competição de adultos (PARRA, 2009, p. 110).

A nutrição quantitativa (SCRIBER; SLANSKY Jr., 1981) ou dietética (BECK, 1972) considera que para insetos não são importantes somente o atendimento das exigências nutricionais básicas, mas também a proporção (quantidade) de alimento ingerido, digerido, assimilado e convertido em tecidos de crescimento (PARRA, 2009, p. 112).

Determinados fatores podem ocasionar diminuição de digestibilidade, fazendo com que o alimento seja consumido em grandes quantidades, porém com uma baixa taxa de crescimento. Além disso, o inseto apresenta, muitas vezes, capacidade de compensar o baixo consumo, por meio de maior utilização do alimento. A qualidade do alimento depende de atributos físicos (dureza, pilosidade da superfície, forma) os quais influenciam a capacidade de o inseto consumir e digerir o alimento, além de aleloquímicos e componentes nutricionais (PARRA, 2009, p. 128).

Os insetos podem compensar a baixa qualidade nutricional consumindo mais alimento (CRÓCOMO; PARRA, 1985; SIMPSON; ABISGOLD, 1985) ou alterando a eficiência de sua utilização. Alguns autores verificaram que a tendência de aumentar o consumo pela baixa qualidade do alimento pode levar à ingestão de doses maiores de aleloquímicos (SLANSKY Jr.; WHEELER, 1992). A lagarta *A. gemmatalis* alimentada com dietas mais pobres, tende a aumentar o consumo e, se a dieta possuir aleloquímicos como cafeína, haverá alteração na utilização do alimento, no crescimento e na sobrevivência (PARRA, 2009, p. 154).

O conhecimento dos índices nutricionais, de consumo e utilização do alimento, leva a uma melhor compreensão do comportamento e da fisiologia dos insetos, em

resposta a determinadas plantas hospedeiras, o que pode ser aceito também para diferentes órgãos de uma mesma espécie vegetal.

Nos ínstaes iniciais, lagartas tendem a apresentar taxas de crescimento maiores e digerir melhor os alimentos, mas convertem o alimento digerido menos eficientemente (BELLANDA; ZUCOLOTO, 2009). Os ínstaes iniciais geralmente são mais seletivos na alimentação em comparados com os finais (DIX, 1996); apresentam taxa de crescimento relativo, taxa de consumo do alimento, taxa metabólica e eficiência de assimilação maiores do que os ínstaes finais (SCRIBER; SLANSKY Jr., 1981).

A menor adequação do alimento ao crescimento e ao desenvolvimento do inseto, podem estar ligadas à presença de fitoquímicos secundários ou à ausência de nutrientes primários necessários para o crescimento (HEMATI et al., 2012), refletindo na maior ou menor aptidão de plantas ou órgãos dessas.

A lagarta *H. armigera* tem mecanismos de regulação de enzimas altamente desenvolvidos, favorecendo a sobrevivência e o sucesso como praga em tantas plantas hospedeiras (BABIC et al., 2008; CHOUGULE et al., 2005; KOTKAR et al., 2009; PATANKAR, 2001; WANG et al., 2015). Plantas de soja também “usam” proteínas inibidoras de protease como defesa contra lepidópteros, porém, as lagartas *H. armigera* remodelam seu arsenal digestivo em resposta à ingestão destas proteínas, aumentando a expressão de proteases insensíveis aos inibidores e minimizando o efeito destas defesas (KUWAR et al., 2015). A plasticidade de níveis de expressão de suas enzimas digestivas podem explicar o quanto o consumo e a utilização do alimento influenciam na dinâmica populacional da praga.

A correlação entre os níveis de enzimas digestivas de *H. armigera* e a composição nutricional dos diferentes hospedeiros reflete a natureza adaptativa dessa praga, além da regulação das enzimas em função dos estádios de desenvolvimento da larva (HEMATI et al., 2012; KOTKAR et al., 2009). Ocorrem diferenças no padrão de expressão de proteinase intestinal, quando larvas de *H. armigera* foram alimentadas em várias plantas

hospedeiras e não-hospedeiras, demonstram flexibilidade de adaptação da espécie (BABIC et al., 2008; CHOUGULE et al., 2005).

Estudos comparando os índices de eficiência do alimento ingerido (ECI) e digerido (ECD) em diferentes plantas hospedeiras, mostram que na maioria dos alimentos avaliados, há aumento dos índices do 3º para o 4º instar de *H. armigera* e, em seguida, redução do 4º para o 5º (último) instar (HEMATI et al. 2012). A redução de consumo e das enzimas no último instar, indica que a digestão dos alimentos é voltada nesse momento para acumular energia visando a metamorfose para fase adulta (PATANKAR et al., 2001). De fato, há tendência geral de aumento em ECD do início ao final dos estádios (SLANSKY Jr.; SCRIBER, 1987). As alterações fisiológicas entre larvas no penúltimo e último instar, criadas em diferentes plantas hospedeiras, podem ser parcialmente responsáveis pelas diferenças e reduções de ECI e ECD (NATION, 2015).

2.4 Efeito do alimento na biologia de *H. armigera*

O ciclo de vida de *H. armigera* dura, em média, entre 30 e 60 dias, de ovo até a emergência do adulto, variando com a qualidade nutricional do alimento e fatores ambientais (GUEDES et al., 2013). O período de incubação dos ovos em diferentes cultivares de soja, tomate (*Solanum lycopersicum*) e ervilha é de 3,0 dias (BORAH; DUTTA, 2002; JALLOW; MATSUMURA, 2001; NASERI et al., 2009a) e em grão-de-bico (*Cicer arietinum*) é de 3,4 dias (ALI; CHOUDHURY, 2009).

Em diferentes cultivares de soja o período larval de *H. armigera* varia de 17,3 a 26,2 dias, variação essa que pode ser atribuída a diferenças nutricionais e/ou de compostos secundários entre os genótipos (NASERI et al., 2009a). Outros autores confirmam essa variação, com duração de 23 dias em soja (DHANDAPANI; BALASUBRAMANIAN, 1980) 20,7 dias em ervilha (BORAH; DUTTA, 2002) e 19 dias em grão-de-bico (ALI; CHOUDHURY, 2009). A duração da fase de pupa não é influenciada por diferentes cultivares, com duração média de 12 dias (NASERI et al., 2009a). Em tomate é de 13,5 dias (JALLOW; MATSUMURA, 2001), 14,3 dias em ervilha (BORAH; DUTTA, 2002) e 13,5 em grão-de-bico (ALI; CHOUDHURY, 2009). A duração da fase larval, pupal e o

ciclo total de *H. armigera* é maior quando as larvas são alimentadas com tomate e menor em grão-de-bico, comparada com feijão (RAZMJOU; NASERI, 2014).

As mariposas têm capacidade de ovipositar 1000 a 1500 ovos; a postura é feita de forma isolada ou em pequenos grupos de dois a três ovos, preferencialmente na face adaxial da folha, sobre talos, flores, frutos e brotações apicais com superfícies pubescentes (MENSAH, 1996). Em grãos-de-bico, a capacidade de postura é de 413 ovos/fêmea (ALI; CHOUDHURY, 2009); em diferentes cultivares de soja há uma variação de 177,1 a 582,7 ovos/ fêmeas (NASERI et al., 2009a) e em pimenta é de 562,5 ovos/fêmea (LIU et al., 2004). A longevidade das fêmeas é de 11,7 dias e dos machos é de 9,2 dias (ALI; CHOUDHUROY, 2009). A longevidade de adulto de larvas alimentadas com diferentes cultivares de soja é 10,9 dias para machos e de 9,6 para fêmeas (NASERI et al, 2009a). O período de oviposição é de aproximadamente 5,3 dias em cultivares de soja (NASERI et al., 2009a; 2011) e de 5,8 dias em grão-de-bico (ALI; CHOUDHURY, 2009). A duração do ciclo completo (ovo a adulto) é de 45,8 dias em grão-de-bico (ALI; CHOUDHURY, 2009).

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. O alimento natural, que no caso dos herbívoros são os vegetais, se apresenta nas mais diversas formas e possui qualidade nutricional variável. Além da variação na qualidade, o alimento natural apresenta sazonalidade, o que torna ainda mais desafiante. Há variações quanto à qualidade do alimento natural, e também ocorre a presença de aleloquímicos ou produtos do metabolismo secundário, que podem ser tóxicos aos insetos (PANIZZI; PARRA, 2009, p. 23).

A duração da fase larval mostra se uma planta é adequada ou não para a alimentação do inseto. Larvas de lepidópteros abastecidas com alimentos altamente nutritivos apresentam taxas de crescimento maiores e desenvolvimento mais rápido em comparação com larvas supridas com alimentos de baixa qualidade (HWANG; LIU;

SHEN, 2008). O tempo para completar uma geração é determinado pela duração da fase larval, acrescido do tempo necessário para que as mariposas entrem em atividade reprodutiva (cópula e oviposição) (SALVADORI; SUZANA, 2014).

A maior ou menor adequação de uma planta como hospedeiro pode estar relacionada ao seu conteúdo de nutrientes e de substâncias secundárias e à capacidade de digestão e assimilação dos mesmos pelo inseto (NAMIN et al., 2014; NASERI et al., 2010), influenciando a dinâmica populacional de *H. armigera* (RUAN; WU, 2001). Plantas de feijão são hospedeiras mais adequadas ao desenvolvimento de *H. armigera* em comparação a híbridos de milho (ARGHAND et al., 2011; NAMIN et al., 2014).

Larvas de *H. armigera* sobrevivem com sucesso em plantas de algodão, milho, tomate, pimenta (*Capsicum* sp.), tabaco (*Nicotiana tabacum*) e feijão, mas a mortalidade é alta em pimenta e tomate (LIU et al., 2004). Os mesmos autores verificaram que o tempo para o desenvolvimento das larvas criadas nessas plantas hospedeiras foi de 29,69, 26,60, 35,07, 33,81, 32,91 e 27,96 dias, respectivamente.

Quando larvas de *H. armigera* são alimentadas exclusivamente com folhas ou legumes de soja, esses foram considerados alimentos adequados para o seu desempenho biológico, mas inferiores quando comparados a outras espécies vegetais (canola, *Brassica napus*; nabo-forrageiro, *Raphanus sativus*) e dieta artificial (SUZANA, 2015, p. 82). Isso sugere que, provavelmente, *H. armigera* necessita consumir de forma simultânea ou alternada partes vegetativas e reprodutivas dos hospedeiros. Larvas de *H. virescens* necessitam se alimentar de partes vegetativas antes de migrar para os legumes de soja para então completar o seu desenvolvimento (BORTOLOTTI et al., 2014).

Variações no desempenho reprodutivo de *H. armigera* em diferentes cultivares de soja podem ser explicadas em função da qualidade nutricional, com diferenças ou até ausência de nutrientes essenciais exigidos pela praga, além de variações do perfil de compostos secundários com presença de fitoquímicos que podem atuar como antibióticos e/ou antixenóticos (NASERI et al., 2009b, 2011). Alguns trabalhos relatam que há variações nutricionais entre folhas de cultivares de uma mesma planta hospedeira e entre

as partes/órgãos da mesma planta, para larvas de alguns insetos (KASHYAP; VERMA, 1987; SISON; SHANOWER, 1994).

Larvas de *H. armigera* alimentadas com folhas de espécies vegetais apresentam variação quanto a sobrevivência, duração e consumo. Não se desenvolvem adequadamente quando alimentadas com folhas de buva (*Conyza* spp.) e de espécies de gramíneas, como azevém (*Lolium multiflorum*), aveia (*Avena strigosa*), milho e trigo (SUZANA, 2015, p. 82). Em órgãos reprodutivos de azevém o desempenho biológico não foi adequado (SUZANA, 2015, p. 82; SUZANA et al., 2015) o que, provavelmente, se deve à falta de qualidade nutricional e/ou a presença de compostos secundários, que não permitem que se complete a fase larval. Esses dados corroboram os obtidos para outros lepidópteros, como no caso em que folhas de milho e trigo não foram bons hospedeiros para *S. eridania* (PORTILLO et al., 1991; TIBOLA, 2011, p. 87).

Variações nutricionais entre plantas hospedeiras podem alterar as taxas de desenvolvimento de larvas de *H. armigera* e, conseqüentemente, influenciar a dinâmica populacional da praga (RUAN; WU, 2001). O crescimento e o desenvolvimento das larvas é influenciado principalmente pelo teor de proteína presente nas plantas hospedeiras (SOGBESAN; UGWUMBA, 2008).

Espécies de plantas diferem muito na aptidão como hospedeiras quando se considera atributos como sobrevivência, desenvolvimento e reprodução (LIU et al., 2004). Os parâmetros reprodutivos de *H. armigera* foram afetados por diferentes cultivares de soja (NASERI et al., 2011). A maior velocidade de desenvolvimento e a maior taxa de reprodução dos insetos indicam a adequação nutricional da planta hospedeira (LENTEREN; NOLDUS, 1990).

3 CAPÍTULO I

Composição bromatológica e secundária de folhas e legumes de soja

3.1 Resumo

A composição química das plantas pode influenciar o comportamento e o desempenho biológico de insetos herbívoros, devido às características nutricionais e suas defesas. Um melhor conhecimento da composição de órgãos das plantas de soja é importante para correlacionar com estudos sobre a influência destes como alimento no comportamento e na biologia de insetos-praga. O estudo foi desenvolvido com o objetivo de avaliar a composição bromatológica e de metabólitos secundários de órgãos da soja. Avaliou-se folhas em expansão, folhas novas, folhas velhas, legumes bem desenvolvidos, com grãos em início de desenvolvimento e legumes bem desenvolvidos com grãos completamente desenvolvidos. Verificou-se que a concentração de fibras é maior nos órgãos mais desenvolvidos. A concentração de proteína é maior em folhas no início do desenvolvimento (em expansão) e em legumes com grãos completamente desenvolvidos. A composição bromatológica e secundária varia com os órgãos da planta de soja. Entre os metabólitos secundários, ácido clorogênico, p-cumárico e ferúlico, e as isoflavonas nas formas agliconas gliciteína e genistina foram encontrados apenas em folhas. As isoflavonas nas formas glicosídica daidzina, glicitina e genistina e nas formas malonis mal- daidzina, mal-glicitina e mal-genistina apresentaram variações de concentração entre os órgãos vegetativos e reprodutivos.

Palavras-chave: 1. *Glycine max*. 2. Herbivoria. 3. Defesa natural.

3.2 Introdução

A performance e a dinâmica populacional de insetos herbívoros dependem dos atributos nutricionais e defensivos de seus hospedeiros (WETZEL et al., 2016). Variações na composição química das plantas podem influenciar no comportamento e no desempenho biológico de insetos herbívoros, devido as características nutricionais e das suas defesas que, por sua vez, variam em função dos órgãos e estágio de desenvolvimento das plantas. Em geral, tecidos vegetais jovens apresentam maior concentração de compostos nitrogenados e de defesa (McCALL; FORDYCE, 2010) e menor concentração de fibras (MOREIRA et al., 2016) em comparação a tecidos velhos.

Insetos nas fases jovens precisam de nutrientes para crescimento, além de haver necessidade de armazenar energia para as fases de pupa e adulta (BEDE; MCNEIL; TOBE, 2007). Quando o equilíbrio de proteínas e carboidratos não é alcançado nas fases jovens, pode ocorrer falta de reservas para a fase adulta, influenciando na migração ou dispersão e na oogênese (LEE; RAUBENHEIMER; SIMPSON, 2004). Apesar da importância do balanceamento, o fator limitante para o desenvolvimento dos herbívoros é a qualidade da proteína presente na dieta, e não do carboidrato (MOREIRA, 2011).

Além da composição química primária (nutrientes), os metabólitos secundários das plantas têm papel importante na seleção hospedeira pelos insetos. Os metabólitos secundários regulam as relações entre os organismos e são definidos como substâncias não nutritivas produzidas por uma espécie e que afetam o crescimento, sanidade, comportamento e biologia da população de outra espécie (VENDRAMIM; CASTIGLIONI, 2000).

O desempenho biológico dos insetos é influenciado negativamente ao consumirem plantas resistentes a insetos, com flavonoides (ANSHUL et al., 2013; SAMUEL et al., 2014). Plantas de soja (*Glycine max*) produzem esses metabólitos secundários como parte do arsenal químico contra insetos pragas (ANSHUL et al., 2013; HOFFMANN-CAMPO et al., 2006; SALVADOR et al., 2010).

Larvas possuem a capacidade limitada de escolha do alimento a curtas distâncias e muitas vezes o alimento consumido apresenta variações na qualidade nutricional. Essas variações podem ser tanto entre plantas, como entre os diferentes órgãos de uma mesma planta. De maneira geral, folhas velhas são ricas em carboidratos e têm reduzido teor de proteínas; já as folhas novas e órgãos reprodutivos são ricos em proteínas (AWMACK; LEATHER, 2002; MATTSON, 1980; PARRA, 2009; ROULSTON, 2000).

Os flavonoides, incluindo-se as isoflavonas, são os principais metabólitos secundários da soja (HOFFMANN-CAMPO; HARBONE; MCAFFERY, 2001; VEITCH, 2007). São os mais abundantes e têm importante papel na resistência da soja às pragas (HOFFMANN-CAMPO, 1995). São encontradas em diferentes concentrações e

variam com o estágio fenológico da planta e, até mesmo, do tecido ou órgão vegetal (DHAUBHADEL et al., 2003).

Com base em 57 espécies de insetos fitófagos comprovou-se que as características nutricionais das plantas afetam mais drasticamente o desempenho biológico dos herbívoros, o crescimento e a sobrevivência em comparação com o efeito dos compostos secundários de defesa (WETZEL et al., 2016). Esse estudo mostrou que as variações de nutrientes nas plantas contribuem para a eliminação de populações de herbívoros e que a heterogeneidade de nutrientes nas culturas agrícolas pode contribuir para o controle sustentável de insetos-pragas.

Um melhor conhecimento da composição de órgãos das plantas de soja é importante para correlacionar com estudos sobre a influência desses como alimento no comportamento e na biologia de insetos-praga. Este estudo objetivou avaliar a composição bromatológica e a composição secundária de órgãos da soja.

3.3 Material e Métodos

As análises bromatológicas da soja foram realizadas no Laboratório de Físico-Química do Centro de Pesquisas em Alimentação (CEPA), no Laboratório de Microbiologia e Imunologia Avançada, da Faculdade de Engenharia de Alimentos, e no Laboratório de Biotecnologia Vegetal da Universidade de Passo Fundo (UPF). A determinação de presença e concentração de metabólitos secundários foi realizada no Laboratório de Ecologia Química, da Embrapa Soja, Londrina, PR. Para a obtenção dos tecidos vegetais para as análises, foram utilizadas plantas de soja cultivadas em vasos (8 litros), em casa de vegetação, nas quais foram coletados os órgãos vegetativos e reprodutivos. Utilizou-se a cultivar de soja BMX Ativa RR, de hábito de crescimento determinado.

Como referência para caracterização complementar dos estádios usou-se a escala de Hanway e Thompson (1985). Os órgãos avaliados foram: a) Folhas em expansão, com folíolos de 1,8 cm de comprimento em processo de abertura (FE); b) Folhas novas, recém

expandidas, com folíolos de 6,9 cm de comprimento e 5,4 cm de largura, completamente abertos a 3-5 dias, de coloração verde clara (FN); c) Folhas velhas, totalmente expandidas, com folíolos de 10,4 cm de comprimento e 7,7 cm de largura, completamente abertos a 15-20 dias, de coloração verde escura (FV); d) Legumes bem desenvolvidos, com 4,4 cm de comprimento e grãos em início de desenvolvimento (LIG); e e) Legumes bem desenvolvidos, com 5,5 cm de comprimento e grãos completamente desenvolvidos (LGD).

Utilizou-se o delineamento inteiramente casualizado com cinco tratamentos, órgãos da soja (descritos no parágrafo anterior), com quatro repetições para as determinações bromatológicas e dez repetições para as avaliações de compostos secundários. As amostras foram analisadas em triplicatas.

Para determinação da composição bromatológica, as amostras vegetais (órgão da soja) foram coletadas, secas em estufa com ventilação forçada a 60 °C, por 48 horas, trituradas (moinho tipo Willey) e analisadas pelo método de reflectância no infravermelho proximal – (NIRs) (MARTEN et al., 1985), utilizando uma curva de calibração para soja proveniente de resultados de análise de bancada. Por esse método, foram avaliados os teores de fibra insolúvel em detergente neutro (FDN), fibra insolúvel em detergente ácido (FDA), nutrientes digestíveis totais (NDT) e digestibilidade da matéria seca (DMS).

Paralelamente, foram realizadas análises de proteína dos órgãos pelo método de Bradford (BRADFORD, 1976). Para tanto, as amostras foram congeladas em nitrogênio líquido e armazenadas em *ultrafreezer* (-80 °C), imediatamente após a coleta. Dessas amostras, utilizou-se 200 mg de massa fresca macerados em nitrogênio líquido; depois, adicionou-se 1,5 ml do tampão de extração fosfato de potássio 100 mM (pH 7,0) EDTA 1 mM e 1 mM de ácido ascórbico e macerou-se novamente. As amostras foram recolhidas em microtubos (*Eppendorff*), centrifugadas (10.000 rpm, por 25 minutos a 4 °C) e o sobrenadante foi analisado em espectrofotometria a 594 nm, com equipamento *Multiskan*, usando como base a curva padrão BSA (albumina de soro bovina).

Para as determinações de compostos secundários as amostras foram coletadas e imediatamente congeladas em nitrogênio líquido, armazenadas em *ultrafreezer* (-80 °C) e liofilizadas (LS 6000) para transporte até o laboratório, onde foram realizadas extrações e análise de ácidos fenólicos, flavonoides e isoflavonoides. Para extração, as amostras foram moídas em nitrogênio líquido, pesadas (90 mg) e submetidas à extração com etanol 80% (3 ml MeOH 80%), agitadas em *vortex* e levadas ao banho de ultrassom por 20 minutos. Na sequência, foram novamente agitadas, centrifugadas a 5500 rpm a 4 °C por 20 minutos e filtradas em membrana Millipore® 0,45 µm. O sobrenadante foi transferido para um frasco de vidro e o volume reduzido sob condição de vácuo (*overnight*) e, no dia posterior, secado em fluxo contínuo de nitrogênio gasoso. Em seguida, as amostras foram ressolubilizadas em metanol 40% (1ml MeOH:H₂O; 40:60; V/V), agitadas, colocadas 5 minutos em banho ultrassônico, agitadas novamente e em seguida deixadas em repouso em congelador a -20 °C, durante 24 horas. As amostras foram filtradas em membrana Millipore® 0,22 µm e injetadas para análise em HPLC (High Performance Liquid Chromatography) (Shimadzu Corporation, modelo Prominence, Kyoto, Japão).

Os extratos metanólicos das amostras foram analisados através de HPLC em coluna C18 de fase reversa, 250 mm 4,6 mm id, tamanho de partícula 5 mm. Aliquotas de 20 µL foram injetadas automaticamente no equipamento (GRAÇA et al., 2016).

Foram realizadas análises do grupo dos ácidos fenólicos, flavonoides e isoflavonas. Foram determinadas as concentrações de ácidos fenólico clorogênico, vanílico, cafeico, p-cumárico e ferúlico, de flavonoides (rutina) e de isoflavonas na forma agliconas (daidzeína, gliciteína e genisteína), assim como das formas glicosídicas (daidzina, glicitina, genistina), malonil glicosídica (malonil daidzina, malonil glicitina, malonil genistina) e acetil glicosídica (acetil-genistina acetil-daidzina e acetil-glicitina), e de quercetina. Os metabólitos foram identificados por meio da comparação do espectro e tempo de retenção das amostras com o espectro e tempo de retenção de padrões comerciais analíticos.

Os dados foram submetidos à análise de variância e as médias comparadas pelo teste de Tukey -HSD ($p < 0,05$).

3.4 Resultados e Discussão

A análise da composição bromatológica de órgãos da soja mostrou decréscimo na qualidade nutricional com o desenvolvimento das plantas. O conteúdo de fibra em detergente neutro e de fibra em detergente ácido, que são as quantificações de celulose, hemicelulose e lignina, aumentou com a maturidade fisiológica (Tabela 1). Os valores foram maiores tanto em legume em início desenvolvimento do grão, como em legumes com grãos completamente desenvolvidos. Os valores inferiores verificados nos órgãos vegetativos, possivelmente, proporcionam a insetos mastigadores maior aproveitamento desses alimentos (Capítulo 3).

Os nutrientes digestíveis totais e a digestibilidade da matéria seca, que determinam a qualidade do alimento em função de seu aproveitamento pelos insetos e a proporção de nutrientes consumidos que estão disponíveis para absorção no organismo, foram superiores em folhas velhas (Tabela 1).

A concentração de proteína foi superior nas folhas em expansão e nos legumes com grãos completamente desenvolvidos em relação às folhas novas, folhas velhas e legumes em início desenvolvimento do grão. Esse resultado está coerente pois os grãos da soja apresentam maior teor de proteína, em média 40%, em comparação às demais estruturas da soja (VIEIRA; CABRAL; PAULA, 1999). As partes mais jovens da planta (folhas em expansão), por estarem em pleno desenvolvimento, são locais de intenso metabolismo, principalmente síntese de proteína, resultando em rica fonte de alimento (MOREIRA, 2011). Possivelmente, por isso, são escolhidas para consumo pelos herbívoros (Capítulo 2).

Tabela 1 - Composição bromatológica de órgãos da soja (cv. BMX Ativa RR). Passo Fundo - RS, 2017

Órgãos da soja	FDN (%)	FDA (%)	NDT (%)	DMS (%)	PR ($\mu\text{g}/\text{ul}$)
Folhas em expansão	44,78 \pm 1,44 b	18,75 \pm 0,33 b	68,20 \pm 0,15 b	77,61 \pm 0,20 c	1,27 \pm 0,05 a
Folhas novas	38,99 \pm 0,94 bc	17,39 \pm 0,28 b	68,52 \pm 0,12 b	78,97 \pm 0,16 b	1,06 \pm 0,06 b
Folhas velhas	37,06 \pm 1,29 c	13,54 \pm 0,40 c	75,00 \pm 0,20 a	80,87 \pm 0,23 a	0,93 \pm 0,02 b
Legumes em início desenvolvimento dos grãos	50,03 \pm 1,56 a	25,30 \pm 0,50 a	54,06 \pm 0,18 c	74,76 \pm 0,28 d	1,06 \pm 0,07 b
Legumes com grãos completamente desenvolvidos	53,73 \pm 0,99 a	24,16 \pm 0,82 a	52,32 \pm 0,27 d	75,98 \pm 0,44 e	1,38 \pm 0,03 a
C.V. (%)	5,66	5,08	0,32	0,72	4,17

Fonte: dados do autor

Nota: médias seguidas da mesma letra, na linha, não diferem pelo teste de Tukey- HSD ($p < 0,05$). Fibra insolúvel em detergente neutro (FDN), fibra insolúvel em detergente ácido (FDA), nutrientes digestíveis totais (NDT), digestibilidade da matéria seca (DMS) e proteína (PR).

Entre os órgãos vegetativos observou-se maior concentração de proteína nas folhas em expansão do que nas folhas expandidas. O decréscimo de proteína com o envelhecimento foliar foi verificado em folhas de brássicas (LAMBTON et al., 2003; MOREIRA et al., 2016). Com o processo de senescência das plantas, ocorrem mudanças no seu metabolismo, como a degradação da proteína, devido à rápida remobilização de algumas formas de nitrogênio e à inibição da síntese de proteína (HILL, 1980). Com isso, insetos que consomem folhas de soja em fase de envelhecimento tem menor disponibilidade de nutrientes essenciais para o seu desenvolvimento e maior disponibilidade de tecidos ricos em fibras. Como consequência, terão baixo aproveitamento do alimento e prejuízo ao desenvolvimento.

Os altos teores de hemicelulose, celulose e lignina podem atuar como redutores de digestibilidade para insetos não xilófagos, afetando negativamente o seu desempenho. A disponibilidade de nutrientes para insetos fitófagos é um dos principais limitantes à sua performance e sucesso reprodutivo (MOREIRA et al., 2016). Os altos teores desses compostos nos legumes possivelmente é um fator limitante para o seu uso e aproveitamento pelos insetos, mesmo com alta concentração de proteína (Capítulo 3).

