



Governo do Estado de São Paulo
Secretaria de Agricultura e Abastecimento
Agência Paulista de Tecnologia dos Agronegócios
Instituto Biológico



Documento Técnico 23 - Abril de 2016 – p.1-13



Cochonilha *Pradlongorhiza pradoi* (Hemiptera: Orthoziliidae) em citros.
(foto: Adalton Raga)

MECANISMO DE DEFESA DAS PLANTAS CONTRA O ATAQUE DE INSETOS SUGADORES

Renata Espolador São João¹; Adalton Raga²

¹Bióloga, Mestranda do Programa de Pós-Graduação em Sanidade, Segurança Alimentar e Ambiental no Agronegócio, Instituto Biológico - reespolador@gmail.com

²Pesquisador Científico, Centro Experimental Central - Instituto Biológico - APTA - Campinas/SP - adalton@biologico.sp.gov.br

INTRODUÇÃO

Os insetos representam a principal fonte de consumo da produção vegetal primária terrestre, e constituem aproximadamente 80% da vida animal conhecida (THOMAZINI; THOMAZINI, 2000). Por apresentarem hábito herbívoro em pelo menos uma fase de suas vidas, desempenham um papel ecológico importante, e podem atuar como predadores, parasitoides, polinizadores, fitófagos, entre outros (EDWARDS; WRATTEN, 1981).

Plantas e insetos têm coexistido por 350 milhões de anos e desenvolveram uma série de relações as quais afetam esses organismos em todos os níveis, da bioquímica básica até a genética de populações. Embora alguns desses relacionamentos entre os dois Filos, tal como a polinização, são mutuamente benéficos, a interação mais comum envolve o consumo de plantas e suas partes por insetos, provocando respostas dos mecanismos de defesa contra insetos herbívoros. Na base desta relação de longa data, não é surpreendente que as estratégias utilizadas pelas plantas para tentar resistir ou escapar dos insetos herbívoros sejam muito diversas. Algumas espécies vegetais acumulam níveis elevados de compostos que funcionam como defesas bioquímicas por meio de sua toxicidade, ou o seu desenvolvimento de características físicas; outras plantas não comprometem recursos para a acumulação de compostos de defesa, mas procuram minimizar os danos por herbívoro pelo rápido crescimento e desenvolvimento, dispersão, ou escolha de habitat (GATEHOUSE, 2002).

O tipo de peça bucal de um inseto, além de ser utilizado para classificação e identificação, determina o tipo de alimentação e os prejuízos ocasionados por ele (AOYAMA; LABINAS, 2012; BARROR; DELONG, 1969; DU PORTE, 1977). As peças bucais dos insetos podem ser classificadas basicamente em dois tipos: mastigadoras e sugadoras (AOYAMA; LABINAS, 2012). Os insetos sugadores não têm mandíbulas como as dos mastigadores, portanto não podem mastigar o alimento. Suas peças bucais têm forma de um bico alongado pelo qual o inseto se alimenta do líquido sugado (BARROR; DELONG, 1969; DU PORTE, 1977).

A alimentação dos insetos sugadores é considerada um tipo de alimentação inconspícua, quando comparada com os insetos mastigadores, pois não envolve nenhum tipo de estímulo visual. Ela ocorre através da sucção da seiva elaborada, diretamente do floema. Essa ação pode provocar dano direto resultando no retardamento do crescimento geral da planta e dano indireto através da transmissão de viroses ou injeção de saliva tóxica (GULLAN; CRANSTON, 1988).

Normalmente, os insetos escolhem as plantas de acordo com seu conteúdo nutricional. Folhas e flores jovens são frequentemente preferidas, devido ao elevado conteúdo de celulose (ALMEIDA-CORTEZ, 2005).

A fragmentação da vegetação induz a um aumento desordenado da população de insetos fitófagos devido ao estabelecimento de espécies mais susceptíveis à herbivoria e à redução ou desaparecimento dos inimigos naturais dos insetos fitófagos, resultando em maior pressão sobre as plantas (LUCAS *et al.*, 2000; WYLIE, 1951; FERNANDES, 1994; ALMEIDA-CORTEZ, 2005).

O impacto provocado pela herbivoria no desenvolvimento da planta depende do seu estágio de

desenvolvimento, do tecido consumido pelo inseto e da intensidade e frequência do ataque (BEGON *et al.*, 1996; CRAWLEY, 1997; STILING, 1999; BOEGE; MARQUIS, 2005).

A interação inseto-planta apresenta profundas implicações para a ecologia e os processos evolutivos (EDWARDS; WRATTEN, 1981; MELO; SILVA-FILHO, 2002), uma vez que os insetos possuem varias atividades benéficas, incluindo defesa e polinização, enquanto as plantas promovem abrigo, sítios de oviposição e alimento para a proliferação dos insetos (PANDA; KHUSH, 1995). No entanto, dependendo da intensidade do ataque, os insetos podem ser extremamente perigosos, podendo provocar a morte da planta (MELO; SILVA-FILHO, 2002).

