



JOÃO FERNANDES FRANÇA JÚNIOR

**RESPOSTA OLFATIVA DE *Cyclonedasanguinea* E
Aphidiuscolemani PARA VOLÁTEIS DE
Brassicajuncea INDUZIDOS POR *Myzuspersicae* E
*Plutellaxylostella***

LAVRAS - MG

2014

JOÃO FERNANDES FRANÇA JÚNIOR

**RESPOSTA OLFATIVA DE *Cyclonedasanguinea* E *Aphidiuscolemani*
PARA VOLÁTEIS DE *Brassicajuncea* INDUZIDOS POR *Myzuspersicae* E
*Plutellaxylostella***

Dissertação apresentado à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-graduação em Entomologia, área de concentração em Entomologia, para a obtenção do título de Mestre.

Orientador

Dr. Martín Francisco Pareja

Lavras – MG

2014

**Ficha Catalográfica Elaborada pela Coordenadoria de Produtos e
Serviços da Biblioteca Universitária da UFLA**

França Júnior, João Fernandes.

Resposta olfativa de *Cycloneda sanguinea* e *Aphidius colemani*
para voláteis de *Brassica juncea* induzidos por *Myzus persicae* e
Plutella xylostella / João Fernandes França Júnior. – Lavras : UFLA,
2014.

52 p. : il.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Lavras, 2014.

Orientador: Martin Francisco Pareja Piaggio.

Bibliografia.

1. Herbivoria. 2. Defesa induzida. 3. Voláteis de plantas. I.
Universidade Federal de Lavras. II. Título.

CDD – 595.7

JOÃO FERNANDES FRANÇA JÚNIOR

**RESPOSTA OLFATIVA DE *Cyclonedasanguinea* E *Aphidiuscolemani*
PARA VOLÁTEIS DE *Brassicajuncea* INDUZIDOS POR *Myzuspersicae* E
*Plutellaxylostella***

Dissertação apresentado à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-graduação em Entomologia, área de concentração em Entomologia, para a obtenção do título de Mestre.

APROVADA em 31 de Março de 2014.

Dr. Martin Francisco Pareja Piaggio

UFLA

Dr. Luís Cláudio Paterno Silveira

UFLA

Dr. Lenira Viana Costa Santa-Cecília

UFLA

Dr. Martin Francisco Pareja

Orientadora

Lavras – MG

2014

*A Deus, pela sua presença constante em minha vida,
me cercando com seu amor e cuidado.
Aos meus pais por todos os ensinamentos e incentivos transmitidos,
ao apoio em minhas decisões.
A todas as pessoas que de alguma forma
contribuíram na realização deste trabalho.*

DEDICO

AGRADECIMENTOS

À Universidade Federal de Lavras e ao Departamento de Entomologia, pela oportunidade de realização do mestrado e por todo suporte físico, técnico e intelectual fornecidos durante este período.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão da bolsa de estudos.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do estado de Minas Gerais – FAPEMIG, pelo financiamento do projeto.

Ao professor Dr. Martin Francisco Pareja Piaggio, pelo apoio, pelas oportunidades, amizade, confiança e orientação nesses anos de convivência.

À Karina Lasmar, minha amada, pelo incentivo, amor e compreensão. Que sempre esteve ao meu lado em todos os momentos, e sempre soube me apoiar.

Aos membros da banca defesa de dissertação, Dra. Lenira Viana Costa Santa-Cecília e Prof. Dr. Luis Claudio Paterno pela presença e pelas contribuições que enriqueceram este trabalho.

Aos professores do Departamento de Entomologia da UFLA, pelos ensinamentos transmitidos durante o curso.

Aos colegas de laboratório pela convivência, em especial à amiga Sandra Elisa pelo auxílio e apoio oferecido em todas as etapas deste trabalho.

Ao amigo Jordano pela sua infinita bondade e disposição em colaborar com algumas partes do meu trabalho.

Aos moradores da República Arribasaia, pela amizade, e momentos de descontração durante todos esses anos de convivência.

Agradeço também àqueles colaboradores indiretos que enriquecem minha vida com sua amizade, apoio e agradável companhia tornando os meus

dias mais leves: Ivana, Iris, André, Roberta, Willian, Aline, Rodrigo, Mayara e Camila.

Aos funcionários do Departamento de Entomologia, Andrea, Elaine Nazaré, Viviane, Erika, Lisiane, Eliana, Irene, Julinho e Adriana, pela atenção. Em especial à Elaine e Andrea pela ajuda indispensável na condução dos experimentos.

Aos meus familiares e amigos que direta ou indiretamente colaboraram para a realização deste trabalho.

Muito obrigado!

RESUMO

Plantas atacadas por herbívoros podem alterar seu metabolismo secundário e conseqüentemente a produção dos compostos orgânicos voláteis (COVs). Os COVs podem ser responsáveis por mediar interações entre diferentes organismos dentro de uma comunidade. Nos últimos anos, o número de estudos vem crescendo, mostrando principalmente que esses compostos secundários são de extrema importância na atração de inimigos naturais de herbívoros (interações tritróficas). No entanto, as plantas são frequentemente atacadas por mais de uma espécie de herbívoro que podem induzir diferentes tipos de defesa. Objetivou-se com este trabalho investigar o efeito da herbivoria múltipla de *Myzus persicae* e *Plutella xylostella* em plantas de *Brassicajuncea* na atração do predador *Cycloneda sanguinea* e do parasitoide *Aphidius colemani*. Em um olfatômetro de tubo em "Y" foram oferecidas para os adultos de *C. sanguinea* e fêmeas *A. colemani* seguintes fontes de odores: 1) Planta sem injúria vs ar limpo; e 2) Planta sem injúria vs planta injuriada por *M. persicae*. Devido à resposta de *A. colemani* para esta espécie foram feitos também os seguintes bioensaios: 3) Planta sem injúria vs. planta injuriada por *P. xylostella*; 4) Planta sem injúria vs. planta injuriada por *M. persicae* e *P. xylostella* e 5) Planta injuriada por *M. persicae* vs. planta injuriada por *M. persicae* e *P. xylostella*. Foi avaliada a resposta dos inimigos naturais, aos diferentes odores, com chance de escolha. Para cada experimento com *C. sanguinea* foram realizadas 100 repetições e para tratamentos com *A. colemani* 60 repetições. Adultos de *C. sanguinea* mostraram atração significativa aos voláteis da planta sem injúria quando comparada a ar limpo, mas não mostrou respostas para plantas injuriadas quando comparadas às plantas sem injúria. As fêmeas de *A. colemani* mostraram preferência pelos voláteis de plantas sem injúria quando comparadas a ar limpo, e mostraram atração aos voláteis de plantas injuriadas tanto por *M. persicae* e *P. xylostella* quando comparadas a plantas sem injúria. Quando foram comparadas plantas injuriadas com injúria de *M. persicae* e *P. xylostella* simultaneamente contra plantas injuriadas por *M. persicae*, o parasitoide não apresentou preferência. A injúria múltipla não interferiu na resposta de *A. colemani*. Portanto, a injúria múltipla não parece interferir no comportamento de forrageamento desta espécie. Porém, *A. colemani* respondeu a COVs induzidos pelo não hospedeiro *P. xylostella*, o que pode causar redução na eficiência na procura por hospedeiros. Já *C. sanguinea* não mostrou resposta a COVs induzidos de *B. juncea*. Este estudo demonstra como diferentes inimigos naturais de pulgões podem ter respostas diferentes a COVs induzidos. Portanto, os efeitos de respostas induzidas em plantas podem diferir na predação de herbívoros dependendo da composição da comunidade em cada localidade. Estudos nessa direção em sistemas cultivados podem ajudar no uso de agentes de controle biológico no manejo integrado de pragas.

Palavras-chave: Herbivoria. Defesa induzida. Voláteis de plantas.