Em brássicas, a redução na quantidade de proteína e o aumento na concentração de fibras, em função do envelhecimento foliar, reduziram a qualidade nutricional do alimento, e contribuíram para o prolongamento do ciclo e o maior consumo de larvas de *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae) (MOREIRA et al., 2016). Essas alterações podem levar a interferências negativas na fecundidade dos adultos (AWMACK; LEATHER, 2002). A redução de proteína e o aumento de fibras também podem ser desfavoráveis aos insetos, devido à redução da palatabilidade, da digestibilidade e do valor nutricional no alimento ingerido, e à alocação dessas estar relacionada com o desenvolvimento das plantas (HANLEY et al., 2007). Além dos compostos nutricionais essenciais ao desenvolvimento dos insetos, os compostos secundários podem impactar na sua performance ou na escolha da planta hospedeira mais adequada.

Nas análises cromatográficas de composto secundários em extratos dos órgãos de soja, observou-se a presença de diversos ácidos fenólicos, como o clorogênico, o vanílico, o caféico, o p-cumárico e o ferúlico, e dos isoflavonoides daidzeína, gliciteína e genisteína e suas formas conjugadas (Figuras 1, 2, 3, 4).

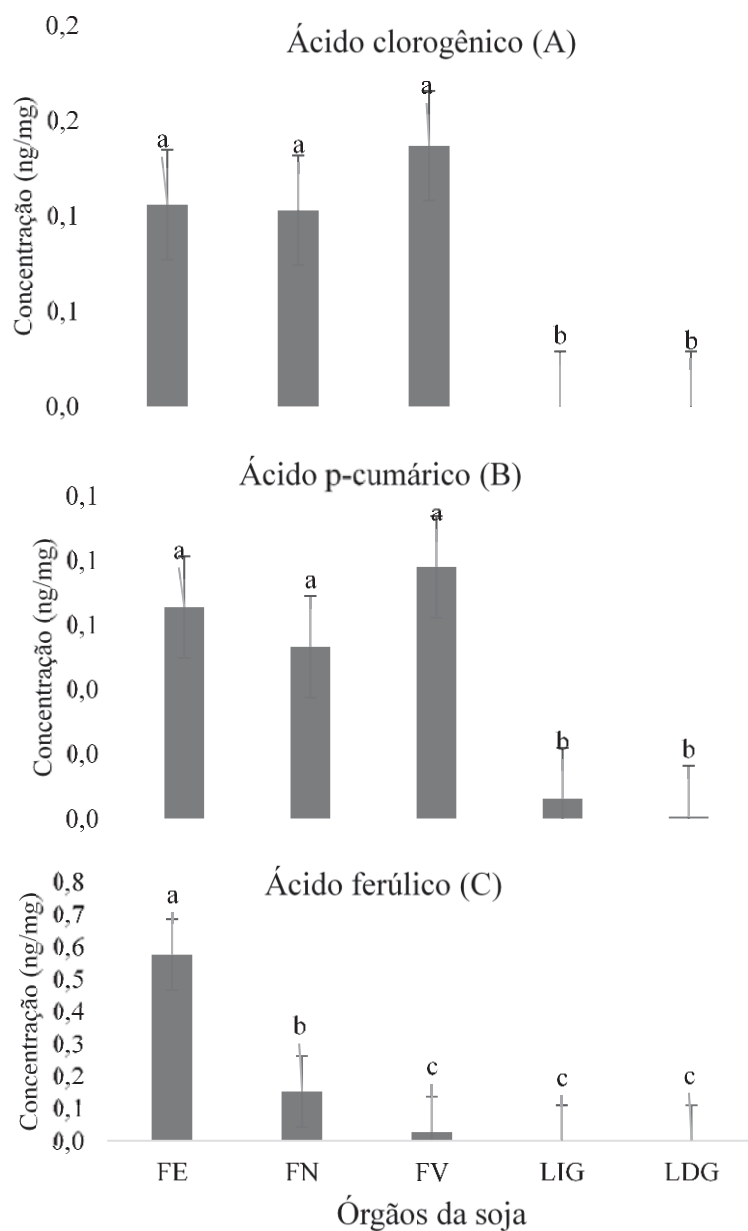
Os ácidos clorogênico, p-cumárico e ferúlico foram identificados apenas nos órgãos vegetativos (Figura 1 A, B e C). O ácido vanílico e caféico foram detectados em apenas traços (abaixo de 0,1 ng/mg) em órgãos vegetativos e reprodutivos, respectivamente.

Os compostos fenólicos são considerados bloqueadores de consumo foliar de herbívoros, inibidores da digestão e formadores de radicais livres (APPEL, 1993). Ácidos fenólicos extraídos das plantas e aplicados por meio de extratos, aumentaram o período pré-reprodutivo e reduziram a fecundidade de afídeo *Sitobion avenae* (Hemiptera: Aphididae) (CHRZANOWSKI et al., 2012).

O ácido ferúlico, composto secundário importante em gramíneas, isolado de trigo e quando fornecidos em dieta artificial para larvas de *H. armigera* (Lepidoptera: Noctuidae), influenciou o crescimento e desenvolvimento das larvas, apresentando correlação negativa com o peso de larvas e pupas. Adicionalmente, o ácido ferúlico influenciou nos índices nutricionais, reduzindo a taxa de crescimento relativo, a digestibilidade aproximada e a eficiência de conversão do alimento digerido, possivelmente influenciando a atividade das enzimas digestivas.

A isoflavona agliconas daidzeína não foi constatada em nenhuma das fases de desenvolvimento da soja e gliciteína e genisteína foram detectadas apenas nos extratos de órgãos vegetativos, com maior concentração em folhas velhas (Figura 2 A e B). Daidzina, a forma glicosídica da isoflavona, foi detectada em maior concentração nos legumes com grão completamente desenvolvidos e nas folhas em expansão (Figura 3 A). A glicitina foi identificada apenas em órgãos reprodutivos, com maior concentração em legumes com grãos completamente desenvolvidos, e a genistina foi constatada em maiores concentrações em folhas em expansão e folhas novas (Figura 3 B e C).

Figura 1- Concentração de ácido clorogênico (A), p-cumárico (B) e ferúlico (C) em órgãos de soja (cv. BMX Ativa RR). Londrina- PR, 2017



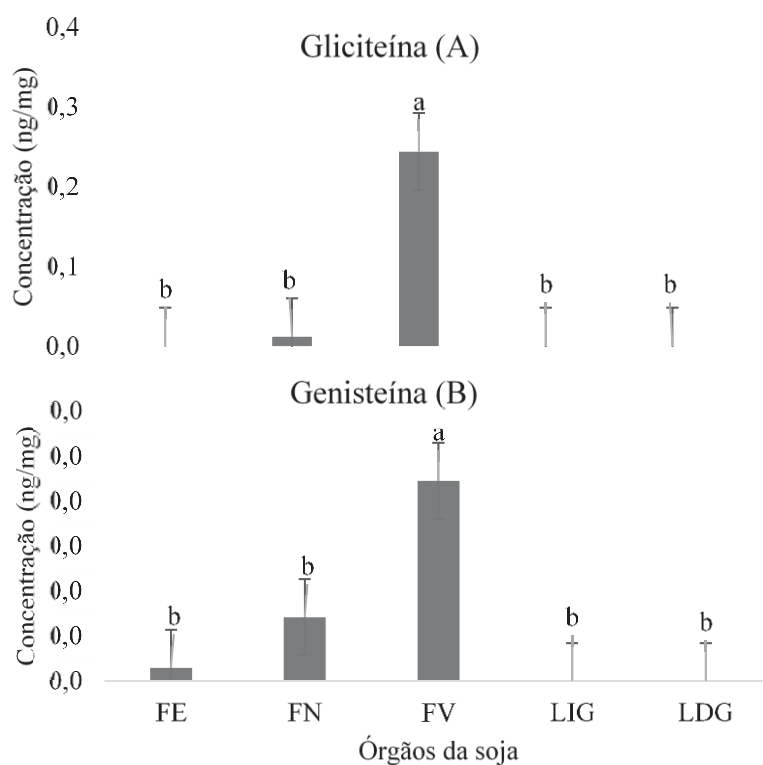
Nota: mesma letra sobre as colunas indica igualdade estatística pelo teste de Tukey- HSD ($p < 0,05$). Folhas em expansão (FE); folhas novas (FN); folhas velhas (FV); legumes em início desenvolvimento dos grãos (LIG); legumes com grãos completamente desenvolvido (LDG).

Malomil (Mal) daidzina foi identificada em maior concentração em legumes com grãos completamente desenvolvidos e, em menores concentrações, em folhas novas, folhas velhas e legumes em início desenvolvimento dos grãos (Figura 4 A). Mal-glicitina não foi identificada em órgãos vegetativos e entre os reprodutivos apresentou maior

concentração em legumes com grãos completamente desenvolvidos (Figura 4 B). A isoflavona mal-genistina foi detectada em alta concentração em todos os órgãos, com redução apenas em legumes em início desenvolvimento do grão (Figura 4 C). A acumulação de isoflavonas em sementes de soja é crescente durante os estádios de maturação das sementes (DHAUBHADEL et al., 2007).

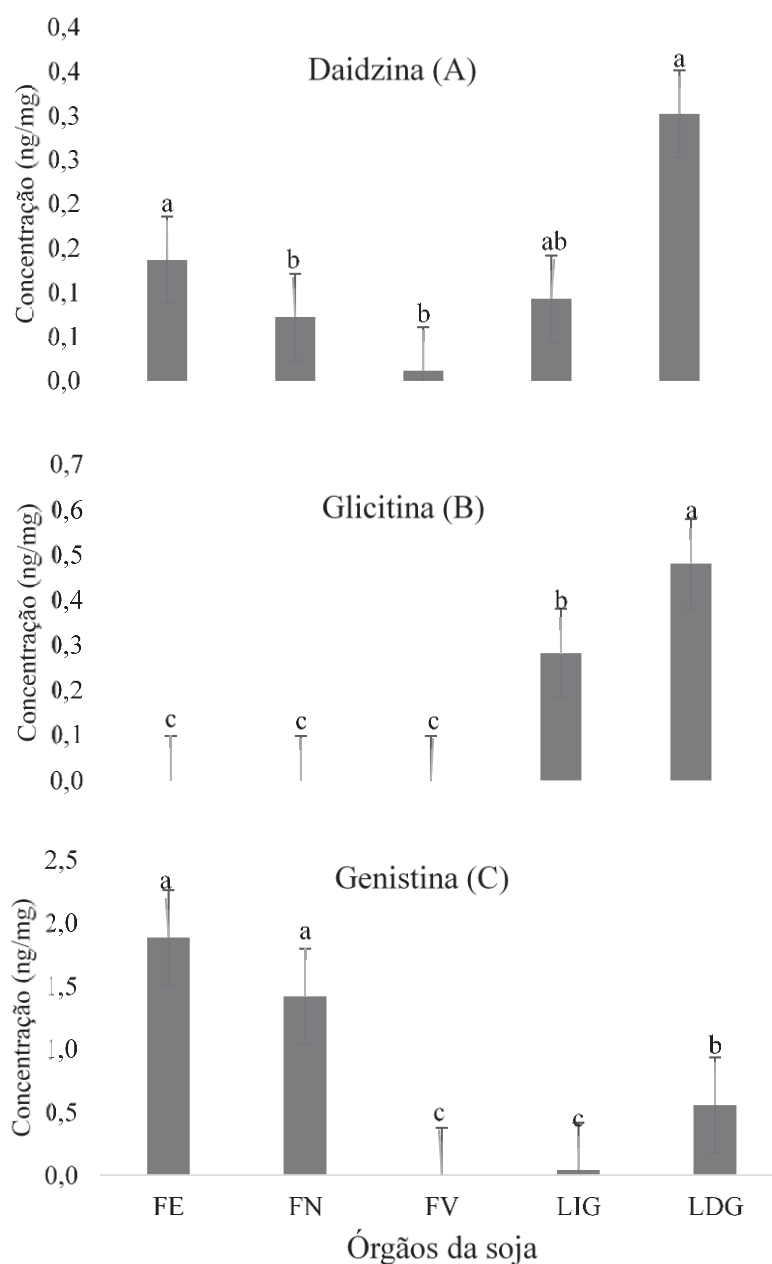
As isoflavonas acetiladas não foram detectadas nos extratos analisados, pois não ocorrem em folhas e legumes imaturos. Em geral, esses compostos ocorrem preferencialmente em sementes maduras.

Figura 2 - Concentração de isoflavonas agliconas gliciteína (A) e genisteína (B) em órgãos de soja (cv. BMX Ativa RR). Londrina – PR, 2017



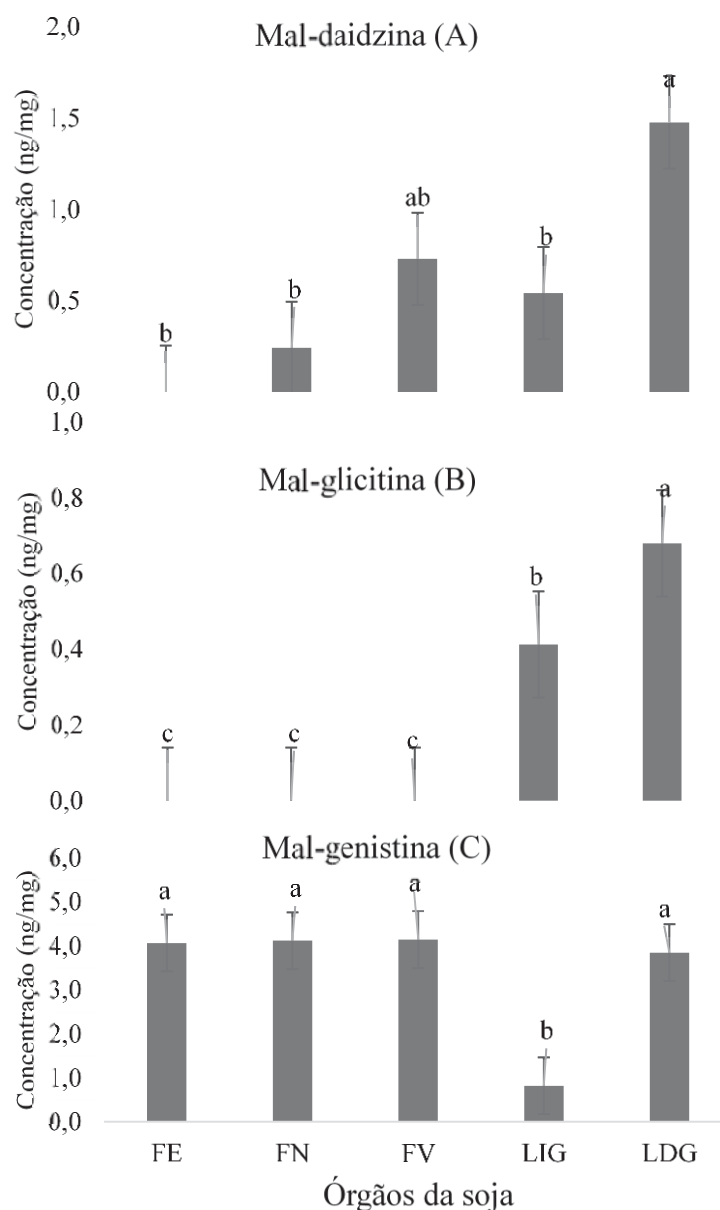
Nota: mesma letra sobre as colunas indica igualdade estatística pelo teste de Tukey- HSD ($p < 0,05$). Folhas em expansão (FE); folhas novas (FN); folhas velhas (FV); legumes em início desenvolvimento dos grãos (LIG); legumes com grãos completamente desenvolvido (LDG).

Figura 3 - Concentração de isoflavonas glicosídica daidzina (A), glicitina (B) e genistina (C) em órgãos de soja (cv. BMX Ativa RR). Londrina – PR, 2017



Nota: mesma letra sobre as colunas indica igualdade estatística pelo teste de Tukey- HSD ($p < 0,05$). Folhas em expansão (FE); folhas novas (FN); folhas velhas (FV); legumes em início desenvolvimento dos grãos (LIG); legumes com grãos completamente desenvolvido (LDG).

Figura 4 - Concentração de isoflavonas malonis mal-daidzina (A), mal-glicitina (B) e mal-genistina (C) em órgãos de soja (cv. BMX Ativa RR). Londrina – PR, 2017



Nota: mesma letra sobre as colunas indica igualdade estatística pelo teste de Tukey- HSD ($p < 0,05$). Folhas em expansão (FE); folhas novas (FN); folhas velhas (FV); legumes em início desenvolvimento dos grãos (LIG); legumes com grãos completamente desenvolvido (LDG).

A rutina (quercetina rutinoside) e a aglicona quercetina não foram identificadas nos órgãos de soja analisados. Rutina e genistina foram relatadas em folhas de soja (PIUBELLI et al., 2005; SILVA; CANTERI; SILVA., 2013), e daidzeina e genisteina em sementes de soja (KIM et al., 2014a; KIM et al., 2014b;). A rutina geralmente é

identificada em folhas de soja e pode conferir proteção contra insetos, especialmente lepidópteros, devido aos seus efeitos anti-nutricionais (HOFFMANN-CAMPO et al., 2006; PIUBELLI et al., 2005; SALVADOR et al., 2010; TAVARES et al., 2014). Daidzeína é caracterizada como precursora de fitoalexinas como as gliceolinas e coumestrol, que são metabólitos induzidos que podem atuar na defesa contra insetos herbívoros em soja, inibindo o seu desenvolvimento (HOFFMANN-CAMPO; HARBONE; MCAFFERY, 2001; ZAVALA et al., 2015; ZHOU et al., 2011). A daidzina é produzida principalmente nos genótipos resistentes a insetos em maior quantidade independente de estresse biótico ou abiótico, sendo portando uma defesa natural da soja em relação a insetos (ZAVALA et al., 2015; ZHOU et al., 2011).

A alimentação de *Anticarsia gemmatalis* (Lepidoptera: Noctuidae) na fase larval com folhas de genótipos de soja resistentes provocou acréscimo de 10% na mortalidade em relação às larvas que se alimentaram com genótipo suscetível e dieta artificial (SILVA, 2015, p. 39). Nos genótipos resistentes foi detectada maior concentração daidzina, rutina, além de quercetina. A concentração da isoflavona foi de 0,05 mg/g no genótipo suscetível e de 0,22 mg/g IAC- PL1 e 0,25 mg/g nos genótipos resistentes IAC-17 e IAC-24 (SILVA, 2015, p. 39). No presente estudo apenas daidzina foi identificada, com concentração de 0,0003 ng/mg em legumes com grãos completamente desenvolvidos. Em folhas em expansão, verificou-se a segunda maior concentração com pico de 0,0002 ng/mg. Esses picos foram em média mil vezes menores que nas cultivares estudadas por Silva (2015, p. 39).

A presença e a concentração de metabólitos secundários encontradas nos órgãos estudados no presente estudo formam consideradas baixas para ter efeito tóxico a insetos.

3.5 Conclusões

A composição bromatológica e secundária é variável com os órgãos da planta de soja.

A concentração de fibras é maior em folhas velhas, legumes no início desenvolvimento do grão e legumes com grãos completamente desenvolvidos em relação a folhas em expansão e folhas novas.

A concentração de proteína é maior em folhas em expansão e em legumes com os grãos completamente desenvolvidos em relação a folhas novas, folhas velhas e legumes no início do desenvolvimento dos grãos.

Nos legumes com grãos completamente desenvolvidos há maior presença de compostos secundários como ácido vanílico e das isoflavonas daidzina, glicitina, mal-daidzina e mal-glicitina.

4 CAPÍTULO II

Preferência alimentar de larvas de *Helicoverpa armigera* em soja

4.1 Resumo

Helicoverpa armigera (Lepidoptera: Noctuidae: Heliiothinae) é um inseto que se caracteriza pela grande capacidade de dispersão, elevado grau de polifagia na fase larval e, como praga, pela dificuldade de controle. Sobrevive alimentando-se de plantas invasoras nos períodos de entressafra e possui um grande número de hospedeiros, incluindo a soja, a qual ocupa a maior área plantada com culturas de grãos no Brasil. A abundância de alimento possibilita a sobrevivência e a permanência da praga no sistema de produção de grãos. Existem informações genéricas que a larva prefere se alimentar de órgãos reprodutivos das plantas, mas não se sabe se isso é a realidade em soja, cultura na qual ainda está se adaptando tendo em vista a sua recente entrada no Brasil. Informações básicas sobre o comportamento alimentar dos herbívoros são importantes para subsidiar o controle dentro da filosofia do manejo integrado de pragas. Esse trabalho teve como objetivo avaliar a preferência alimentar de larvas de *H. armigera* no 1º, 4º e 6º ínstar por órgãos vegetativos e reprodutivos da planta de soja. Em testes com chance de escolha, verificou-se que larvas de 1º ínstar preferem folhas em expansão, em relação a folhas novas, folhas velhas, legumes no início do desenvolvimento dos grãos e legumes com os grãos completamente desenvolvidos. Larvas de 4º e 6º ínstar não apresentam preferência definida entre órgãos vegetativos e reprodutivos das plantas de soja.

Palavras-chave: 1. Insetos-praga. 2. Seleção hospedeira. 3. Comportamento.

4.2 Introdução

Helicoverpa armigera (Lepidoptera: Noctuidae: Heliiothinae) é praga de inúmeras espécies de plantas, atacando brotos apicais, folhas de diferentes idades e órgãos reprodutivos, como frutos, legumes e grãos. A larva sobrevive em plantas invasoras e possui um grande número de hospedeiros, incluindo a soja (*Glycine max*). No Brasil, a soja ocupa a maior área plantada entre as culturas de grãos. A abundância de alimento possibilita a sobrevivência e a permanência da praga no sistema de produção de grãos. Em soja, pode ser praga desde o início do ciclo, atacando plântulas e, mais tarde,

consumindo legumes e grãos (SALVADORI; PEREIRA; SPECHT, 2013; SUZANA et al., 2014), ou seja, pode estar presente na cultura desde a emergência até a pré-colheita.

Embora existam algumas exceções, larvas de insetos fitófagos tendem a sobreviver melhor em espécies vegetais preferidas e as fêmeas tendem a colocar mais ovos em plantas que permitam a sobrevivência e o melhor desempenho da sua prole (GRIPENBERG et al., 2010).

Em condições naturais, a larva de *H. armigera* alimenta-se de partes vegetativas nos primeiros ínstar para depois explorar os órgãos reprodutivos de seus hospedeiros (FARRAR; BRADLEY, 1985; BORTOLOTTTO et al., 2014; ROGERS; BRIER, 2010). Entretanto, somente a partir do 4º ínstar a larva apresenta capacidade real de consumo para causar injúria nas plantas (BUENO et al., 2010; 2013). Assim, sabe-se que essa praga se alimenta de folhas e de caules, mas parece ter preferência por brotos, inflorescências, frutos e vagens (REED, 1965; WANG; LI, 1984). Apesar da larva de *H. armigera* indicar preferência por estruturas reprodutivas das plantas, não se sabe em que proporção isto ocorre e qual o efeito na biologia do inseto. Sua preferência por órgãos reprodutivos em soja já foi mencionada (BORTOLOTTTO et al., 2014; ROGERS; BRIER, 2010), mas tem sido colocada de forma geral, sem deixar claro se é uma questão de escolha ou de adequação nutricional. Este trabalho teve como objetivo avaliar se larvas de *H. armigera* no 1º, 4º e 6º ínstar diferem quanto à preferência alimentar em soja.

4.3 Material e Métodos

O estudo foi realizado no Laboratório de Entomologia da Faculdade de Agronomia e Medicina Veterinária (FAMV), da Universidade de Passo Fundo (UPF), Passo Fundo, RS, em câmara climatizada (25 ± 2 °C, umidade relativa de $60 \pm 10\%$ e fotoperíodo de 12 horas). Utilizou-se larvas de *H. armigera* provenientes da criação mantida no laboratório, em dieta artificial de Greene et al. (1976) e plantas de soja (cv. BMX Ativa RR, de hábito de crescimento determinado), cultivadas em vasos (8 litros), em casa de vegetação.

A preferência das larvas foi avaliada em órgãos vegetativos e reprodutivos que podem ser encontrados em diferentes estádios de desenvolvimento de cultivares de hábito determinado de soja, sujeitos ao ataque da praga. Os órgãos avaliados foram: a) Folhas em expansão, com folíolos de 1,8 cm de comprimento em processo de abertura (FE); b) Folhas novas, recém expandidas, com folíolos de 6,9 cm de comprimento e 5,4 cm de largura, completamente abertos a 3-5 dias, de coloração verde clara (FN); c) Folhas velhas, totalmente expandidas, com folíolos de 10,4 cm de comprimento e 7,7 cm de largura, completamente abertos a 15-20 dias, de coloração verde escura (FV); d) Legumes bem desenvolvidos, com 4,4 cm de comprimento e grãos em início de desenvolvimento (LIG); e e) Legumes bem desenvolvidos, com 5,5 cm de comprimento e grãos completamente desenvolvidos (LGD).

Testes de preferência, em arenas com chance de escolha, foram conduzidos para o 1º, 4º e 6º ínstars larvais. Para cada ínstar foram realizados dois testes, um para órgãos vegetativos (folhas em expansão, folhas novas e folhas velhas) e outro para órgãos vegetativos e reprodutivos (folhas em expansão, folhas novas, folhas velhas, legumes em início de desenvolvimento dos grãos e legumes com grãos completamente desenvolvidos). As arenas foram placas de Petri, revestidas com papel filtro umedecido com água destilada. Para as larvas de 1º e 4º ínstar foram usadas placas de 9 cm de diâmetro e para as de 6º ínstar, placas de 15 cm de diâmetro. Os órgãos em teste foram distribuídos, de maneira equidistante, próximo às bordas da placa, e as larvas liberadas individualmente (4º e 6º ínstar) ou em grupos de dez (1º ínstar) no centro das arenas no início dos testes de preferência.