A química das plantas conduziu à evolução dos herbívoros (PIZZAMIGLIO-GUTIERREZ, 2009). Essa interação representa um sistema dinâmico, pois está continuamente sujeito a mudanças (MELLO; SILVA-FILHO, 2002). As plantas não são passivas a essas injúrias e desenvolveram mecanismos de resposta (PINHEIRO *et al.*, 1999; LARA, 1991). No intuito de diminuir os danos causados pela herbivoria, as plantas desenvolveram diferentes tipos de mecanismos que podem ser classificados como químicos, físicos ou relacionados à estrutura foliar (MELLO; SILVA-FILHO, 2002; HARBONE, 1988).

Para que a planta garanta seu desenvolvimento, são necessários recursos do meio ambiente como luz, água, minerais, temperatura adequada e a produção de fotoassimilados (DALE, 1976, 1988; MCINTYRE, 1987; BOYER, 1988; PATRICK, 1988), que são gerados devido à alta capacidade de fotossíntese e absorção de nutrientes, mas que depende de alta concentração de nitrogênio nas folhas (HERMS; MATTSON, 1992; CHAPIN *et al.*, 1993).

Plantas com alta taxa de crescimento não são eficientes na conservação de seus recursos, o que provoca uma redução da sua capacidade de tolerância ao ataque dos insetos (CHAPIN 1993; CHAPIN *et al.*, 1993; WESTOBY *et al.*, 2002).

Segundo KARBAN; BALDWIN (1997), os mecanismos de defesa das plantas se expressam como defesa constitutiva e defesa induzida, que podem ter ação direta ou indireta sobre os insetos.

O mecanismo de defesa constitutiva é composto por estruturas morfológicas e compostos químicos que dificultam o acesso dos herbívoros às plantas, podendo ainda influenciar alguns parâmetros do ciclo biológico, como o desenvolvimento e a reprodução dos insetos (COLEY; BARONE, 1996; KARBAN; BALDWIN, 1997; LUCAS *et al.*, 2000) e ácaros (FADINI *et al.*, 2004), agindo de forma contínua. Esses compostos podem ser encontrados em várias estruturas vegetais e em concentrações ou quantidades variadas de acordo com seu estágio de desenvolvimento (COLEY; BARONE, 1996; GOULD, 1998).

O mecanismo de defesa induzida se refere a qualquer mudança na morfologia ou fisiologia da planta como resultado da ação de insetos ou ácaros sobre a mesma, tendo como consequência a não preferência desses artrópodos por essa planta no caso de um novo ataque, melhorando o desempenho do vegetal (COLEY;

BARONE, 1996; KARBAN; BALDWIN, 1997; AGRAWAL, 1998). Esse mecanismo pode mudar os valores dos parâmetros biológicos e reprodutivos dos herbívoros.

Estratégias alternativas para a proteção dos cultivos ao ataque de insetos pragas tentam explorar os mecanismos endógenos de resistência exibidos pelos vegetais contra a maioria dos herbívoros, por meio de uma maior compreensão das defesas induzidas em plantas (FERRY *et al.*, 2004).

A evolução de resistência a uma população de herbívoros pode ser tratada como a evolução de plasticidade fenotípica nas resposta a uma variável de ambiente cujo valor é determinado pela proporção de cada tipo de herbívoro encontrado em uma planta (SIMMS; FRITZ, 1990).

Dentro do seu habitat, os insetos enfrentam não só uma gama de defesas de plantas que são distribuídas de forma heterogênea através do tempo e espaço, mas também pressões seletivas de predadores, parasitoides e competidores. O grau e a natureza da resistência dos insetos aos produtos químicos vegetais variam de acordo com a distribuição geográfica das plantas, o fenótipo, a especificidade da associação planta-inseto e a composição da comunidade local (DESPRÉS, *et al.*, 2007). Pesquisas indicam que a variação genética da planta hospedeira explica algumas das variações na estrutura da comunidade de herbívoros observadas entre plantas hospedeiras no campo (SIMMS; FRITZ, 1990).

Os efeitos dos mecanismos de resistência de plantas a insetos envolvem a alteração do comportamento ou biologia das espécies fitófagas, ou ainda derivam da reação do próprio vegetal sem afetar o herbívoro, sendo classificados em três categorias: não preferência ou antixenose, antibiose e tolerância (VENDRAMIM; GUZZO, 2009).

Estratégias genéticas moleculares empregadas para tratar as questões de defesa das plantas contra herbívoros incluem a análise e utilização de genoma e transcriptoma, análise de *microarray*, mutantes e manipulação genética (RASMANN; AGRAWAL, 2009).

MECANISMOS DE DEFESA

As plantas podem ser classificadas em geral como susceptíveis ou resistentes. Essa resistência contra a herbivoria é resultado de várias estratégias que as plantas usam para tornarem-se menos atrativas a fim de dificultar a sua localização; ou se defender, tornando-se um alimento inadequado para os insetos ou ainda sobreviver, por meio de mecanismos que podem ser denominados de tolerância ou sobrecompensação (CORNELISSEN; FERNANDES, 2003; ALMEIDA-CORTEZ, 2005; CINGOLANI *et al.*, 2005; MACDONALD; BACH, 2005).

A defesa das plantas contra os insetos foi considerada pela primeira vez em termos de compostos, os quais a planta sintetiza durante o curso de crescimento e desenvolvimento normais (isto é, na ausência de danos de herbívoro). Estes compostos são acumulados e armazenados, de modo que, quando atacada, a planta já possui os meios para dissuadir, ou matar, o herbívoro (GATEHOUSE, 2002).

A distribuição e o índice de ataque de insetos sofrem grande influência das características das plantas.