ABSTRACT

Plants attacked by herbivores can change their secondary metabolism and consequently the production of volatile organic compounds (VOC's). The VOC's may be responsible for mediating interactions among different organisms in a community. In recent years the number of studies is growing mainly showing that these secondary compounds are extremely important in the attraction of herbivores natural enemies (tritrophic interactions). However, the plants often are attacked by more than one herbivore species which can induce different defence responses in plants. This work aimed to investigate the multiple herbivory effect of *Myzus persicae* and *Plutella xylostella* in plant of *Brassicajuncea* on the predator attraction of *Cycloneda sanguinea* and the parasitoid *Aphidius colemani*. In a olfactometer tube "Y" were offered for adults of *C. sanguinea* and females *A. colemani* the following odor sources: 1) Undamaged plant vs clean air; and 2) Undamaged plant vs damaged plant by *M. persicae*. Due to the response *A. colemani* for this species were carried out further bioassays: 3) Undamaged plant vs damaged plant by *P. xylostella*; 4) Undamaged plant vs damaged plant by *M. persicae* and *P. xylostella*, and 5) Damaged plant by *M. persicae* vs damaged plant by *M. persicae* and *P. xylostella*. The response of natural enemies was assessed to different odors, free choice. For each experiment with *C. sanguinea* were performed 100 replicates and for the treatments with *A. colemani* 60 replicates. Adults of *C. sanguinea* showed significant attraction to volatiles from undamaged plants when compared to clean air, but showed no response to damaged plants compared to undamaged plants. The females *A. colemani* showed preference to volatiles from undamaged plants when compared to clean air, and showed attraction to volatiles from damaged plants by *M. persicae* and *P. xylostella*, when compared to undamaged plants. When, damaged plants were compared with damage of *M. persicae* and *P. xylostella* simultaneously against damaged plants of *M. persicae*, the parasitoid showed no significant response. The multiple damage did not interfere in *A. colemani* response. However, the multiple damage seems not to interfere in the foraging behavior of this species. But, *A. colemani* responded to VOC's induced by the non-host *P. xylostella*, which can cause reduced efficiency in the search for hosts. Already the *C. sanguinea* did not respond to VOC's induced by *B. juncea*. This study demonstrates how different natural enemies of aphids may have different responses to VOC's induced. Thus, the induced responses effects in plants may differ in herbivores predation depending on the composition of the community in each locality. The studies in that direction in cultivated systems can help in the use of biological control agents in integrated pest management.

Keywords: Herbivory. Induced defense. Plant volatiles.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1: Resposta olfativa de *C. sanguinea* em olfatômetro “Y” a Ar limpo vs Ar limpo, a odores de planta de *Brassica juncea* sem injúria (PSI) vs. Ar limpo, PSI vs. Planta injuriada com *M. persicae*(PIM)e PSI vs. Planta injuriada com *P. xylostella*(PIP). As barras representam a resposta inicial dos insetos (quando o inseto alcançou ao menos 1 cm de um dos braços do olfatômetro) (n = número de insetos que responderam a um dos odores) (χ^2 test: *P \leq 0.05; n.s = não significativo).....33
- Figura 2: Resposta olfativa de *A. colemani* em olfatômetro “Y” a Ar limpo vs Ar limpo, a odores de planta de mostarda sem injúria (PSI) vs. Ar limpo, (PSI) vs. Planta injuriada com *Myzus persicae* (PIM) e (PSI) vs. Planta injuriada com *Plutella xylostella* (PIP), Planta injuriada com *M. persicae* e *P. xylostella* (PIM+P) simultaneamente vs. (PSI) e (PIM+P) vs. (PIM). As barras representam a resposta inicial (quando o inseto alcançou ao menos 1 cm de um dos braços do olfatômetro) dos insetos (n = N° de insetos que responderam ao odor) (χ^2 test: *P \leq 0.05; n.s = não significativo).....35

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO.....	11
2	REVISÃO DE LITERATURA	14
2.1	DEFESAS INDIRETAS	14
2.2	COMPOSTOS ORGÂNICOS VOLÁTEIS.....	16
2.3	HERBIVORIA MÚLTIPLA E ATRAÇÃO DE INIMIGOS NATURAIS	18
2.4	<i>MYZUS PERSICAE</i>.....	19
2.5	<i>PLUTELLA XYLOSTELA</i>	19
2.6	<i>CYCLONEDASANGUINEA</i>	20
2.7	<i>APHIDIUS COLEMANI</i>	21
3.1	OBTENÇÃO DAS PLANTAS	23
3.2	PREPARAÇÃO DAS PLANTAS PARA OS BIOENSAIOS.....	23
3.3	CRIAÇÃO DOS HERBÍVOROS	25
3.3.1	CRIAÇÃO DE <i>M. PERSICAE</i>	25
3.3.2	CRIAÇÃO DE <i>P. XYLOSTELLA</i>	25
3.4	CRIAÇÃO E OBTENÇÃO DO INIMIGO NATURAL.....	26
3.4.1	CRIAÇÃO DE <i>C. SANGUINEA</i>	26
3.4.2	CRIAÇÃO DE <i>A. COLEMANI</i>	27
3.5	RESPOSTA OLFATIVA	28
3.6	ATRAÇÃO DE <i>C. SANGUINEA</i> AOS COVS DE <i>B. JUNCEA</i>	29
3.7	ATRAÇÃO DE <i>A. COLEMANIA</i> AOS COVS DE <i>B. JUNCEA</i>	30
3.8	ANÁLISE DOS DADOS	31
4	RESULTADOS	32
4.1	RESPOSTA OLFATIVA DE <i>C. SANGUINEA</i>	32
4.2	RESPOSTA OLFATIVA DE <i>A. COLEMANI</i>	33
5	DISCUSSÃO	36
6	CONCLUSÃO.....	41
	REFERÊNCIAS.....	42

1 INTRODUÇÃO

Os insetos constituem o grupo taxonômico mais diverso do planeta, com mais de um milhão de espécies descritas, sendo que cerca da metade apresenta o hábito herbívoro (SCHALLER, 2008). Desse modo, existe uma pressão de herbivoria em comunidade de plantas que, se intensa, leva a uma redução em seu crescimento e reprodução (COLEY, 1983; CRAWLEY, 1990). Porém, existe uma persistência das plantas nesse contexto já que, por meio da evolução, estas desenvolveram uma série de mecanismos de defesa, incluindo as defesas químicas (AGRAWAL, 1999). Esses mecanismos de defesa podem ser constitutivos, se estão presentes independente do ataque de herbívoros (WITTSTOCK; GERSHENZON, 2002), ou induzidos, quando são ativados após o consumo de partes das plantas pelos herbívoros (AGRAWAL, 2007). Além disso, esses mecanismos podem ser classificados em diretos, afetando a escolha, reprodução e/ou sobrevivência dos herbívoros, ou indiretos quando a defesa é mediada por outros organismos (HEIL, 2001; PRICE et al., 1980).

As defesas indiretas caracterizam-se por recorrerem a um terceiro nível trófico, mobilizando organismos carnívoros como parasitoides e predadores, com o intuito de diminuir a pressão causada pela herbivoria (DICKE; VET, 1999). Esse tipo de reação inclui a produção e emissão de compostos voláteis que os inimigos naturais dos herbívoros utilizam para localizar suas presas (DE MORAES et al., 1998; DICKE et al., 1990; KESSELER; BALDWIN, 2002; TURLINGS et al., 1995). Foi demonstrado que as plantas respondem diferentemente as injúrias mecânicas em comparação ao que ocorre quando são atacadas por herbívoros e que essa diferença de reação é gerada por substâncias presente na saliva desses insetos, que entram em contato com tecidos internos da planta (ENGELBERTH et al., 2007; FREY et al., 2000; TURLINGS et al., 2000).

Na natureza as plantas são atacadas por diferentes herbívoros. Sabe-se que a planta é capaz de responder a injúrias causadas por herbívoros com diferentes modos de alimentação, como os sugadores e mastigadores, cujo a injúria induz diferentes padrões de expressão gênica (HEIDEL; BALDWIN, 2004). Além disso, insetos mastigadores de folha provocam um conjunto diferente de respostas das plantas que os insetos sugadores (INBAR et al., 1999; STOUT et al., 1997; WALLING, 2000). Esse fato é importante, pois as injúrias por uma única espécie de herbívoro são raras e, frequentemente, as plantas sofrem injúria de forma simultânea ou sequencial (STRAUSS, 1991; VOS et al., 2001).

Existem poucos trabalhos realizados com defesas indiretas visando entender como o ataque de mais de um herbívoro pode afetar a atração de um inimigo natural (DE BOER et al., 2008; MOAYERI et al., 2007; SHIOJIRI et al., 2001; SOLER et al., 2012; ZHANG et al., 2009, 2013). Estudos recentes têm mostrado que os efeitos da herbivoria múltipla na emissão de voláteis mediando interações tritróficas são, na maioria das vezes, difíceis de prever e altamente variáveis. Sendo assim, trabalhos realizados levantando a hipótese que a injúria conjunta possa interferir na atração de predadores e parasitoides são de suma importância.