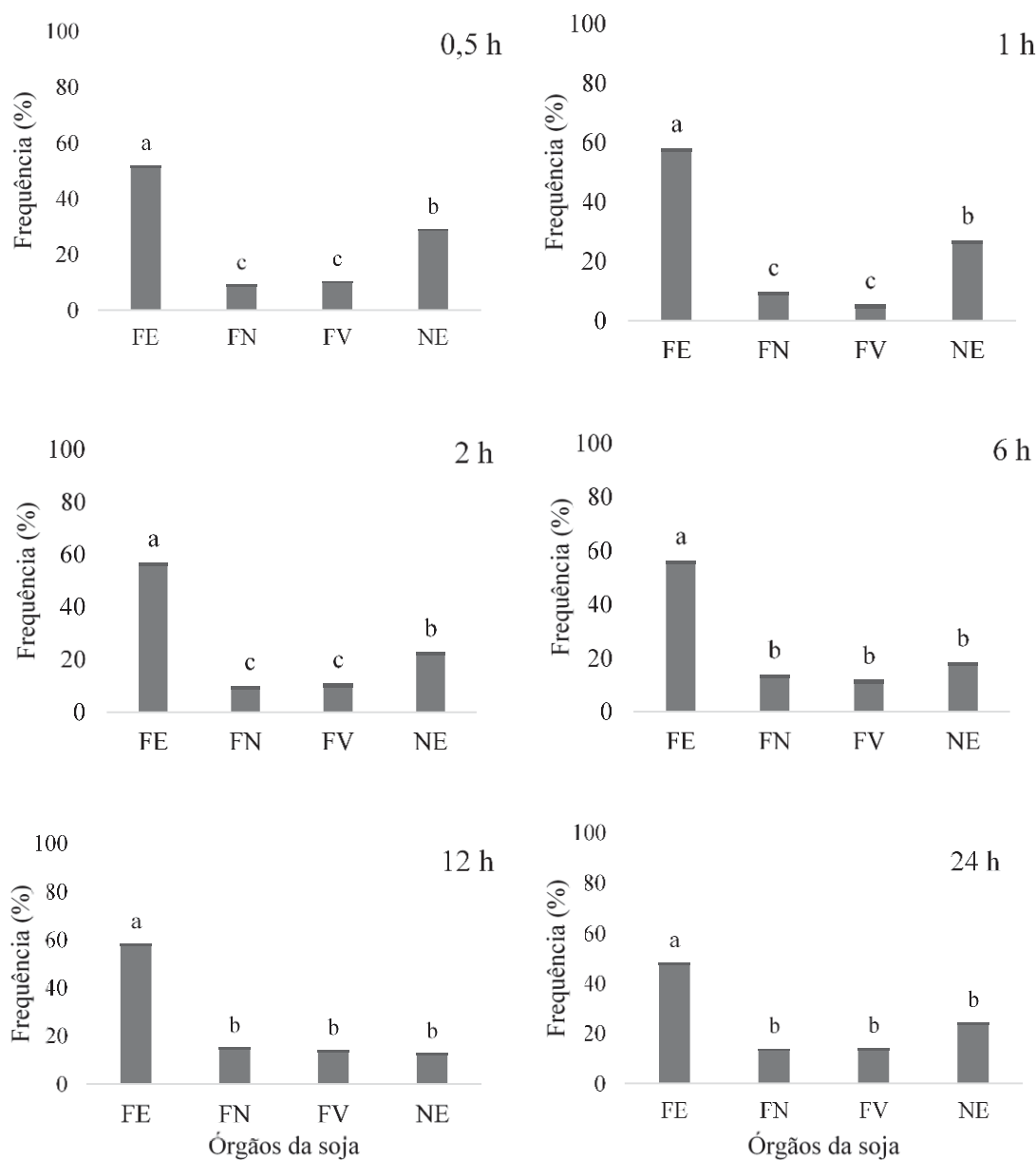
As variáveis avaliadas foram o número de larvas presentes em cada órgão às 0,5, 1, 6 e 12 (exceto para 6º ínstar) e 24 horas (exceto para 4º e 6º ínstar) após a infestação e o consumo final. O consumo de folhas e de legumes foi estimado em massa (mg), mediante pesagem antes e depois da alimentação, corrigido pela variação de peso devida a alterações de umidade, com base em placas mantidas para controle, sem lagartas.

Os testes foram realizados em delineamento de blocos casualizados, com quatro repetições (50 larvas/repetição). Os dados foram submetidos a análise de variância e as médias foram comparadas pelo teste de Tukey (HSD ou Kramer, $p < 0,05$).

4.4 Resultados e Discussão

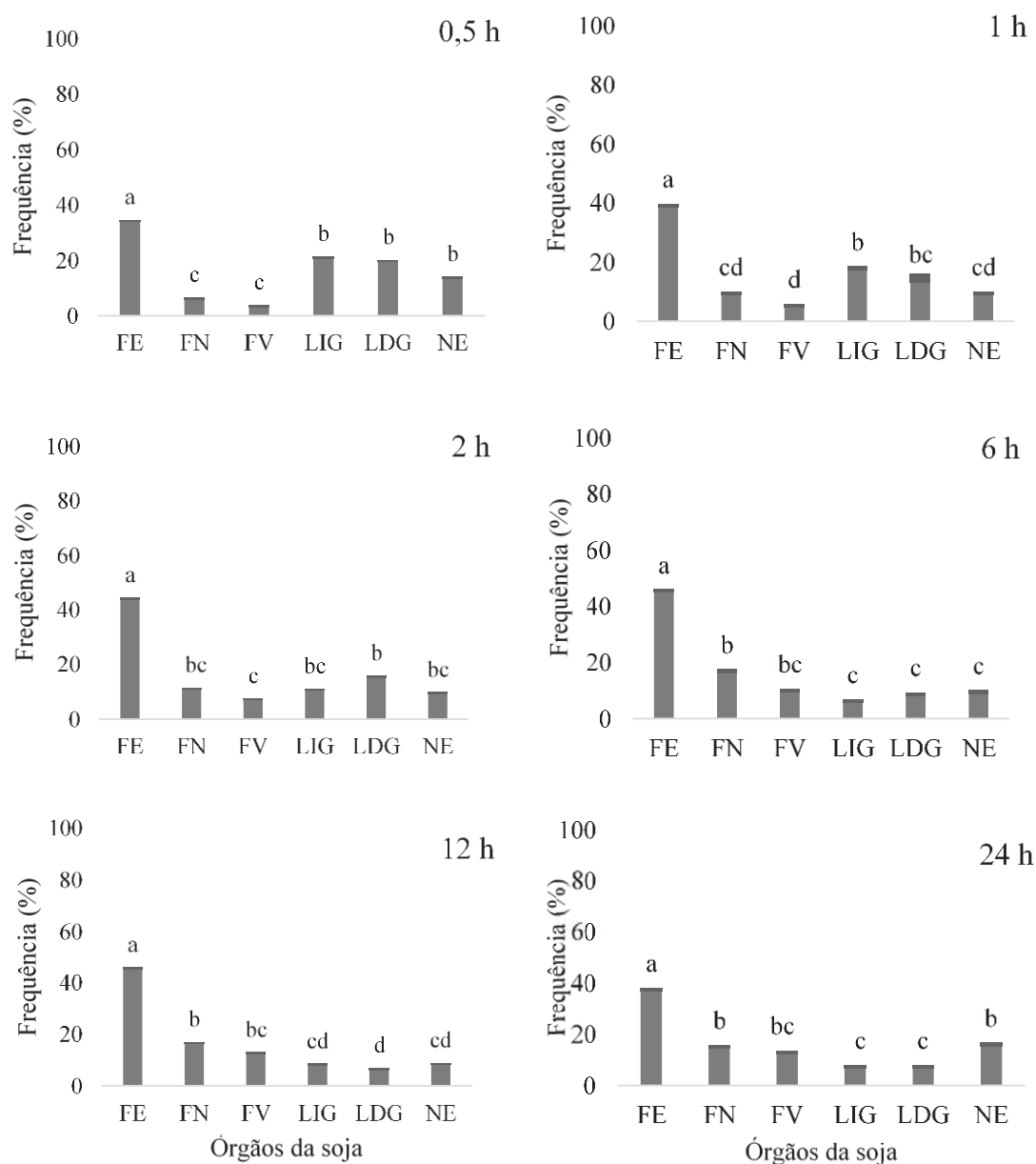
Larvas de 1º ínstar: entre os órgãos vegetativos oferecidos (folhas em expansão, folhas novas e velhas), larvas no primeiro ínstar manifestaram maior frequência de escolha por folhas em expansão em todos os tempos avaliados, com frequência média 55% (Figura 1). O consumo também foi maior nas folhas em expansão em relação a folhas novas e folhas velhas (Figura 3). O mesmo resultado foi verificado quando foram oferecidos legumes no início desenvolvimento dos grãos e legumes com grãos completamente desenvolvidos junto com os órgãos vegetativos, com frequência de escolha de 42% por folhas em expansão, considerando a média de todas as avaliações realizadas durante o ensaio (Figura 2). A avaliação de consumo confirmou a preferência das larvas de 1º ínstar por folhas em expansão mesmo quando junto com os órgãos vegetativos foram oferecidos legumes no início desenvolvimento dos grãos e com grãos completamente desenvolvidos, no teste de livre escolha (Figura 3).

Figura 1- Frequência de larvas de 1º instar de *Helicoverpa armigera* em folhas em expansão (FE), folhas novas (FN) e folhas velhas (FV) de soja (cv. BMX Ativa RR) e não escolha (NE) em diversos tempos após o início do teste com chance de escolha, em laboratório (25 ± 2 °C, 60 ± 10 % UR e 12 horas de fotoperíodo). Passo Fundo – RS, 2016



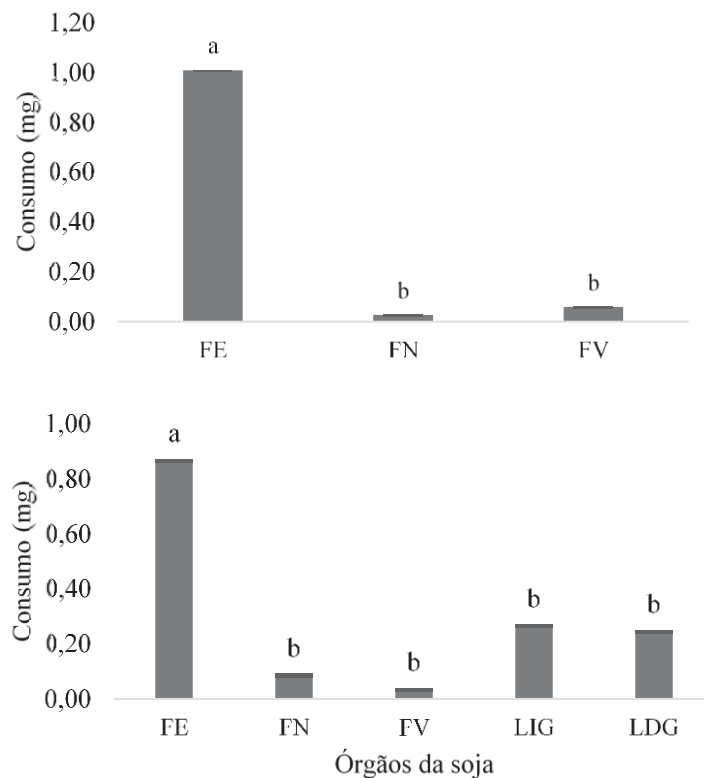
Nota: mesma letra sobre as colunas indica igualdade estatística pelo teste de Tukey- HSD ($p < 0,05$).

Figura 2 – Frequência de larvas de 1º instar de *Helicoverpa armigera* em folhas em expansão (FE), folhas novas (FN), folhas velhas (FV), legumes no início desenvolvimento dos grãos (LIG) e legumes com grãos completamente desenvolvidos (LDG) de soja (cv. BMX Ativa RR) e não escolha (NE) em diversos horários após o início do teste com chance de escolha, em laboratório (25 ± 2 °C, 60 ± 10 % UR e 12 horas de fotoperíodo). Passo Fundo – RS, 2016



Nota: mesma letra sobre as colunas indica igualdade estatística pelo teste de Tukey- HSD (p<0,05).

Figura 3 - Consumo da larva de 1º instar de *Helicoverpa armigera* em folhas em expansão (FE), folhas novas (FN), folhas velhas (FV), legumes no início desenvolvimento dos grãos (LIG) e legumes com grãos completamente desenvolvidos (LDG) de soja (cv. BMX Ativa RR), em testes com chance de escolha, em laboratório (25 ± 2 °C, 60 ± 10 % UR e 12 horas de fotoperíodo). Passo Fundo – RS, 2016

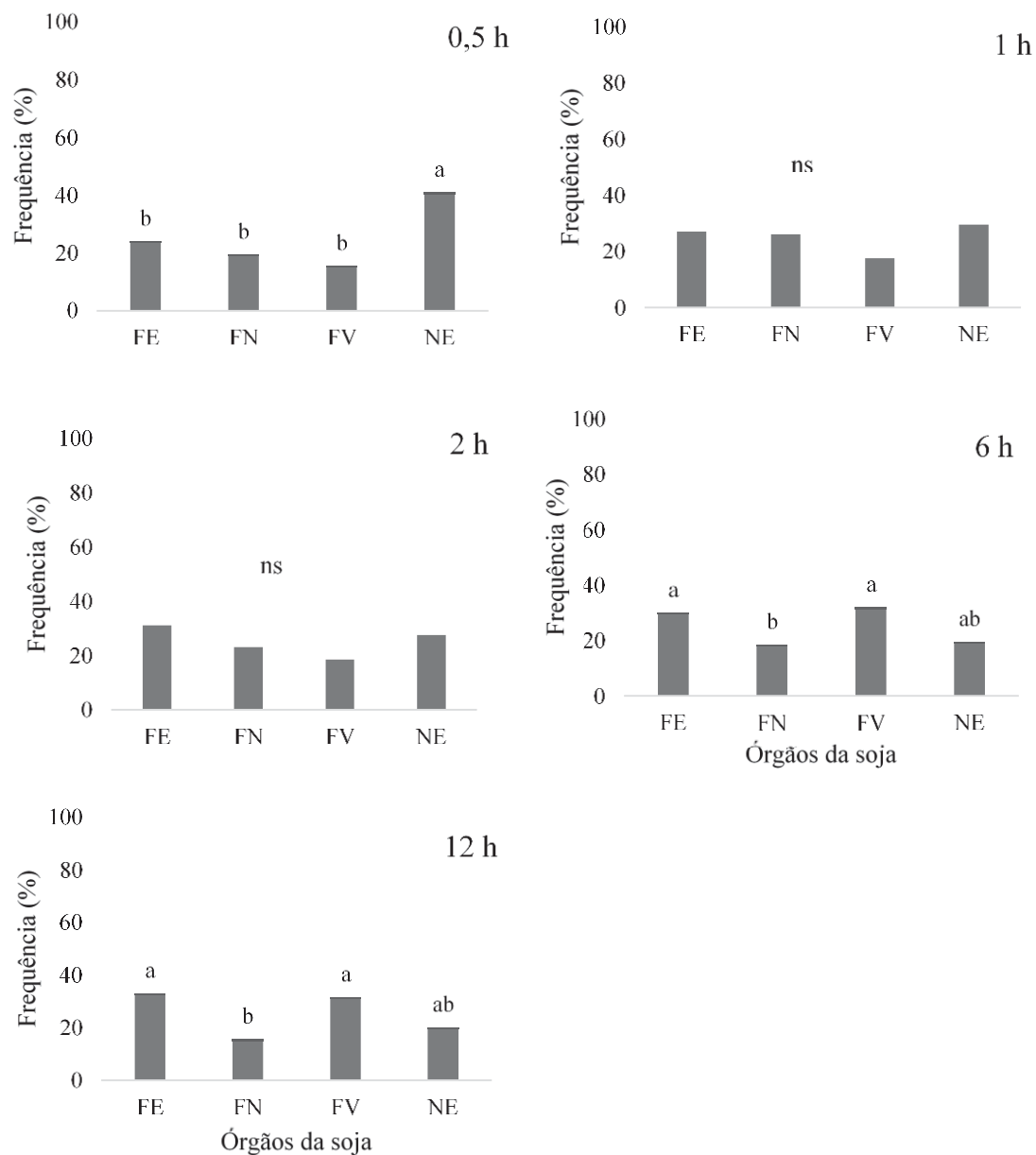


Nota: mesma letra sobre as colunas indica igualdade estatística pelo teste de Tukey- Kramer ($p < 0,05$).

Larvas de 4º ínstar: as larvas não manifestaram preferência acentuada na escolha entre os órgãos vegetais oferecidos depois de 0,5, 1 e 2 horas da infestação, com frequência de não escolha média de 33% (Figura 4). Já, às 6 e 12 horas após a infestação, a maior frequência de escolha das larvas foi verificada em folhas em expansão e folhas velhas, mas sem diferir da não escolha. O consumo foi maior em folhas em expansão em relação a folhas novas e folhas velhas (Figura 6). Quando foram oferecidos legumes no início desenvolvimento dos grãos e legumes com grãos completamente desenvolvidos junto com os órgãos vegetativos, nas duas primeiras avaliações (0,5 e 1 hora) não se observou preferência de escolha das larvas (Figura 5). Nas demais avaliações, a maior frequência de escolha foi verificada por folhas velhas, sem diferir de folhas em expansão e de legumes depois de 2 horas, e de legumes no início desenvolvimento dos grãos depois de 6 e 12 horas. Em todos os momentos de avaliação, com pequenas variações na frequência, todos os órgãos foram visitados e algumas larvas apresentaram comportamento de não escolha.

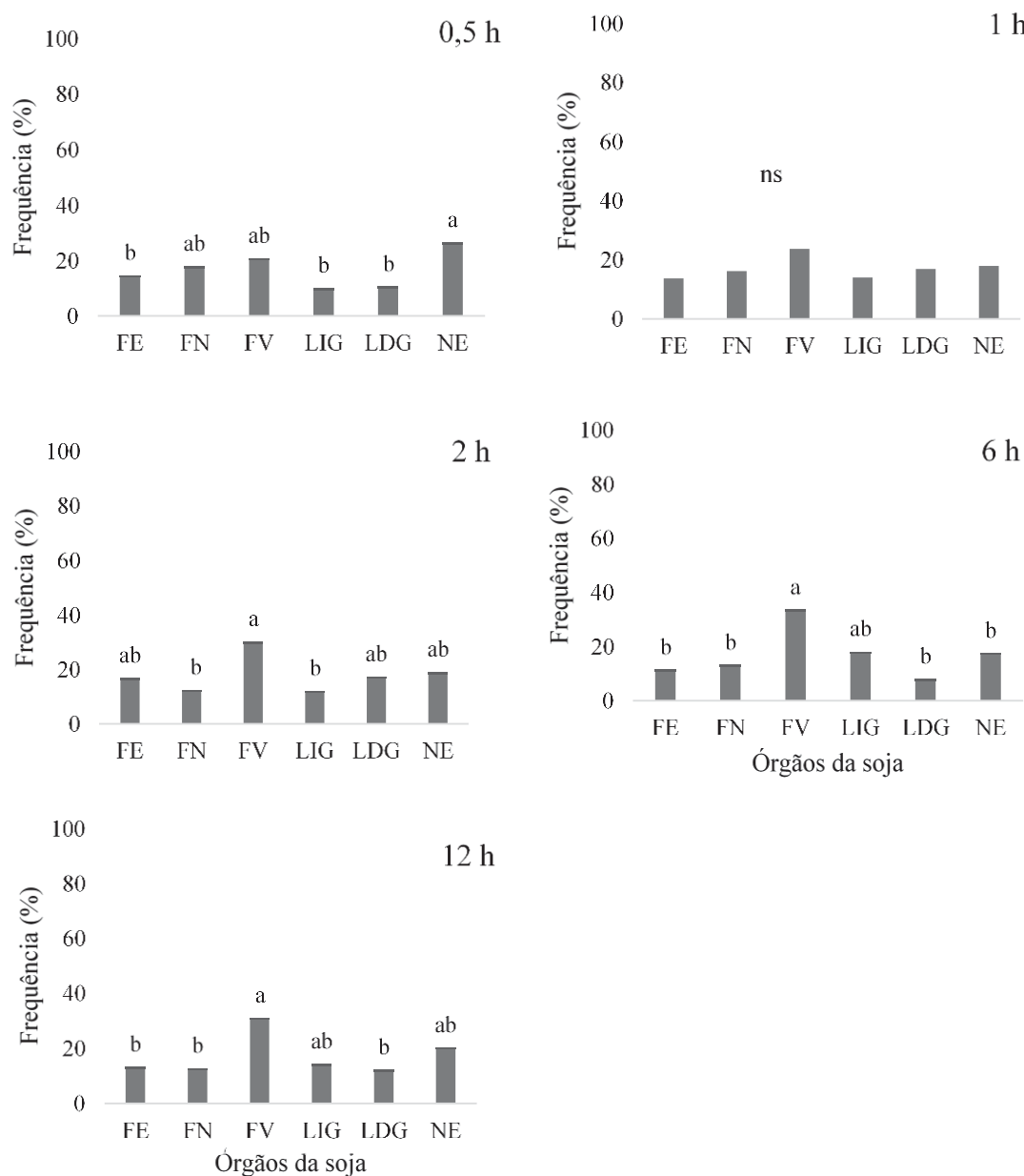
Nos testes de escolha entre os órgãos vegetativos, o consumo foi maior nas folhas em expansão em relação às folhas novas e velhas (Figura 6). Quando legumes foram ofertados junto com os órgãos vegetativos, as larvas consumiram mais folhas em expansão e legumes no início desenvolvimentos dos grãos e com grãos completamente desenvolvidos.

Figura 4 - Frequência de larvas de 4º instar de *Helicoverpa armigera* em folhas em expansão (FE), folhas novas (FN) e folhas velhas (FV) de soja (cv. BMX Ativa RR) e não escolha (NE) em diversos tempos após o início do teste com chance de escolha, em laboratório (25 ± 2 °C, 60 ± 10 % UR e 12 horas de fotoperíodo). Passo Fundo – RS, 2016



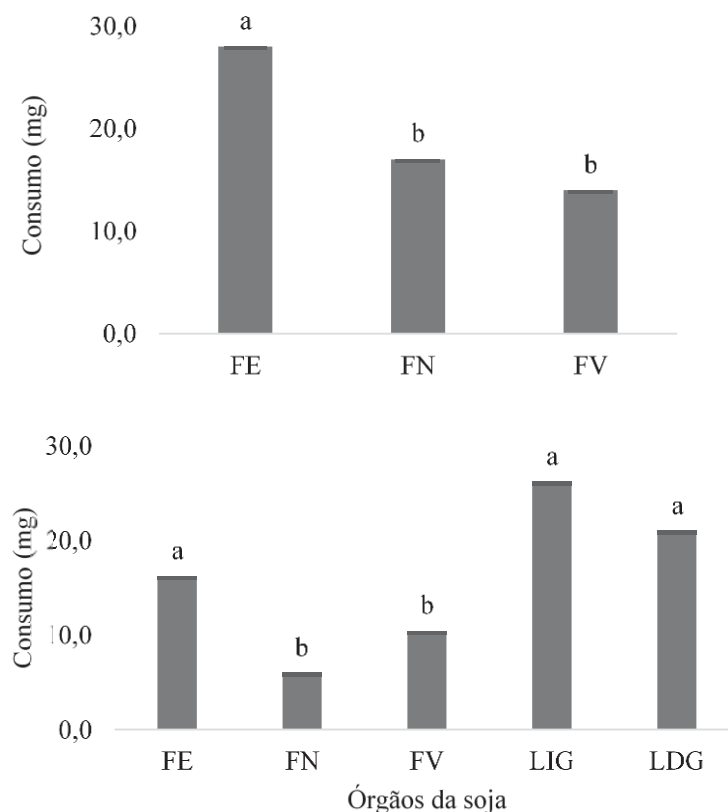
Nota: mesma letra sobre as colunas indica igualdade estatística pelo teste de Tukey- HSD (p<0,05), não significativo (ns).

Figura 5 - Frequência de larvas de 4º instar de *Helicoverpa armigera* em folhas em expansão (FE), folhas novas (FN), folhas velhas (FV), legumes no início desenvolvimento dos grãos (LIG) e legumes com grãos completamente desenvolvidos (LDG) de soja (cv. BMX Ativa RR) e não escolha (NE) em diversos tempos após o início do teste com chance de escolha, em laboratório (25 ± 2 °C, 60 ± 10 % UR e 12 horas de fotoperíodo). Passo Fundo – RS, 2016



Nota: mesma letra sobre as colunas indica igualdade estatística pelo teste de Tukey- HSD (p<0,05), não significativo (ns).

Figura 6 - Consumo da larva de 4º ínstar de *Helicoverpa armigera* em folhas em expansão (FE), folhas novas (FN), folhas velhas (FV), legumes no início desenvolvimento dos grãos (LIG) e legumes com grãos completamente desenvolvidos (LDG) de soja (cv. BMX Ativa RR), em testes com chance de escolha, em laboratório (25 ± 2 °C, 60 ± 10 % UR e 12 horas de fotoperíodo). Passo Fundo – RS, 2016

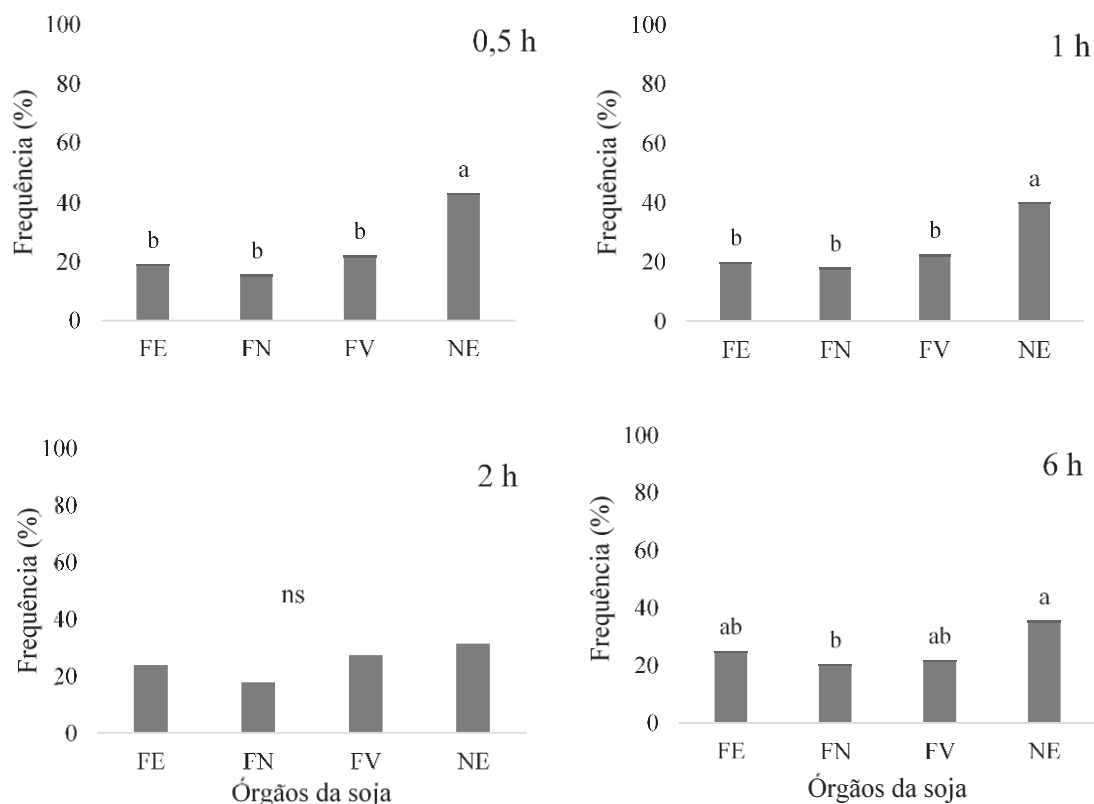


Nota: mesma letra sobre as colunas indica igualdade estatística pelo teste de Tukey- Kramer ($p < 0,05$).

Larvas de 6º ínstar: quando foram oferecidos apenas órgãos vegetativos, em todas as avaliações, às 0,5, 1, 2 e 6 horas após a infestação, as larvas não manifestaram escolha, com frequência média de 37,4% de não escolha (Figura 7). O resultado de consumo confirmou a não preferência das larvas de 6º ínstar por folhas novas (Figura 9).

Quando foram oferecidos legumes no início desenvolvimento dos grãos e com grãos completamente desenvolvidos junto com os órgãos vegetativos, as larvas não manifestaram uma clara preferência, sendo que a não escolha foi verificada com a maior frequência, com uma média de 33% (Figura 8). Desconsiderando as larvas que não apresentaram escolha, em alguns momentos, as larvas estavam mais presentes em folhas em expansão (depois de 1, 2 e 6 horas) e em legumes (depois de 2 e 6 horas).