Conhecer essas características permite uma melhor compreensão das relações interespecíficas, além de determinar quais delas afetam os níveis de ataque dos insetos e, dessa forma, explicar os motivos da preferência de insetos por determinadas espécies vegetais (PEETERS, 2002). Segundo PIZZAMILGIO-GUTIERREZ (2009), todo o conhecimento sobre as relações entre as plantas e os herbívoros auxilia no desenvolvimento de cultivares resistentes, sendo uma estratégia fundamental para o sucesso do manejo integrado de pragas (MIP).

Uma vez que os processos de biossíntese envolvidos nos mecanismos denominados de defesa passiva ou pré-existente e defesa ativa ou induzida (HILDEBRAND *et al.*, 1986) são fundamentalmente os mesmos e envolvem a expressão dos mesmos genes, os mecanismos diferem apenas na medida em que em um dos casos a expressão do gene ocorre como um resultado do processo de desenvolvimento normal da planta e no outro a expressão é regulada por um sinal provocado por um estímulo externo. Embora esse argumento considere a defesa "passiva" ou "ativa" contra o ataque de insetos em plantas como sendo os dois lados da mesma moeda, pesquisas atuais têm-se concentrado quase inteiramente na indução de resistência (GATEHOUSE, 2002).

Enquanto a maioria dos insetos herbívoros causa grandes danos aos tecidos vegetais durante a sua alimentação, muitas espécies de Homoptera (Hemiptera) sugam o conteúdo do tecido vascular por inserção de estiletos entre as células, limitando assim os danos celulares e minimizando a indução de uma resposta ao ferimento. Em contraste, têm sido demonstrados que as respostas das plantas ao ataque por esse grupo de insetos é típico do ataque de agentes patogênicos, como exemplo das conhecidas interações gene a gene (FERRY *et al.*, 2004).

CUTÍCULA

A principal defesa das espécies vegetais contra os fatores bióticos e abióticos é sua superfície externa (CORREA, 2007), coberta por substâncias lipídicas que compõem a denominada cutícula (EDWARDS; WRATTEN, 1981). Seu principal componente estrutural é a cutina, um composto de lipídios impermeável à água, que se encontra impregnada nas paredes das células da epiderme ou formando uma camada separada (BUKOVAC *et al.*, 1990; HELBSING *et al.*, 2000).

Além da proteção contra o ataque de insetos (EDWARDS; WRATTEN, 1981; SILVA *et al.*, 2005), a cutícula também apresenta um mecanismo de defesa formando uma barreira contra a radiação solar e a perda de água por transpiração (AMARAL *et al.*, 1985; HELBSING *et al.*, 2000).

Essa proteção externa recobre as células da epiderme e faz o papel de interface entre o ambiente e a estrutura vegetal, agindo na proteção e prevenção de fatores limitantes à vida dos vegetais, como a perda de água. Além disso, também é uma barreira importante contra agroquímicos e micro-organismos (ESAU, 1974; CUTTER, 1986; BUKOVAC *et al.*, 1990).

A camada de proteção externa é na verdade composta por diversas camadas sobre a parede celulósica primária. A primeira camada, de pectina, delimita a parede celulósica; uma segunda camada cuticularizada,

composta de celulose, cutina e cera; e a cutícula propriamente dita, formada puramente por cutina. A cera é um polímero complexo, formado pela interação de outras substâncias lipídicas. Tanto a cera quanto a cutina podem apresentar diferentes ornamentações, que são muito importantes para taxonomia, mas que também agem como barreiras contra fungos, bactérias e insetos (PROCÓPIO *et al.*, 2003).

ESTRUTURAS ANATÔMICAS

A fim de se proteger das ameaças físicas e biológicas, algumas plantas modificam características estruturais como tricomas, espinhos, espessura da parede celular, deposição de sílica, formação de cristais inorgânicos entre outros, para impedir que o inseto consiga se alimentar ou que esse processo não seja muito duradouro, provocando danos no aparelho bucal do mesmo (LUCAS *et al.*, 2000). As estruturas aéreas da planta, principalmente as folhas, podem ter as paredes de suas células epidérmicas cobertas por diversas substâncias, como cutina, cera, lignina e mucilagem (ESAU, 1974; CUTTER, 1986; RAVEN *et al.*, 1992; ALQUINI *et al.*, 2003; SILVA *et al.*, 2005).

O padrão de distribuição das folhas e a arquitetura da planta também podem induzir a resistência à herbivoria, interferindo na capacidade da planta em tolerar o ataque de insetos e compensar as estruturas danificadas (JONES *et al.*, 1993; TRUMBLE *et al.*, 1993; MUTIKAINEN *et al.*, 1996).

Algumas estruturas anatômicas são conhecidas por influenciarem os insetos (PEETERS, 2002). Características estruturais que contribuem para o aumento da espessura ou a dureza dos tecidos foliares podem resultar em um obstáculo contra o ataque de insetos (WEI *et al.*, 2000; EDWARD; WRATTEN, 1981; PEETERS, 2002). Os tricomas têm sido considerados uma forma de proteção contra insetos sugadores (HOFFMAN; MCEVOY, 1985). O tamanho e a densidade do tecido vascular também foram correlacionados com a distribuição de fitófagos (GIBSON, 1972; COHEN *et al.*, 1996).