Procurando um melhor entendimento de como inimigos naturais se comportam frente aos voláteis de plantas induzidos pela herbivoria múltipla na busca de recurso/hospedeiro, o objetivo de investigar o efeito da herbivoria múltipla de *Myzus persicae* Sulz (Hemiptera: Aphididae) e *Plutellaxylostella* (Lineus 1758) (Lepidoptera, Plutellidae) em plantas de *Brassicajuncea* (Lineus) (Brassicaceae) na atração do predador *Cyclonedasanguinea* (Linnaeus, 1763) e do parasitoide *Aphidiuscolemani* Viereck (Hymenoptera, Braconidae, Aphidiinae).

Diante disso o sistema estudado neste trabalho se baseia na planta de *Brassica juncea*.L. Essa planta, assim como outras da família Brassicaceae é atacada por muitos insetos herbívoros entre eles o pulgão *M. persicae* e a lagarta *P. xylostella*, herbívoros escolhidos para este estudo. Esses insetos possuem formas de alimentação diferentes, sendo o afídeo sugador de floema e a lagarta um inseto mastigador.

Os inimigos naturais foram escolhidos baseados em que tanto *C. sanguinea* quanto *A. colemani* são agentes de controle na cultura brassicas atacando principalmente pulgão *M. persicae* entre outros pulgões que atacam essas culturas. *C. sanguinea* preda na fase larval e também na fase adulta, no entanto adultos recém-emergidos foram utilizados. Já *A. colemani* foram utilizadas fêmeas acasaladas, com o intuito que elas busquem locais para oviposição, garantindo a sobrevivência de sua prole.

2 REVISÃO DE LITERATURA

2.1 Defesas indiretas

As injúrias causadas nas plantas pelos herbívoros podem ocasionar uma série de prejuízos no seu crescimento e sobrevivência. Na tentativa de se defender contra o ataque desses herbívoros, as plantas desenvolveram estratégias de defesa que podem afetar diretamente a sobrevivência ou desempenho dos herbívoros através de barreiras físicas, pela presença de características morfológicas, tais como dureza foliar e presença de tricomas (MORAN; HAMILTON, 1980) ou barreiras químicas através de seu metabolismo secundário (HEIL et al., 2005). Esse tipo de defesa é classificado como defesa direta (KESSLER; BALDWIN, 2002).

Outro tipo de defesa das plantas é a defesa indireta, que ocorre quando há o envolvimento de um terceiro organismo. Nesse tipo de defesa pode haver a produção de néctar extrafloral pelas plantas como fonte de recurso alimentar, fornecimento de abrigo para inimigos naturais (HEIL et al., 2001) ou a produção de compostos orgânicos voláteis (COVs), que os inimigos naturais utilizam para se orientar na busca e localização de suas presas ou hospedeiros (DICKE; VET, 1999).

Até meados de 1980, pesquisadores acreditavam que os inimigos naturais se direcionavam através de pistas e estímulos olfativos provenientes dos próprios hospedeiros, através de escamas, fezes, seda ou feromônios (AUGER et al., 1989; LEWIS; JONES; SPARKS, 1972; NEALIS, 1986). No entanto a revisão de Price et al. (1980) sugeriu que interações tritróficas entre plantas, herbívoros e inimigos naturais ocorrem como parte da estratégia de defesa das plantas. Após esses estudos, muitos autores demonstraram que os compostos orgânicos voláteis produzidos e liberados pelas plantas após a herbivoria podem

funcionar como um tipo de defesa indireta atraindo inimigos naturais dos herbívoros (DICKE, 1999; DICKE et al., 1990; DU; POPPY; POWELL, 1996; GUERRIERI; PENNACCHIO; TREMBLAY, 1993; TURLINGS; TUMLINSON, 1992; TURLINGS; TUMLINSON; LEWIS, 1990).

Segundo Dicke (1999) inimigos naturais apresentam uma especificidade altamente variável, empregando diferentes estratégias para exploração dos compostos voláteis das plantas. Vet e Dicke (1992), propuseram que os inimigos naturais enfrentaram dificuldades quanto à utilização dos compostos voláteis, isso porque os sinais emitidos pelos herbívoros fornecem sinais mais específicos e confiáveis, mas estão presentes no ambiente em pequena quantidade, já que os herbívoros estão sob forte pressão seletiva para ser inconspícuos. Já os sinais emitidos pelas plantas estão presentes no ambiente em maior quantidade, mas não são específicos nem confiáveis, já que não garantem a presença da presa ou do hospedeiro (DICKE; VAN LOON, 2000; VET; DICKE, 1992).

Esse entrave pode ser resolvido pelo fato de que quando a planta sofre um ataque por um herbívoro, ocorre uma mudança no seu metabolismo secundário, produzindo um perfil de COVs diferente, seja em quantidade dos compostos ou na identidade dos compostos, que, pode ser um sinal para os inimigos naturais da presença de herbívoro adequado na planta. Estudos acerca desses compostos têm demonstrado que tanto parasitoides quanto predadores podem detectar essa indução de voláteis e responder a distância com orientação em direção a estes COVs induzidos (DE MORAES et al., 1998; PAREJA et al., 2007; TURLINGS; TUMLINSON; LEWIS, 1990).

Embora todos os inimigos naturais possam utilizar os compostos voláteis emitidos pela planta para encontrar seu recurso, o seu grau de especialização, pode afetar sua resposta se esses voláteis não forem provenientes do ataque de seus herbívoros/hospedeiros. Os inimigos naturais podem ser divididos genericamente em dois grupos, sendo eles, especialistas e generalistas.

Os especialistas de forma geral são aqueles que atacam apenas uma espécie ou são especialistas em um gênero de hospedeiro, sendo assim considerados específicos. Já os generalistas são aqueles que ao longo de sua vida atacam varias espécies de presas

Vet e Dicke (1992) propuseram que a resposta de parasitoides pôde ser mais específica para as pistas produzidas por injúria de seus hospedeiros devido à sua dependência fisiológica para seu desenvolvimento. Nesse caso, somente o ataque do herbívoro hospedeiro seria capaz de fazer com que o inimigo natural venha a responder de uma forma instintiva ao conjunto de compostos voláteis específicos produzidos pela planta (STEIDLE; VAN LOON, 2003). Já a maioria dos predadores são considerados inimigos naturais generalistas, pois conseguem ser atraídos por diferentes misturas de voláteis proveniente do ataque de diferentes espécies de herbívoros. Com isso torna-se mais difícil para o predador a identificação de sinais específicos. Sendo assim, muitos predadores generalistas dependem de aprendizagem dos sinais químicos que estão associados com seu recurso alimentar (STEIDLE; VAN LOON, 2003).

2.2 Compostos orgânicos voláteis

Os COVs são pequenas moléculas, podendo variar entre cinco e vinte átomos de carbono, que volatilizam à temperatura ambiente (PICHERSKY; NOEL; DUDAREVA, 2006). Após ser injuriada por insetos herbívoros, a planta sofre mudanças no seu metabolismo secundário, o que acarreta uma diferenciação no perfil de COVs liberados. Essa diferenciação pode indicar a presença de um herbívoro na planta. A composição dos COVs pode ser variável tanto quantitativamente quanto qualitativamente em função de fatores bióticos e abióticos e essa composição pode chegar a uma mistura de até 200 compostos (D'ALESSANDRO; TURLINGS, 2005).

A emissão desses voláteis não está restrita apenas no local da injúria causada pelo herbívoro, mas ela também ocorre nos tecidos não injuriados das plantas, caracterizando uma indução sistêmica que fornece uma maior proteção à planta (DICKE et al., 1990; TURLINGS; TUMLINSON, 1992).

O herbívoro faz com que a planta libere uma complexa mistura de voláteis. Porém, pouco se sabe a respeito de como as plantas produzem e regulam essa mistura de compostos liberados. Basicamente estes podem ser divididos em terpenoideis, derivados de ácido graxo incluindo lipoxigenase, benzenoides, fenilpropanoide e vários compostos contendo enxofre e nitrogênio (DUDAREVA; PICHERSKY; GERSHENZON, 2004).

Alguns desses compostos são chamados de voláteis de folhas verdes, que são produzidos quando as folhas são injuriadas independentemente do agente causador da injúria e são primeiramente emitidos pelos tecidos injuriados. Eles são tipicamente misturas de álcoois de seis carbonos, aldeídos e ésteres produzidos por oxidação de ácido-graxos derivados da membrana celular (PARÉ; TUMLINSON, 1999).

