

EFEITO DE DUAS SUBSTÂNCIAS ATRATIVAS NO COMPORTAMENTO ALIMENTAR, LIMIAR DE DISCRIMINAÇÃO E LONGEVIDADE DE ADULTOS DE *CERATITIS CAPITATA* (WIEDEMANN, 1824) (DIPTERA: TEPHRITIDAE)

IARA SORDI JOACHIM-BRAVO & FRANCISMARE OLIVEIRA DE AMORIM

Universidade Federal da Bahia, Instituto de Biologia, Departamento de Biologia Geral, Rua Barão do Geremoabo s/n, Campus Universitário de Ondina, 40170-290, Salvador, Bahia (ibravo@ufba.br)

(Efeito de duas substâncias atrativas no comportamento alimentar, limiar de discriminação e longevidade de adultos de *Ceratitis capitata* (Wiedemann, 1824) (Diptera: Tephritidae)) – A mosca-das-frutas, *Ceratitis capitata* (Wiedemann, 1824), é considerada uma das pragas agrícolas economicamente mais importantes, causando danos a vários tipos de frutas. Os carboidratos e os ácidos são substâncias comuns encontradas nos hospedeiros de *C. capitata* e atuam fornecendo energia e estimulando a oviposição, respectivamente, além de serem fagoestimulantes. Este trabalho visou avaliar comparativamente a influência das substâncias atrativas (sacarose e ácido cítrico) em adultos de uma população criada em laboratório, verificando os seguintes parâmetros: comportamento de seleção de dietas (fagoestimulação); limiar de discriminação; e longevidade. Na comparação entre os sexos, machos e fêmeas mostraram comportamento seletivo similar em relação às diferentes substâncias atrativas, porém as fêmeas apresentaram limiar de discriminação maior que os machos para as duas substâncias atrativas. Ambos os sexos tiveram longevidade similar quando criados com a mesma dieta. Os resultados evidenciaram que a sacarose é preponderante na garantia da longevidade e também participa como regulador na quantidade de dieta ingerida pelos adultos, ao contrário do ácido cítrico que não teve influência em nenhum dos parâmetros avaliados.

Palavras-chave: Moscas-das-frutas, comportamento alimentar, fagoestimulantes.

(Effect of two attractive substances on feeding behavior, discrimination threshold and longevity of adults of *Ceratitis capitata* (Wiedemann, 1824) (Diptera: Tephritidae)) – The fruit-fly, *Ceratitis capitata* (Wiedemann, 1824), is one of the most economically important pests of agriculture in Brazil, damaging many species of fruit. The carbohydrates and the acids are common substances found in the hosts of *C. capitata* that act by supplying energy and stimulating oviposition, respectively, besides being phagostimulants. The aim of this work was to evaluate the influence of the attractive substances (sucrose and citric acid) in adults of a laboratory population, studying the following parameters: diet selection behavior (phagostimulation), discrimination threshold, and longevity. Males and females showed similar selective behavior for the different attractive substances. However, females presented larger discrimination thresholds than males for the two attractive substances. Both sexes had similar longevity when reared on the same diet. The results demonstrated that sucrose is preponderant in the warranty of longevity and also regulates the amount of diet ingested by the adults, unlike citric acid, that did not have influence in any of the parameters investigated.

Key words: Fruit-flies, feeding behavior, phagostimulants.

INTRODUÇÃO

O consumo e a utilização de alimentos representam condição fundamental para que qualquer animal cresça, se desenvolva e se reproduza (SLANSKY & SCRIBER, 1985). Além do desempenho, a quantidade e a qualidade dos alimentos ingeridos afetam, também, o comportamento de seleção de dietas pelos insetos (HSIAO, 1985; STOFFOLANO *et al.*, 1995).

De uma maneira geral, os insetos requerem dietas que contenham proteínas, vitaminas do complexo B, uma fonte de energia (geralmente carboidratos) e alguns sais minerais. Os lipídios e as vitaminas A e C são essenciais para algumas espécies (DADD, 1985). Dentre os nutrientes, os carboidratos estão em maior proporção na alimentação dos insetos (DADD, 1985). Para este grupo de animais, os carboidratos têm quatro funções principais: são as maiores fontes de energia; fazem parte da composição da quitina; são fagoestimulantes, regulando a quantidade de dieta ingerida; e estimulam a oviposição (DADD, 1985; JOACHIM-BRAVO & ZUCOLOTO, 1997). Os ácidos orgânicos, assim como

os carboidratos, além de participarem do metabolismo, são substâncias que atuam como fagoestimulantes e podem ser atrativos para a oviposição (WHITING, 1970; JOACHIM-BRAVO *et al.*, 2001).