Segundo TURNER *et al.* (1995), o espessamento da epiderme e de algumas células localizadas abaixo desta como, por exemplo, a hipoderme ou os feixes de fibras, lignificados ou não, podem conferir maior dureza as folhas. Além disso, a deposição de sílica e lignina confere uma textura rígida à epiderme, formando uma barreira mecânica contra os insetos (LARA, 1991; MONTES *et al.*, 2015).

As peças bucais dos sugadores de floema são especializadas para perfurar e penetrar no tecido vegetal com finalidade de sucção. Diversas características da planta podem influenciar o comportamento dos sugadores de floema, em qualquer etapa de localização, seleção e aceitação da planta hospedeira (LAZZARI; ZONTA-DE-CARVALHO, 2009).

APÊNDICES EPIDÉRMICOS

A maioria das espécies vegetais possui uma superfície revestida por apêndices epidérmicos

denominados tricomas, que podem ser definidos como apêndices semelhantes a fios de cabelo que se estendem desde a epiderme dos tecidos aéreos. Essas estruturas possuem uma grande variação de formas e densidades dependendo do órgão vegetal. Podem ser unicelulares ou multicelulares, glandulares ou não glandulares, retos, curvos, espiralados, tortuosos, simples, peltados ou estrelados. Dentre os efeitos deletérios que uma planta pode causar a um inseto estão, a redução da fertilidade, aumento da taxa de mortalidade, redução do desenvolvimento e alterações na duração do ciclo de vida (LEVIN, 1973).

Segundo CORREA (2007), além de proteger a planta contra a excessiva perda de água, os tricomas atuam como obstáculos contra os insetos que tentam se alimentar dos tecidos da planta, através de algumas variações de suas características como densidade, forma e tamanho.

Os tricomas exercem um papel muito importante na defesa de plantas, principalmente contra insetos fitófagos. Foi observada correlação negativa entre a densidade de tricomas e a alimentação por insetos em várias espécies vegetais, constituindo uma importante barreira física (LEVIN, 1973; THEOBALD *et al.*, 1979; FAHN, 1986; LUCAS *et al.*, 2000; WEI *et al.*, 2000; SILVA *et al.*, 2005).

Na maioria das vezes, os tricomas não glandulares são considerados meios que dificultam o ciclo de vida dos insetos, podendo de acordo com a sua densidade e tamanho afetar a sua oviposição, alimentação, locomoção, ou seu comportamento em relação ao abrigo (JOHNSON, 1975; GOERTZEN; SMALL, 1993; LUCAS *et al.*, 2000; FORDYCE; AGRAWAL, 2001; TRAW; DAWSON, 2002; SILVA *et al.*, 2005). No entanto, alguns deles possuem um papel mais especializado na defesa da planta, que são os chamados pelos em forma de gancho, que podem perfurar ou até mesmo provocar a morte dos insetos (JOHNSON, 1953).

Existem também os tricomas glandulares, que possuem uma estrutura vesicular capaz de armazenar e secretar compostos secundários, os quais podem ser responsáveis por desencadear diversas reações nos insetos. Dentre essas reações podem repelir, provocar imobilidade dos membros, serem tóxicas ou até mesmo provocarem a morte. Além de prender ou intoxicar os insetos, compostos não voláteis como alcaloides e fenóis simples ou complexos podem atuar como repelentes gustatórios (LEVIN, 1973).

COMPOSTOS SECUNDÁRIOS

Os tricomas glandulares podem apresentar uma grande variedade de compostos no seu interior (THURSTON; LERSTEN, 1969; MELLO; SILVA-FILHO, 2002). Alguns compostos produzidos pelas plantas, aparentemente, não apresentam relação direta com os processos metabólicos de fotossíntese, respiração e crescimento (EDWARDS; WRATTEN, 1981). Esses compostos são denominados compostos secundários e os seus produtos, embora não pareçam essenciais para as plantas, apresentam diversas vantagens para a sobrevivência, desenvolvimento e perpetuação da espécie (SANTOS, 2004).

A riqueza muito grande de compostos vegetais secundários está relacionada, possivelmente, à imobilidade das plantas (Tabela 1). Por não ter a possibilidade de fugir das pressões ambientais, suas únicas

defesas são as estruturas físicas e compostos químicos (EDWARDS; WRATTEN, 1981).

Os compostos secundários ou alelos químicos podem ser divididos em três grandes classes, por meio da observação de sua estrutura química: compostos nitrogenados (alcaloides, aminoácidos não proteicos e glicosídeos cianogênicos), terpenoides (óleos essenciais, triterpenos, saponinas, glicosídeos cardioativos) e os fenólicos (ligninas, flavonoides e taninos) (RICKLEFS, 2003; CARVALHO *et al.*, 2004).

O efeito desses compostos secundários depende da espécie em que está atuando, podendo apresentar um ou mais tipos de resultados para uma mesma espécie ou até mesmo provocar efeitos contrários em diferentes espécies. Além disso, atuam também sobre inimigos naturais, predadores e parasitoides (LARA, 1991).

Ao mesmo tempo em que os tricomas desfavorecem a herbivoria, também podem influenciar outras atividades no ciclo de vida do inseto. LIMA; LARA (2004) observaram uma correlação positiva entre a densidade de tricomas presentes nos folíolos dos genótipos de soja e o número médio de ovos observados de *Bemisia tabaci* (Gennadius).