Outros compostos são os terpenoides, que possuem uma produção mais tardia, uma vez que são produtos de rotas bioquímicas induzidas após a injúria. São produtos de rotas químicas mais complexas e que envolvem a indução de genes relacionados à biossíntese de ácido jasmônico (AJ) e ácido salicílico (AS), fitohormônios de defesa, e etileno que tem papel modulador. A sinalização envolvendo esses hormônios após a injúria evita que as defesas da planta sejam ativadas de forma desnecessária (VON DAHL; BALDWIN, 2007).

Além disso, diferentes tipos de injúrias causados por herbívoros com diferentes modos de alimentação, como os mastigadores e sugadores, cujo a injúria induz diferentes padrões de expressão gênica (HEIDEL; BALDWIN, 2004). Em geral o ácido jasmônico (AJ) está relacionado, principalmente, à indução de resistência contra insetos mastigadores, enquanto que o ácido

salicílico (AS) à resistência a insetos sugadores (DE BOER; DICKE, 2004; MORAN; THOMPSON, 2001).

2.3 Herbivoria múltipla e atração de inimigos naturais

No geral, as plantas são atacadas por mais de uma espécie de herbívoro. Ataques a partir de várias espécies de herbívoros podem resultar em uma interferência na composição dos voláteis emitidos pela planta podendo torná-las mais ou menos atraente para os inimigos naturais (SHIOJIRI et al., 2001, 2002). A presença de um herbívoro de uma certa guilda alimentar pode influenciar outras espécies de outras guildas alimentares, causando um efeito direto na atração de inimigos naturais (SOLER et al., 2012). Por exemplo, a quantidade de COVs induzidos somente por lagartas foi significativamente mais elevada do que quando as plantas foram coinfestadas com moscas brancas (SCHWARTZBERG; BÖRÖCZKY; TUMLINSON, 2011). Além disso, plantas de feijão simultaneamente infestadas por ácaros e moscas brancas emitem menor quantidade de compostos voláteis, o que diminui a atração de ácaros predadores para plantas infestadas com ambos, do que atraem predadores (ZHANG et al., 2009).

Notavelmente, as consequências da infestação múltipla em membros de níveis tróficos superiores, como parasitoides de insetos e predadores, também têm recebido pouca atenção até agora (DICKE; VAN LOON; SOLER, 2009). Sendo assim é de grande importância avaliar qual o verdadeiro efeito que a injúria conjunta proporciona na atração de inimigos naturais.

2.4 *Myzuspersicae*

O pulgão-verde *M.persicae* é uma espécie polífaga e cosmopolita, e está entre as principais espécies de afídeos que causa injúrias às culturas agrícolas. Além disso, essa espécie ataca diversas espécies de planta cultivadas e não cultivadas. (BLACKMAN; EASTOP, 2007).

Na região de clima tropical, como no Brasil, apenas fêmeas vivíparas, ápteras e aladas são produzidas e a reprodução ocorre por partenogênese (WILLIAMS; DIXON, 2007)

O pulgão *M. persicae* é uma importante praga de brássicas, incluindo a mostarda *B.juncea*. As injúrias causadas por esses insetos são sucção de seiva, introdução de toxinas e transmissão de viroses. Os sintomas do ataque são encarquilhamento e clorose das folhas e brotações (BLACKMAN; EASTOP, 2000; COLLIER; FINCH, 2007). Esses insetos também eliminam com suas fezes grandes quantidades de líquido adocicado, chamado *honeydew*, que se torna meio de cultura para o desenvolvimento de fungos de coloração escura, chamado de fumagina.

2.5 *Plutellaxylostela*

A traça das crucíferas, *P. xylostella* é uma praga comum em plantas da família Brassicaceae, tendo como representantes de importância econômica o repolho, couve, couve-flor e mostarda. A espécie destaca-se como uma das pragas de maior expressão econômica no cultivo de brassicas no Brasil (CASTELO BRANCO et al., 2003) podendo ocasionar prejuízos de até 100% nas plantas (BARROS et al., 1993; BEZERRIL; CARNEIRO, 1992).

A origem da *P. xylostella* é provavelmente da região do Mediterrâneo, centro de origem das brassicas. Atualmente, essa praga está disseminada em

todos os continentes, acompanhando a disseminação das culturas (FILGUEIRA, 1987; MONNERAT, 1995)

A praga *P. xylostella* possui um ciclo de vida de que varia de 15 a 35 dias. Após a eclosão, a lagarta inicialmente esbranquiçada, posteriormente adquire uma coloração verde-clara com a cabeça parda. Apresenta quatro instares larvais, sendo que após esse período inicia a confecção do casulo (MONNERAT, 1995). As lagartas se alimentam da folha, exceto as nervuras, e em alguns casos, somente da epiderme inferior criando um efeito de transparência. No último instar a lagarta é mais voraz, causando mais prejuízos que os três primeiros estádios (MAU; KESSING, 2007).

A mariposa é um microlepidóptero de coloração parda, apresenta cerca de 10 mm de comprimento (SILVA JÚNIOR, 1987).

2.6 Cyclonedasanguinea

São conhecidas aproximadamente 5000 espécies de coccinelídeos em todo mundo, apresentando distribuição cosmopolita. A família Coccinellidae é composta por insetos predadores de pulgões, cochonilhas, mosca branca, ácaros, que são considerados pragas primárias e secundárias em ambientes agrícolas. Em épocas de diminuição ou falta das principais presas, os coccinelídeos podem se alimentar de néctar, pólen, “*honeydew*”, ou a combinação de vários alimentos como estes, que podem propiciar a permanência desses insetos nesses ambientes, mesmo em épocas de entressafra (GUERREIRO et al., 2002).

Entre esse grupo de predadores, a espécie *C. sanguinea* é comumente observada em várias culturas. Os aspectos relacionados à biologia desse predador foram estudados por Santos e Pinto (1981), verificando um período médio para a fase larval de 9,3 dias; 3,4 dias para pupa e a longevidade média de aproximadamente 63 dias.

A joaninha *C.sanguinea* é um predador que apresenta grande atividade de busca, ocupando diversos ambientes (HODEK et al., 1973). Adicionalmente ela é muito voraz, o que o caracteriza como eficiente predador, principalmente de pulgões e ácaros. Cada larva desse predador pode consumir até 200 pulgões/dia e os adultos predam uma média de 20 pulgões/dia (GRAVENA et al., 1983). Isso faz com que tenha grande potencial para agente de controle biológico (OBRYCKI; KRING, 1998).

2.7Aphidiuscolemani

O parasitoide *A.colemani* é um endoparasitoide solitário que se reproduz bem sobre *Aphisgossypii* Glover, 1877 (Hemiptera: Aphididae) e *M. persicae*, entre outras espécies, sendo utilizado com sucesso no controle desses afídeos em cultivo protegido na Europa (BUENO, 2000; SAMPAIO; BUENO; LENTEREN, 2001; SCHELT, 1994).

O parasitoide *A. colemani* apresenta um período de desenvolvimento (da oviposição à emergência do adulto) de 12,7 dias a 20°C. Pode parasitar em média 132 pulgões por dia e apresentar um período de desenvolvimento da oviposição à formação da múmia de 8,3 dias a 22°C (SCHELT, 1994).

Uma fêmea de *A. colemani* pode colocar cerca de 300 ovos durante a sua vida reprodutiva, em temperatura de 20°C e 388 ovos a 25°C, com longevidade de 5,8 e 4,4 dias (em 20°C e 25°C, respectivamente), podendo haver diferença nesses períodos dependendo da espécie hospedeira. A temperatura ótima para o desenvolvimento de *A. colemani* é de 22°C (SAMPAIO et al., 2005). O acasalamento pode ocorrer logo após a emergência dos adultos; os machos podem acasalar com mais de uma fêmea e as fêmeas apenas uma vez (HAGVAR; EHOFSVANG, 1991).