Estudos sobre o efeito de substâncias atrativas no comportamento alimentar e biologia de *Ceratitis capitata* (Wiedemann, 1824) têm grande interesse, pois esta espécie de mosca-das-frutas é uma importante praga da fruticultura mundial (CHRISTENSON & FOOTE, 1960). Por ser uma espécie polífaga tem maior tendência em determinar a escolha de seus hospedeiros com base na composição nutricional dos mesmos, ao contrário do que ocorre com espécies especialistas que se guiam prioritariamente pelas substâncias secundárias de suas plantas hospedeiras (EDWARDS & WRATTEN, 1981). Desse modo, tais estudos oferecem subsídios para determinar as causas de distribuição e preferência por hospedeiros, que variam em seu conteúdo nutricional, tanto qualitativa quanto quantitativamente. Podem, também, auxiliar no conhecimento das respostas diferenciais entre sexos e entre espécies às diferentes substâncias atrativas. Este último aspecto é essencial, do ponto de vista práti-

co, porque o monitoramento dessas populações é feito, na maioria das vezes, por meio de armadilhas que utilizam os mais variados tipos de atraentes químicos. Além disso, alguns métodos de controle dessas pragas empregam técnicas que visam a ingestão pelas moscas de substâncias tóxicas misturadas com substâncias fagoestimulantes (NASCIMENTO & CARVALHO, 2000).

Este trabalho visou analisar comparativamente a influência de duas substâncias atrativas, sacarose e ácido cítrico – presentes nas fontes alimentares dos adultos desta espécie, como sucos de frutas e *honeydew* – em parâmetros comportamentais e biológico de machos e fêmeas adultos de *C. capitata*. Os objetivos específicos foram: 1) comparar o efeito fagoestimulante das substâncias atrativas entre si e em relação a uma fonte protéica (lêvedo de cerveja); 2) comparar o limiar de discriminação (concentração mínima de uma substância que um animal consegue perceber) para a sacarose e ácido cítrico; e 3) verificar a influência das substâncias atrativas na longevidade.

MATERIAL E MÉTODOS

Foram utilizados adultos provenientes de uma população mantida em laboratório há pelo menos vinte anos. A manutenção dessa população foi realizada no Laboratório de Ecologia Nutricional de Insetos do Departamento de Biologia Geral do Instituto de Biologia da UFBA com dieta à base de lêvedo de cerveja padronizada por ZUCOLOTO *et al.* (1979) e de acordo com a metodologia descrita em ZUCOLOTO (1987).

Avaliou-se o efeito fagoestimulante das substâncias atrativas, sacarose (açúcar refinado) e ácido cítrico, pela medida da ingestão de diferentes dietas (contendo ou não estas substâncias) pelos adultos. As seguintes combinações foram comparadas: 1. lêvedo + ácido cítrico + sacarose vs. lêvedo + sacarose; 2. lêvedo + ácido cítrico + sacarose vs. lêvedo + ácido cítrico; 3. lêvedo vs. ácido cítrico; 4. lêvedo vs. sacarose; 5. sacarose vs. ácido cítrico; 6. lêvedo + sacarose vs. lêvedo + ácido cítrico. O lêvedo de cerveja foi adicionado em várias dietas porque demonstrou ter um efeito atrativo em testes de seleção de dietas realizados com imaturos de *C. capitata* (JOACHIM-BRAVO *et al.*, 2001). Em todos os experimentos foram utilizadas as seguintes concentrações (em 100mL de água) das substâncias testadas: 11,0 g de sacarose, 1,0 g de ácido cítrico e 6,5 g de lêvedo de cerveja. Essas concentrações foram escolhidas porque são as utilizadas na dieta de criação das moscas e já foram testadas quanto a sua adequação do ponto de vista nutricional (ZUCOLOTO, 1991). Com relação ao ácido cítrico, além do fator acima mencionado, a concentração testada é a encontrada na maioria dos frutos (WHITING, 1970). Para dar consistência às dietas foi acrescido o agente gelificante ágar-ágar na concentração de 2,0g/100mL de água. A quantidade de dieta ingerida foi testada da seguinte forma: adultos, recém-emergidos, foram divididos em grupos de 15 fêmeas ou 15 machos. Cada grupo foi colocado em potes plásticos cilíndricos (9,0 x 7,5 cm), com três aberturas. Em