Muitas plantas usam compostos químicos para reduzir a disponibilidade de suas proteínas para os herbívoros. Os carvalhos e outras plantas capturam tanino nos vacúolos de suas folhas, compostos que se ligam às proteínas e inibem a digestão, retardando consideravelmente o crescimento de lagartas e outros herbívoros. Os insetos que se alimentavam de plantas ricas em tanino podem reduzir os efeitos inibitórios do tanino, pela produção de surfactantes semelhantes a detergentes, em seus fluidos intestinais, tendendo a dispersar o complexo tanino-proteínas. Assim como os taninos, muitos dos compostos secundários interferem nas vias metabólicas específicas ou nos processos fisiológicos dos insetos (RICKLEFS, 2003).

Os aleloquímicos também estão presentes em sementes e têm efeitos tóxicos e/ou repelentes aos insetos, podendo causar aos insetos inibição na absorção de aminoácidos. As vagens possuem pilosidade e a dureza das suas paredes, o espaço entre as sementes e as paredes das vagens, influi na atividade alimentar de percevejos (Ordem Hemiptera). Em geral, os percevejos fitófagos são polípagos e podem se alimentar de plantas menos preferidas, as quais representam papel relevante na evolução desses insetos. Em decorrência desse fato, a produção de ovos na mesma espécie é altamente variável e depende da qualidade do alimento ingerido (PANIZZI; SILVA, 2009). No caso de pulgões (Aphidoidea), adaptado à alimentação na seiva do floema das plantas, as diferentes espécies e tipos morfológicos desse grupo têm requisitos nutricionais variados, que podem ser atendidos pelo seu hospedeiro primário ou secundário, de acordo com a fenologia da planta ou estação do ano, nas espécies que alternam hospedeiros, ou mesmo procurar novas fontes alimentares, produzindo formas aladas (LAZZARI; ZONTA-DE-CARVALHO, 2009), que facilitam a dispersão dos insetos.

Tabela 1 - Principais classes de compostos vegetais secundários envolvidos nas interações planta-animal (HARBONE, 1977 modificado por EDWARDS; WRATTEN, 1981).

Classe	Número aproximado de estruturas	Distribuição	Atividade fisiológica
NITROGENADOS			
Alcaloide	5.500	Nas Angiospermas, especialmente nas raízes, folhas e frutos.	Muito tóxico e de gosto amargo.
Aminas	100	Nas Angiospermas, frequentemente em flores.	Cheiro repelente e alucinógenas.
Aminoácidos (não proteicos)	400	Especialmente em sementes de legumes, mas espalhadas de modo relativamente amplo.	Muito tóxicos.
Glicosídeos cianogênicos	30	Esporádicos, especialmente no fruto e folha.	Venenoso (como HCN).
Glucosinolatos	75	Cruciferae e dez outras famílias.	Corrosivos e amargos (como isotiocianatos).
TERPENÓIDES			
Monoterpenos	1.000	Amplamente, em óleos essenciais.	Odores agradáveis.
Lactonas e Sesquiterpenos	600	Principalmente em Compositae, mas encontradas cada vez mais em Angiospermas.	Algumas amargas e tóxicas, alergênicas.
Diterpenoides	1.000	Amplamente, especialmente no látex e nas resinas das plantas.	Algumas tóxicas.
Saponinas	500	Em mais de 70 famílias de plantas.	Hemólise das células sanguíneas.
Limonoides	100	Em Rutaceae, Meliaceae e Simaroubaceae.	Com gosto amargo.
Cucurbitacinas	50	Principalmente em Cucurbitaceae.	Gosto amargo, tóxica.
Cardenólídeos	150	Comuns em Apocynaceae, Asclepiadaceae e Scrophulariaceae.	Tóxico e amargo.
Caronetoides	350	Universal em folhas, também em flores e frutos.	Coloridos.
FENÓLICOS			
Fenóis simples	200	Universal em folhas, também em outros tecidos.	Antimicrobianos.
Flavonoides	1.000	Universais em Angiospermas e musgos.	Coloridos.
Quinonas	500	Ampla distribuição, especialmente em Rhamnaceae.	Coloridos.
OUTROS			
Poliacetilenos	650	Principalmente em Compositae e Umbelliferae.	Alguns tóxicos.