O encontro entre a fêmea do parasitoide e o pulgão é representado pelo toque das antenas no hospedeiro. Caso o considere adequado, o parasitoide dobra o abdome por baixo do tórax e, entre as pernas anteriores em direção ao afídeo hospedeiro e através do ovipositor, deposita o ovo no interior do corpo do hospedeiro. Na fase de larva, o parasitoide apresenta três instares, com os dois estádios iniciais alimentando-se da hemolinfa do hospedeiro e, no último, dos tecidos do mesmo: no fim do seu desenvolvimento, quando resta apenas a epiderme do afídeo, a larva do parasitoide abre uma fenda na face ventral do hospedeiro, fixando-o na superfície da folha por meio de secreções produzidas em glândulas especializadas e é formada a pupa do parasitoide, ou seja, a epiderme restante do pulgão endurece, formando a múmia (BUENO, 2000; EGUILEOR et al., 2001; MURATORI et al., 2004).

3 MATERIAL E MÉTODOS

Os experimentos foram conduzidos no Laboratório de Ecologia Química do Departamento de Entomologia da Universidade Federal de Lavras, a 25 ± 2 °C e umidade relativa de $70\pm 10\%$, no período compreendido entre junho a dezembro de 2013.

3.1 Obtenção das plantas

Para obtenção de plantas de *B. juncea*, sementes comerciais da marca ISLA® PRO que foram semeadas em sementeiras de isopor com 160 células contendo substrato comercial. Após a germinação que durou cerca de 7 dias as mudas foram transferidas para copos de plástico de 300 ml contendo um composto de 50% terra e 50% substrato comercial e foram mantidas em condições de casa de vegetação até a data de sua utilização nos experimentos.

3.2 Preparação das plantas para os bioensaios

Para os bioensaios em olfatômetro as plantas foram levadas ao laboratório submetidas aos seguintes tratamentos de injúrias:

- Plantas sem injúria: utilizadas como controle para comparações com os tratamentos de injúria feito por *M. persicae*, *P. xylostella* e injúria simultânea dos dois herbívoros.
- Plantas injuriadas por *M. persicae*: 100 indivíduos de *M. persicae* foram colocados com a ajuda de um pincel de ponta fina nas plantas.
- Plantas injuriadas por *P. xylostella*: três lagartas de terceiro instar foram transferidas para as plantas através de pincel de ponta fina.

- Plantas injuriadas por *M. persicae* e *P. xylostella*: 100 indivíduos de *M. persicae* foram colocados sobre as plantas e imediatamente três lagartas de *P. xylostella* foram colocadas na mesma planta.

A quantidade de herbívoros nas plantas determinando a injúria foi estabelecida através da pesagem dos herbívoros em balança de precisão, sendo que as lagartas pesaram cerca de 0,002g e os afídeos aproximadamente 0,003g, sendo assim, utilizou-se o peso equivalente.

Após receberem o tratamento de injúria correspondente ao experimento as plantas foram cobertas com saco plástico microperfurado para mantê-las isoladas e mantidas em câmaras climatizadas do tipo BOD a $22\pm 1^{\circ}\text{C}$, UR $70\pm 10\%$ e fotofase de 12 horas. A planta sem injúria também foi isolada da mesma forma para controlar qualquer efeito desse procedimento. As plantas foram usadas para os bioensaios após três dias (72 horas) de injúria em todos os tratamentos. O período de 72 horas de injúria foi estabelecido neste trabalho, pois estudos prévios feitos por Guerrieri et al. (1999) demonstraram que no período de 48-72 horas após a infestação aumentou as taxas de voo e pouso de uma espécie de parasitoide para plantas infestada por pulgão, sendo ele importante para determinação da resposta da planta à injúria causado pelos herbívoros. Após esse período, as plantas correspondentes ao bioensaio a ser realizado no dia foram removidas da câmara climatizada cerca de uma hora antes de seu uso.

Nos tratamentos em que foram utilizadas plantas injuriadas os insetos foram removidos com pincel de ponta fina e os traços de *honeydew*, no caso daquelas injuriadas por pulgões, foram cuidadosamente removidos com algodão molhado em água morna. Esse procedimento é necessário para ter certeza que os semioquímicos dos pulgões não estão interferindo no experimento. O mesmo procedimento foi feito nas plantas sem injúria para controlar qualquer efeito da limpeza. Após o procedimento de limpeza o substrato dos copos contendo as

plantas foi coberto com papel alumínio visando eliminar possíveis efeitos de voláteis emitidos pelo substrato de plantio.

3.3 Criação dos herbívoros

Os herbívoros utilizados nos experimentos foram criados da seguinte forma:

3.3.1 Criação de *M. persicae*

Os pulgões *M.persicae* foram doados da criação de manutenção do laboratório de controle biológico do departamento de entomologia a UFLA. Estes foram criados em plantas e folhas de *Nicandra. Physaloides* L, que por sua vez foram semeadas e cultivadas em casas de vegetação em vasos de 2 litros, contendo um substrato de terra e areia. As plantas foram acondicionadas em gaiolas de acrílico (40x40x60cm) e eram trocadas duas a três vezes por semana para manter recurso fresco para os pulgões. Já as folhas eram colhidas, lavadas e acondicionadas em placas de Petri (9 cm de diâmetro) sobre uma lâmina de ágar-água a 1%. Duas vezes por semana, procedeu-se a substituição das placas de Petri, que foram mantidas em B.O.D. Os pulgões foram transferidos para a nova placa com auxílio de pincel de ponta fina.

3.3.2 Criação de *P. xylostella*

Adultos de *P. xylostella* foram doados da criação de manutenção do laboratório de controle biológico do departamento de Entomologia da UFLA. Os adultos foram acondicionados em gaiolas (40x40x60cm) contendo folhas de couve manteiga, *Brassicaoleracea* L. com seu pecíolo embebido em água. Dentro da gaiola também foi colocado um pequeno tubo de vidro contendo uma solução de mel a 10% e um pedaço de algodão que fornecia, por capilaridade, o

alimento às mariposas. A solução de mel foi trocada a cada dois dias. Após 24 horas, tempo suficiente para ocorrer a oviposição nas folhas, estas foram removidas e colocadas em caixas de plástico (15x20x40cm) ventiladas onde foram criadas as lagartas. Foram oferecidas folhas de couve como fonte de alimento. As folhas, antes de serem oferecidas às lagartas, eram lavadas em água corrente e trocadas a cada três dias para manter o recurso fresco para as lagartas até que se tornem pupas. Posteriormente, três vezes por semana, as pupas foram retiradas das caixas de plástico e colocadas nas gaiolas dos adultos para emergência. A criação foi mantida em temperatura e umidade relativa ambiente e fotofase de 12 horas.

3.4 Criação e obtenção do inimigo natural

Os inimigos naturais utilizados nos experimentos foram criados da seguinte forma:

3.4.1 Criação de *C. sanguinea*

Adultos de *C. sanguinea* foram coletados em campo na área experimental da Universidade Federal de Lavras e transferidos para o laboratório em condições controladas. Em seguida foram sexados e grupos de cinco casais foram acondicionados em gaiolas de PVC com 10 cm de diâmetro x 10 cm de altura, vedadas nas extremidades superior e inferior com plástico filme. Como substrato para oviposição os recipientes foram revestidos internamente com papel-filtro.

Esses insetos foram alimentados com os pulgões *Lipaphiserysimi* Kalt. (Hemiptera: Aphididae), *Uroleuconambrosiae* (Thomas, 1878) (Hemiptera: Aphididae) e ovos de *Anagastakuehniella* (Zeller) (Lepidoptera: Pyralidae). Esses pulgões foram coletados em campo e em plantas cultivadas em casa de

vegetação e ofertados, três vezes por semana e, quando necessário, a alimentação foi suplementada com ovos de *A. kuehniella*. O método de criação foi o mesmo utilizado por Leite et al. (2010) sob condições controladas de $24 \pm 2^\circ \text{C}$, UR de $60 \pm 10\%$ e fotofase de 12h.

Diariamente foram observadas as posturas das fêmeas e os ovos foram retirados da unidade de criação com auxílio de pincel e acondicionados em placas de Petri (5,0 x 1,5 cm) até a eclosão das larvas. Para uniformizar os indivíduos que foram utilizados em cada tratamento, as larvas foram individualizadas em tubos de ensaio (2,5 x 8 cm) de fundo reto separadas por idade onde permaneceram até a idade adulta e alimentadas com ovos de *A. kuehniella* no primeiro instar e posteriormente com pulgões e ovos de *A. kuehniella* nos demais instares até a fase de pupa. Após a emergência, os adultos foram utilizados nos bioensaios, sendo deixados 24 horas sem alimento, e duas horas na sala de olfatométrica antes de cada tratamento para aclimação. Para cada tratamento foi utilizado 100 adultos que responderam aos tratamentos.