Figura 7 – Frequência de larvas de 6º instar de *Helicoverpa armigera* em folhas em expansão (FE), folhas novas (FN) e folhas velhas (FV) de soja (cv. BMX Ativa RR) e não escolha (NE) em diversos tempos após o início do teste com chance de escolha, em laboratório (25 ± 2 °C, 60 ± 10 % UR e 12 horas de fotoperíodo). Passo Fundo – RS, 2016

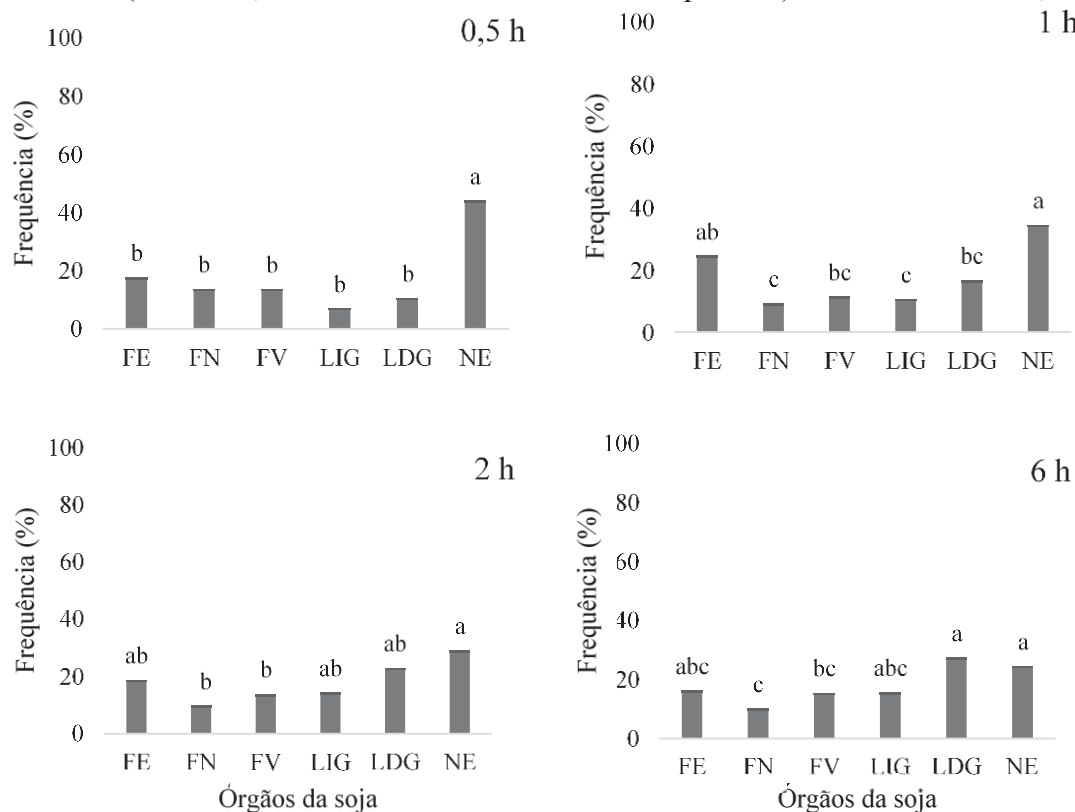


Nota: mesma letra sobre as colunas indica igualdade estatística pelo teste de Tukey- Kramer ($p < 0,05$), não significativo (ns).

Nos testes de escolha que incluíram órgãos vegetativos e reprodutivos, todos os órgãos foram consumidos, porém folhas em expansão e legumes com grãos completamente desenvolvidos foram em maior proporção (Figura 9). O resultado de consumo foi coerente com o comportamento de escolha manifestado pelas larvas de 6º instar.

As diferenças na escolha entre as larvas de 1º, 4º e 6º instar podem ser explicadas pelo desenvolvimento das suas mandíbulas, que permite o consumo de alimentos mais consistentes por lagartas maiores, por mudanças nas exigências nutricionais e nas enzimas digestivas e pelo hábito generalista e polífago da espécie que está sempre buscando alimentos de melhor qualidade para o seu desempenho biológico.

Figura 8 - Frequência de larvas de 6º instar de *Helicoverpa armigera* em folhas em expansão (FE), folhas novas (FN), folhas velhas (FV), legumes no início desenvolvimento dos grãos (LIG) e legumes com grãos completamente desenvolvidos (LDG) de soja (cv. BMX Ativa RR) e não escolha (NE) em diversos tempos após o início do teste com chance de escolha, em laboratório (25 ± 2 °C, 60 ± 10 % UR e 12 horas de fotoperíodo). Passo Fundo – RS, 2016

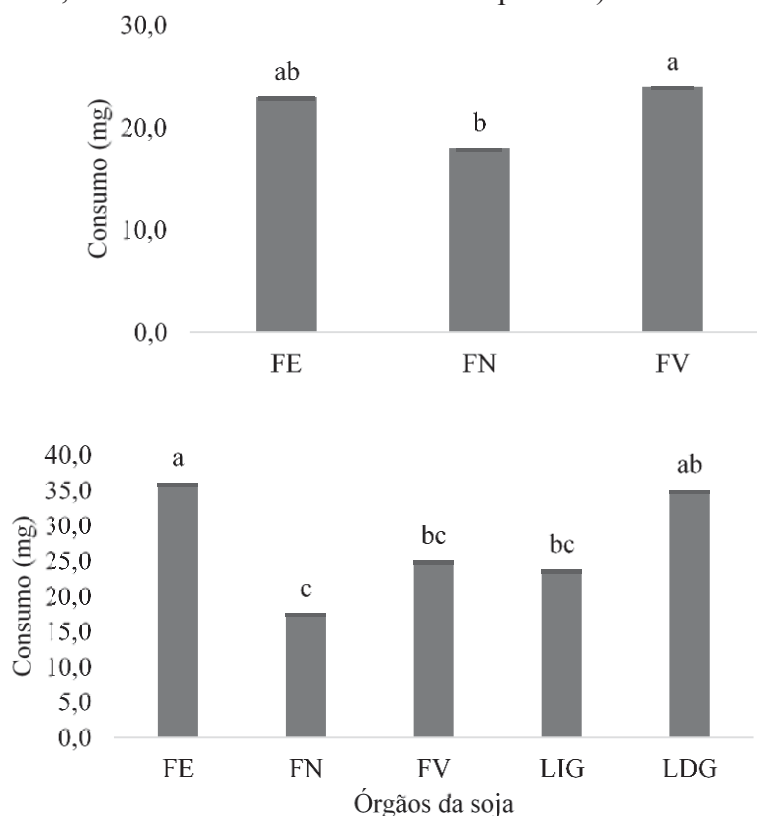


Nota: mesma letra sobre as colunas indica igualdade estatística pelo teste de Tukey- Kramer ($p < 0,05$).

A busca por abrigo, a adequação nutricional e a atratividade das diferentes partes da planta podem explicar o comportamento de escolha e de alimentação de larvas de *H. armigera*. A espécie é conhecida por ter melhor desempenho em algumas partes das plantas que em outras (HMIMINA, 1988; SISON; SHANOWER, 1994). A constante locomoção entre órgãos da planta indica que a larva de *H. armigera*, em condições naturais, procura o melhor para o seu desempenho biológico como tecidos mais nutritivos ou menos defendidos quimicamente (PERKINS et al., 2013). A limitação na mobilidade das larvas pelos extratos e perfil das plantas, principalmente nos primeiros ínstar, pode ser crítica quando os ovos são colocados em folhas de baixa qualidade nutricional (MOREIRA et al., 2016). As mudanças nas exigências nutricionais durante o desenvolvimento do inseto, normalmente se refletem no comportamento alimentar e no

consumo (BARTON, 1995), o que pode explicar a maior variação na escolha apresentada pelas larvas de 4° e 6° instar, no presente estudo. Há referências que larvas de *H. armigera* demonstram ter preferência por atacar as folhas da cultura da soja, mas podem consumir e se desenvolver em outras estruturas como legumes (ÁVILA; VIVAN; TOMQUELSKI, 2013). Porém, observações indicam que essas também podem selecionar órgãos de soja para se alimentar (FITT, 1989; REED, 1965; WANG; LI, 1984). A preferência de larvas de 1° e 4° instar na escolha por folhas e, entre essas, a maior frequência nas folhas em expansão, demonstrada neste estudo, possivelmente, esteja relacionada ao fato desses alimentos serem mais tenros, menos fibrosos e, conseqüentemente, mais palatáveis. Larvas de 6° instar não apresentaram evidente comportamento de escolha entre órgãos vegetativos e reprodutivos da soja.

Figura 9- Consumo da larva de 6° instar de *Helicoverpa armigera* em folhas em expansão (FE), folhas novas (FN), folhas velhas (FV), legumes no início desenvolvimento dos grãos (LIG) e legumes com grãos completamente desenvolvidos (LDG) de soja (cv. BMX Ativa RR), em testes com chance de escolha, em laboratório ($25 \pm 2^\circ\text{C}$, $60 \pm 10\%$ UR e 12 horas de fotoperíodo). Passo Fundo – RS, 2016



Nota: mesma letra sobre as colunas indica igualdade estatística pelo teste de Tukey- Kramer ($p < 0,05$).

Em ervilha (*Pisum sativum*) e feijão (*Phaseolus vulgaris*), a idade das plantas hospedeiras afetou o tempo que as larvas de primeiros ínstares de *H. armigera* permanecem nos órgãos das plantas (JOHNSON; ZALUCKI, 2005). As larvas ficavam a maior parte do tempo no topo de plantas maduras, enquanto que, em plântulas, se movimentavam com mais frequência. Inicialmente, a maioria delas se move em direção ao topo, sugerindo que o movimento não é aleatório. Esse fato também sugere uma possível busca por partes mais atrativas ou nutricionalmente mais adequadas em plantas que não estão em frutificação, apresentam concentrações elevadas de compostos secundários (WALDBAUER; COHEN; FRIEDMAN, 1984).

Os tecidos jovens da planta de soja são, provavelmente, mais atraentes para as pragas, talvez por serem mais palatáveis e possuir maior valor nutricional (FITT, 1989). A preferência alimentar observada no presente estudo pode estar relacionada à variação da qualidade nutricional e de compostos secundários dos órgãos da soja (dados apresentados no Capítulo 1), cuja presença, ou mesmo concentração, pode ter efeito atraente ou repelente.

Larvas de *Heliothis virescens* (Lepidoptera: Noctuidae) e *H. armigera* nos três primeiros ínstares alimentam-se de partes vegetativas superiores, ou seja, folhas novas, e no quinto ínstar, movem-se em direção as partes reprodutivas, incluindo flores, frutos e sementes (BORTOLOTTO et al., 2014; ROGERS; BRIER, 2010). Entretanto, esse fato não determina que partes reprodutivas sejam o alimento de maior qualidade para o seu desenvolvimento. A escolha por órgãos em pleno desenvolvimento pode ser uma estratégia das larvas para evitar o consumo de órgãos já desenvolvidos e com maior concentração de compostos de defesa.

A presença de larvas de *H. armigera* nos órgãos da soja variou ao longo das avaliações (tempo), indicando que as larvas visitaram e se alimentaram de vários tipos de estrutura das plantas durante o período, em função do estágio de desenvolvimento (CUNHA, 2016).

Comparando o comportamento das larvas de diferentes idades no teste que inclui órgãos vegetativos e reprodutivos, foi possível verificar que as larvas de 1º instar reduziram a frequência de escolha por legumes desde 0,5 horas iniciais até às 24 horas, de 41 para 16%. As larvas de 4º instar apresentaram um pequeno acréscimo de 21 para 26%; enquanto as larvas de 6º instar apresentaram um acréscimo maior, de 18 para 43% de frequência de presença neste órgão. Esses resultados, possivelmente, estão relacionados ao desenvolvimento morfológico das mandíbulas das larvas e também com a presença de específicas enzimas digestivas nos ínstars finais (PATANKAR et al., 2001; ZALUCKI; CLARKE; MALCOLM, 2002), que permite a digestão mais rápida.

A preferência de larvas de lepidópteros ainda pequenas, exclusivamente, por folhas, é considerada um comportamento que visa evitar danificar as mandíbulas nos órgãos mais duros, e como forma de facilitar o seu estabelecimento e sua sobrevivência em outros órgãos, posteriormente (ZALUCKI; CLARKE; MALCOLM, 2002). A preferência inicial por folhas de soja foi constatada em larvas de 4º instar de *H. armigera* que depois aumentam a presença em legumes, igualando preferência entre folhas e estes últimos (CUNHA, 2016). O autor verificou que as larvas de 5º instar apresentam variações na frequência de escolha entre folhas e legumes, o que também foi constatado no presente estudo. Esse comportamento deve-se há maior capacidade de locomoção das larvas a partir do 4º instar, somada à crescente exigência por alimentos de maior qualidade nutricional para o seu desempenho biológico.

Em todos os testes, apesar das larvas demonstrarem alguma preferência na escolha, nenhum órgão vegetal deixou de ser visitado. Assim, a avaliação de consumo torna-se determinante para se concluir sobre a aceitação do alimento pelos insetos. Nesse sentido, não houve discrepância relevante entre o comportamento de escolha e de consumo, de tal forma que em linhas gerais, os órgãos mais escolhidos foram os mais consumidos, no caso folhas em expansão e legumes.

4.5 Conclusões

Larvas de *H. armigera*, independentemente do ínstar consomem diferentes porções de todos os órgãos vegetativos e reprodutivos que estão disponíveis.

Larvas de 1º ínstar preferem se alimentar de folhas em expansão, quando podem escolher entre estas, folhas novas, folhas velhas e legumes no início do desenvolvimento dos grãos e com grãos completamente desenvolvidos.

Larvas de 4º ínstar preferem consumir folhas em expansão e legumes no início do desenvolvimento dos grãos e com grãos completamente desenvolvidos, em relação a folhas novas e folhas velhas.

Larvas de 6º ínstar preferem consumir folhas em expansão e legumes com grãos completamente desenvolvidos em relação a folhas novas, folhas velhas e legumes no início do desenvolvimento do grão.

5 CAPÍTULO III

Consumo e utilização de folhas e legumes de soja por larvas de *Helicoverpa armigera*

5.1 Resumo

O conhecimento da ecologia nutricional de uma praga pode auxiliar na compreensão da sua dinâmica populacional, na definição do potencial de danos e nas decisões para controle, principalmente em sistemas de produção diversificados como os existentes no Brasil. O objetivo desse trabalho foi avaliar o consumo e o aproveitamento do alimento pelas larvas de *Helicoverpa armigera* no 4º, 5º e 6º ínstar em regimes alimentares, constituídos por combinações de órgãos vegetativos e reprodutivos disponíveis nas plantas de soja em diferentes estádios desenvolvimento. Órgãos vegetativos e reprodutivos da soja foram combinados em três regimes alimentares. Nossos resultados mostram que, em condições de laboratório, os melhores índices nutricionais para larvas nos três instares foram obtidos quando as larvas foram alimentadas com folhas novas + folhas velhas em relação à quando foram alimentadas com folhas novas + folhas velhas + legumes no início do desenvolvimento dos grãos e folhas velhas + legumes no início do desenvolvimento dos grãos + legumes com os grãos completamente desenvolvido.

Palavras-chave: 1. Nutrição quantitativa. 2. Índices nutricionais. 3. Manejo integrado de pragas.

5.2 Introdução

A lagarta *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae: Heliiothinae) tem hábito polífago mas a sobrevivência, a duração, o número de instares e o consumo da fase larval dessa praga variam com a espécie vegetal onde se alimenta (SUZANA, 2015, p. 82; SUZANA et al., 2015). A adequação hospedeira da lagarta, especialmente a eficiência na utilização das fontes alimentares, tanto em termos de espécies como de órgãos vegetais, é ainda pouco estudada. Sua preferência por órgãos reprodutivos da soja (*Glycine max*) é mencionada (BORTOLOTTO et al., 2014; ROGERS; BRIER, 2010), mas tem sido colocada de forma geral, sem deixar claro se é uma questão de escolha ou de adequação

nutricional. Resultados de testes de preferência comprovam que há variações na preferência alimentar das larvas de *H. armigera* em função do ínstar e da qualidade nutricional do alimento ofertando. As larvas de 1º ínstar preferem se alimentar de folhas em expansão, já larvar de 4º e 6º ínstar preferem se alimentar de folhas em expansão e legumes, os alimentos escolhidos apresentam maior concentração de proteína (dados apresentados no Capítulo 2).

As estratégias de adaptação entre inseto-planta são extremamente complexas e em alguns casos mal compreendidas, mesmo quando envolvem insetos e plantas de altíssima importância econômica mundial, como no caso da *H. armigera* e da soja. A compreensão do desempenho biológico de *H. armigera* entre diferentes hospedeiros vem contribuindo para o entendimento da dinâmica populacional da praga. O insucesso da praga em algumas espécies ou órgãos vegetais tanto pode estar relacionado à presença de compostos fitoquímicos secundários quanto à ausência de nutrientes primários essenciais ao seu crescimento e desenvolvimento.

Em cultivares de soja, a menor adequação hospedeira pode ser atribuída à presença de fitoquímicos secundários ou agentes antibióticos e antixenóticos, como as isoflavonas (RIBEIRO et al., 2007) ou, ainda, à ausência de nutrientes primários essenciais para o crescimento e desenvolvimento dessa praga (NASERI et al., 2010). Entretanto, as variações nutricionais e de compostos de defesa (metabólitos secundários) contidos diferentes órgãos, quando essa praga é alimentada exclusivamente com soja em diferentes fases de desenvolvimento, ainda são desconhecidas. As folhas de soja da cv. BMX Potência não oferecem condições ótimas para seu desenvolvimento em relação a folhas de outros hospedeiros.

Por outro lado, o sucesso da colonização de *H. armigera* na soja, em condições naturais, pode ser resultado da possibilidade de se locomover para escolher tecidos mais nutritivos ou com menos defesas, como já demonstrado em outras plantas hospedeiras da espécie (PERKINS et al., 2013). Em condições naturais, a larva de *H. armigera* pode se alimentar de diferentes órgãos, isoladamente ou não, de acordo com a disponibilidade ao longo do ciclo das plantas de soja.

O alimento consumido, tanto em termos de quantidade como de qualidade, e a eficiência de utilização, são indicadores das condições nutricionais requeridas para o crescimento e proliferação de insetos (BARTON; RAUBENHEIMER, 2003; RUAN; WU, 2001). A qualidade nutricional do alimento é determinada pela concentração de nutrientes, digestibilidade e eficiência na sua utilização, respectiva energia disponível (GEUS, 1979; REIS; RODRIGUES, 1993, p. 19).

Apesar da importância econômica de *H. armigera* há pouca informação sobre os índices nutricionais dessa praga quando se alimenta exclusivamente de órgãos de soja. O objetivo desse trabalho foi avaliar o efeito de regimes alimentares, constituídos por combinações de órgãos vegetativos e reprodutivos de plantas de soja em diferentes estádios desenvolvimento, no consumo e na utilização do alimento pelas larvas de *H. armigera* no 4º, 5º e 6º ínstar.

5.3 Material e Métodos

Os estudos foram realizados no Laboratório de Entomologia da Faculdade de Agronomia e Medicina Veterinária (FAMV), da Universidade de Passo Fundo (UPF), Passo Fundo, RS, em câmara climatizada (25 ± 2 °C, umidade relativa de $60 \pm 10\%$ e fotoperíodo de 12 horas). Foram utilizadas larvas de *H. armigera* provenientes da criação mantida no laboratório, em dieta artificial de Greene et al. (1976). Plantas de soja (cv. BMX Ativa RR) foram cultivadas em vasos (8 litros), em casa de vegetação, utilizadas para a coleta de órgãos vegetativos e reprodutivos e alimentar as larvas.

Os experimentos foram conduzidos em delineamento inteiramente casualizado, com três regimes alimentares (tratamentos), constituídos pela combinação de órgãos de soja oferecidos como alimento a 260 larvas (repetições) para cada regime. Os regimes alimentares avaliados representam situações reais de campo, de modo que na composição de cada um considerou-se órgãos que estão disponíveis para as larvas em diferentes estádios de desenvolvimento das plantas de soja, sujeitos ao ataque da praga, em cultivares de hábito determinado. Como referência para caracterização complementar dos estádios usou-se a escala de Hanway e Thompson (1985). Os regimes alimentares

avaliados foram: a) Regime FN + FV: folhas novas, recém expandidas, com folíolos de 6,9 cm de comprimento e 5,4 cm de largura, completamente abertos a 3-5 dias, de coloração verde clara (FN) + folhas velhas, completamente expandidas, com folíolos de 10,4 cm de comprimento e 7,7 cm de largura, completamente abertos a 15-20 dias, de coloração verde escura (FV), combinação que ocorre nos estádios V7 – V9; b) Regime FN + FV + LIG, onde LIG significa legumes no início do desenvolvimento dos grãos, combinação que ocorre no estágio R5; e c) Regime FV + LIG + LDG onde LGD significa legumes com os grãos completamente desenvolvidos, combinação que ocorre no estágio R6.

Inicialmente, as larvas a serem utilizadas nos experimentos foram individualizadas em placas de Petri (4 cm² de diâmetro) e alimentadas somente com folhas em expansão e folhas novas de soja, simulando uma situação real e um comportamento natural de larvas recém eclodidas em plantas nos estádios iniciais de desenvolvimento. O desenvolvimento das larvas foi acompanhado diariamente e, a partir do 4º ínstar, foram transferidas, individualmente, para placas Petri maiores (9 cm² de diâmetro), nas quais foram ofertados “ad libitum” os regimes alimentares a serem avaliados.

Por meio de observações diárias, foram obtidos dados de massa seca das chamadas variáveis primárias: alimento consumido (peso do tecido vegetal fornecido menos peso da sobra), ganho de peso do inseto (peso final menos peso inicial), matéria excretada (peso da exúvia e das fezes) e duração dos ínstars larvais. As amostras foram secadas em estufa, a 60 °C por 48 horas, e após pesadas em balança de precisão (0,0001 g). O ganho de peso foi determinado em alíquota de vinte larvas, para a cada ínstar, sacrificadas ao entrarem no 4º, 5º e 6º ínstar e aos primeiros sinais de pré-pupa (encurtamento). Com base nos dados obtidos pela estimativa das variáveis primárias foram determinados os índices de consumo e utilização para cada ínstar, com as seguintes equações (WALDBAUER, 1968 adaptado por PARRA, 1991, p. 40).

Taxa de consumo relativo (RCR)

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

Taxa metabólica relativa (RMR)

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

Taxa de crescimento relativo (RGR)

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

Eficiência de conversão do alimento ingerido (ECI)

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

Eficiência de conversão do alimento digerido (ECD)

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

Digestibilidade aproximada (AD)

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

Custo metabólico

$$\text{CM} = 100 - \text{ECD}$$

Onde:

T = tempo de duração do período de alimentação.

I = alimento consumido durante T.

B = alimento utilizado durante T_i .

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

F = alimento não digerido + produtos de excreção.

$M = (I - F) - B$ = alimento metabolizado durante T .

$I - F$ = alimento assimilado durante T .

\bar{B} = peso médio das larvas durante T .

Os dados das variáveis primárias foram submetidos à análise de variância e os índices nutricionais à análise de covariância, utilizando a RCR como covariável. Quando essas análises apontaram diferenças significativas, as médias foram comparadas pelo teste de Tukey-Kramer ($p \leq 0,05$). A análise de covariância é considerada a mais adequada para o estudo de índices de nutrição quantitativa por fornecer informações importantes que são negligenciadas e por reduzir efeitos não verdadeiros dos tratamentos sobre os índices, como pode acontecer na análise da variância (RAUBERNHEIMER; SIMPSON, 1992; PARRA et al., 2009, p. 61).

5.4 Resultados e Discussão

No 4º instar, o menor consumo e o maior ganho de peso ocorreram quando as larvas foram alimentadas com o regime alimentar composto por folhas novas + folhas velhas (FN+FV), sem influência significativa no peso das fezes produzidas (Figura 1 A, B e C). A duração da fase larval não foi afetada pelos regimes alimentares, porém a quantidade de alimento metabolizado, que representa o que foi utilizado na forma de energia, e o alimento assimilado, que representa o que foi ingerido e convertido em biomassa, foram diferentes nos três regimes alimentares, sendo superiores no regime

folhas velhas + legumes no início do desenvolvimento dos grãos + legume com o grãos completamente desenvolvidos (FV+LIG+LDG) (Figura 2 A, B e C), em relação às demais combinações de tecidos vegetais.

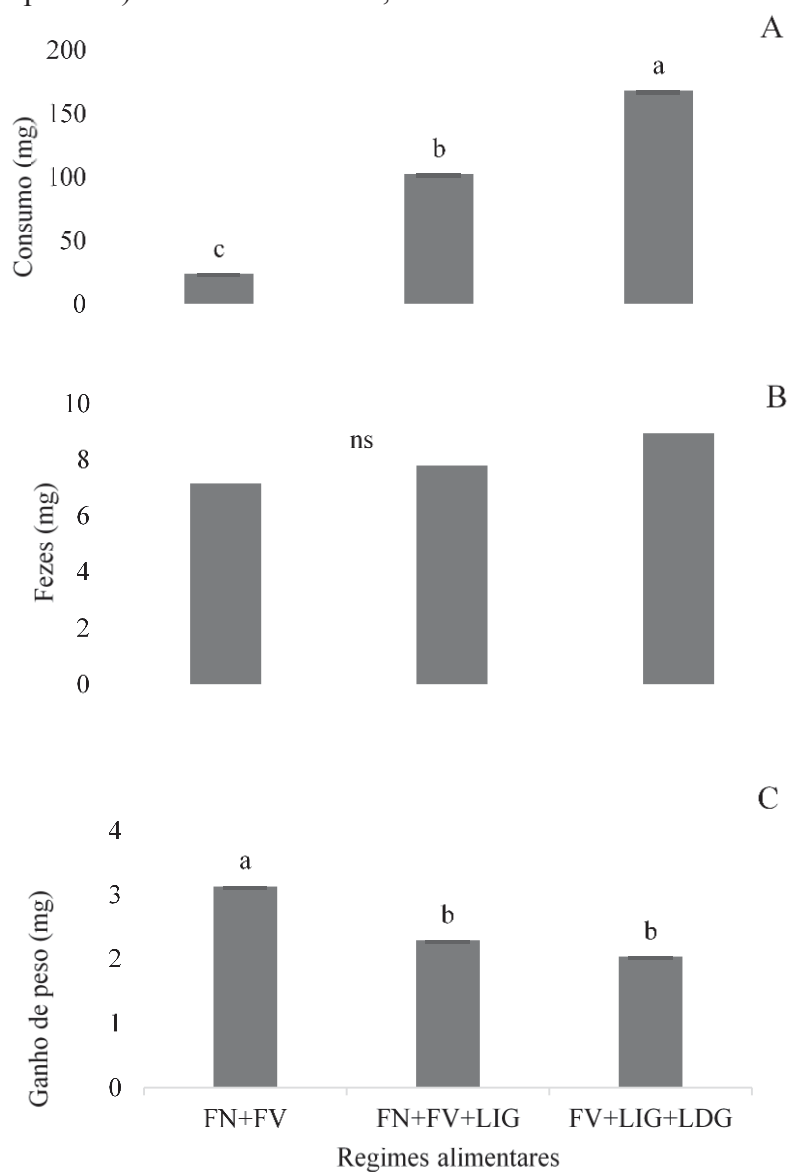
A taxa de consumo relativo (RCR) e a taxa metabólica relativa (RMR) foram superiores no regime FV+LIG+LDG, já a taxa de crescimento relativo (RGR) foi semelhante independente do regime alimentar a que *H. armigera* foi submetida (Tabela 1). Em consequência, a eficiência de conversão do alimento ingerido (ECI) e digerido (ECD), que determinam o aproveitamento dos alimentos, foram superiores no regime FN+FV, o que levou ao menor custo metabólico (CM). A RMR, que é a quantidade do alimento gasto em metabolismo, foi alta no regime FV+LIG+LDG, demonstrando que grande parte do alimento consumido foi gasto na manutenção das atividades do organismo, culminado assim, em menor ECD e ECI, o que levou ao menor ganho de peso entre todos os regimes.

A digestibilidade aproximada (AD), que representa a porcentagem de alimento ingerida que é efetivamente assimilada pelo inseto, foi maior nos regimes folhas novas + folhas velhas + legume no início do desenvolvimento dos grãos (FN+FV+LIG) e FV+LIG+LDG, que incluem a oferta de legumes na combinação alimentar.

No 5º ínstar, o consumo, ganho de peso e o peso das fezes foram maiores quando as larvas foram alimentadas com FN+FV+LIG e FV+LIG+LDG (Figura 3 A, B e C). A duração da fase larval, o alimento metabolizado e o alimento assimilado também foram maiores nos regimes alimentares com a presença de legumes, FN+FV+LIG e FV+LIG+LDG (Figura 4 A, B e C).