REFERÊNCIAS

- AGRAWAL, A.A. Induced responses to herbivory and increased plant performance. *Science*, New York, v. 279, n. 5354, p. 1201-1202, 1998.
- ALMEIDA-CORTEZ, J.S. Herbivoria e mecanismos de defesa vegetal. In: NOGUEIRA, R.J. M. C.; ARAÚJO, E.L.; WILLADINO, L.G.; CALVALCANTE, U. M.T. (Eds.). *Estresses ambientais: danos e benefícios em plantas*. Recife: Imprensa Universitária, 2005. p. 389-396.
- ALQUINI, Y.; BONA, C.; BOEGER, M.R.T.; COSTA, C.G.; BARROS, C.F. Epiderme. In: APPEZATO-DA-GLÓRIA, B.; CARMELLO-GUERREIRO, S.M. (Coord.). *Anatomia vegetal*. Viçosa: UFV, 2003. p. 87-107.
- AMARAL, M.C.E.; SALATINO, M.L.F.; SALATINO, A. Teor de cera foliar epicuticular de dicotiledôneas do cerrado. *Revista Brasileira de Botânica*, São Paulo, v. 8, p. 127-130, 1985.
- AOYAMA, E.M.; LABINAS, A.M. Características estruturais das plantas contra a herbivoria por insetos. *Enciclopédia Biosfera*, v. 8, n. 15, p. 365-386, 2012.
- BEGON, M.; MORTIMER, M.; THOMPSON, D.J. *Population Ecology: a unified study of animals and plants*. 3. ed. Oxford: Blackwell, 1996.
- BOEGE, K.; MARQUIS, R.J. Facing herbivory as you grow up: the ontogeny of resistance in plants. *Trends in Ecology & Evolution*, England, v. 20, n. 8, p. 441-448, 2005.
- BORROR, D.J.; DE LONG, D.M. *Introdução ao Estudo dos Insetos*. São Paulo: Edgard Blücher, 1969.
- BOYER, J.S. Cell enlargement and growth-induced water potentials. *Physiologia Plantarum*, Copenhagen, v. 73, n. 2, p. 311-316, 1988.
- BUKOVAC, M.J.; PETRACEK, P.D.; FADER, R.G.; MORSE, R.D. Sorption of organic compounds by plant cuticles. *Weed Science*, Kansas, v. 38, n. 3, p. 289-298, 1990.
- CARVALHO, J.C.T.; GOSMANN, G.; SCHENKEL, E.P. Compostos fenólicos simples e heterosídicos. In: SIMÕES, C.M.O. et al. (Eds.). *Farmacognosia: da planta ao medicamento*. Porto Alegre: UFRGS, Florianópolis: UFSC, 2004. p. 519-535.
- CHAPIN, F.S. III Functional role of growth forms in ecosystem and global processes. In: Ehleringer, J.R.; Field, C.B. (Eds.). *Scaling Physiological processes: leaf to globe*. San Diego: Academic Press, 1993. p. 287-312.
- CHAPIN, F.S.; AUTUMN, K.; PUGNAIRE, F. Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *American Naturalist*, Chicago, 142, S78-S92. 1993.
- CINGOLANI, A.M.; POSSE, G.; COLLANTES, M.B. Plant functional traits, herbivore selectivity and response to sheep grazing in Patagonian steppe grasslands. *Journal of Applied Ecology*, London, v. 42, n. 1, p. 50-59, 2005.
- COHEN A.C.; HENNEBERRY T.J.; CHU C.C. Geometric relationships between whitefly feeding behavior and vascular bundle arrangements. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, Oxford, v.78, n. 2, p.135-142, 1996.
- COLEY, P.D.; BARONE, J.A. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, England, v. 27, p. 305-335, 1996.
- CORNELISSEN, T.G.; FERNANDES, W. Insetos herbívoros e plantas de inimigos a parceiros? *Ciência Hoje*, Rio de Janeiro, v. 192, p. 24-30, 2003.
- CORREA, P.G. *Defesas foliares em resposta à herbivoria em espécies lenhosas de restinga, Ipojuca-PE*. 2007. 54 f. Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife, 2007.
- CRAWLEY, M.J. Plant-Herbivores Dynamics. In: CRAWLEY, M.J. (Ed.). *Plant Ecology*. 2. ed. Oxford: Blackwell Science, 1997. p. 401-474.