duas dessas aberturas foram colocadas, respectivamente, as dietas a serem confrontadas. Elas foram cortadas em pedaços de 400 mg e espetadas em um alfinete entomológico fixado em uma rolha acondicionada na abertura do pote. Na terceira abertura foi colocado um tubo de ensaio contendo água e fechado com algodão. A ingestão das dietas foi calculada de acordo com procedimento descrito em (CANGUSSU & ZUCOLOTO, 1995), utilizando-se a seguinte fórmula: $I = MST - MSR/N$, onde: I = ingestão, MST = matéria seca total, MSR = matéria seca restante e N = número de moscas vivas na caixa.

Todos os índices foram medidos em mg. As dietas (renovadas a cada 24 h) tiveram o peso inicial de 400 mg. Depois de 24h, essas foram desidratadas em estufa à temperatura de 55° por 24 h e o peso verificado. Uma caixa controle, sem moscas, foi utilizada para a obtenção da matéria seca total da dieta (CANGUSSU & ZUCOLOTO, 1995). As medidas de ingestão foram feitas por cinco dias consecutivos. Foram realizadas dez repetições para cada sexo e o teste estatístico utilizado foi Wilcoxon a 5% de significância (SIEGEL, 1956).

Os limiares de discriminação da sacarose e do ácido cítrico foram estimados através de medidas de ingestão de dietas contendo diferentes concentrações das respectivas substâncias atrativas. Um grupo de quinze fêmeas ou machos recém-emergidos foi colocado em potes plásticos (9,0 x 7,5 cm) seguindo a mesma metodologia descrita para o experimento de fagoestimulação. Duas dietas foram confrontadas: uma contendo apenas uma substância inerte (ágar-ágar) e outra contendo diferentes concentrações de sacarose ou de ácido cítrico (acrescidas de ágar-ágar para dar consistência), que foram alteradas até o estabelecimento do limiar de discriminação para cada uma delas. Iniciaram-se os experimentos com as concentrações de 0,5g de sacarose e 0,5g de ácido cítrico, respectivamente, em 100 mL de água. As medidas de ingestão foram feitas por 1 dia, seguindo a metodologia geral descrita para o experimento de fagoestimulação. Dez repetições foram feitas para cada sexo e o teste utilizado foi Wilcoxon a 5% de significância (SIEGEL, 1956).

Para avaliar a influência das substâncias atrativas na longevidade dos adultos, grupos de vinte machos ou fêmeas recém-emergidos foram alimentados na fase adulta com uma das quatro dietas: lêvedo+sacarose+ ácido cítrico; lêvedo+sacarose; lêvedo+ácido cítrico; e lêvedo. Os adultos de cada grupo foram colocados em conjuntos de cinco indivíduos de um mesmo sexo em potes plásticos (9,0 x 7,5 cm). Diariamente, recebiam a dieta respectiva do grupo e água *ad libitum*. Todos os adultos foram monitorados dia-a-dia, até morrerem. Para a análise dos dados utilizou-se o teste estatístico Kruskal Wallis a 5% de significância (SIEGEL, 1956).

RESULTADOS

Os resultados dos experimentos que compararam o efeito fagoestimulante da sacarose e do ácido cítrico in-

dicaram que os adultos de ambos os sexos ingeriram em maior quantidade dietas contendo sacarose em relação às que não continham esta substância (Tabela 1).

Com relação ao limiar de discriminação para a sacarose observou-se que a concentração mínima de sacarose discriminada pelos machos foi de 0,7g/100mL de água – maior ingestão desta dieta em relação ao substrato de ágar-ágar. Abaixo desta concentração os machos ingeriram

igualmente as dietas com e sem sacarose. Na Tabela 2 estão demonstradas as médias de ingestão da concentração mínima de sacarose discriminada e da concentração imediatamente inferior. Desse modo, para os machos, o limiar de discriminação para sacarose ficou estabelecido entre 0,6g e 0,7g de sacarose por 100mL de água. Para as fêmeas, o limiar de discriminação ficou entre 0,5g e 0,6g de sacarose por 100mL de água (Tabela 2).