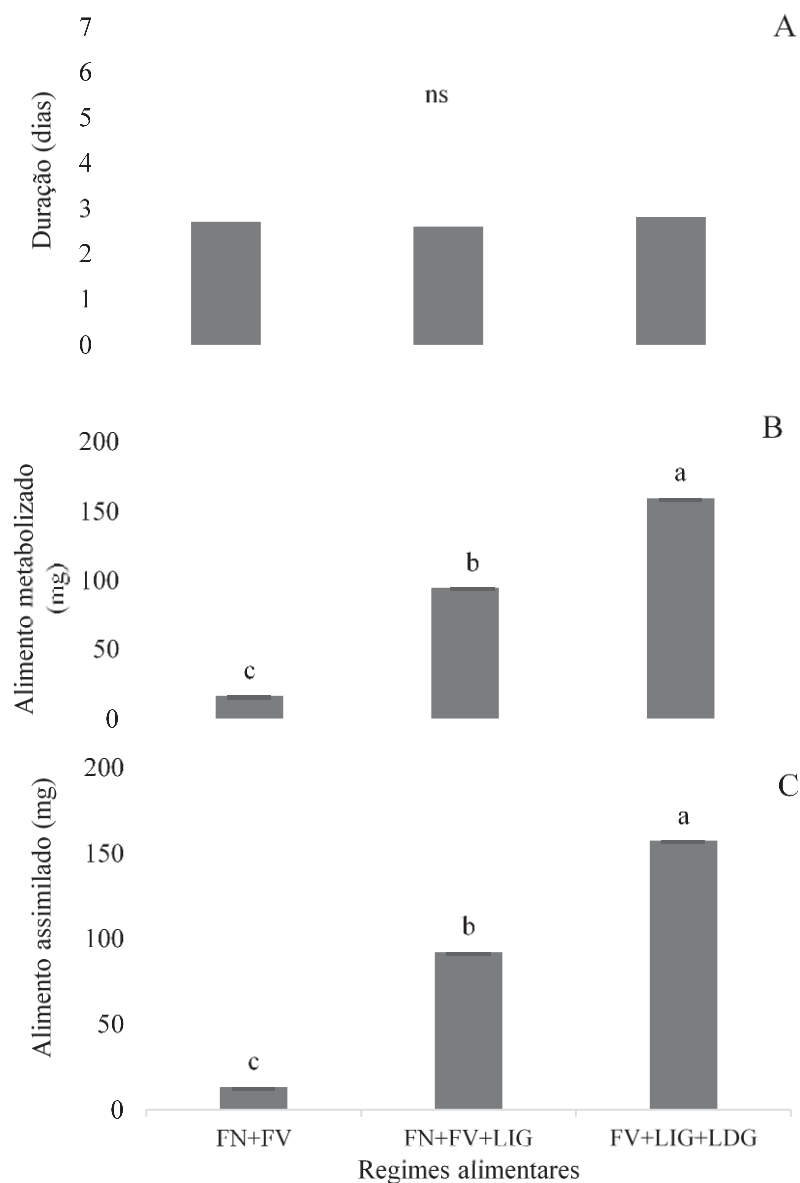
A RCR e a RMR para larvas no 5º ínstar foram superiores no regime FV+LIG+LDG (Tabela 2). A RGR, a ECI e a ECD foram maiores no regime FN+FV, o que levou ao menor CM. Já a AD não foi diferente entre os regimes.

Figura 1 – Consumo (A), fezes (B) e ganho de peso (C) de larvas no 4º instar (F) de *Helicoverpa armigera* sob oferta de três regimes alimentares de soja (cv. BMX Ativa RR), em laboratório (25 ± 2 °C, 60 ± 10 % UR e 12 horas de fotoperíodo). Passo Fundo – RS, 2017



Nota: mesma letra sobre as colunas indica igualdade estatística pelo teste de Tukey- Kramer ($p < 0,05$). Não significativo (ns). Folhas novas (FN), folhas velhas (FV), legumes no início do desenvolvimento dos grãos (LIG), legumes com os grãos completamente desenvolvidos (LDG).

Figura 2 – Duração (A) de larvas no 4º instar de *Helicoverpa armigera* e alimento metabolizado (B) e assimilado (C) sob oferta de três regimes alimentares de soja (cv. BMX Ativa RR), em laboratório (25 ± 2 °C, 60 ± 10 % UR e 12 horas de fotoperíodo). Passo Fundo – RS, 2017



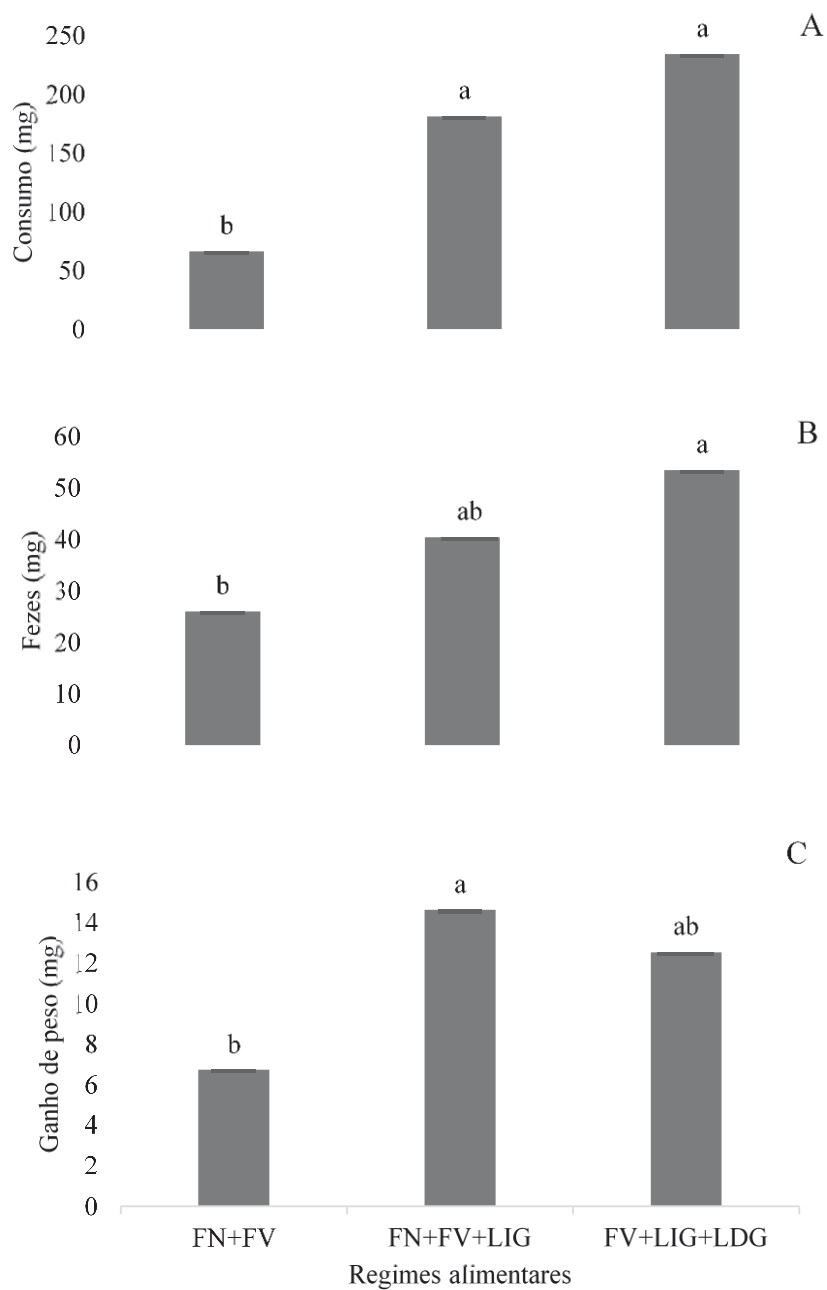
Nota: mesma letra sobre as colunas indica igualdade estatística pelo teste de Tukey- Kramer ($p < 0,05$). Não significativo (ns). Folhas novas (FN), folhas velhas (FV), legumes no início do desenvolvimento dos grãos (LIG), legumes com os grãos completamente desenvolvidos (LDG).

Tabela 1 – Índices nutricionais (média ± EP) de larvas no 4º instar de *Helicoverpa armigera* sob oferta de regimes alimentares de soja (cv. BMX Ativa RR), em laboratório (25 ± 2 °C, 60 ± 10 % UR e 12 horas de fotoperíodo). Passo Fundo – RS, 2017

Regime alimentar (n)	RCR (mg/mg/dia)	RMR (mg/mg/dia)	RGR (mg/mg/dia)	ECI (%)	ECD (%)	AD (%)	CM (%)
FN+FV (84)	6,56 ± 0,23 c	3,80 ± 0,19 c	0,81 ± 0,02 ^{ns}	13,50 ± 0,60 a	20,66 ± 1,24 a	69,55 ± 1,33 b	79,34 ± 1,24 b
FN+FV+LIG (84)	37,60 ± 1,40 b	33,86 ± 1,32 b	0,83 ± 0,02	2,35 ± 0,07 b	2,57 ± 0,09 b	92,13 ± 0,63 a	97,43 ± 0,09 a
FV+LIG+LDG (82)	69,09 ± 2,21 a	64,89 ± 2,16 a	0,77 ± 0,02	1,24 ± 0,07 c	1,33 ± 0,08 c	94,73 ± 0,35 a	98,67 ± 0,08 a
C.V. (%)	17,94	3,94	12,58	19,35	26,80	5,29	4,22

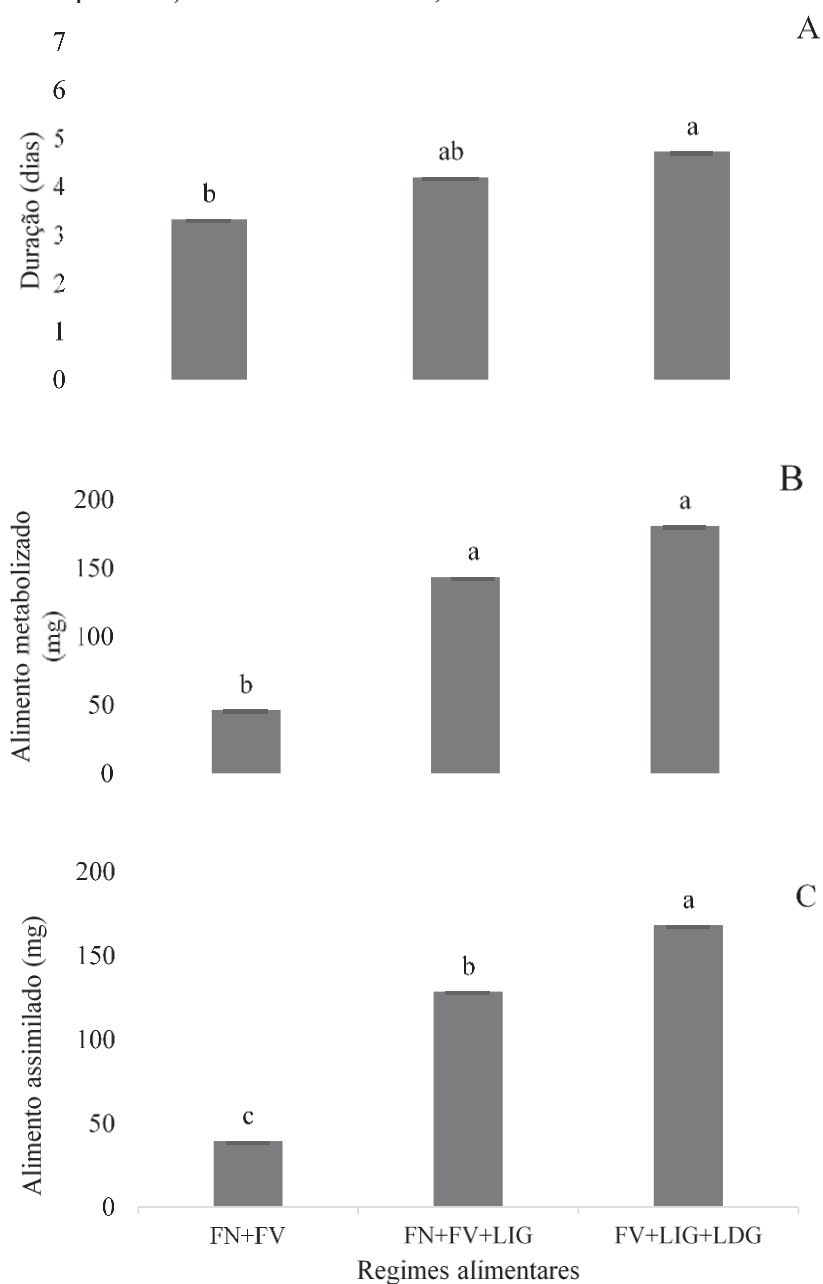
Nota: médias seguidas pela mesma letra indica igualdade estatística pelo teste de Tukey-Kramer (p<0,05). Não significativo (ns). Folhas novas (FN); folhas velhas (FV); legumes no início do desenvolvimento dos grãos (LIG); legumes com os grãos completamente desenvolvidos (LDG), taxa de consumo relativo (RCR); taxa metabólica relativa (RMR); taxa de crescimento relativo (RGR); eficiência de conversão do alimento ingerido (ECI); eficiência de conversão do alimento digerido (ECD); digestibilidade aproximada (AD); custo metabólico (CM); erro padrão da média (EP) e número de repetições (larvas) (n).

Figura 3 – Consumo (A), fezes (B) e ganho de peso (C) de larvas no 5º instar de *Helicoverpa armigera* sob oferta de três regimes alimentares de soja (cv. BMX Ativa RR), em laboratório (25 ± 2 °C, 60 ± 10 % UR e 12 horas de fotoperíodo). Passo Fundo – RS, 2017



Nota: mesma letra sobre as colunas indica igualdade estatística pelo teste de Tukey-Kramer ($p < 0,05$). Folhas novas (FN), folhas velhas (FV), legumes no início do desenvolvimento dos grãos (LIG), legumes com os grãos completamente desenvolvidos (LDG).

Figura 4 – Duração (A) de larvas no 5º ínstar de *Helicoverpa armigera* e alimento metabolizado (B) e assimilado (C) sob oferta de três regimes alimentares de soja (cv. BMX Ativa RR), em laboratório (25 ± 2 °C, 60 ± 10 % UR e 12 horas de fotoperíodo). Passo Fundo – RS, 2017



Nota: mesma letra sobre as colunas indica igualdade estatística teste de Tukey- Kramer ($p < 0,05$). Folhas novas (FN), folhas velhas (FV), legumes no início do desenvolvimento dos grãos (LIG), legumes com os grãos completamente desenvolvidos (LDG).

Tabela 2 – Índices nutricionais (média ± EP) de larvas no 5º instar de *Helicoverpa armigera* sob oferta de regimes alimentares de soja (cv. BMX Ativa RR), em laboratório (25 ± 2 °C, 60 ± 10 % UR e 12 horas de fotoperíodo). Passo Fundo – RS, 2017

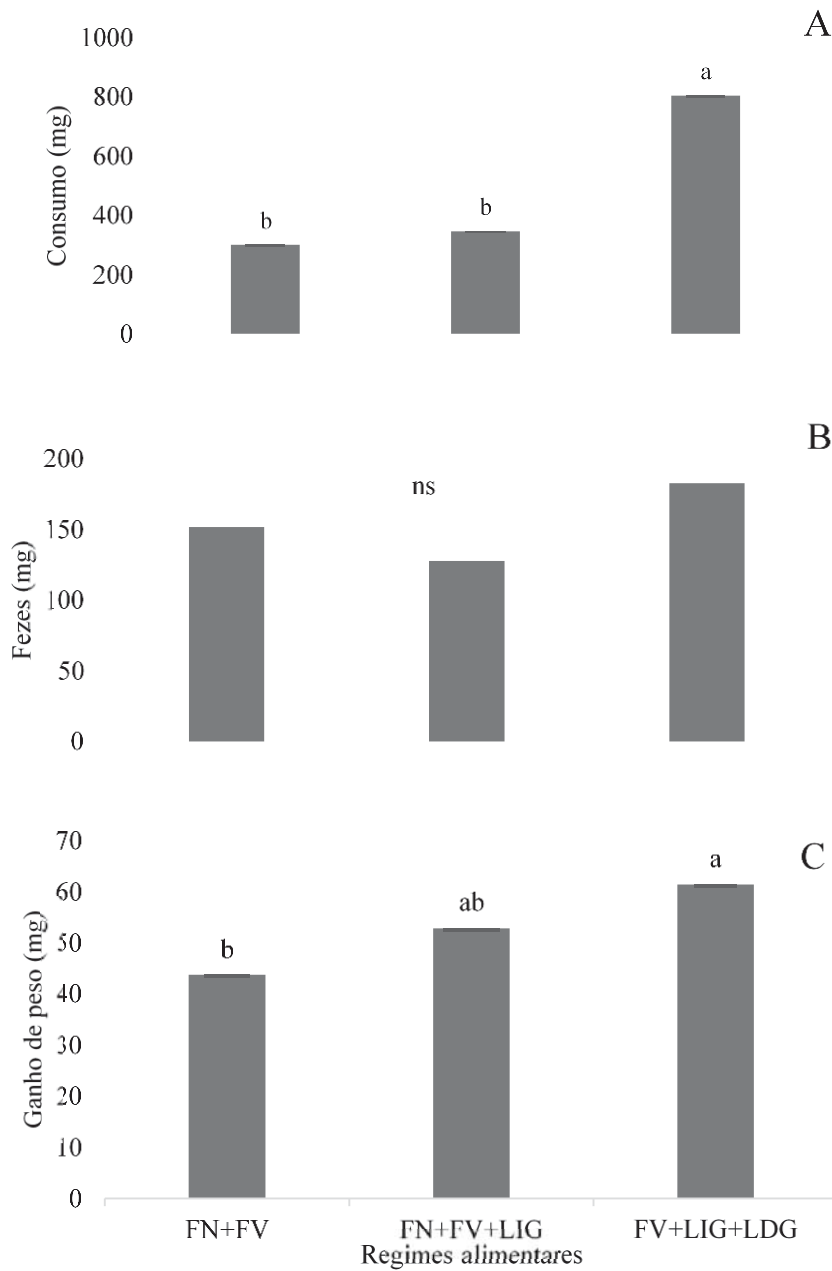
Regime alimentar (n)	RCR (mg/mg/dia)	RMR (mg/mg/dia)	RGR (mg/mg/dia)	ECI (%)	ECD (%)	AD (%)	CM (%)
FN+FV (53)	7,09 ± 0,47 b	4,32 ± 0,50 c	0,71 ± 0,04 a	12,31 ± 1,06 a	21,01 ± 2,04 a	75,50 ± 8,29 ^{ns}	78,99 ± 2,04 b
FN+FV+LIG (52)	11,66 ± 1,46 b	9,63 ± 1,41 b	0,60 ± 0,04 b	8,47 ± 0,93 b	12,21 ± 1,97 b	81,18 ± 1,88	87,79 ± 1,97 a
FV+LIG+LDG (40)	18,48 ± 3,09 a	15,11 ± 2,67 a	0,55 ± 0,04 b	5,29 ± 0,50 c	7,01 ± 0,79 c	80,624 ± 1,64	92,99 ± 0,79 a
C.V. (%)	43,08	15,77	20,21	23,19	31,8	19,52	7,93

Nota: médias seguidas pela mesma letra indica igualdade estatística teste de Tukey- Kramer (p<0,05). Não significativo (ns). Folhas novas (FN); folhas velhas (FV); legumes no início do desenvolvimento dos grãos (LIG); legumes com os grãos completamente desenvolvidos (LDG), taxa de consumo relativo (RCR); taxa metabólica relativa (RMR); taxa de crescimento relativo (RGR); eficiência de conversão do alimento ingerido (ECI); eficiência de conversão do alimento digerido (ECD); digestibilidade aproximada (AD); custo metabólico (CM); erro padrão da média (EP) e número de repetições (larvas) (n).

No 6º ínstar, as larvas apresentaram valores superiores de consumo e de ganho de peso quando alimentadas com FV+LIG+LDG em relação aos demais regimes (Figura 5 A e C). O alimento metabolizado e o assimilado também foram maiores no regime FV+LIG+LDG (Figura 6 B e C). O peso das fezes e a duração do ínstar não diferiram nos três regimes alimentares (Figura 5 B, Figura 6 B).

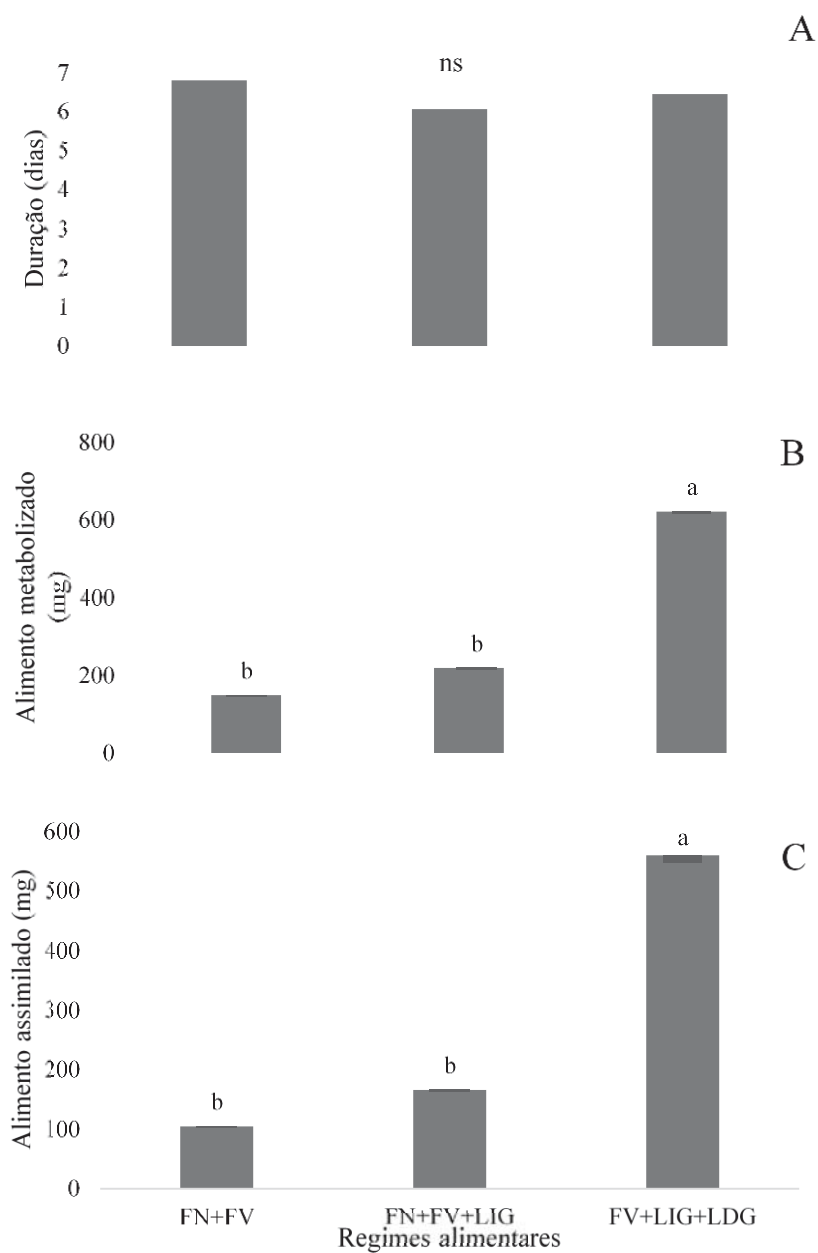
No 6º ínstar, a RCR e a RMR foram superiores no regime FV+LIG+LDG, mas a RGR não diferiu para os regimes alimentares (Tabela 3). Já a AD foi superior nos regimes FV+LIG+LDG e FN+FV+LIG e a ECI, a ECD e a CM não foram diferentes entre os regimes. Apesar dessas variáveis não diferirem estatisticamente, parece haver uma tendência de maior eficiência de conversão no regime FN+FV, o que confirmaria os resultados obtidos no 4º e 5º ínstar.

Figura 5 – Consumo (A), fezes (B) e ganho de peso (C) de larvas no 6º ínstar de *Helicoverpa armigera* sob oferta de três regimes alimentares de soja (cv. BMX Ativa RR), em laboratório (25 ± 2 °C, 60 ± 10 % UR e 12 horas de fotoperíodo). Passo Fundo – RS, 2017



Nota: mesma letra sobre as colunas indica igualdade estatística pelo teste de Tukey- Kramer ($p < 0,05$). Não significativo (ns). Folhas novas (FN), folhas velhas (FV), legumes no início do desenvolvimento dos grãos (LIG), legumes com os grãos completamente desenvolvidos (LDG).

Figura 6 – Duração (A) de larvas no 6º instar de *Helicoverpa armigera* e alimento metabolizado (B) e assimilado (C) sob oferta de três regimes alimentares de soja (cv. BMX Ativa RR), em laboratório (25 ± 2 °C, 60 ± 10 % UR e 12 horas de fotoperíodo). Passo Fundo – RS, 2017



Nota: mesma letra sobre as colunas indica igualdade estatística pelo teste de Tukey- Kramer ($p < 0,05$). Não significativo (ns). Folhas novas (FN), folhas velhas (FV), legumes no início desenvolvimento do grão (LIG), legumes com os grãos completamente desenvolvidos (LDG).

Tabela 3- Índices nutricionais (média \pm EP) de larvas no 6º instar de *Helicoverpa armigera* sob oferta de regimes alimentares de soja (cv. BMX Ativa RR), em laboratório (25 ± 2 °C, 60 ± 10 % UR e 12 horas de fotoperíodo). Passo Fundo – RS, 2017

Regime alimentar (n)	RCR (mg/mg/dia)	RMR (mg/mg/dia)	RGR (mg/mg/dia)	ECI (%)	ECD (%)	AD (%)	CM (%)
FN+FV (20)	2,22 \pm 0,23 b	0,81 \pm 0,15 c	0,31 \pm 0,02 ^{ns}	17,31 \pm 2,24 ^{ns}	39,29 \pm 4,94 ^{ns}	49,22 \pm 4,28 b	60,71 \pm 4,94 ^{ns}
FN+ FV + LIG (16)	2,61 \pm 0,34 b	1,23 \pm 0,21 b	0,40 \pm 0,05	21,11 \pm 4,52	31,86 \pm 5,59	65,05 \pm 4,54 a	68,14 \pm 5,59
FV + LIG+LDG (9)	4,37 \pm 0,67 a	3,00 \pm 0,67 a	0,34 \pm 0,04	9,09 \pm 1,55	14,76 \pm 3,68	72,23 \pm 5,63 a	85,24 \pm 3,68
C. V. (%)	25,69	20,58	17,66	21,29	21,77	16,15	12,71

Nota: médias seguidas pela mesma letra indica igualdade estatística pelo teste de Tukey- Kramer. Não significativo (ns). Folhas novas (FN); folhas velhas (FV); legumes no início desenvolvimento do grão (LIG); legumes com os grãos completamente desenvolvidos (LDG), taxa de consumo relativo (RCR); taxa metabólica relativa (RMR); taxa de crescimento relativo (RGR); eficiência de conversão do alimento ingerido (ECI); eficiência de conversão do alimento digerido (ECD); digestibilidade aproximada (AD); custo metabólico (CM); erro padrão da média (EP) e número de repetições (larvas) (n).

A comparação dos valores de ECI, ECD e AD dentro de cada regime alimentar, permite avaliar a habilidade de *H. armigera* quanto ao uso do alimento nos três instares (Tabela 4, 5 e 6). Entre os índices nutricionais, o ECI é um indicativo geral da habilidade de um inseto em utilizar os alimentos consumidos para o seu crescimento e desenvolvimento; já o EDC indica a eficiência de conversão do alimento digerido para o crescimento (NATHAN et al., 2005).

Não houve diferença entre instares quanto a ECI e a ECD para larvas que foram mantidas no regime FN+FV. Entretanto, a maior AD, a porcentagem de alimento ingerido que foi efetivamente assimilada pelo inseto, ocorreu no 4º e 5º instar (69,5% e 75,5%, respectivamente) (Tabela 4). No regime FN+FV+LIG, verificou-se os maiores valores de ECI e ECD, no 6º instar (21,1% e 31,9%) e uma AD superior no 4º instar (92,1%) (Tabela 5). Já no regime FV+LIG+LDG, a ECI não foi diferente entre os instares, mas a ECD foi superior no 6º instar (14,8%) e a AD foi superior no 4º instar (94,7%) (Tabela 6).