- CUTTER, E.G. *Anatomia Vegetal: células e tecidos*. 2. ed. São Paulo: Rocca, 1986.
- DALE, J.E. Cell division in leaves. In: Yeoman, M.M. (Ed.). *Cell division in higher plants*. London: Academic Press, 1976. p. 314-345.
- DALE, J.E. The control of leaf expansion. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, California, v. 39, p. 267-295, 1988.
- DESPRÉS, L.; DAVID, J.; GALLET, C. The evolutionary ecology of insect resistance to plant chemicals. *Trends in Ecology and Evolution*, England, v. 22, n.6, p. 298-307, 2007.
- DU PORTE, E.M. *Manual of Insect Morphology*. Huntington: Krieger, 1977.
- EDWARDS, P.J.; WRATTEN, S.D. *Ecologia das interações entre insetos e plantas*. São Paulo: EPU, EDUSP, 1981.
- ESAU, K. *Anatomia de plantas com sementes*. São Paulo: Edgard Blücher, 1974.
- FADINI, M.A.M.; LEMOS, W.P.; PALLINI, A.; VENZON, M.; MOURÃO, S.A. Herbivoria de *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae) induz defesa direta em morangueiro? *Neotropical Entomology*, Londrina, v.33, n. 3, p. 293-297, 2004.
- FAHN, A. Structural and functional properties of trichomes of Xeromorphic leaves. *Annals of Botany*, Oxford, v. 57, n. 5, p. 631-637, 1986.
- FERNANDES, G.W. Plant mechanical defenses against insect herbivory. *Revista Brasileira de Entomologia*, Curitiba, v. 38, n.2, p. 421-433.1994.
- FERRY, N.; EDWARDS, M.G.; GATEHOUSE, J.A.; GATEHOUSE, A.M.R. Plant-insect interactions: molecular approaches to insect resistance. *Current Opinion in Biotechnology*, London, v. 15, n. 2, p. 155-161, 2004.
- FORDYCE, J.A.; AGRAWAL, A.A. The role of plant trichomes and caterpillar group size on growth and defence of the pipevine swallowtail *Battus philenor*. *Journal of Animal Ecology*, London, v. 70, p. 997-1005, 2001.
- GATEHOUSE, J.A. Plant resistance towards insect herbivores: a dynamic interaction. *New Phytologist*, London, v. 156, n. 2, p. 145-169, 2002.
- GIBSON R.W. The distribution of aphids on potato leaves in relation to vein size. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, Oxford, v.15, n. 2, p.213-223, 1972.
- GOERTZEN, L.R.; SMALL, E. The defensive role of trichomes in black medick (*Medicago lupulina*, Fabaceae). *Plant Systematics and Evolution*, Vienna, v. 184, p. 101-111, 1993.
- GOULD, F. Sustainability of transgenic insecticidal cultivars: Integrating pest genetics and ecology. *Annual Review of Entomology*, California, v. 43, p. 701-726, 1998.
- GULLAN, P.J.; CRANSTON, P.S. *The insects: an outline of entomology*. 5. ed. London: Chapman & Hall, 1988.
- HARBONE, J.B. *Introduction to ecological biochemistry*. 4. ed. London: Academic Press, 1988.
- HELBSING, S.; RIEDERER, M.; ZOTZ, G. Cuticles of vascular epiphytes: efficient barriers for water loss after stomatal closure? *Annals of Botany*, Oxford, v. 86, n. 4, p. 765-769, 2000.
- HERMS, D.A.; MATTSON, W.J. The dilemma of plants: to grow or defend. *The Quarterly Review of Biology*, Chicago, v. 67, n.3, p. 283-335, 1992.
- HILDEBRAND, D. F. et al. Peroxidative responses of leaves in two soybean genotypes injured by twospotted spider mites (Acari: Tetranychidae). *Journal of Economic Entomology*, Oxford, v. 79, n. 6, p. 1459-1465, 1986.
- HOFFMAN G.D.; MCEVOY P.B. The mechanism of trichomerestance in *Anaphalismargaritaceo* to the meadow spittlebug *Philaenus spumarius*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, Oxford v.39, n.2, p.123-129, 1985.
- JOHNSON, B. The injurious effects of the hooked epidermal hairs of French beans (*Phaseolus vulgaris* L.) on *Aphis craccivora* Koch. *Bulletin of Entomological Research*, London, v.44, n. 4, p. 779-788, 1953.

- JOHNSON, H.B. Plant Pubescence: an ecological perspective. *The Botanical Review*, New York, v. 41, n. 3, p. 233-258, 1975.
- JONES, C.G.; HOPPER, R.F.; COLEMAN, J.S.; KRISCHIK, V. A. Control of systemically induced herbivore resistance by plant vascular architecture. *Oecologia*, Berlin, v. 93, n.3, p. 452-456, 1993.
- KARBAN, R.; BALWIN, I. T. *Induced responses to herbivory*. Chicago: University of Chicago, 1997.
- LARA, F.M. *Princípios de resistência de plantas a insetos*. 2. ed. São Paulo: Ícone, 1991.
- LAZZARI, S.M.N.; ZONTA-DE-CARVALHO, R.C. Sugadores de seiva (Aphidoidea). In: PANIZZZI, R.A.; PARRA J.R.P (Eds.). *Bioecologia e nutrição de insetos: base para o manejo integrado de pragas*. Brasília: EMBRAPA, 2009. p. 767-836.
- LEVIN, D.A. The role of trichomes in plant defense. *The Quarterly Review of Biology*, Chicago, v. 48, n. 1, p. 3-15, 1973.
- LIMA, A.C.S.; LARA, F.M. Resistência de genótipos de soja à mosca branca *Bemisia tabaci* (Genn.) biótipo B (Hemiptera: Aleyrodidae). *Neotropical Entomology*, Londrina, v. 33, n.1, p. 71-75, 2004.
- LUCAS, P.W.; TURNER, I.M.; DOMINY, N.J.; YAMASHITA, N. Mechanical defences to herbivory. *Annals of Botany*, Oxford, v. 86, n.5, p. 913-920, 2000.
- MACDONALD, K.P.; BACH, C.E. Resistance and tolerance to herbivory in *Salix cordata* are affected by different environmental factors. *Ecological Entomology*, Oxford, v.30, n.5, p. 581-589, 2005.
- MCINTYRE, G.I. 1987. The role of water in the regulation of plant development. *Canadian Journal of Botany*, Ottawa, v. 65, n.7, p. 1287-1298, 1987.
- MELLO, M.O.; SILVA-FILHO, M.C. Plant-insect interactions: an evolutionary arms race between two distinct defense mechanisms. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, Rio de Janeiro, v. 14, n.2, p. 71-81, 2002.
- MONTES, R.M.; MONTES, S.M.N.M; RAGA, A. Uso do silício no manejo de pragas. São Paulo: Instituto Biológico, 2015. (Documento Técnico, 17).
- MUTIKAINEN, P.; WALLS, M.; OVASKA, J. Herbivore-induced resistance in *Betula pendula*: the role of plant vascular architecture. *Oecologia*, Berlin, v. 108, p. 723-727, 1996.
- PANDA N.; KHUSH G.S. Host plant resistance to insects. Wallingford: CAB International, 1995.
- PANIZZZI, R.A.; SILVA F.A.C. Insetos sugadores de sementes (Heteroptera). In: PANIZZZI, R.A.; PARRA J.R.P (Eds.). *Bioecologia e nutrição de insetos: base para o manejo integrado de pragas*. Brasília: EMBRAPA, 2009. p. 465-522.
- PATRICK, J. W. Assimilate partitioning in relation to crop productivity. *HortScience*, Virginia, v. 23, n.1, p. 33-40, 1988.
- PEETERS, P.J. Correlations between leaf structural traits and the densities of herbivorous insects guilds. *Biological Journal of the Linnean Society*, London, v. 77, n. 1 p. 43-65. 2002.
- PINHEIRO, M.M.; SANDRONI, M.; LUMMERZHEIM, M.; OLIVEIRA D.E. A defesa das plantas contra as doenças. *Ciência Hoje*, Rio de Janeiro, v. 147, p. 1-11. 1999.
- PIZZAMIGLIO-GUTIERREZ, M.A. Interações inseto-planta. In: PANIZZZI, R.A.; PARRA J.R. P. (Eds.). *Bioecologia e nutrição de insetos: base para o manejo integrado de pragas*. Brasília: EMBRAPA, 2009. p. 211-249.
- PROCÓPIO, S.O.; SILVA, E.A. M.; SILVA, A. A.; FERREIRA, E. A. *Anatomia foliar de plantas daninhas do Brasil*. Viçosa: UFV, 2003.
- RASMANN, S.; AGRAWAL, A.A. Plant defense against herbivory: progress in identifying synergism, redundancy, and antagonism between resistance traits. *Current Opinion in Plant Biology*, London, v. 12, n. 4, p.473-478, 2009.