Tabela 1. Ingestão (mg) de diferentes dietas por machos e fêmeas adultos de *Ceratitidis capitata*. Os resultados representam as médias e os desvios-padrão de dez repetições para cada sexo.

Dietas	Ingestão (mg/dia)	
	Machos	Fêmeas
Lêvedo + sacarose + ácido cítrico	1,09818±1,2650a*	0,57406±0,1032a
Lêvedo + sacarose	1,09644±1,0090a	0,62886±0,1018a
	P=0,5566	P=0,3223
Lêvedo + sacarose + ácido cítrico	1,00426±0,2510a	1,05201±0,1932a
Lêvedo + ácido cítrico	0,06352±0,2478b	0,14443±0,2316b
	P=0,0020	P=0,0020
Lêvedo	0,18430±0,1805a	0,24960±0,1937a
	0,06977±0,0358a	0,10040±0,0568a
Ácido cítrico	P=0,1934	P=0,0840
	Lêvedo + sacarose	1,66636±0,2233a
Lêvedo + ácido cítrico	0,12673±0,0471b	0,11009±0,0609b
	P=0,0020	P=0,0020
Sacarose	0,88776±0,1528a	0,86511±0,0823a
	0,26760±0,0194b	0,38654±0,0195b
Lêvedo	P=0,0020	P=0,0020
	Sacarose	0,71331±0,1717a
Ácido cítrico		0,02361±0,0105b
	P=0,0020	P=0,0020

*Médias (dentro de cada comparação entre duas dietas) seguidas de letras iguais, em uma mesma coluna, não diferem entre si pelo teste de Wilcoxon a 5% de significância.

Tabela 2. Limiar de discriminação para sacarose. Os resultados representam as médias e os desvios-padrão da ingestão de dietas com diferentes concentrações de sacarose em comparação com dietas sem sacarose (somente com ágar-ágar) em dez repetições para cada sexo.

Sexo	Concentração de sacarose (g)/100ml de água	Ingestão (mg/dia) Dietas com sacarose	Ingestão (mg/dia) Dietas sem sacarose	P
Machos	0,7	0,05529±0,0196a*	0,02396±0,0157b	0,0039
	0,6	0,01664±0,1143a	0,01465±0,0203a	0,9375
Fêmeas	0,6	0,08065±0,0283a	0,01798±0,0121b	0,0020
	0,5	0,05664±0,0405a	0,05524±0,0258a	0,7695

*As médias (mg/dia) seguidas de letras diferentes (em linhas) diferem estatisticamente entre si pelo teste de Wilcoxon a 5% de significância.

A Tabela 3 mostra as médias de ingestão da concentração mínima de ácido cítrico discriminada e da concentração imediatamente inferior, ficando estabelecido, para os machos, o limiar de discriminação entre 0,3g e 0,4g de ácido cítrico por 100 mL de água. As fêmeas apresentaram limiar entre 0,2g e 0,3g de ácido cítrico por 100 mL de água.

Os resultados do efeito das substâncias atrativas na longevidade dos adultos (Fig. 1) mostraram que tanto

machos quanto fêmeas alimentados com dietas contendo sacarose (D1 = lêvedo + sacarose + ácido cítrico e D2 = lêvedo + sacarose) tiveram médias de longevidade maiores que os alimentados com dietas sem sacarose (D3 = lêvedo + ácido cítrico e D4 = lêvedo) (D1=D2>D3=D4, Kruskal-Wallis, P<0,05). Machos e fêmeas alimentados com uma mesma dieta tiveram longevidade similar (Kruskal-Wallis, P> 0,05).

Tabela 3. Limiar de discriminação para o ácido cítrico. Os resultados representam as médias e os desvios-padrão da ingestão de dietas com diferentes concentrações de ácido cítrico em comparação com dietas sem ácido cítrico (somente com ágar-ágar) em dez repetições para cada sexo.