Tabela 2 - Índices nutricionais (média ± EP) de larvas de diferentes instares de *Helicoverpa armigera* alimentadas com folhas novas + folhas velhas de soja (cv. BMX Ativa RR), em laboratório (25 ± 2 °C, 60 ± 10 % UR e 12 horas de fotoperíodo). Passo Fundo – RS, 2017

Ínstar (n)	ECI (%)	ECD (%)	AD (%)
4º (84)	13,50 ± 0,60 ^{ns}	20,66 ± 1,24 ^{ns}	69,55 ± 1,33 a
5º (53)	12,31 ± 1,06	21,02 ± 2,04	75,50 ± 8,29 a
6º (20)	17,31 ± 2,24	39,30 ± 4,94	49,22 ± 4,28 b
C.V. (%)	16,54	24,21	21,00

Nota: médias seguidas pela mesma letra indica igualdade estatística pelo teste de Tukey- Kramer. Não significativo (ns). Eficiência de conversão do alimento ingerido (ECI); eficiência de conversão do alimento digerido (ECD); digestibilidade aproximada (AD), erro padrão da média (EP) e número de repetições (larvas) (n).

As semelhanças nos índices nutricionais de larvas cuja alimentação foi FN+FV+LIG e FV+LIG+LDG, possivelmente, estejam relacionadas à similiaridade na composição nutricional desses regimes, os quais contem legumes e grãos de soja. Nos regimes com o fornecimento de legumes houve maior digestibilidade o que, possivelmente, esteja relacionado ao maior teor de proteína e a sua relação com as enzimas digestivas. A diferença nas enzimas presentes no intestino das larvas no 4º, 5º e

6º instar de *H. armigera*, principalmente de proteases (PATANKAR et al., 2001), podem explicar variações nos índices nutricionais observadas no presente estudo.

Tabela 3 - Índices nutricionais (média ± EP) de larvas de diferentes ínstars de *Helicoverpa armigera* alimentadas com folhas novas +folhas velhas+ legumes no início do desenvolvimento dos grãos de soja (cv. BMX Ativa RR), em laboratório (25 ± 2 °C, 60 ± 10 % UR e 12 horas de fotoperíodo). Passo Fundo – RS, 2017

Ínstar (n)	ECI (%)	ECD (%)	AD (%)
4º (84)	2,35 ± 0,07 c	2,57 ± 0,09 c	92,13 ± 0,63 a
5º (53)	8,47 ± 0,93 b	12,21 ± 1,97 b	81,18 ± 1,88 b
6º (20)	21,09 ± 4,52 a	31,86 ± 5,59 a	65,05 ± 4,54 c
C.V. (%)	29,72	34,55	6,75

Nota: médias seguidas pela mesma letra indica igualdade estatística pelo teste de Tukey-Kramer, não significativo (ns). Eficiência de conversão do alimento ingerido (ECI); eficiência de conversão do alimento digerido (ECD); digestibilidade aproximada (AD), erro padrão da média (EP) e número de repetições (larvas) (n).

Aumentos nos índices de ECI, ECD e AD, verificados em função no ínstar larval, não estão de acordo com os resultados de outros estudos com *H. armigera*. Com diferentes cultivares de soja, foi observado o aumento de cinco vezes na AD no 3º-4º ínstar (9,3 %) para o 5º-6º ínstar (64,3 %) (SOLEIMANNEJAD et al., 2010). No presente estudo, a maior digestibilidade aproximada em todos os regimes alimentares foi verificada no 4º ínstar, mostrando a maior eficiência na assimilação dos alimentos, que foi reduzindo a cada ínstar.

As maiores ECI e ECD foram verificadas quando as larvas foram alimentadas exclusivamente com folhas (regime FN+FV), para os três ínstars avaliados, demonstrando maior capacidade das larvas em utilizar este alimento para crescimento e desenvolvimento, além desses alimentos apresentarem maior adequação nutricional. A maior conversão influencia positivamente o crescimento e o desenvolvimento das larvas, produzindo pupas maiores, que têm uma correlação direta com a fertilidade do adulto e é ecologicamente importante para a sobrevivência deste inseto (DARYAEI et al., 2007). Além disso, torna esse adulto reprodutivamente mais competitivo, já que o tamanho influencia no sucesso da cópula, na fecundidade, bem como na capacidade de dispersão (PARRA et al., 2009).

Tabela 4 - Índices nutricionais (média ± EP) de larvas de diferentes ínstar de *Helicoverpa armigera* alimentadas com folhas velhas + legumes no início desenvolvimento do grão + legumes com os grãos completamente desenvolvidos de soja (cv. BMX Ativa RR), em laboratório (25 ± 2 °C, 60 ± 10 % UR e 12 horas de fotoperíodo). Passo Fundo – RS, 2017

Ínstar (n)	ECI (%)	ECD (%)	AD (%)
4º (74)	1,25 ± 0,07 ^{ns}	1,33 ± 0,08 ^c	94,73 ± 0,35 ^a
5º (40)	5,29 ± 0,05	7,01 ± 0,79 ^b	80,62 ± 1,64 ^b
6º (9)	9,09 ± 1,90	14,76 ± 4,51 ^a	72,23 ± 6,89 ^c
C.V. (%)	20,61	21,77	4,45

Nota: médias seguidas pela mesma letra indica igualdade estatística teste de Tukey- Kramer. Não significativo (ns). Eficiência de conversão do alimento ingerido (ECI); eficiência de conversão do alimento digerido (ECD); digestibilidade aproximada (AD), erro padrão da média (EP) e número de repetições (larvas) (n).

A menor RCR e as maiores ECI e ECD nas larvas mantidas no regime FN+FV, podem ser explicadas de duas maneiras. Primeiramente, quando as larvas consomem menos alimento, este tende a passar pelo sistema digestivo mais lentamente e, assim, há uma maior chance de ser completamente convertido e usado pelo inseto. Outra possibilidade pode estar ligada ao fato dos insetos consumirem menos quando se trata de alimentos de maior qualidade, sendo capazes de convertê-los de forma mais eficiente, sem precisar de grande quantidade para metabolismo e aproveitamento (SOO HOO; FRAENKEL, 1966; SUZANA, 2015, p. 78).

O que também pode ter influenciado na maior eficiência de conversão no regime exclusivo com folhas de soja, é que os tecidos novos da planta são, provavelmente, mais atraentes para as pragas, possivelmente por serem mais palatáveis e possuir maior valor nutricional (FITT, 1989). Larvas de *Heliothis virescens* (Lepidoptera: Noctuidae) e de *H. armigera* alimentam-se na região superior das plantas nos três primeiros ínstar, atacando partes vegetativas e, quando chegam ao quinto ínstar, movem-se em direção às partes reprodutivas, incluindo flores, frutos e sementes (BORTOLOTTO et al., 2014; ROGERS; BRIER 2010). Entretanto, o fato das larvas se moverem para as partes reprodutivas não determina que esse seja o alimento de maior qualidade para o seu desenvolvimento, o que foi observado no presente estudo (dados apresentados no Capítulo 2).

As maiores RCR e RMR no regime FV+LIG+LDG constatadas nos três instares avaliados, demonstram o uso ineficiente da energia. O ideal é gastar a menor quantidade possível com o metabolismo, para usar o restante para crescimento e desenvolvimento e, conseqüentemente, no aumento do peso corporal.

No presente estudo, a RGR média para os regimes alimentares foi 0,80 para o 4º instar, 0,62 para o 5º instar e 0,35 para o 6º instar. Em estudos com larvas de *H. armigera* a RGR média para várias cultivares de soja foi 0,03 no 3º-4º instar e 0,36, no 5º-6º instar (SOLEIMANNEJAD et al., 2010), demonstrando consistência dos resultados para o último instar. Esse índice é dependente da qualidade do alimento ingerido, evidenciando que os regimes alimentares de soja avaliados são adequados para o desempenho biológico de *H. armigera*.

A qualidade nutricional dos regimes alimentares influenciou nas variáveis primárias e, conseqüentemente, nos índices nutricionais no 4º, 5º e 6º instar larvais de *H. armigera*. Os órgãos reprodutivos, LIG (1,38 ug/ul) e LDG (1,06 ug/ul), apresentam maiores teores de proteína. As folhas, em média, apresentaram 0,99 ug/ul (dados apresentados no Capítulo 1). No entanto, os legumes também apresentam maiores concentrações de hemicelulose, celulose e lignina compostos que influenciam negativamente no aproveitamento do alimento. A disponibilidade de nutrientes é variável e determinada por fatores como a concentração de fibras. Atrelada à concentração de proteínas está a fisiologia das plantas de soja, em que a concentração de nutrientes e as suas necessidades mudam com o desenvolvimento. Folhas recém-desenvolvidas, tenras, dependem do floema para a chegada de seiva elaborada e só após a folha ter um terço expandido é que se torna fonte de fotoassimilados (PATE, 1980), diferentes de folhas velhas que já são fontes de fotoassimilados, fazendo com que apresentem maior concentração de nutrientes.

Os compostos secundários presentes na soja também podem ter influenciado no aproveitamento do alimento (dados apresentados Capítulo 1). O menor ganho de peso no 5º e 6º instar no regime exclusivamente de folhas, pode estar ligado à maior concentração de compostos como genistina, acetil-genistina, gliciteína identificados apenas em folhas

da soja. Entretanto, no 4º ínstar o maior ganho de peso foi verificado no regime apenas com folhas, o que pode estar relacionado à preferência por folhas de larvas de 1º e 3º ínstaes, cruciais para o estabelecimento, evitando danificar suas mandíbulas com órgãos mais duros (ZALUCKI; CLARKE; MALCOLM, 2002). Larvas de *H. armigera* alimentadas com folhas de soja apresentam maior ganho de peso nos primeiros ínstaes e duração da fase larval reduzida, em relação à quando são alimentadas com folhas de algodão (*Gossypium hirsutum*) e dieta artificial (SANTOS et al., 2016). Alimentos adequados apresentam efeito direto na biologia da praga, com redução da duração do período larval e maior ganho de peso (SILVA et al., 2012).

Possivelmente, esses resultados estão relacionados à produção de enzimas digestivas (proteínases) pelas larvas. Nos primeiros ínstaes, as larvas se alimentam de folhas tenras e brotações e depois, com o desenvolvimento das enzimas, inicia a alimentação por órgãos reprodutivos (PATANKAR et al., 2001). Estudos sobre de *H. armigera* comprovam a preferência de larvas de 4º ínstar por folhas e que somente no 5º ínstar ocorre consumo de legumes (CUNHA, 2016). No presente estudo, também se constatou que a presença das larvas de *H. armigera*, variou entre folhas e legumes, possivelmente em função de que as larvas tendem a se alimentar de ambas as estruturas ao longo do seu desenvolvimento (dados apresentados no Capítulo 2).

Além das enzimas digestivas existentes nas larvas, a menor adequação de algumas plantas hospedeiras, ou órgãos dessas plantas, pode ser devida à presença de fitoquímicos secundários ou agentes antibióticos e antixenóticos como as isoflavonas ou, ainda, à ausência de nutrientes primários essenciais para o crescimento e desenvolvimento dessa praga (HEMATI et al., 2012; NASERI et al., 2009a; RIBEIRO et al., 2007), refletindo na maior ou menor aptidão alimentar de espécies ou órgãos vegetais. Da mesma forma, o sucesso da colonização desta lagarta na soja, em condições naturais, pode também ser resultado de sua constante locomoção à procura de tecidos mais nutritivos ou menos bem defendidos quimicamente, como já demonstrado em outras plantas hospedeiras (PERKINS et al., 2013).

5.5 Conclusões

A maior eficiência de conversão do alimento ingerido e digerido por *H. armigera* foi observada quando as larvas de 4º, 5º e 6º ínstar se alimentaram de folhas novas + folhas velhas em relação à folhas novas + folhas velhas + legumes no início desenvolvimento dos grãos e folhas velhas + legumes no início desenvolvimento dos grãos + legumes com grãos completamente desenvolvidos.

Larvas de 6º ínstar de *H. armigera* apresentam maior eficiência de conversão dos alimentos ingeridos e digeridos que larvas de 4º e 5º ínstar.

6 CAPÍTULO IV

Desempenho biológico de *Helicoverpa armigera* em folhas e legumes de soja

6.1 Resumo

Helicoverpa armigera (Lep.: Noctuidae: Heliothinae) é considerada uma das mais importantes espécies de praga da agricultura mundial. Na cultura da soja, pode ocorrer desde a emergência até a fase de maturação e causar graves danos econômicos. As variações no desempenho biológico quando larvas de *H. armigera* se alimentam com diferentes combinações de órgãos de soja, em diferentes fases de desenvolvimento das plantas, ainda são desconhecidas. Com base nisso, o objetivo desse trabalho foi avaliar o desempenho biológico *H. armigera* em diferentes regimes alimentares, constituídos por combinações de órgãos vegetativos e reprodutivos disponíveis nas plantas de soja ao longo do seu desenvolvimento. Órgãos vegetativos e reprodutivos das plantas foram combinados em três regimes alimentares e fornecidos a larvas. Nossos resultados demonstram que o melhor desempenho biológico de *H. armigera* ocorre quando a larva consome órgãos vegetativos mais reprodutivos de soja.

Palavras-chave: 1. Alimentação. 2. Inseto-praga. 3. *Glycine max*.

6.2 Introdução

Helicoverpa armigera (Lepidoptera: Noctuidae: Heliothinae) é considerada uma das mais importantes espécies de praga da agricultura mundial (FITT, 1989). É uma espécie extremamente polífaga, cujas larvas foram registradas em mais de trezentas espécies de plantas cultivadas e silvestres (SARATE et al., 2012; SHARMA et al., 2005). Estas características permitem sua adaptação a diferentes situações quanto a disponibilidade de hospedeiros e explicam a sua importância agrícola (FITT, 1989).

No Brasil, *H. armigera* é considerada praga de soja (*Glycine max*) e de várias outras espécies cultivadas e daninhas (ARNEMANN et al., 2014; ÁVILA; VIVAN; TOMQUELSKI, 2013; CZEPAK et al., 2013a; SALVADORI et al., 2013; THOMAZONI et al., 2013). Na soja, pode ocorrer desde a emergência até a maturação e

causar graves prejuízos econômicos, atacando indistintamente órgãos vegetativos e reprodutivos das plantas (CZEPAK et al., 2013b). Pela destruição de partes apicais, pode limitar o crescimento das plantas (SALVADORI et al., 2013a).

A disponibilidade de nutrientes para o crescimento e manutenção dos insetos ao longo de um período de desenvolvimento é determinada pela quantidade, pelo tipo de alimento consumido e a pela eficiência como este alimento é utilizado (BARTON; RAUBENHEIMER, 2003). Variações na qualidade nutricional de plantas hospedeiras podem influenciar no desenvolvimento de *H. armigera* e, conseqüentemente, na dinâmica populacional dessa praga (RUAN; WU, 2001). Em diferentes espécies vegetais sabe-se que essa espécie apresenta variação no número de ínstar, na duração e na sobrevivência das fases de desenvolvimento, além de alterações no consumo (SUZANA et al., 2015; SUZANA, 2015, p. 82).

Folhas ou legumes de soja utilizados, exclusivamente, como alimento por larvas *H. armigera* foram considerados adequados para o seu desempenho biológico, mas inferiores quando comparados com outras espécies vegetais e com dieta artificial (SUZANA, 2015, p. 82). Essas informações indicam que, provavelmente, a espécie tem necessidade de consumir alternadamente partes vegetativas e reprodutivas dos hospedeiros. Larvas de *Heliothis virescens* (Lepidoptera: Noctuidae) necessitam se alimentar de partes vegetativas antes de migrar para os legumes de soja para completar o seu desenvolvimento (BORTOLOTTI et al., 2014).

As variações de desempenho biológico quando larvas de *H. armigera* são alimentadas com diferentes combinações de órgãos de soja, em diferentes fases de desenvolvimento das plantas, ainda são desconhecidas. Assim, o objetivo desse trabalho foi avaliar o efeito de regimes alimentares, constituídos pela combinação de órgãos vegetativos e reprodutivos disponíveis nas plantas de soja em diferentes estádios de desenvolvimento, no desempenho biológico *H. armigera*.

6.3 Material e Métodos

O estudo foi realizado no Laboratório de Entomologia da Faculdade de Agronomia e Medicina Veterinária (FAMV), da Universidade de Passo Fundo (UPF), Passo Fundo, RS, em câmara climatizada (25 ± 2 °C, umidade relativa de $60 \pm 10\%$ e fotoperíodo de 12 horas). Foram utilizadas larvas de *H. armigera* provenientes da criação mantida no laboratório, em dieta artificial de Greene et al. (1976). As plantas de soja (cv. BMX Ativa RR) cultivadas em vasos (8 litros), em casa de vegetação, das quais foram coletados órgãos vegetativos e reprodutivos para alimentar as larvas.

O experimento foi conduzido em delineamento inteiramente casualizado, com três regimes alimentares (tratamentos), constituídos pelas combinações de órgãos de soja oferecidas como alimento a 160 larvas (repetições) para cada regime. Os regimes alimentares avaliados representam situações reais de campo, de modo que na composição de cada um considerou-se órgãos que estão disponíveis para as larvas em diferentes estádios de desenvolvimento das plantas de soja, sujeitos ao ataque da praga, em cultivares de hábito determinado. Como referência para caracterização complementar dos estádios usou-se a escala de Hanway e Thompson (1985). Os regimes alimentares avaliados foram: a) Regime FN+FV: folhas novas, recém expandidas, com folíolos de 6,9 cm de comprimento e 5,4 cm de largura, completamente abertos a 3-5 dias, de coloração verde clara (FN) + folhas velhas, completamente expandidas, com folíolos de 10,4 cm de comprimento e 7,7 cm de largura, completamente abertos a 15-20 dias, de coloração verde escura (FV), combinação que ocorre nos estádios V7 – V9; b) Regime FN + FV + LIG, onde LIG significa legumes no início do desenvolvimento dos grãos, combinação que ocorre no estádio R5; e c) Regime FV + LIG + LDG onde LGD significa legumes com os grãos completamente desenvolvido, combinação que ocorre no estádio R6.

As larvas a serem utilizadas nos experimentos foram individualizadas em placas de Petri (4 cm² de diâmetro) e alimentadas somente com folhas em expansão e folhas novas de soja, simulando uma situação real e um comportamento natural de larvas recém eclodidas. Com essa medida se procurou evitar a barreira física que tecidos mais duros representariam, uma vez que poderiam danificar as mandíbulas das larvas nesses ínstares

cruciais para seu estabelecimento (ZALUCKI; CLARKE; MALCOLM, 2002). O desenvolvimento das larvas foi acompanhado diariamente e, a partir do 4º ínstar, foram transferidas, individualmente, para placas de Petri maiores (9 cm² de diâmetro) nas quais foram ofertados os regimes alimentares a serem avaliados.

Os atributos biológicos avaliados foram: sobrevivência e duração de ovos, larvas (por ínstar) e pupas, peso de pupas (24 horas após a pupação), razão sexual e longevidade e fecundidade dos adultos. Para a variável sobrevivência, as larvas foram reunidas em 16 repetições de dez indivíduos, e as pupas em 12 repetições de 11 indivíduos.

As pupas, depois de pesadas e separadas por sexo (BUTT; CANTU, 1962), foram mantidas nas placas de Petri, nas mesmas condições ambientais das larvas. Logo após a emergência, os adultos com aparência normal foram utilizados para formar casais que foram colocados separadamente em gaiolas cilíndricas (segmento de cano hidráulico de PVC, com 10 cm de diâmetro x 20 cm de altura) e alimentados com solução aquosa de mel, a 10%. Na formação dos casais, utilizou-se adultos emergidos no mesmo dia ou, no máximo, com dois dias de diferença. As gaiolas foram cobertas por pedaços de tule que também serviram de substrato para a oviposição das mariposas. Os ovos foram quantificados diariamente. Para avaliação da viabilidade dos ovos foram usadas as posturas do pico de oviposição, que ocorreu no segundo e no terceiro dia após o início, em todos os tratamentos.

Os dados foram submetidos à análise de variância e as médias foram comparadas pelo teste de Tukey (HSD ou Kramer) ($p \leq 0,05$).

6.4 Resultados e Discussão

A duração média do 1º ao 3º ínstar das larvas, antes do início do experimento, alimentadas com o mesmo tipo de alimento (folhas em expansão e folhas novas) foi de 6,9 dias (dados não apresentados).

Não houve variação na duração do 4º instar (Tabela 1) entre larvas mantidas nos diferentes regimes alimentares. A duração no 5º instar foi maior nos regimes alimentares folhas novas + folhas velhas + legume no início do desenvolvimento dos grãos (FN+FV+LIG) e folhas velhas + legumes no início do desenvolvimento dos grãos + legumes com grãos completamente desenvolvidos (FV+LIG+LDG). Já no 6º instar e na fase larval como um todo (18,3 dias), a maior duração foi verificada no regime alimentar folhas novas + folhas velhas (FN+FV), resultado esse que possivelmente está relacionado à menor qualidade nutricional desse regime em comparação aos regimes que ofertam legumes (dados apresentados no Capítulo 1). Nos regimes constituídos pela oferta de folhas e legumes, a duração média da fase larval foi de 16,9 dias, diferindo dos 23,3 dias citados por outros autores nestes mesmos alimentos (GOMES; SANTOS; ÁVILA, 2017). Variações desse tipo podem estar relacionadas a diferenças na composição nutricional de cultivares, condições ambientais, entre outras. A maior duração da fase larval pode ser consequência do menor armazenamento de energia na fase larval para as fases pupal e adulta, considerado um fator determinante que mostra se o alimento é adequado ou não para larvas (KOUHI; NASERI; GOLIZADEH, 2014; PARRA; HADDAD, 1989).

Larvas submetidas a alimentos altamente nutritivos apresentam taxas de crescimento maiores e período de desenvolvimento completo mais rápido em comparação com larvas alimentadas com alimentos de baixa qualidade (HWANG; LIU; SHEN, 2008). Enquanto a má qualidade do alimento pode levar ao aumento da duração da fase larval, em função das larvas não ingeriram alimentos de boa qualidade em relação às exigências da espécie, interferindo na dinâmica populacional da praga (SUZANA, 2015, p. 78). Quanto menor o período de desenvolvimento, melhor é o alimento utilizado pois permite que a espécie complete um maior número de gerações em menor tempo e se exponha menos a fatores bióticos e abióticos de mortalidade (BOREGAS et al., 2013).

Não houve diferença entre os regimes alimentares quanto à sobrevivência no 4º, 5º e 6º instar e em toda a fase larval (Tabela 2). A sobrevivência média foi alta (83,8%) quando as larvas foram submetidas ao regime exclusivo com folhas (FN+FV), estando muito acima dos 56% verificados em trabalhos anteriores com folhas de soja (SUZANA, 2015, p. 52). A sobrevivência média de todos os regimes foi de 83,5%, superior aos 64,7%

obtidos em trabalho com oferta de folhas e legumes de soja (GOMES; SANTOS; ÁVILA, 2017). Isso se deve a variações na composição primária e de metabólitos secundários entre as cultivares de soja, além de possíveis diferenças em função dos estádios de desenvolvimentos dos órgãos ofertados.

Em estudos com *H. armigera* em soja, genótipos suscetíveis e resistentes, com presença ou ausência de rutina respectivamente, a sobrevivência na fase larval não ultrapassou 56%, indicando que folhas de soja não são um alimento ideal para o desenvolvimento do inseto (DIAS et al., 2015). Esses resultados mostram que mesmo sem a presença de rutina é possível verificar a não adequação de folhas de soja como alimento a *H. armigera*.

A duração, a sobrevivência e a deformação de pupas não sofreram influência dos regimes alimentares (Tabela 3). Entretanto, estes interferiram no peso das pupas, cujo maior valor foi verificado em pupas oriundas de larvas alimentadas com FV+LIG+LDG (272,4 mg). Esse regime contém componentes com maior teor de proteína (dados apresentados no Capítulo 1) e acúmulo de reservas (proteínas) que está relacionado com a qualidade nutricional de plantas hospedeiras (LIU et al., 2004; 2006). O maior peso de pupa leva a um maior armazenamento de reservas para a fase adulta, o que pode influenciar no potencial reprodutivo do inseto. A capacidade de um organismo de converter os nutrientes, principalmente proteínas, pode influenciar positivamente no seu crescimento e desenvolvimento (SOGBESAN; UGWUMBA, 2008). O peso corporal é um indicador importante que também interfere positivamente na dinâmica populacional do inseto (LIU et al., 2004).

Os períodos de pré-oviposição e de oviposição e a longevidade dos adultos não foram influenciados pelos regimes alimentares (Tabela 4). Entretanto, os valores obtidos para longevidade dos adultos (média de 19,5 dias) são maiores do que os citados na literatura. Outros trabalhos registram um período de oviposição médio de 5,3 dias, em soja (NASERI et al., 2011) e longevidade média de 10,2 dias, em grão-de-bico (*Cicer arietinum*) (ALI; CHOUDHURY, 2009) e de 14,5 dias, em soja (GOMES; SANTOS; ÁVILA, 2017). A razão sexual também não foi influenciada pelos regimes alimentares

Tabela 1 – Duração do 4°, 5° e 6° instares larvais e da fase larval (média ± EP) de *Helicoverpa armigera* sob oferta de regimes alimentares de soja (cv. BMX Ativa RR), em laboratório (25 ± 2 °C, 60 ± 10 % UR e 12 horas de fotoperíodo). Passo Fundo – RS, 2018

Regime alimentar	4° ínstar ^{ns} (n)	5° ínstar	6° ínstar	Fase larval	(n)
FN+FV	2,2 ± 0,07 (59)	2,1 ± 0,11 b	6,9 ± 0,15 a	18,3 ± 0,13 a	(133)
FN+FV+LIG	2,4 ± 0,12 (59)	2,6 ± 0,12 a	6,1 ± 0,23 b	16,6 ± 0,21 b	(139)
FV+LIG+LDG	2,2 ± 0,08 (59)	2,8 ± 0,21 a	6,6 ± 0,22 ab	17,3 ± 0,24 b	(128)
CV (%)	13,72	20,8	11,51	6,48	

Nota: médias seguidas pela mesma letra indica igualdade estatística pelo teste de Tukey- Kramer (p<0,05). Não significativo (ns). Folhas novas (FN), folhas velhas (FV), legumes no início do desenvolvimento dos grãos (LIG), legumes com os grãos completamente desenvolvidos (LDG).

Tabela 2 – Sobrevivência do 4°, 5° e 6° instares e fase larval (média ± EP) de *Helicoverpa armigera* sob oferta de regimes alimentares de soja (cv. BMX Ativa RR), em laboratório (25 ± 2 °C, 60 ± 10 % UR e 12 horas de fotoperíodo). Passo Fundo – RS, 2018

Regime alimentar	4° ínstar ^{ns} (n)	5° ínstar ^{ns} (n)	6° ínstar ^{ns} (n)	Fase larval ^{ns} (n)
FN+FV	98,3 ± 1,67 (6)	95,0 ± 3,42 (6)	93,3 ± 3,33 (6)	83,8 ± 3,28 (16)
FN+FV+LIG	96,7 ± 2,11 (6)	100,0 ± 0,00 (6)	90,0 ± 2,58 (6)	86,8 ± 2,85 (16)
FV+LIG+LDG	98,3 ± 1,67 (6)	96,7 ± 2,11 (6)	88,3 ± 4,01 (6)	80,0 ± 3,54 (16)
CV (%)	2,06	3,06	4,58	8,25

Nota: médias seguidas pela mesma letra indica igualdade estatística pelo teste de Tukey- Kramer (p<0,05). Não significativo (ns). Folhas novas (FN), folhas velhas (FV), legumes no início do desenvolvimento dos grãos (LIG), legumes com os grãos completamente desenvolvidos (LDG).

das larvas (Tabela 4), demonstrando que não há diferenças na sobrevivência de machos e fêmeas pela alimentação com órgãos da soja.