3.4.2 Criação de *A. colemani*

Os parasitoides que deram início a essa criação foram provenientes de múmias retiradas em área de campo experimental da Universidade Federal de Lavras. Primeiramente, os adultos emergidos foram transferidos para gaiolas de acrílico (45x90x50 cm) para emergir e após 24 horas da emergência dos adultos, as fêmeas já acasaladas foram individualizadas em placas de petri (9cm de diâmetro) com pulgões *M. persicae*. Após 24 horas a fêmea foi retirada para identificação e nas placas em que a fêmea era da espécie *A. colemani*, as múmias da placa correspondente foram transferidos para gaiolas de acrílico (45x 90x 50 cm) para emergir. Nas gaiolas continham plantas de *N.physaloides* infestadas

com *M. persicae*, onde os parasitoides foram criados e multiplicados em sala climatizada à temperatura entre 19° a 25°C e fotofase de 12 horas.

Em cada gaiola de criação foi colocado um pequeno tubo de vidro contendo uma solução de mel a 10% e um pedaço de algodão que fornecia, por capilaridade, o alimento aos parasitoides e essa solução era trocada a cada dois dias. Plantas de *N. physaloides* infestadas com pulgões *M. persicae* eram colocadas a cada três dias. No dia da realização do bioensaio, adultos eram retirados e individualizados em tubos de vidro (100 mm x 8 mm) vedados com plástico filme das gaiolas. Com auxílio de um microscópio estereoscópico, as fêmeas foram separadas e levadas para sala de olfatômetro duas horas antes de iniciar os bioensaios. Para cada tratamento foram utilizadas 60 fêmeas acasaladas que responderam aos tratamentos.

3.5 Resposta olfativa

Para determinar respostas olfativas de *C. sanguinea* e *A. colemaniaos* COVs de *B. juncea* bioensaios foram conduzidos em uma sala climatizada mantida a $25,0 \pm 1,0^\circ\text{C}$ com fotosase de 12 h. Foi utilizado um olfatômetro, onde os insetos foram expostos ao odor das plantas, sem estímulos visuais. O olfatômetro utilizado foi de tipo Y, construído de vidro de 1 cm de diâmetro interno e braços de 9,0 cm de comprimento. Esse aparelho tem sido amplamente utilizado com sucesso para inimigos naturais, tanto para parasitoides (PAREJA et al., 2007; STORECK et al., 2000), quanto para predadores (SARMENTO et al., 2008).

As plantas de *B. juncea* (com o copo e o substrato cobertos com papel alumínio (ZHANG et al., 2013) para evitar interferência de voláteis de solo) foram colocadas individualmente em câmaras de vidro, às quais foram conectados tubos de teflon levando ar filtrado (com carvão ativado). Das

câmaras saíram tubos de teflon conectados ao olfatômetro em Y, apresentando assim dois odores para o inseto que se encontra no olfatômetro. O inseto foi introduzido individualmente na base do olfatômetro. Sua resposta foi medida de acordo com a primeira escolha para um dos braços do olfatômetro e que ultrapassasse mais de 1 cm de distância. A não resposta foi definida quando o inseto não escolheu um braço do olfatômetro durante um tempo de 5 minutos. Os tubos em Y de vidro foram trocados a cada inseto testado e o lado de apresentação dos odores foi trocado a cada três repetições.

Já que a produção de COVs é muito variável entre plantas individuais (PAREJA et al., 2009) foram testadas pelo menos 10 plantas para experimentos com *C. sanguinea* 6 plantas para *A. colemani* para controlar essa variação e para cada planta foram testados 10 insetos, dando um total de 100 respostas para experimento com *C. sanguinea* 60 respostas para *A. colemani*. Para os teste de calibração foram utilizados 36 adultos *C. sanguinea* 30 fêmeas de *A. colemani*. Antes de cada experimento a vidraria foi lavada com água, detergente e álcool sendo secado em uma estufa a 100°C para eliminar contaminação.

3.6 Atração de *C. sanguinea* aos COVs de *B. juncea*

Para este experimento, adultos de *C. sanguinea* recém-emergidos foram retirados das gaiolas e individualizados em tubos de vidro (2,5 x 8 cm) de fundo reto tampados com plástico filme. Duas horas antes de cada bioensaio, os insetos foram levados para a sala de oflatometria. Os bioensaios foram realizados entre 9h00 e 14h00. Os adultos foram submetidos à escolha entre os voláteis provenientes da planta de *B. juncea* em diferentes situações de injúria.

Plantas com três pares de folhas expandidas foram levadas para uma câmara climatizada, e preparadas para os bioensaios com os seguintes tratamentos de injúrias:

- a) sem injúria (controle);
- b) cem indivíduos de *M. persicae* durante três dias;
- c) três larvas de terceiro instar de *P. xylostella* durante três dias.

Foram conduzidos bioensaios em olfatômetro tipo Y, como descrito em 3.5, sendo oferecidas as seguintes fontes de odores a *C. sanguinea*:

1. ar limpo vs. Ar limpo (calibração do olfatômetro);
2. planta sem injúria vs. Ar limpo;
3. planta sem injúria vs. planta injuriada por *M. persicae*;
4. planta sem injúria vs. planta injuriada por *P. xylostella*.

Foram comparados os resultados para definição da preferência dos adultos entre os tratamentos.

3.7 Atração de *A. colemani* aos COVs de *B. juncea*

Para este experimento, fêmeas de *A. colemani* foram retiradas das gaiolas e individualizadas em tubos de vidro (100 mm x 8 mm) vedados com plástico filme. Duas horas antes de cada bioensaio os insetos foram levados para a sala de olatometria. Os bioensaios eram feitos entre 9h00 e 14h00. Os parasitoides foram submetidos à escolha entre os voláteis provenientes da cultura de *B. juncea* em diferentes situações de injúria conforme descrito no item 3.6, acrescentando o tratamento de herbivoria múltipla, com cem insetos de *M. persicae* e três larvas de terceiro instar de *P. xylostella* durante três dias.

Foram oferecidas as seguintes fontes de odores a *A. colemani*:

1. ar limpo vs. Ar limpo (calibração do olfatômetro);
2. planta sem injúria vs. Ar limpo;
3. Planta sem injúria vs. planta injuriada por *M. persicae*;
4. Planta sem injúria vs. planta injuriada por *P. xylostella*;
5. Planta injuriada por *M. persicae* vs. planta injuriada simultaneamente por *M. persicae* e *P. xylostella*.

3.8 Análise dos dados

As análises dos dados obtidos nos ensaios de olfatometria foram feitas com teste de Qui-quadrado (χ^2), com uma resposta esperada de 50% dos insetos em cada braço do olfatômetro. Os insetos que não responderam a nenhum dos braços não foram considerados nas análises. Foi utilizado o ambiente “R” (R DEVELOPMENT CORE TEAM, 2006).

4 RESULTADOS

4.1 Resposta olfativa de *C. sanguinea*

No bioensaio realizado para comprovar a calibração do olfatômetro adultos de *C. sanguinea* não apresentaram preferência de escolha quando expostas às fontes de ar limpo ($\chi^2= 0,36$ g.l.=1; $p=0.54$) (Figura 1). Isso mostra que o aparelho estava devidamente calibrado, não interferindo na resposta do predador.

O predador *C. sanguinea* mostrou preferência pelos voláteis da planta *B. juncea* sem injúria, com escolha de 63% ($\chi^2=6.76$; g.l.=1; $p< 0,01$) (Figura 1), mas não mostrou preferência pelos voláteis emitidos de plantas de *B. juncea* injuriadas por *M. persicae* quando contrastadas com plantas sem injúria ($\chi^2=1$ g.l.=1; $p=0.3137$) (Figura 1). Já nos bioensaios feitos comparando voláteis emitidos de plantas de *B. juncea* sem injúria e voláteis plantas de *B. juncea* injuriadas por *P. xylostella*, 55% dos indivíduos escolheram os voláteis de plantas sem injúria, porém, essa resposta não foi significativa ($\chi^2=1$ g.l.=1; $p=0.3137$).

Devido à falta de resposta de *C. sanguinea* aos tratamentos com injúria, não foram feitos bioensaios de herbivoria múltipla.