Sexo	Concentração de ácido cítrico (g)/100ml de água	Ingestão (mg/dia) Dietas com ácido cítrico	Ingestão (mg/dia) Dietas sem ácido cítrico	P
Machos	0,4	0,04597±0,0225a*	0,14660±0,0205b	0,0137
	0,3	0,03863±0,0253a	0,03190±0,0153a	0,4920
Fêmeas	0,3	0,02663±0,0121a	0,01039±0,011b	0,0195
	0,2	0,01930±0,0225a	0,01596±0,009a	0,9102

*As médias (mg/dia) seguidas de letras diferentes (em linhas) diferem estatisticamente entre si pelo teste de Wilcoxon a 5% de significância.

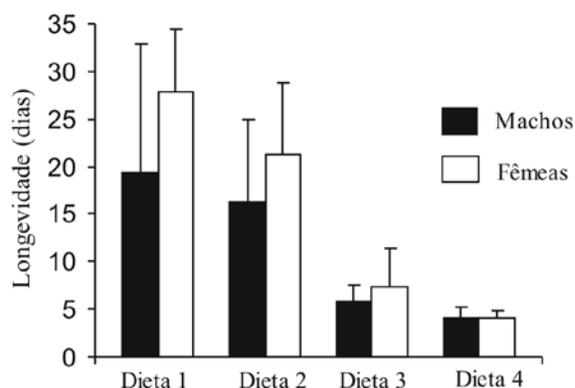


Fig. 1. Influência da sacarose e do ácido cítrico na longevidade de machos e de fêmeas. Dieta 1 – Lêvedo + Sacarose + Ácido cítrico; Dieta 2 – Lêvedo + Sacarose; Dieta 3 – Lêvedo + Ácido cítrico; e Dieta 4 – Lêvedo. Os resultados representam as médias e os desvios-padrão da longevidade de vinte adultos de cada sexo para cada dieta testada. Dados comparados pelo teste de Kruskal-Wallis a 5% de significância.

Observando-se as curvas de sobrevivência das fêmeas (Fig. 2-A) e dos machos (Fig. 2-B), alimentados com diferentes dietas, notou-se que em ambos os sexos houve uma tendência de maior sobrevivência para alguns indivíduos quando estes foram alimentados com a dieta contendo lêvedo + sacarose + ácido cítrico. Nessa dieta, algumas fêmeas viveram no máximo 40 dias e alguns machos até 63 dias. Na dieta contendo lêvedo + sacarose, os machos viveram, no máximo, 38 dias e as fêmeas 49 dias. A longevidade de machos e de fêmeas diminuiu quando a sacarose foi retirada. Para machos alimentados com a dieta contendo lêvedo + ácido cítrico, a sobrevivência máxima foi de dez dias e a de fêmeas, 21 dias. Quando foram retirados o ácido cítrico e a sacarose, a sobrevivência dos machos foi quase igual à sobrevivência das fêmeas. Os machos viveram até 7 dias e as fêmeas no máximo 6 dias. Com a dieta de lêvedo + sacarose + ácido cítrico, aos 13 dias 50% dos machos já estavam mortos; com a dieta de lêvedo + sacarose isso ocorreu no 14º. Com as dietas de lêvedo + ácido cítrico e lêvedo, metade dos machos já havia morrido no 6º e 4º dias, respectivamente. Para as fêmeas, o padrão de decréscimo de sobrevivência para a dieta completa foi diferente. Nesta dieta, a redução da população a 50% só ocorreu aos 29 dias. Para as demais dietas o padrão foi similar ao dos machos. Para as dietas contendo lêvedo + sacarose, lêvedo + ácido cítrico e lêvedo, a redução da população a 50% ocorreu no 16º, 6º e 4º dias, respectivamente.