Os regimes alimentares afetaram a capacidade de postura. O número de ovos/fêmea foi maior nos regimes FN+FV+LIG e FV+LIG+LDG (Tabela 5). A maior capacidade de postura das fêmeas provenientes de larvas alimentadas com os regimes com disponibilidade de legumes, possivelmente, está relacionada à maior quantidade e qualidade de nutrientes para a utilização pelos insetos e, conseqüentemente, maior aproveitamento para o desempenho reprodutivo. Os valores obtidos no presente trabalho são maiores que os referidos em outro trabalho com oferta simultânea de folhas e legumes de soja, cv. BMX Potência, com 748,25 ovos/fêmea (GOMES; SANTOS; ÁVILA, 2017). Isso talvez se deva a uma maior adequação hospedeira da cv. BMX Ativa RR.

A duração do período embrionário (média de 3,0 dias) e a viabilidade dos ovos (média de 71,9 %) não foram afetadas pelos regimes alimentares das larvas (Tabela 5). O período de incubação dos ovos pode variar, em média, de 2 a 12 dias, dependendo da temperatura (ALBERNAZ et al., 2014).

As características específicas da espécie e a maior conversão do alimento ingerido e digerido influenciam positivamente no crescimento e no desenvolvimento das larvas, produzindo pupas maiores, que têm uma correlação direta com a fertilidade do adulto e é ecologicamente importante para a sobrevivência deste inseto (AMER; EL-SAYED, 2014; DARYAEI et al., 2007). Entretanto, no presente trabalho não foi observada relação entre a eficiência de conversão dos alimentos (dados apresentados no Capítulo 3) com o potencial reprodutivo dos adultos.

Em trabalhos anteriores (SUZANA, 2015, p. 82), com larvas de *H. armigera* alimentadas exclusivamente com órgãos vegetativos ou reprodutivos de soja BMX Potência, a sobrevivência foi inferior a 75%, taxa aceita como mínima para que o alimento seja considerado adequado (SINGH, 1983). Nos trabalhos anteriores foi utilizada a cv. BMX Potência a qual possivelmente apresenta qualidade nutricional inferior com a cv. Ativa usado no presente trabalho, além disso a linhagem de *H. armigera* nos dois

Tabela 3 – Duração, peso, sobrevivência e deformação de pupas (média ± EP) de *Helicoverpa armigera* sob oferta de regimes alimentares de soja (cv. BMX Ativa RR), em laboratório (25 ± 2 °C, 60 ± 10 % UR e 12 horas de fotoperíodo). Passo Fundo – RS, 2018

Regime alimentar	Duração (dias) ^{ns}	(n)	Peso (mg)	(n)	Sobrevivência (%) ^{ns}	(n)	Deformação (%) ^{ns}	(n)
FN+FV	12,4 ± 0,10	(107)	222,3 ± 3,15	c (107)	81,0 ± 4,40	(12)	3,8 ± 1,35	(12)
FN+FV+LIG	12,4 ± 0,10	(120)	251,3 ± 3,72	b (120)	85,5 ± 3,35	(13)	4,9 ± 1,66	(13)
FV+LIG+LDG	12,5 ± 0,11	(104)	272,4 ± 4,55	a (104)	81,8 ± 3,82	(12)	8,3 ± 2,08	(12)
CV (%)	4,26		8,19		8,52		100,17	

Nota: médias seguidas pela mesma letra indica igualdade estatística pelo teste de Tukey- Kramer (p<0,05). Não significativo (ns). Folhas novas (FN), folhas velhas (FV), legumes no início do desenvolvimento dos grãos (LIG), legumes com os grãos completamente desenvolvidos (LDG).

Tabela 4 – Período de pré-oviposição e de oviposição, longevidade, deformação de adultos e razão sexual (média ± EP) de *Helicoverpa armigera* sob oferta de regimes alimentares de soja (cv. BMX Ativa RR), em laboratório (25 ± 2 °C, 60 ± 10 % UR e 12 horas de fotoperíodo). Passo Fundo – RS, 2018

Regime alimentar	Pré-oviposição (dias) ^{ns}	(n)	Oviposição (dias) ^{ns}	(n)	Longevidade (dias) ^{ns}	(n)	Deformação (%) ^{ns}	(n)	Razão Sexual ^{ns}	(n)
FN+FV	3,0 ± 0,30	(11)	8,5 ± 1,29	(11)	18,4 ± 1,65	(26)	25,8 ± 2,93	(12)	0,5 ± 0,04	(12)
FN+FV+LIG	3,5 ± 0,25	(21)	7,9 ± 0,78	(21)	20,0 ± 1,26	(49)	35,1 ± 3,95	(13)	0,5 ± 0,04	(13)
FV+LIG+LDG	2,7 ± 0,25	(15)	7,5 ± 0,72	(15)	20,1 ± 1,57	(36)	23,8 ± 3,59	(12)	0,5 ± 0,04	(12)
CV (%)	16,89		22,29		23,30		22,27			

Nota: médias seguidas pela mesma letra indica igualdade estatística pelo teste de Tukey- Kramer (p<0,05). Não significativo (ns). Folhas novas (FN), folhas velhas (FV), legumes no início do desenvolvimento dos grãos (LIG), legumes com os grãos completamente desenvolvidos (LDG).

Tabela 5 – Capacidade de postura, duração e viabilidade dos ovos (média ± EP) de *Helicoverpa armigera* sob oferta de regimes alimentares de soja (cv. BMX Ativa RR), em laboratório (25 ± 2 °C, 60 ± 10 % UR e 12 horas de fotoperíodo). Passo Fundo – RS, 2018

Regime alimentar	Número de ovos/fêmea	(casais)	Duração de ovos (dias) ^{ns}	(posturas)	Viabilidade dos ovos (%) ^{ns}	(casais)
FN+FV	927,7 ± 77,97	b (11)	3,0 ± 0,02	(70)	65,1 ± 8,29	(9)
FN+FV+LIG	1448,8 ± 95,95	a (15)	3,0 ± 0,01	(106)	78,9 ± 4,69	(15)
FV+LIG+LDG	1359,7 ± 93,27	a (9)	3,0 ± 0,02	(109)	71,7 ± 9,01	(9)
CV (%)	13,23		2,79		17,15	

Nota: médias seguidas pela mesma letra indica igualdade estatística pelo teste de Tukey- Kramer (p<0,05). Não significativo (ns). Folhas novas (FN), folhas velhas (FV), legumes no início do desenvolvimento dos grãos (LIG), legumes com os grãos completamente desenvolvidos (LDG).

trabalhos pode ser diferente o que levou a variações dos resultados (CZEPAK et al., 2018).

O sucesso da colonização desta lagarta em soja, em condições naturais, pode ser resultado de sua constante locomoção à procura de tecidos mais nutritivos ou mais suscetíveis quimicamente, como já demonstrado em outras plantas hospedeiras (PERKINS et al., 2013) e, possivelmente, também pela existência de linhagens de *H. armigera*. Em estudos foram verificados que as populações de *H. armigera* no continente sul-americano, são resultado de vários eventos de invasões independentes de cada país, e que terão implicações significativas nas estratégias de manejo de resistência dessa praga no Novo Mundo (ARNEMANN et al., 2016). Mais recentemente, foi verificada a presença de híbridos de Helicoverpa, provenientes do cruzamento entre *H. armigera* e *H. zea* (CZEPAK et al., 2018).

Um alimento adequado apresenta reflexo direto na biologia da praga, resultando em melhor crescimento, larvas e pupas com maior peso e adultos com melhor desempenho reprodutivo. Por outro lado, quando um alimento não é adequado, há uma duração maior do período larval, como compensação à baixa qualidade nutricional do hospedeiro (KOUHI; NASERI; GOLIZADEH, 2014).

O efeito dos regimes alimentares compostos por diferentes órgãos de soja no potencial reprodutivo de *H. armigera*, corrobora os resultados de estudos que avaliaram o efeito de diferentes variedades de soja (NASERI et al., 2011). Também confirma que a combinação de folhas e legumes de soja pode ser considerada um alimento adequado para o desenvolvimento da praga *H. armigera* (GOMES; SANTOS; ÁVILA, 2017).

6.5 Conclusões

A duração da fase larval é maior em larvas alimentadas com folhas novas + folhas velhas, em relação à quando foram ofertadas folhas novas + folhas velhas + legumes no

início desenvolvimento dos grãos e folhas velhas + legumes no início desenvolvimento dos grãos + legumes com os grãos completamente desenvolvidos.

O peso de pupas é maior em folhas velhas + legumes no início do desenvolvimento dos grãos + legume com os grãos completamente desenvolvidos, em relação à quando foram ofertadas folhas novas + folhas velhas e folhas novas + folhas velhas + legumes no início desenvolvimento dos grãos.

O número de ovos/fêmea é maior em folhas novas + folhas velhas + legume no início do desenvolvimento dos grãos e folhas velhas + legumes no início do desenvolvimento dos grãos + legume com os grãos completamente desenvolvidos, em relação à quando são ofertadas folhas novas + folhas velhas.

O melhor desempenho biológico de *H. armigera* ocorre sob consumo de órgãos vegetativos e reprodutivos de soja.

7 CONSIDERAÇÕES FINAIS

O desenvolvimento e a reprodução de insetos fitófagos é influenciado pela composição química das plantas hospedeiras, como também pelo consumo e pela utilização do alimento (SCRIBER; SLANSKY, 1981; SINGH; MULLICK, 1997). O presente estudo mostra que há variação na composição bromatológica e secundária dos órgãos da soja. Entre eles, as folhas em expansão e legumes com grãos completamente desenvolvidos apresentam maior concentração de proteína em relação a folhas novas, folhas velhas e legumes com grãos em início de desenvolvimento. Nos legumes com grãos completamente desenvolvidos há maior presença de compostos secundários como ácido vanílico e das isoflavonas daidzina, glicitina, mal-daidzina e mal-glicitina.

Quando são ofertados em testes de escolha para larvas de *H. armigera* verifica-se que, independentemente do ínstar, embora em diferentes quantidades, elas consomem porções de todos os órgãos vegetativos e reprodutivos que estão disponíveis. Especificamente, larvas de 1º ínstar preferem folhas ainda em expansão em relação a folhas novas, folhas velhas e legumes com grãos em início do desenvolvimento ou completamente desenvolvidos. Larvas de 4º e 6º ínstar não apresentam preferência definida entre órgãos vegetativos e reprodutivos das plantas de soja. Esses resultados, nos testes de preferência, possivelmente, em larvas de 1º ínstar são determinados pela barreira física dos órgãos, e essas procuram a curtas distâncias por alimentos tenros. Já no 4º e 5º ínstar os fatores determinantes são a necessidade e a capacidade de consumir de forma alternada as partes vegetativas e reprodutivas dos hospedeiros para o adequado desenvolvimento biológico, o que é viabilizado pela capacidade de busca das larvas maiores.

Quando órgãos são fornecidos em combinação (regimes alimentares) para larvas de 4º, 5º e 6º ínstar, os índices nutricionais foram melhores quando alimentadas com folhas novas + folhas velhas em relação a folhas novas + folhas velhas + legumes com

grãos em início de desenvolvimento e folhas velhas + legumes com grãos em início de desenvolvimento + legumes com grãos completamente desenvolvidos. O regime alimentar de folhas novas + folhas velhas, que proporciona os melhores índices nutricionais às larvas, foi onde se encontrou o menor teor de proteína. Isso pode ser explicado pela qualidade física do alimento e não apenas pela qualidade nutricional. Apesar da menor concentração de proteína disponível, esses órgãos são mais tenros que legumes, fazendo com que as larvas apresentem maior capacidade de conversão das folhas. Além disso, os legumes apresentaram maiores concentrações de metabólitos secundários o que pode ter reduzido a capacidade de conversão das larvas nesses regimes alimentares. Provavelmente, isso seja em função de nas folhas a proteína estar mais facilmente disponível para digestibilidade e absorção, refletindo em conversão.

O melhor desempenho biológico de *H. armigera* ocorre quando são ofertados simultaneamente órgãos vegetativos e reprodutivos às larvas. Isso foi constatado pela redução da fase larval, maior peso de pupas e maior número de ovos/fêmea que ocorreram quando foram ofertadas folhas novas + folhas velhas + legumes com grãos em início de desenvolvimento e folhas velhas + legumes com grãos em início do desenvolvimento + legume com grãos completamente desenvolvidos. O desempenho biológico, diferentemente do que mostram os índices nutricionais foi melhor em regimes com maior teor de proteína, possivelmente em função de um depósito de reservas maior e de melhor qualidade na fase larval.

De maneira geral, os melhores índices nutricionais das larvas não estão relacionados com a presença de legumes e grãos na dieta. Já o melhor desempenho biológico das larvas ocorreu quando foram ofertados órgãos vegetativos e reprodutivos simultaneamente. Esses resultados, possivelmente, estão relacionados à menor concentração de fibras em órgãos vegetativos o que, conseqüentemente, melhora a eficiência de conversão e a digestibilidade dos alimentos.

As variações na preferência alimentar, nos índices nutricionais e no desempenho biológico de *H. armigera* decorrentes do uso de órgãos vegetativos e reprodutivos como alimento, podem estar relacionadas às diferenças na qualidade nutricional da planta, como

foi determinado com base no teor de proteína e ainda, nos níveis de compostos secundários. Para compreender melhor como e quando os metabólicos primários e secundários de órgãos vegetativos e reprodutivos da soja influenciam nos atributos citados anteriormente, são necessárias pesquisas mais detalhadas sobre a atividade das enzimas digestivas.

Os resultados verificados no presente trabalho são conhecimentos básicos que auxiliam na compreensão da dinâmica populacional de *H. armigera* a campo e podem subsidiar o manejo integrado da espécie como praga. Por outro lado, trazem novas indagações que podem estimular o desenvolvimento de novas pesquisas como a exploração do tema de diferentes cultivares de soja, aprofundamento do estudo sobre compostos secundários e a investigação da capacidade adaptativa da *H. armigera* quanto às enzimas digestivas.

8 CONCLUSÃO GERAL

Em plantas de soja, a larva de *H. armigera* quando pequena (primeiros ínstars) prefere se alimentar de folhas em expansão e, quando maior (4º e 6º instar), não apresenta preferência. O uso como alimento de órgãos vegetativos e reprodutivos pela larva influencia o consumo e a utilização do alimento e o desempenho biológico da espécie.

REFERÊNCIAS

- ALBERNAZ, K. C.; CZEPAK, C.; COSTA, J.; ZUNTINI, B; BORGES, M. **Guia de Identificação – *Helicoverpa armigera*** – Goiânia: Escola de Agronomia – UFG e Nufarm, 2014. (Guia de identificação).
- ALI, A.; CHOUDHURY, R. A. Some biological characteristics of *Helicoverpa armigera* on chickpea. **Tunisian Journal of Plant Protection**, v. 4, n. 1, p. 99-106, 2009.
- AMER, A. E. A.; EL-SAYED, A. A. A. Effect of different host plants and artificial diet on *Helicoverpa armigera* (Hunber) (Lepidoptera: Noctuidae) development and growth index. **Journal of Entomology**, v. 11, n. 5, p. 299- 205, 2014.
- ANSHUL, N.; BHAKUNI, R. S.; GAUR, R.; SINGH, D. Isomeric flavonoids of *Artemisia annua* (Asterales: Asteraceae) as insect growth inhibitors against *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae). **Florida Entomologist**, v. 96, n. 3, p. 897-903, 2013.
- APPEL, H. M. Phenolics in ecological interactions: the importance of oxidation. **Journal of Chemical Ecology**, v. 19, p. 1521-1552, 1993.
- ARGHAND, A. **Comparison of biological parameters and nutritional índices of *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) on seed of diferente maize hybrids**. 2011. Dissertação (Mestrado). Sc. Thesis, University of Mohaghegh Ardabili, Ardabil, 2011.
- ARNEMANN, J. A.; GUEDES, J. V. C.; STACKE, R. F.; MELO, A. A.; PERINI, C. R.; CURIOLETTI, L. E. Até no inverno. **Cultivar Grandes Culturas**, v. 182, p. 26-28, 2014.
- ARNEMANN, J. A.; JAMES, W. J.; WALSH, T. K.; GUEDES, J. V.C.; SMAGGHE, G.; CASTIGLIONI, E.; WAY, W. T. Mitochondrial DNA COI characterization of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) from Paraguay and Uruguay. **Genetics and Molecular Research**, v. 15, n. 2, p. 1-8, 2016.
- ÁVILA, C. J.; VIVAN, L. M.; TOMQUELSKI, G. V. **Ocorrência, aspectos biológicos, danos e estratégias de manejo de *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) nos sistemas de produção agrícolas**. Dourados: Embrapa, 2013. (Circular Técnica, 23).

- AWMACK, C. S., LEATHER, S. R. Host plant quality and fecundity in herbivorous insects. **Annual Review of Entomology**, v. 47, p. 817-844, 2002.
- BABIC, B.; POISSON, A.; DARWISSH, S.; LACASSE, J.; MERKX-JACQUES, M.; DESPLAND, E.; BEDE, J. Influence of dietary nutritional composition on caterpillar salivary enzyme activity. **Journal of Insect Physiology**, v. 54, p. 286-296, 2008.
- BALL, B. D. M.; HOVELAND, C. S.; LACEFIELD. **Southern forages**. Phosphate Institute and the Foundation for Agronomic Research: USA, 1991. p. 124-132.
- BARTON, L. B. Ontogenetic change, s in feeding behavior. In: CHAPMAN, R. F., BOER, D. E. G. **Regulatory Mechanisms in Insect Feeding**, 1995. p. 307-342.
- BARTON, L. B.; RAUBENHEIMER, D. Ontogenetic changes in the rate of ingestion and estimates of food consumption in fourth and fifth instar *Helicoverpa armigera* caterpillars. **Journal of Insect Physiology**, v. 49, p. 63-71, 2003.
- BECK, S. D. Nutrition, adaptation and environment. In: RODRIGUEZ, J. G. (Ed.). **Insect and mite nutrition: significance and implications in ecology and pest management**. Amsterdam: North- Holland Pub, 1972. p. 1-3.
- BEDE, J. C.; MCNEIL, J. N.; TOBE, S. S. The role of neuropeptides in caterpillar nutritional ecology. **Journal Peptides**, v. 28, p. 185-196, 2007.
- BELLANDA, H. C. H. B.; ZUCOLOTO, F. S. Lagartas desfolhadoras (Lepidoptera). In: PANIZZI, A. R.; PARRA, J. R. P. **Bioecologia e nutrição de insetos: bases para o manejo integrado de pragas**. Brasília. Embrapa Informações Tecnológicas, 2009. p. 425-464.
- BOERJAN, W.; RALPH, J.; BAUCHER, M. Lignin biosynthesis. **Annual Review of Plant Biology**, v. 54, p. 519-546, 2003.
- BORAH, S. R.; DUTTA, S. K. Biology of gram pod borer, *Helicoverpa armigera* (Hub.) on pigeon pea. **Journal of the Agricultural Science Society of North East India**, v. 15, p. 34– 37, 2002.
- BOREGAS, K. G. B.; MENDES, S. M.; WAQUIL, J. M.; FERNANDES, G. W. Estádio de adaptação de *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) em hospedeiros alternativos. **Bragantia**, v. 72, n. 1, p. 61-70, 2013.
- BORTOLOTTO, O. C.; BUENO, A. F.; BRAGA, K.; BARBOSA, G. C.; SANZOVO, A. Características biológicas de *Heliothis virescens* alimentados com Bt -soybean MON 87701 × MON 89788 e sua isolinha convencional. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 86, n. 2, p. 973-980, 2014.
- BRADFORD, M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein–dye binding. **Analytical Biochemistry**, v. 72, n. 1-2, p. 248-254, 1976.

- BRUCE, T. J. A.; WADHAMS, L. J.; WOODCOCK, C. M. Insect host location: a volatile situation. **Trends Plant Science**, v. 10, p. 269-274, 2005.
- BUENO, A. F.; POMARI, A. F.; BORTOLOTTI, O. C.; BUENO, R. C. O. F. Utilização e preservação de parasitoides de ovos no manejo de lepidópteros-pragas da cultura da soja. In: SINCOBIOL, 13, 2013, Bonito, **Anais...Mato Grosso do Sul: SEB**, 2013.
- BUENO, A. F.; SALES, J. F.; BUENO, R. C. O. F.; COSTA, R. G. da; VIEIRA, S. S. Efeito do tratamento de sementes com inseticidas no controle de pragas iniciais e na qualidade fisiológica das sementes em girassol. **Arquivos do Instituto Biológico**, v. 77, n. 1, p. 49-56, 2010.
- BUTT, B. A.; CANTU, E. **Sex determination of lepidopterous pupae**. Washington: United States Department of Agriculture (USDA), 1962.
- CELORIO-MANCERA, P. de la M.; AHN, S.-J.; VOGEL, H.; HECKEL, D. G. Transcriptional responses underling the hormetic and detrimental effects of the plant secondary metabolite gossypol on the generalist herbivore *Helicoverpa armigera*. **BMC Genomics**, v. 12, n. 575, p. 1471-2164, 2011.
- CHEN, H.; WILKERSON, C. G.; KUCHAR, J. A.; PHINNEY, B. S.; HOWE, G. A. Jasmonate-inducible plant enzymes degrade essential amino acids in the herbivore midgut. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 102, p. 19237- 19242, 2005.
- CHOUGULE, N. P.; GIRI, A. P.; SAINANI, M. N.; GUPTA, V. S. Gene expression patterns of *Helicoverpa armigera* gut proteases. **Insect Biochemistry and Molecular Biology**, v. 35, p. 355–367, 2005.
- CHRZANOWSKI, G.; LESZCZYŃSKI, B.; CZERNIEWICZ, P.; SYTYKIEWICZ, H.; MATOK, H.; KRZYŻANOWSKI, R.; SEMPRUCH, C. Effect of phenolic acids from black currant, sour cherry and walnut on grain aphid (*Sitobion avenae* F.) development. **Crop Protection**, v. 35, p. 71-77, 2012.
- CRÓCOMO, W. B.; PARRA, J. R. P. Consumo e utilização de milho, trigo e sorgo por *Spodoptera frugiperda* (Smith, J. E. 1797) (Lepidoptera, Noctuidae). **Revista Brasileira de Entomologia**, v. 29, p. 225-260, 1985.
- CUNHA, B. R. **Preferência larval de *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) por estruturas vegetativas e reprodutivas de soja e do algodoeiro**. Trabalho de Conclusão de Curso - Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Piracicaba, 2016.
- CZEPAK, C.; ALBERNAZ, K. C.; VIVAN, L. M.; GUIMARÃES, H. O.; CARVALHAIS, T. Primeiro registro de ocorrência de *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) no Brasil. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, v. 43, p. 110-113, 2013a.

- CZEPAK, C.; ÁVILA, C. J.; VIVAN, L. M.; ALBERNAZ, K. C. Pragas da vez. **Cultivar Grandes Culturas**, v. 176, p. 4-11, 2013b.
- CZEPAK, C.; TAY, W. T.; GUIMARAES, H. O.; CARVALHAIS, T.; SENECHAL, M. L.; SILVÉRIO, R. F. Duas em uma. **Revista Cultivar Grandes Culturas**, v. 229, p. 30-33, 2018.
- DARYAEI, G. M.; DARVISHI, S.; ETEBARI, K.; SALEHI, M. Host preference and nutrition efficiency of the gypsy moth, *Lymantria dispar* L. (Lymantriidae: Lepidoptera), on different poplar clones. Turk. **Journal of Agricultural and Food Chemistry**, v. 32, p. 469-476, 2007.
- DHANDAPANI, N.; BALASUBRAMANIAN, M. Effect of diferente food plants on the development and reproduction of *Heliothis armigera* (Huber). **Experientia Basel Birkhauser**, v. 36, p. 930-931, 1980.
- DHAUBHADEL, S.; GIJZEN, M.; MOY, P.; FARHANGKHOEE, M. Transcriptome analysis reveals a critical role of CHS7 and CHS8 genes for isoflavonoid synthesis in soybean seeds. **Plant Physiology**, v. 143, p. 326-338, 2007.
- DHAUBHADEL, S.; McGARVEY, B. D.; WILLIAMS, R.; GIJZEN, M. Isoflavonoid biosynthesis and accumulation in developing soybean seeds. **Plant Molecular Biology**, v. 53, p. 733-743, 2003.
- DIAS, B. F.; GRAÇA, J. P.; GHIZONI, P. A.; UEDA, T. E.; SALVADOR, M. C.; ABELHA, A. C.; OLIVEIRA, M. C. N.; NUNES, E. O.; HOFFMANN-CAMPO, C. B. Desempenho de *Helicoverpa armigera* em genótipos de soja com diferentes perfis de metabólitos secundários. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE SOJA, 7., 2015, Florianópolis, SC, **Anais...Florianópolis: UFSC**, 2015.
- DIX, M. E.; CUNNINGHAM, R. A.; KING, R. M. Evaluating spring cankerworm (Lepidoptera: Geometridae) preference for Siberian elm clones. **Environmental Entomology**, v. 25, p. 56-62, 1996.
- FARRAR, R. R.; BRADLEY, JR. JR. Within-plant distribution of *Heliothis* spp. (Lepidoptera: Noctuidae) eggs and larvae on cotton in North Carolina. **Environmental Entomology**, v. 14, p. 205-209, 1985.
- FITT, G. P. The ecology of *Heliothis* species in relation to agroecosystems. **Annual Review of Entomology**, v. 34, p. 17-52, 1989.
- FUGI, C. G. Q.; LOURENÇÃO, A. L.; PARRA, J. R. P. Biology of *Anticarsia gemmatalis* on soybean genotypes with diferente degrees of resistance to insects. **Scientia Agricola**, v. 62, n. 1, p. 31-35, 2005.
- GASTON, K. J.; REAVEY, D.; VALLADARES, G. Changes in feeding habit as caterpillars frow. **Ecological Entomology**, v. 16, p. 339-344, 1991.
- GEUS, J. G. de. **Possibilidades de producción de pastos en los trópicos y subtropicos**. ZURICH: CEA, 1979.

- GOMES, E. S.; SANTOS, V.; ÁVILA, C. J. Biology and fertility life table of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) in different hosts. **Entomological Science**, v. 1, p. 1-8, 2017.
- GRAÇA, J. P. da; UEDA, T. E.; JANEGITZ, T.; VIEIRA, S. S.; SALVADOR, M. C.; OLIVEIRA, M. C. N. de; ZINGARETTI, S. M.; POWERS, S.; PICKETT, J. A.; BIRKETT, M. A.; HOFFMANN-CAMPO, C. B. The natural plant stress elicitor cis-jasmone causes cultivar-dependent reduction in growth of the stink bug, *Euschistus heros* and associated changes in flavonoid concentrations in soybean, *Glycine max*. **Phytochemistry**, v. 131, p. 84- 91, 2016.
- GREENE, G. L.; LEPPLA, N. C.; DICKERSON, W. A. Velvetbean caterpillar: a rearing procedure and artificial diet. **Journal of Economic Entomology**, v. 69, n. 4, p. 487-488, 1976.
- GUEDES, J. V. C.; ARNEMANN, J. A.; PIRINI, C. R.; MELLO, A. A.; ROHRIG, A.; STACKE, R. F.; MACHADO, M. R. R. *Helicoverpa armigera*: da invasão ao manejo da soja. **Revista Plantio Direto**, v. 137/138, p. 24- 35, 2013.
- GRIPENBERG, S.; MAYHEW, P. J.; PARNELL, M.; ROSLIN, T. A meta-analysis of preference-performance relationships in phytophagous insects. **Ecology Letters**, v. 13, p. 383–393, p. 2010.
- HANLEY, M. E.; LAMONT, B. B.; FAIRBANKS, M. M. RAFFERTY, C. M. Plant structural traits and their role in anti-herbivore defence. **Evolution and Systematics**, v. 8, p. 157-178, 2007.
- HANWAY, J. J.; THOMPSON, H. E. **How a soybean plant develops**. Ames: Iowa State University, 1985. 20p. (Special Report, 53).
- HARRIS, M. K. Arthropod-plant interaction related to agriculture emphasizing host plant resistance. In: HARRIS, M. K. **Biology and breeding for resistance to arthropods and pathogens n agricultural plants**. College Station: Texas University, 1999, p. 23-51.
- HEMATI, S. A.; NASERI, B.; GANBALANI, G. N.; DASTJERDI, H. R.; GOLIZADEH, A. Effect of different host plants on nutritional indices of the pod borer, *Helicoverpa armigera*. **Journal of Insect Science**, v. 12, p. 1-15, 2012.
- HILL, J. The remobilization of nutrients from leaves. **Journal Plant Nutrition**, v. 2, 407–444, 1980.
- HMIMINA, M. Biotic potential of *Heliothis armigera* Hb. (Lepidoptera, Noctuidae): influence of host plants and their distribution on the infestation of planted areas. **Journal of Applied Entomology**, v. 106, p. 241–25, 1988.
- HOFFMANN-CAMPO C. B. **Role of the flavonoids in the natural resistance of soybean to *Heliothis virescens* (F) and *Trichoplusia ni* (Hubner)**. 1995.165f. Doctoral (Doctor), The University of Reading, Reading, 1995.