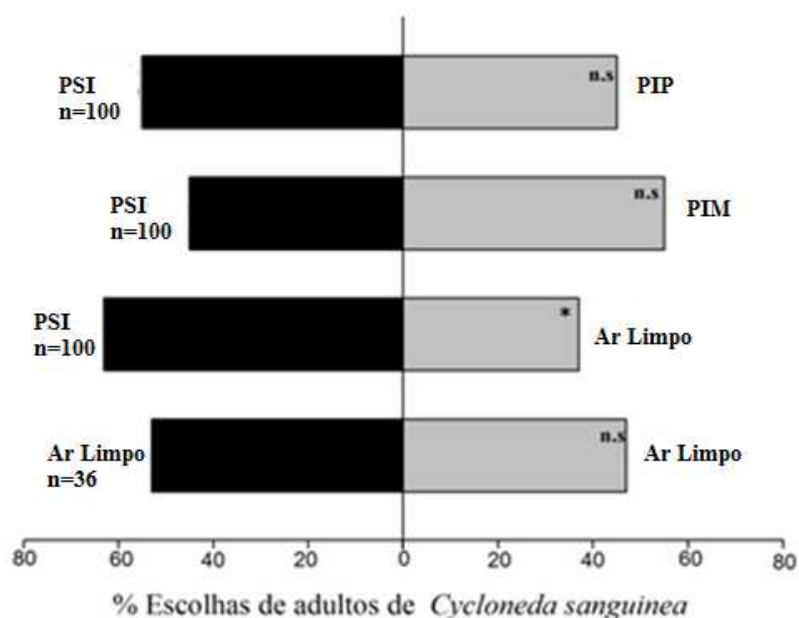


Figura 1 Resposta olfativa de *C.sanguinea* em olfatômetro “Y” a Ar limpo vs Ar limpo, a odores de planta de *Brassicajuncea* sem injúria (PSI) vs. Ar limpo, PSI vs. Planta injuriada com *M.persicae* (PIM) e PSI vs. Planta injuriada com *P.xylostella* (PIP). As barras representam a resposta inicial dos insetos (quando o inseto alcançou ao menos 1 cm de um dos braços do olfatômetro) (n= número de insetos que responderam a um dos odores) (χ^2 test: *P \leq 0.05; n.s = não significativo)

4.2 Resposta olfativa de *A.colemani*

No bioensaio realizado para comprovar a calibração do olfatômetro, fêmeas de *A. colemani* não apresentaram preferência de escolha quando expostas às fontes de ar limpo ($\chi^2= 0,36$; gl= 1; $p= 0.5485$) (Figura 2).

Fêmeas de *A. colemani* mostraram preferência aos voláteis da planta de *B. juncea* sem injúria, com escolha de 77% ($\chi^2= 29.16$; g.l. = 1; $p < 0,01$) (Figura 2). O parasitoide também mostrou preferência pelos voláteis emitidos de plantas de *B. juncea* injuriadas por *M. persicae* quando contrastadas com plantas sem injúria ($\chi^2= 31,36$; g.l. = 1; $p < 0,01$) (Figura 2). No bioensaio onde foram

comparados voláteis de *B. juncea* injuriadas por *P. xylostella* vs planta sem injúria 60% dos parasitoides preferiram os voláteis de planta injuriada por *P. xylostella* ($\chi^2= 4$ g.l. = 1; $p < 0,05$)(Figura 2).

O parasitoide *A. colemani* apresentou escolha de 72% de preferência pelos voláteis emitidos por plantas de *B. juncea* injuriadas simultaneamente por *P. xylostella* e *M. persicae* quando comparado com planta sem injúria ($\chi^2= 19,36$ g.l. = 1; $p < 0,01$) (Figura 2). Porém não mostrou preferência pelos voláteis emitidos de plantas de *B. juncea* injuriadas por *M. persicae* e *P. xylostella* quando contrastadas com plantas injuriadas por *M. persicae* ($\chi^2= 1$ g.l. = 1; $p < 0,317$) (Figura 2).

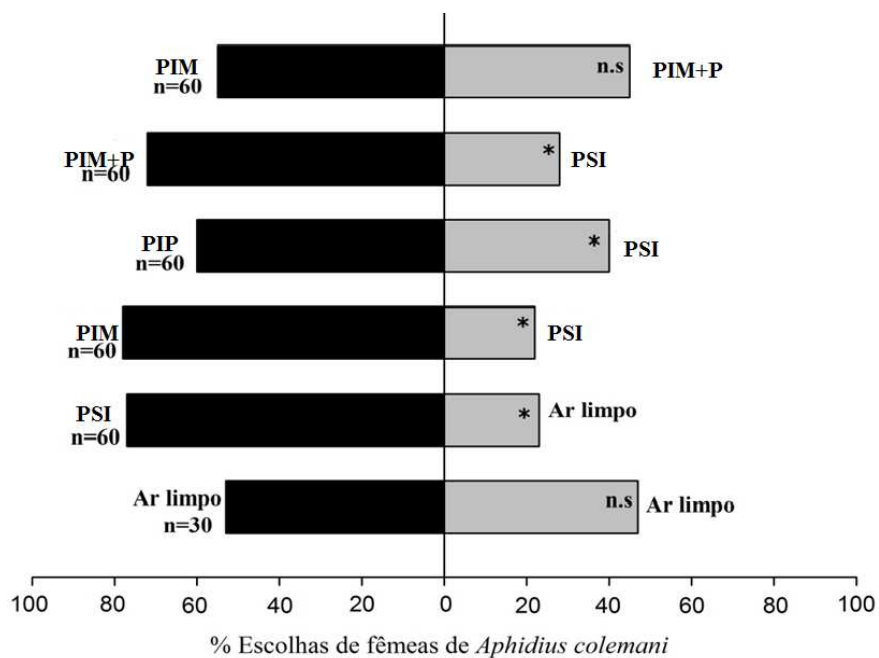


Figura 2 Resposta olfativa de *A. colemani* em olfatômetro “Y” a Ar limpo vs Ar limpo, a odores de planta de mostarda sem injúria (PSI) vs. Ar limpo, (PSI) vs. Planta injúriada com *Myzus persicae* (PIM) e (PSI) vs. Planta injuriada com *Plutellaxylostella* (PIP), Planta injuriada com *M. persicae* P. *xylostella* (PIM+P) simultaneamente vs.(PSI) e (PIM+P)vs.(PIM). As barras representam a resposta inicial (quando o inseto alcançou ao menos 1 cm de um dos braços do olfatômetro) dos insetos (n= N° de insetos que responderam ao odor) (χ^2 test: *P \leq 0.05; n.s = não significativo)

5 DISCUSSÃO

A injúria causada por mais de um herbívoro na planta pode acarretar em mudanças na produção do perfil de voláteis podendo proporcionar um efeito sinérgico (SCHWARTZBERG et al., 2011), ou proporcionar efeito antagônico (ZHANG et al., 2009) na atração de inimigos naturais. Em nosso trabalho, fêmeas de *A. colemani* foram atraídas para plantas injuriadas por *M. persicae* e *P. xylostella* simultaneamente, quando comparadas com plantas sem injúria, mas essas plantas não foram mais atrativas que plantas injuriadas por *M. persicae*. Isso mostra que a injúria causada por mais de um herbívoro não teve influência na atração do parasitoide.

Respostas de parasitoides às misturas de voláteis induzidos pelo hospedeiro específico podem ser comprometidas quando existe o ataque por herbívoros com diferentes tipos de modo alimentar na mesma planta (TAKABAYASHI et al., 2006) visto que, esses insetos são muito especializados nos seus hospedeiros. A alimentação por mastigadores pode mascarar a produção dos compostos voláteis induzidos por sugadores. Isso ocorre porque os herbívoros mastigadores, que induzem respostas mediadas pelo ácido jasmônico, podem diminuir a atração de inimigos naturais atraídos por respostas induzidas pelo ácido salicílico, associado a insetos sugadores, e vice-versa (DICKE; VAN LOON; SOLER, 2009). Porém neste trabalho, a presença do herbívoro sugador foi suficiente para que houvesse uma forte atração do parasitoide *A. colemani*, mesmo se a planta era injuriada pelo mastigador. Igualmente a esses resultados fêmeas de *Diaeretiellarapae* (McIntosh, 1855) (Hymenoptera: Braconidae) não fizeram distinção entre plantas infestadas somente com pulgões *M. persicae* e plantas infestadas tanto com o pulgão e a lagarta *P. xylostella*, o que indica que a presença da lagarta não impediu a detecção de *D. rapae* pelos sinais induzidos por pulgões (AGBOGBA; POWELL, 2007).