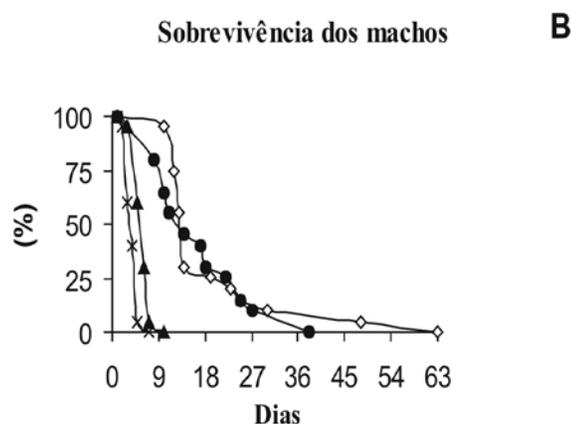
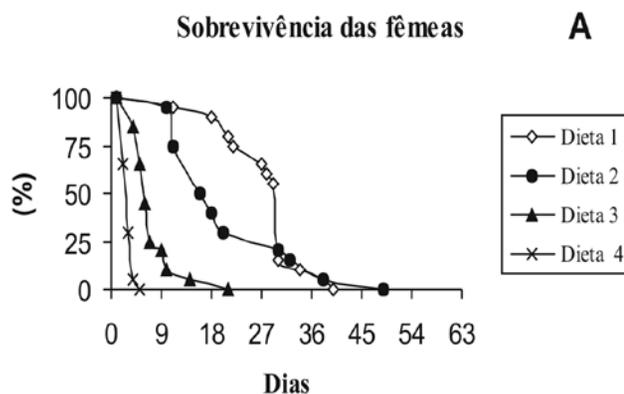


Fig. 2. Curvas de sobrevivência dos adultos alimentados com diferentes dietas. A- Fêmeas; B- Machos. Dieta 1 – Lêvedo + Sacarose + Ácido cítrico; Dieta 2 – Lêvedo + Sacarose; Dieta 3 – Lêvedo + Ácido cítrico; Dieta 4 – Lêvedo.

DISCUSSÃO

Na natureza, os alimentos fagoestimulantes usualmente indicam bons nutrientes, conduzindo os insetos a uma maior ingestão (BERNAYS, 1985). Constatou-se que machos e fêmeas apresentaram um comportamento similar em relação à influência da sacarose e do ácido cítrico para os seguintes parâmetros: taxa de ingestão e longevidade. Verificou-se que a ingestão foi sempre maior quando a sacarose estava presente na dieta, fato não evidenciado em relação ao ácido cítrico, que sendo considerada uma substância atrativa não determinou, pelo menos na concentração de 1,0g/100mL de dieta, a preferência alimentar dos adultos de *C. capitata*. Resultados similares foram

encontrados com os imaturos de *C. capitata*, que também preferiram dietas contendo sacarose às dietas com ácido cítrico (JOACHIM-BRAVO *et al.*, 2001). Houve uma interferência discreta do ácido cítrico apenas na longevidade de machos e fêmeas alimentados com a dieta contendo lêvedo+sacarose+ácido cítrico, evidenciada pelas curvas de sobrevivência, porém não confirmada estatisticamente. Os resultados apresentados apontam para o carboidrato como o responsável pela regulação da quantidade de dieta consumida, indicando, também, que este nutriente é igualmente importante para machos e fêmeas de *C. capitata* na fase adulta. Os resultados também indicaram claramente a função energética do carboidrato. A Figura 1 demonstra que a presença de carboidrato na dieta é preponderante no aumento da longevidade, característica que corresponde à principal função deste nutriente (SIMPSON *et al.*, 1989). É interessante notar que as dietas mais ingeridas proporcionaram uma maior sobrevivência, corroborando com os dados encontrados na literatura que descrevem que a longevidade de moscas-das-frutas, como *Anastrepha obliqua* (Macquart, 1835), está relacionada com a ingestão de determinados nutrientes, especialmente os carboidratos (FONTELLAS & ZUCOLOTO, 1999). Notou-se que os adultos tiveram taxa de ingestão maior para a dieta contendo apenas sacarose em reação àquela contendo apenas lêvedo. Este dado apoia o fato que após a emergência, os adultos buscam um suprimento de carboidrato para sobreviverem (FLETCHER, 1989). A obtenção de energia que garanta uma maior sobrevivência apresenta vários aspectos positivos: tempo maior para procura de sítios de oviposição (SUGAYAMA *et al.*, 1998); tempo maior para procura de machos para acasalamento; e possibilidade de maior dispersão, ficando esta espécie menos sujeita às variações dos períodos de frutificação dos seus hospedeiros naturais (FONTELLAS & ZUCOLOTO, 2003). Além destes aspectos, a produção de óvulos por *C. capitata*, sem a fonte protéica durante o período de pré-oviposição (CANGUSSU & ZUCOLOTO, 1992), pode apresentar uma vantagem adaptativa para essa espécie em relação às que não produzem óvulos se não se

alimentarem de uma fonte protéica durante a fase adulta, como as moscas do gênero *Anastrepha* (GOTHILF *et al.*, 1971; BRAGA & ZUCOLOTO, 1981; ZUCOLOTO, 2000).