- HOFFMANN-CAMPO C. B.; HARBONE, J. B.; MCAFFERY, A. R. Pre-ingestive and post-ingestive effects of soya bean extracts and rutin on *Trichoplusia ni* growth. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v. 98, n. 2, p. 181-194, 2001.
- HOFFMANN-CAMPO C. B.; RAMOS NETO, J. A.; OLIVEIRA, M. C.; OLIVEIRA, L. J. Detrimental effect of rutin on *Anticarsia gemmatalis*. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 41, n. 10, p. 1453-1459, 2006.
- HONG, N. H.; XUAN, T. D.; EIJI, T.; KHANH, T. D. Paddy weed control by higher plants from Southeast Asia. **Crop Protection**, v. 23, n. 3, p. 255-261, 2004.
- HWANG, S. Y.; LIU, C. H.; SHEN, T. C. Effects of plant nutrient availability and host plant species on the performance of two *Pieris butterflies* (Lepidoptera: Pieridae). **Biochemical Sistemática e Ecologia**, v. 36, p. 505- 513, 2008.
- JALLOW, M. F. A.; MATSUMURA, M. Influence of temperature on the rate of development of *Helicoverpa armigera* (Hubner) (Lepidoptera: Noctuidae). **Applied Entomology and Zoology**, v. 36, p. 427-430, 2001.
- JOHNSON, M. -L.; ZALUCKI, M. P. Foraging behaviour of *Helicoverpa armigera* first instar larvae on crop plants of diferente developmental stages. **Journal of Entomology and Nematology**, v. 129, n. 5, p. 239-245, 2005.
- KANG, J.-H., WANG, L.; GIRI, A.; BALDWIN, T. Silencing threonine deaminase and JAR4 in *Nicotiana attenuate* impairs jasmonic acid-isoleucine-mediated defenses against *Manduca sexta*. **The Plant Cell**, v. 18, p. 3303-3320, 2006.
- KARBAN, R.; AGRAWAL, A. A. Herbivore offense. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 33, p. 641-664, 2002.
- KASHYAP, R. K.; VERMA, A. N. Development and survival of fruit borer, *Heliothis armigera* on resistant and susceptible tomato genotypes. **Journal of Plant Diseases and Protection**, v. 94, p. 14-21, 1987.
- KIM, J. K.; KIM, E.-H.; PARK, I.; YU, B.-R.; LIM, J. D.; LEE, Y.-S.; LEE, J.-H.; KIM, S.-H.; KIM, S.-H.; CHUNG, I.-M. Isoflavones profiling of soybeans (*Glycine max* (L.) Merrill) germplasm and their correlations with metabolic pathways. **Food Chemistry**, v. 153, p. 258-264, 2014a.
- KIM, E.-H.; LEE, O.-K.; KIM, J. K.; KIM, S.-L.; LEE, J.; KIM, S.-H.; CHUNG, I.-M. Isoflavones and anthocyanins analysis in soybean (*Glycine max* (L.) Merrill) from three diferente planting locations in Korea. **Field Crops Research**, v. 156, p.76-83, 2014b.
- KOTKAR, H. M.; SARATE, P. J.; TAMHANE, V. A.; GUPTA, V. S.; GIRI, A. P. Responses of mid gut amylases of *Helicoverpa armigera* to feeding on various host plants. **Journal of Insect Physiology**, v. 55, n. 8, p. 663-670, 2009.
- KOUHI, D.; NASERI, B.; GOLIZADEH, A. Nutritional performance of the tomato fruit borer, *Helicoverpa armigera*, on different tomato cultivars. **Journal of Insect Science**, v. 14, n. 2, p. 1-12, 2014.

- KUWAR, S. S.; PAUCHET, Y.; VOGEL, H.; HECKEL, D. G. Adaptive regulation of digestive serine proteases in the larval midgut of *Helicoverpa armigera* in response to a plant protease inhibitor. **Insect Biochemistry and Molecular Biology**, v. 15, p. 1-45, 2015.
- LAMBTON, P. W.; HASSALL, M.; BOAR, R. R.; MITHEN, R. Asynchrony in the nitrogen and glucosinolate leaf-age profiles of Brassica: is this a defensive strategy against generalist herbivores? **Agriculture, Ecosystems & Environment**, v. 97, p. 205–214, 2003.
- LEE, K. P.; RAUBENHEIMER, D.; SIMPSON, S. J. The effects of nutritional imbalance on compensatory feeding for cellulose-mediated dietary dilution in a generalist caterpillar. **Physiological Entomology**, v. 29, p. 108–117, 2004.
- LENTEREN, J. C.; NOLDUS, L. P. J. J. **Whitefly-plant relationship: behavioral and biological aspects**. In: Whitefly: their bionomics, pest status and management. 1 ed. Gerling: Intercept Ltda, 1990. p. 47-89.
- LIU, Z.; LI, D.; GONG, P. Y.; WU, K. J. Life table studies of the cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* (Hubner) (Lepidoptera: Noctuidae), on different host plants. **Environmental Entomology**, v. 33, p. 1570–1576, 2004.
- LIU, Z. D.; GONG, P.; WU, K.; SUN, J.; LI, D. A true summer diapause induced by high temperatures in the cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae). **Journal of Insect Physiology**, v. 52, p. 1012–1020, 2006.
- MALARVANNAN, S.; KUMAR, S. S.; PRABAVATHY, V. R.; NAIR, S. Individual and synergistic effects of leaf powder of few medicinal plants against american bollworm, *Helicoverpa armigera* (Hubner) (Noctuidae: Lepidoptera). **Asian Journal of Experimental Sciences**, v. 22, n. 1, p. 79-88, 2008.
- MARTEN, G. C.; SHENK, J. S.; BARTON, F. E. **Near infrared reflectance spectroscopy (NIRS): analysis of forage quality**. Washington: ARS, 1985.
- MATTSON, W. J. Jr. Herbivory in relation to plant nitrogen content. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 11, p. 119-161, 1980.
- MCCALL, A. C.; FORDYCE, J. A. Can optimal defence theory be used to predict the distribution of plant chemical defences?. **Journal Ecology**, v. 98, p. 985–992, 2010.
- MENSAH, R. K. Suppression of *Helicoverpa* spp. (Lepidoptera: Noctuidae) oviposition by use of the natural enemy food supplement Envirofeast. **Australian Journal of Entomology**, v. 35, n. 4, p. 323-329, 1996.
- MERKX-JAQUES, M.; DESPLAND, E.; BEDE, J. C. Nutrient utilization by caterpillars of the generalist beetle armyworm, *Spodoptera exigua*. **Physiological Entomology**, v. 33, p. 51-61, 2008.

- MOREIRA, L. F. **Preferência e performance de *Plutella xylostella* em relação às características bromatológicas e idade foliar de brassicáceas.** 2011. 61f. Tese (Doutorado em Bioquímica Agrícola) - Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 2011.
- MOREIRA, L. F.; TEIXEIRA, N. C.; SANTOS, N. A.; VALIM, J. O. S.; MAURÍCIO, R. T.; GUEDES, R. N. C.; OLIVEIRA, M. G. A.; CAMPOS, W. G. Diamondback moth performance and preference for leaves of *Brassica oleracea* of diferente ages and strata. **Jornal of Applied Entomology**, v. 25, p. 627-635, 2016.
- NAMIN, F. R.; NASERI, B.; RAZMJOU, J. Nutritional performance and activity of some digestive enzymes of the cotton bollworm, *Helicoverpa armigera*, in response to seven tested bean cultivars. **Journal of Insect Science**, v. 14, n. 93, p. 1-18, 2014.
- NASERI, B.; FATHIPOUR, Y.; MOHARRAMIPOUR, S.; HOSSEININAVEH, V. Comparative life history and fecundity of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) on different soybean varieties. **Entomological Science**, v. 12, p. 147-154, 2009a.
- NASERI, B.; FATHIPOUR, Y.; MOHARRAMIPOUR, S.; HOSSEININAVEH, V. Comparative reproductive performance of *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) reared on thirteen soybean varieties. **Journal of Agricultural Science and Technology**, v. 13, 17–26, 2011.
- NASERI, B.; FATHIPOUR, Y.; MOHARRAMIPOUR, S.; HOSSEININAVEH, V. Life table parameters of the cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* (Lep.: Noctuidae) on diferente soybean cultivars. **Journal of Entomological Society of Iran**, v. 29, p. 25-40, 2009b.
- NASERI, B.; GATEHOUSE, A. M. R. Digestive proteolytic and amyolytic activities of *Helicoverpa armigera* in response to feeding on different soybean cultivars. **Pest Management Science**, v. 66, p. 1316- 1323, 2010.
- NATION, J. L. Nutrition. In: **Insect Physiology and Biochemistry**. Gainesville: University of Florida, 2015.
- O'BRIEN, D. M.; FOGEL, M. L.; BOGGS, C. L. Renewable and nonrenewable resources: Amino acid turnover and allocation to reproduction in Lepidoptera. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 99, n. 7, p. 4413- 4418, 2002.
- PANIZZI, A. R.; PARRA, J. R. P. Introdução à bioecologia e nutrição de insetos como base para o manejo integrado de pragas. In: PANIZZI, A. R.; PARRA, J. R. P. **Bioecologia e nutrição de insetos: base para o manejo integrado**. Brasília. Embrapa Informações Tecnológicas, 2009. p. 21-36.
- PARRA, J. R. P. Consumo e utilização de alimentos por insetos. In: PANIZZI, A. R.; PARRA, J. R. P. (Ed.). **Ecologia nutricional de insetos e suas implicações no manejo de pragas**. São Paulo: Manole, 1991. p. 9-65.

PARRA, J. R. P.; HADDAD, M. L. **Determinação do número de instares de insetos**. Piracicaba: FEALQ, 1989.

PARRA, J. R. P. A evolução das dietas artificiais e suas interações em ciência e tecnologia. In: PANIZZI, A. R.; PARRA, J. R. P. **Bioecologia e nutrição de insetos: base para o manejo integrado**. Brasília: Embrapa Informações Tecnológicas, 2009. p. 91-174.

PARRA, J. R. P.; PANIZZI, A. R.; HADDAD, M. L. Índices nutricionais para medir consumo e utilização de alimentos por insetos. In: PANIZZI, A. R.; PARRA, J. R. P. **Bioecologia e nutrição de insetos: base para o manejo integrado**. Brasília: Embrapa Informações Tecnológicas, 2009. p. 37-90.

PARROT, W. L.; JENKINS, J. N.; McCARTY JUNIOR, J. D. Feeding behavior of budworm (Lepidoptera, Noctuidae) on three cotton cultivars. **Annals of the Entomological Society of America**, v. 76, p. 167-170, 1983.

PARVEZ, S. S.; PARVEZ, M. M.; FUJII, Y.; GEMMA, H. Allelopathic competence of *Tamarindus indica* L. root involved in plant growth regulation. **Plant Growth Regulation**, v. 41, p. 139-148, 2003.

PATANKAR, A. G.; GIRI, A. P.; HARSULKAR, A. M.; SAINANI, M. N.; DESHPANDE, V. V.; RANJEKAR, P. K.; GUPTA, V. S. Complexity in specificities and expression of *Helicoverpa armigera* gut proteases explains polyphagous nature of the insect pest. **Insect Biochemistry and Molecular Biology**, v. 31, p. 453-464, 2001.

PERKINS, L. E.; CRIBB, B. W.; BREWE, P. B.; HANAN, J.; GRANT, M.; TORRES, M. de; ZALUCKI, M. P. Generalist insect behave in a jasmonate-dependent manner on their host plants, leaving induced areas quickly and staying longer on distant parts. **Proceedings of the Royal Society**, v. 280, p. 1-9, 2013.

PIUBELLI, G. C.; HOFFMANN-CAMPO, C. B.; ARRUDA, I. C.; FRACHINI, J. C.; LARA, F. M. Flavonoid increase in soybean as a response to *Nezara viridula* injury and its effect on insect – feeding preference. **Journal of Chemical Ecology**, v. 29, n. 5, p. 1223-1233, 2003.

PIUBELLI, G. C.; HOFFMANN-CAMPO, C. B.; MOSCARDI, F.; MIYAKUBO, S. H.; OLIVEIRA, M. C. N DE. Are chemical compounds important for soybean resistance to *A. gemmatalis*? **Journal of Chemical Ecology**. v. 31, p. 1509-1524, 2005.

PIZZAMIGLIO-GUTIERREZ, M. A. Interações inseto-planta. In: PANIZZI, A. R.; PARRA, J. R. P. **Bioecologia e nutrição de insetos: base para o manejo integrado**. Brasília: Embrapa, 2009. p. 211- 250.

PORTILLO, H. E.; PITRE, H. N.; MECKENSTOCK, D. H.; ANDREWS, K. L. Lagosta: a lepidopterous pest complexo on sorghum and maize in Honduras. **The Florida Entomologist**, v. 74, n. 2, p. 287-296, 1991.

- RAUBENHEIMER, D.; SIMPSON, S. J. Analysis of covariance: an alternative to nutritional indices. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v. 62, p. 221-213, 1992.
- RAZMJOU, J.; NASERI, B. Comparative performance of the cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* (Hübner) (Lepidoptera: Noctuidae) on various host plants. **Journal Pest Science**, v. 87, p. 29-37, 2014.
- REED, W. *Heliothis armigera* (Hb.) (Noctuidae) in western Tanganyika: II. Ecology and natural and chemical control. **Bulletin of Entomological Research**, v. 56, n. 1, p. 127-140, 1965.
- REIS, R. A.; RODRIGUES, L. R. A. **Valor nutritivo de plantas forrageiras**. Jaboticabal: FCAVJ-UNESP/FUNEP, 1993.
- RIBEIRO, M. L. L.; MANDARINO, J. M. G.; CARRÃO-PANIZZI, M. C.; OLIVEIRA, M. C. N. de; CAMPO, C. B. H.; NEPOMUCENO, A. L.; IDA, E. I. Isoflavone content and β -glucosidase activity in soybean cultivars of different maturity groups. **Journal of Food Composition and Analysis**, v. 20, p. 19-24, 2007.
- RODA, A. L.; BALDWIN, I. T. Molecular technology reveals how the induced defenses of plants work. **Basic and Applied Ecology**, v. 4, p. 15-26, 2003.
- ROGERS, D. J.; BRIER, H. B. Pest-damage relationships for *Helicoverpa armigera* (Hubner) (Lepidoptera: Noctuidae) on soybean (*Glycine max*) and dry bean (*Phaseolus vulgaris*) during pod-fill. **Crop Protection**, v. 29, p. 47-57, 2010.
- ROULSTON, T. H.; CANE, J. H.; BUCHMANN, S. L. What governs protein content of pollen: pollinator preferences, pollen-pistil interactions, or phylogeny. **Ecological Monographs**, v. 70, p. 617-643, 2000.
- RUAN, Y. M.; WU, K. J. Performances of the cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* on different food plants. **Acta Entomologica Bohemoslovaca**, v. 44, p. 205-212, 2001.
- SALVADOR, M. C.; BOIÇA Jr., A. L.; OLIVEIRA, M. C. N.; GRAÇA, J. P.; SILVA, D. M.; HOFFMANN-CAMPO, C. B. Do different casein concentrations increase the adverse effect of rutin on the biology of *Anticarsia gemmatilis* Hübner (Lepidoptera: Noctuidae). **Neotropical Entomology**, v. 39, n. 5, p. 774-783, 2010.
- SALVADORI, J. R.; PEREIRA, P. R. V. da S.; SPECHT, A. *Helicoverpa armigera* no Sul. **Cultivar Grandes Culturas**, v. 176, n. 15, p. 22-23, 2013.
- SALVADORI, J. R.; SUZANA, C. S. Saldo da *Helicoverpa*. **Cultivar Grandes Culturas**, v. 15, n. 187, p. 26-28, 2014.
- SAMUEL, L.; MUTHUKUMARAN, R. B.; GURUSUBRAMANIAN, G.; SENTHILKUMAR, N. Larvicidal activity of *Ipomoea cairica* (L.) sweet and *Ageratina adenophora* (Spreng.) King & H. Rob. plant extracts against arboviral and filarial vector, *Culex quinquefasciatus* Say (Diptera: Culicidae). **Experimental Parasitology**, v. 141, p. 112-121, 2014.

- SANTOS, A. E. dos; MENDES, S. M.; CARVALHO, S. S. S.; SILVA, L. O.; CARVALHO, E. A. R.; BATISTA, C. S.; NASCIMENTO, T. A.; SANTOS, C. A. **Aspectos biológicos de *Helicoverpa* sp. em folhas de algodão e soja**. Sete Lagoas: Embrapa Milho e Sorgo, 2016.
- SARATE, P. J.; TAMHANE, V. A.; KOTKAR, H. M.; RATNAKARAN, N.; SUSAN, N.; GUPTA, V. S.; GIRI, A. P. Developmental and digestive flexibilities in the mid gut of a polyphagous pest, the cotton bollworm, *Helicoverpa armigera*. **Journal of Insect Science**, v. 12, n. 42, p. 1536-2442, 2012.
- SCRIBER, J. M.; SLANSKY Jr., F. The nutritional ecology of immature insects. **Annual Review of Entomology**, v. 26, p. 183- 211, 1981.
- SHARMA, H. C.; PAMPATHY, G.; DHILLON, M. K.; RIDSDILL-SMITH, J. T. Detached leaf assay to screen for host plant resistance to *Helicoverpa armigera*. **Journal of Economic Entomology**, v. 98, n. 2, p. 568-576, 2005.
- SILVA, A. J.; CANTERI, M. G.; SILVA, A. L. Haste verde e retenção foliar na cultura da soja. **Summa Phytophologica**, v. 39, n. 3, p. 151-156, 2013.
- SILVA, D. M.; HOFFMANN-CAMPO, C. B.; BUENO A. F.; BUENO, R. C. O. F.; OLIVEIRA, M. C. N.; MOSCARDI, F. Biological characteristics of *Anticarsia gemmatalis* (Lepidoptera: Noctuidae) for three consecutive generations under different temperatures: understanding the possible impact of global warming on a soybean pest. **Bulletin of Entomological Research**, v. 102, p. 285–292, 2012.
- SILVA, P. L. **Resposta fitoquímica de soja ao ataque de *Anticarsia gemmatalis* e desenvolvimento do inseto alimentado com cultivares resistentes e susceptíveis**. 2015. 68 f. Tese (Doutorado em Bioquímica Agrícola) – Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 2015.
- SILVA, T. R. F. B.; ALMEIDA, A. C. de S.; MOURA, T. de L.; SILVA, A. R. da; FREITAS, S. de S.; JESUS, F. G. Effect of the flavonoid rutin on the biology of *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae). **Acta Scientiarum Agronomy**, v. 38, n. 2, p. 165-170, 2016.
- SIMPSON, S. J.; ABISGOLD, J. D. Compensation by locust for changes in dietary nutrients: behavioral mechanisms. **Physiological Entomology**, v. 10, p. 443-452, 1985.
- SINGH, P. A general purpose laboratory diet mixture for rearing insects. **Insect Science and its Application**, v.4, p. 357-362, 1983.
- SISON, M. L. J.; SHANOWER, T. G., Development and survival of *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) on short-duration pigeon pea. **Journal of Economic Entomology**. v. 87, p. 1749–1753, 1994.
- SLANSKY Jr., F.; RODRIGUEZ, J. G. Nutritional ecology of insects, mites, spiders, and related invertebrates: an overview. In: **Nutritional ecology, of insects, mites, spiders, and related invertebrates**. New York: John Wiley & Sons, 1987. p. 1-69.

- SLANSKY Jr., F.; WHEELER, G. S. Caterpillars compensatory feeding response to diluted nutrients leads to toxic allelochemical dose. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v. 65, p. 171- 186, 1992.
- SOGBESAN, A. O.; UGWUMBA, A. A. A. Nutritional evaluation of termite (*Macrotermes subhyalinus*) meal as animal protein supplements in the diets of *Heterobranchus longifilis* (Valenciennes, 1840) fingerlings. **Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences**, v. 8, p. 149-157, 2008.
- SOLEIMANNEJAD, S.; FATHIPOUR, Y.; MOHARRAMIPOUR, S.; ZALUCKI, M. P. Evolution of potential resistance in seeds of diferente soybean cultivars to *Helicoverpa armigera* (Lepidoptera: Noctuidae) Using demografic parameters and nutritional índices. **Journal Economic Entomology**, v. 103, n. 4, p. 1420-1430, 2010.
- SOO HOO, C. F.; G. FRAENKEL. The consumption, digestion, and utilization of food plants by a polyphagous insect, *Prodenia eridania* (Cramer). **Journal of Insect Physiology**, v. 12, p. 711–730, 1966.
- SUZANA, C. S. **Desempenho biológico em função do alimento e sensibilidade a inseticidas em tratamento de sementes de soja da lagarta *Helicoverpa armigera***. 2015. 134f. Dissertação (Mestrado em Agronomia) – Universidade de Passo Fundo, Passo Fundo, 2015.
- SUZANA, C. S.; DAMIANI, R.; TESTON, R.; FORTUNA, L. S.; ORSO, I.; HOFFMANN, L. L.; SALVADORI, J. R. Danos da lagarta *Helicoverpa armigera* na cultura da soja. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE ENTOMOLOGIA, 25, 2014, Goiânia. **Anais eletrônicos...** Goiânia: Embrapa, 2014.
- SUZANA, C. S.; DAMIANI, R.; FORTUNA, L. S.; SALVADORI, J. R. Desempenho de larvas de *Helicoverpa armigera* (Hubner) (Lepidoptera: Noctuidae) em diferentes fontes alimentares. **Pesquisa Agropecuária Tropical**, v. 45, n. 4, p. 480-485, 2015.
- TAVARES, W. S.; PEREIRA, A. I. A. P.; FREITAS, S. S.; SERRÃO, J. E.; ZANUNCIO, J. C. The chemical exploration of *Dimorphandra mollis* (Fabaceae) in Brazil, with emphasis on insecticidal response: A revil. **Journal of Scientific and Industrial Research**, v. 73, p. 465-468, 2014.
- THOMAZONI, D.; SORIA, M. F.; PEREIRA, E. J. G.; DEGRANDE, P. E. ***Helicoverpa armigera*: perigo iminente aos cultivos de algodão, soja e milho do estado de Mato Grosso**. Cuiabá: Instituto Mato-Grossense do Algodão, 2013. (Circular Técnica, 5).
- TIBOLA, C. **Criação, bioecologia e controle químico de *Spodoptera eridania* (Cramer) (Lepidoptera: Noctuidae), em soja**. 2011. 116f. Dissertação (Mestrado em Agronomia) – Universidade de Passo Fundo, Passo Fundo, 2011.
- VAN SOEST, P. J.; ROBERTSON, J. B.; LEWIS, B. A. Methods for dietary fiber, neutral detergent fiber and no starch polysaccharides in relation to animal nutrition. **Journal of Dairy Science**, v. 74, p. 3583-3597, 1991.

- VEITCH, N. C. Isoflavonoids of the Leguminosae. **Natural Product Reports**, v. 24, p. 417-464, 2007.
- VENDRAMIM, J. D.; CASTIGLIONI, E. Aleloquímicos, resistência de plantas e plantas inseticidas. In: GUEDES, J. C.; COSTA, I. D. da; CASTIGLIONI, E. **Bases e técnicas do manejo de insetos**. Santa Maria: UFSM, 2000. p. 113- 128.
- VIEIRA, C. R.; CABRAL, L. C.; PAULA, A. C. O. Composição centesimal e conteúdo de aminoácidos, ácidos graxos e minerais de seis cultivares de soja destinadas à alimentação humana. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 34, n. 7, p. 1277-1283, 1999.
- VIEIRA, S. S.; BUENO, A. F.; BOFF, M. I. C.; BUENO, R.; HOFFMAN-CAMPO, C.B. Resistance of soybean genotypes to *Bemisia tabaci* (Genn.) biotype B (Hemiptera: Aleyrodidae). **Neotropical Entomology**, v. 40, p. 117–122, 2011.
- WAISS Jr., A. C.; CHAN, B. G.; ELLIGER, C. A.; BINDER, R. G. Biologically active cotton constituents and their significance in HPR. In: BELTWIDE COTTON PRODUCTION RESEARCH CONFERENCES, 1981. **Proceedings...**Memphis: National Cotton Council of America, 1981, p. 61-62.
- WALDBAUER, G. P. The consumption and utilization of food by insects. **Advances in insect Physiology**, v. 5, p. 229-288, 1968.
- WALDBAUER, G. P.; COHEN, R. W.; FRIEDMAN, S. Self- selection of and optimal nutrient mix from defined diets by larvae of the corn earworm, *Heliothis zea* (Boddie). **Physiological Zoology**, v. 57, p. 590- 597, 1984.
- WANG, N. C.; LI, Z. H. Studies on the biology of cotton bollworm (*Heliothis armigera* Hübner) and tobacco budworm (*Heliothis assulta* Quenee). **Journal of the Shandong Agricultural University**, v. 1-2, n. 1, p. 13-25, 1984.
- WANG, R. L.; XIA, Q. Q.; BAERSON, S. R.; REN, Y.; WANG, J.; SU, Y. J.; ZHENG, S. C.; ZENG, R. S. A novel cytochrome P450 CYP6AB14 gene in *Sposoptera litura* (Lepidoptera: Noctuidae) and its potential role in plant allelochemical detoxication. **Journal of Insect Physiology**, v. 75, p. 54-62, 2015.
- WAR, A. R.; PAULRAJ, M. G.; HUSSAIN, B.; BUHROO, A. A.; IGNACIMUTHI, S.; SHARMA, H. C. Effect of plant secondary metabolites on legume pod borer, *Helicoverpa armigera*. **Journal of Pest Science**, v. 86, p. 399-408, 2013.
- WESTON, L. A.; DUKE, S. O. Weed and crop allelopathy. **Critical Reviews in Plant Sciences**, v. 22, n. 3-4, p. 367-389, 2003.
- WETZEL, W. C.; KHAROUBA, H. M.; ROBINSON, M.; HOLYOAK, M.; KARBAN, R. Variability in plant nutrients reduces insect herbivore performance. **Nature**, v. 12, 2016.

WU, K.; LI, M. Nutritional ecology of the cotton bollworm, *Heliothis armigera* (Hubner): effects of dietary sugar concentration on development and reproduction. **Acta Entomologica Sinica**, v. 35, p. 47-52, 1992.

ZALUCKI, M. P.; CLARKE, A. R.; MALCOLM, S. B. Ecology and behaviour of first instar larval Lepidoptera. **Annual Review Entomology**, v. 47, p. 361–393, 2002.

ZAVALA, J. A., MAZZA, C. A., DILLON, F. M., CHLUDIL, H. D., BALLARE, C. L. Soybean resistance to stink bugs (*Nezara viridula* and *Piezodorus guildinii*) increases with exposure to solar UV-B radiation and correlates with isoflavonoid content in pods under field conditions. **Plant, Cell & Environment**, v. 38, p. 920-928, 2015.

ZHOU, Y.Y.; LUO, S.H.; YI, T.S.; LI, C.H.; LUO, Q.; HUA, J.; LIU, Y.; LI, S.-H. Secondary metabolites from *Glycine max* and their growth inhibitory effect against *Spodoptera litura*. **Journal of Agricultural and Food Chemistry**, v. 59, p. 6004–6010, 2011.



PPGAgro

Programa de Pós-Graduação em Agronomia

Faculdade de Agronomia e Medicina Veterinária - FAMV