- RAVEN, P.H.; EVERT, R.F.; EICHHORN, S.E. *Biologia vegetal*. 5. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 1992.
- RICKLEFS, R. E. *A Economia da Natureza*. 5. ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2003.
- SANTOS, R.I. Metabolismo básico e origem dos metabólitos secundários. In: SIMÕES, C.M.O.; SCHENKEL, E.P.; GOSMANN, G.; MELLO, J.C.P. DE; MENTZ, L.A.; PETROVICK, P.R. *Farmacognisia: da planta ao medicamento*. 5. ed. Porto Alegre: UFRGS, Florianópolis: UFSC, 2004. p. 403-434.
- SILVA, L. M.; ALQUINI, Y.; CAVALLET, V. J. Inter-relações entre a anatomia vegetal e a produção vegetal. *Acta Botanica Brasílica*, Belo Horizonte, v. 19, n. 1, p. 183-194, 2005.
- SIMMS, E.L.; FRITZ, R.S. The ecology and evolution of host-plant resistance to insects. *Trends in Ecology & Evolution*, England, v. 5, n. 11, p. 356-360, 1990.
- STILING, P. *Ecology: theories and applications*. 3. ed. New Jersey: Prentice- Hall, 1999.
- THEOBALD, W.L.; KRAHULIK, J.L.; ROLLINS, R.C. Trichome description and classification. In: METCALFE, C.R.; CHALK, L. (Eds.). *Anatomy of dicotyledons*. 2. ed. Oxford: Oxford Science, 1979. p. 41-53.
- THOMAZINI, M.J.; THOMAZINI, A.P.B.W. *A fragmentação florestal e a diversidade de insetos nas florestas tropicais úmidas*. Rio Branco: Embrapa. 2000.
- THURSTON, E.L.; LERSTEN, N.R. The morphology and toxicology of plant stinging hairs. *The Botanical Review*, New York, v. 35, p. 393-412, 1969.
- TRAW, M.B.; DAWSON, T.E. Differential induction of trichomes by three herbivores of black mustard. *Oecologia*, Berlin, v. 131, n. 4, p. 526-532, 2002.
- TRUMBLE, J. T.; KOLODNY-HIRSCH, D.M.; TING, I.P. Plant compensation for arthropod herbivory. *Annual Review of Entomology*, California, v. 38, p. 93-119, 1993.
- TURNER, I.M.; ONG, B.L.; TAN, H.Y.W. Vegetation analysis, leaf structure and nutrient status of a Malasian heath community. *Biotropica*, Washington, v. 27, n. 1, p. 1-12. 1995.
- VENDRAMIM, J.D.; GUZZO, E.C. Resistência de plantas e a bioecologia e nutrição de insetos. In: PANIZZU, R.A.; PARRA J.R.P. (Eds.). *Bioecologia e nutrição de insetos: base para o manejo integrado de pragas*. Brasília: EMBRAPA, 2009. p. 1055-1105.
- WEI, J.; ZOU, L.; RONGPING, K.; LIPING, H. Influence of leaf tissue structure on host feeding selection by Pea leafminer *Liriomyza huidobrensis* (Diptera: Agromyzidae). *Zoological Studies*. Taipei, v. 39, n. 4, p. 295-300. 2000.
- WESTOBY, M., FALSTER, D.S., MOLES, A.T., VESK, P.A. & WRIGHT, I.J. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review in Ecology and Systematics*, California, v.33, p.125-159, 2002.
- WYLIE, R.B. Principles of foliar organization shown by sun-shade leaves, from ten species of deciduous dicotyledonous trees. *American Journal of Botany*, Maryland, v. 38, n. 5, p. 355-361, 1951.