A baixa longevidade tanto para machos quanto para fêmeas alimentados com dietas contendo apenas lêvedo ou contendo lêvedo+ácido cítrico corrobora com a sugestão de que a *C. capitata* utiliza pobremente a proteína como fonte de energia (CANGUSSU & ZUCOLOTO, 1992) e/ou que a proporção de proteína ingerida pode ter sido prejudicial para a sua longevidade, uma vez que BREWER *et al.* (1985) constataram que ingerir proteína em excesso pode ser letal para alguns insetos. Também demonstra que o ácido cítrico, na concentração testada, não tem papel relevante para a longevidade. No presente trabalho, observou-se que *C. capitata* sobreviveu poucos dias quando alimentada somente com lêvedo. FONTELLAS & ZUCOLOTO (1999) também observaram que adultos de *A. obliqua* alimentados com lêvedo não sobreviveram mais que uma semana.

Os resultados obtidos nos testes de limiar de discriminação para sacarose indicaram que as fêmeas foram capazes de perceber este nutriente numa quantidade inferior quando comparadas aos machos. Como a diferença foi discreta (0,1g /100mL de água), não é possível ainda concluir se esta diferença é relevante do ponto de vista de capacidade de forrageamento. Pode-se evidenciar, no entanto, que a sacarose é relevante para ambos os sexos em *C. capitata*. Em relação aos resultados obtidos nos testes de limiar de discriminação para o ácido cítrico, observou-se que as fêmeas também tiveram um limiar de discriminação menor que o dos machos. Da mesma forma que para a sacarose a diferença foi discreta, dificultando a interpretação dos dados. Porém, sabe-se que o ácido cítrico é importante para a estimulação da oviposição (JOACHIM-BRAVO & ZUCOLOTO, 1997), o que poderia explicar a diferença encontrada entre os sexos.

AGRADECIMENTOS

Ao PIBIC (CNPq/FAPESB) pela concessão de bolsa de Iniciação Científica e ao CNPq pelo apoio financeiro (processo: 475050/2001-0).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- BERNAYS EA. 1985. Regulation of feeding behavior, p. 1-45. *In*: GA KERKUT & LI GILBERT (eds). **Comprehensive insect physiology, biochemistry and pharmacology**. London: Pergamon Press.
- BRAGA MAS & FS ZUCOLOTO. 1981. Estudos sobre a melhor concentração de aminoácidos para moscas adultas de *Anastrepha obliqua*. **Rev. Brasil. Biol.** 41: 75-79.
- BREWER WJ, JL CAPINERA, RE DESHON JR & ML WALMSLEY. 1985. Influence of foliar nitrogen levels on survival, development, and reproduction of Western Spruce budworm, *Choristoneura occidentalis* (Lepidoptera: Tortricidae). **Can. Entomol.** 117: 23-32.
- CANGUSSU JA & FS ZUCOLOTO. 1992. Nutritional value and selection of different diets by adult *Ceratitidis capitata* fruit flies. **J. Insect Physiol.** 38: 485-491.
- CANGUSSU JA & FS ZUCOLOTO. 1995. Self-selection and perception threshold in adult females of *Ceratitidis capitata*. **J. Insect Physiol.** 41: 223-227.
- CHRISTENSON LD & RH FOOTE. 1960. Biology of fruit flies. **Ann. Rev. Ent.** 5: 171-192.
- DADD RH. 1985. Nutrition: organisms, p. 313-389. *In*: GA KERKUT & LI GILBERT (eds). **Comprehensive insect physiology, biochemistry and pharmacology**. London: Pergamon Press.
- EDWARDS PJ & SD WRATTEN. 1981. **Ecologia das interações entre insetos e plantas**. São Paulo: Edusp, v. 27.
- FLETCHER BS. 1989. Life history strategies of Tephritidae fruit flies, p. 195-208. *In*: AS ROBINSON & G HOOPER (eds.). **Fruit flies, their biology, natural enemies and control**. The Netherlands: Elsevier Science Publishers B. V.
- FONTELLAS TML & FS ZUCOLOTO. 1999. Nutritive of diets with different carbohydrates for adult *Anastrepha obliqua* (Macquart) (Diptera, Tephritidae). **Revta. Bras. Zool.** 16(4): 1135-1147.

- FONTELLAS TML & FS ZUCOLOTO. 2003. Effect of sucrose ingestion on the performance of wild *Anastrepha obliqua* (Macquart) females (Diptera: Tephritidae). **Neotropical Entomology** 32(2):209-216.
- GOTHILF S, R GALUN & M BAR-ZEEV. 1971. Taste reception in Mediterranean fruit fly: electrophysiological and behavioural studies. **J. Insect Physiol.** 17: 1371-1384.
- HSIAO TH. 1985. Feeding behavior, p. 471-512. *In*: GA KERRUT & LI GILBERT (eds). **Comprehensive insect physiology, biochemistry and pharmacology**. London: Pergamon Press.
- JOACHIM-BRAVO IS & FS ZUCOLOTO. 1997. Oviposition preference in *Ceratitidis capitata* (Diptera: Tephritidae): Influence of rearing diet. **Iheringia, Sér. Zool.** 82: 133-140.
- JOACHIM-BRAVO IS, AN GUIMARÃES & TC MAGALHÃES. 2001. Influência de substâncias atrativas no comportamento alimentar e na preferência de oviposição de *Ceratitidis capitata* (Diptera: Tephritidae). **Sitientibus Série Ciências Biológicas.** 1(1): 60-65.
- NASCIMENTO AS & RS CARVALHO. 2000. Manejo integrado de moscas-das-frutas, p. 169-173. *In*: A MALAVASI & RA ZUCCHI (eds.). **Moscas-das-frutas de importância econômica no Brasil: conhecimento básico e aplicado**. Ribeirão Preto: Holos Editora.
- SIEGEL S. 1956. **Nonparametric statistics for the behavioral sciences**. New York: MacGraw-Hill.
- SIMPSON SJ, LB BARTON & ACM VAN GERWEN. 1989. The patterning of compensatory sugar feeding in the Australian sheep blowfly. **Physiol. Entomol.** 14: 91-105.
- SLANSKY F & JM SCRIBER. 1985. Food consumption and utilization, p. 87-167. *In*: GA KERRUT & LI GILBERT (eds). **Comprehensive insect physiology, biochemistry and pharmacology**. London: Pergamon Press.
- STOFFOLANO JG, EN TOBIN, J WILSON & CM YIN. 1995. Diet affects insemination and sexual activity in male *Phormia regina* (Diptera: Calliphoridae). **Ann. Entomol. Soc. Amer.** 88: 240-246.
- SUGAYAMA RL, A KOVALESKI, P LIEDO & A MALAVASI. 1998. Colonization of a new fruit crop by *Anastrepha fraterculus* (Diptera: Tephritidae) in Brazil: a demographic analysis. **Environ. Entomol.** 27(3): 642-648.
- WHITING GC. 1970. Sugars, p. 1-31. *In*: AC HULME (ed.). **The biochemistry of fruits and their products, Vol. 1**. New York: Academic Press.
- ZUCOLOTO FS. 1987. Feeding habits of *Ceratitidis capitata*: can larvae recognize a nutritional effective diet? **J. Insect Physiol.** 33: 349-353.
- ZUCOLOTO FS. 1991. Effects of flavour and nutritional value on diet selection by *Ceratitidis capitata* larvae (Diptera: Tephritidae). **J. Insect Physiol.** 37: 21-25.
- ZUCOLOTO FS. 2000. Alimentação e nutrição de moscas-das-frutas, p. 67-80. *In*: A MALAVASI & RA ZUCCHI (eds.). **Moscas-das-frutas de importância econômica no Brasil: conhecimento básico e aplicado**. Ribeirão Preto: Holos Editora.
- ZUCOLOTO FS, S PUSCHEL & CM MESSAGE. 1979. Valor nutritivo de algumas dietas artificiais para *Anastrepha obliqua* (Diptera: Tephritidae). **Bol. Zool. Univ. S. Paulo** 4: 75-80.