No teste feito com a planta injuriada pela lagarta *P. xylostella* o parasitoide *A. colemani* mostrou uma preferência pelos voláteis da planta injuriada. Plantas da família Brassicaceae são conhecidas por serem usadas como sinais de forrageio por insetos fitófagos e inimigos naturais (BARTLET et al., 1997; BRADBURNE; MITHEN 2000; COOK et al., 2006; SMART; BLIGHT, 2000). Existe a hipótese que injúrias causadas por *P. xylostella* são conhecidas por induzirem a liberação de isotiocianatos em brassicas (AGELOPOULOS; KELLER 1994). Isso pode ser um indicativo de que exista uma atração do parasitoide *A. colemani* para plantas de *B. juncea* atacadas por *P. xylostella*. Esse resultado pode confirmar a hipótese proposta por Agelopoulos e Keller (1994). Porém, esses resultados contrastam com o trabalho de Agbogba e Powell (2007) onde, o parasitoide *D. rapae* não mostrou escolha para os voláteis de plantas de repolho atacadas com *P. xylostella* quando comparadas com plantas sem injúria.

Fêmeas de *A. colemani* mostraram forte resposta para voláteis emitidos pelas plantas sem injúria quando comparadas a ar limpo. Os compostos liberados pela planta sem injúria, conhecidos como voláteis constitutivos, por serem produzidos sem presença do herbívoro na planta (AGRAWAL, 1999; SCHOONHOVEN; VAN LOON; DICKE, 2005), podem servir como indicadores de áreas propícias para o forrageio de inimigos naturais (MONTEITH, 1956; OHARA et al., 2003; PAREJA et al., 2007; READ et al., 1970; WICKREMASINGHE; VAN EMDEN, 1992).

Outro resultado mostra que *A. colemani* foi capaz de identificar os compostos voláteis emitidos por plantas injuriadas por *M. persicae*. Quando foram oferecidas plantas sem injúria vs. plantas injuriadas pelos afídeos, as fêmeas responderam mais fortemente para voláteis de plantas injuriadas pelos afídeos. Isso indica que, embora o parasitoide seja capaz de responder para plantas sem injúria e injuriadas, eles conseguem distinguir claramente entre

essas duas fontes de odores. Os voláteis liberados pelas plantas sob ataque de insetos herbívoros são importantes pistas químicas que parasitoides e predadores utilizam na busca de seu hospedeiro/presa, pois essas pistas trazem informações confiáveis da presença do herbívoro na planta (DICKE et al., 1990; TURLINGS; TURLISON, 1991; VET; DICKE, 1992).

Algumas espécies de parasitoides apresentaram comportamento semelhante. Guerrieri, Pennacchio e Tremblay (o) observaram a atração do parasitoide *Aphidiuservi* Haliday (Hymenoptera: Braconidae) pelas plantas que foram atacadas por *Acyrtosiphonpisum* Harris, 1776 (Hymenoptera: Aphidiidae) e sendo que os pulgões foram retirados das plantas antes da realização dos bioensaios. Fêmeas de *D. rapae* mostraram uma atração significativa para voláteis de *Arabidopsisthaliana* infestadas com *M. persicae*, sobre aquelas plantas que não haviam sido injuriadas (GIRLING; HASSALL, 2008). Da mesma forma Agbogba e Powell (2007) mostram que fêmeas de *D. rape* tiveram forte resposta para plantas de repolho injuriadas com *M. persicae* quando comparadas com plantas sem injúria.

Semelhante às respostas do parasitoide, o predador *C. sanguinea*, também foi atraído pelos voláteis de *B. juncea* sem injúria quando comparado ao ar limpo, em contrapartida não foram capazes de distinguir entre plantas injuriadas nem pelos afídeos nem pelas lagartas. Alguns predadores generalistas necessitam de aprendizagem para detectar os sinais químicos associados com o alimento ou presa (STEIDLE; VAN LOON, 2003). Insetos carnívoros podem aprender a reagir a essas pistas químicas durante sua fase larval ou após sua emergência (EMDEN et al., 1996). Essa teoria, no entanto não se aplica de forma generalizada na natureza, sendo que resposta inata pode ser encontrada, como no trabalho realizado por (SARMENTO et al., 2008), onde adultos de *C. sanguinea* foram atraídos para plantas injuriadas. Esse predador é conhecido por atacar afídeos (GRAVENA et al., 1983), no entanto, neste trabalho esse inseto

não conseguiu distinguir os voláteis de *Brassica* injuriada. Isso sugere que eles não são capazes de distinguir de forma inata esses voláteis, porém estudos mais aprofundados são necessários para determinar a importância da aprendizagem nessa espécie.

A preferência por odores pode ser inata ou adquirida durante algum período da vida, sendo que a inata ocorre independente das experiências do indivíduo (DRUKKER et al., 2000). Insetos entomófagos são conhecidos por usar pistas visuais e olfativas para detectar habitats ricos em recursos e com experiência eles podem aprender a associar esses sinais com os mais rentáveis habitats contendo presa adequada (PEREZ-MALUF et al., 2008). A aprendizagem é, portanto, susceptível de ser um mecanismo importante para aumentar a eficiência global de forrageamento (BOIVIN et al., 2010). A aprendizagem de pistas a partir de alimento, sítios de oviposição ou micro-habitat é muitas vezes um processo associado com o comportamento seletivo (THORPE, 1956). Trabalhos experimentais de Drukker et al. (2000) demonstraram que somente após a aprendizagem o predador *Anthocoris nemoralis* F. (Hemiptera: Anthocoridae) foi capaz de associar a emissão de voláteis a partir de salicilato de metila, com a presença da presa, mostrando preferência pronunciada para esses voláteis.

Os resultados do presente trabalho mostram que os voláteis emitidos pelas plantas sem injúria são importantes para direcionar tanto o parasitoide quanto o predador para ambientes propícios para o forrageio. De forma semelhante ao encontrado por Douloumpaka e Van Emden (2003) e Pareja et al. (2007), que verificaram a preferência dos parasitoides a voláteis da planta sem injúria ao invés de ar limpo, neste trabalho *A. colemani* respondeu à planta não injuriada. Já o predador *C. sanguinea* não responde aos COVs induzidos pela planta de *B. juncea* com herbivoria, o que pode ser devido ao fato de que o predador necessita de aprendizagem para reconhecer esses COVs como foi

discutido anteriormente. Sendo assim novas pesquisas são necessárias para avaliação do comportamento de aprendizagem de *C. sanguinea* a associação dos voláteis emitidos por plantas injuriadas .

Já *A. colemani* respondeu aos COVs induzidos por herbivoria em plantas de *B. juncea*. Porém, não existiu diferença na atração quando houve injúria por mais de um herbívoro.

Sendo assim, trabalhos nessa linha de pesquisa nos proporcionam a compreender a capacidade dos inimigos naturais em utilizar os voláteis induzidos na busca de seu recurso/hospedeiro, e abre campo para novos estudos futuros, como por exemplo analisar a qualidade e quantidade das misturas desses voláteis, para poder identificar qual o composto volátil responsável pela atração do parasitoide. Isso poderá permitir o nosso entendimento sobre a ecologia química entre plantas, herbívoros e inimigos naturais, que futuramente pode contribuir para seu uso eficiente em estratégias de controle de pragas.

6 CONCLUSÃO

O presente trabalho mostrou que *C. sanguinea* não é capaz de diferenciar entre os voláteis de plantas de mostarda sem injúria e plantas injuriadas por *M. persicae* e *P. xylostella*. Já o parasitoide *A. colemani* é atraído por plantas injuriadas pelos herbívoros. Apenas a presença da injúria existente na planta é capaz de atrair o parasitoide. *A. colemani* é fortemente atraído quando há presença do herbívoro *M. persicae*.

REFERÊNCIAS

- AGBOGBA, B. C.; POWELL, W. Effect of the presence of a nonhost herbivore on the response of the aphid parasitoid *Diaeretiellarapae* to host-infested cabbage plants. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 33, n. 12, p. 2229-2235, 2007.
- AGELOPOULOS, N. G.; KELLER, M. A. Plant-natural enemy association in tritrophic system, *Cotesiarubecula*-*Pierisrapae*-brassicaceae (Cruciferae). III: collection and identification of plant and frassvolatiles. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 20, n. 8, p. 1955-1967, 1994.
- AGRAWAL, A. A. Induced responses to herbivory in wild radish: effects on several herbivores and plant fitness. **Ecology**, Durham, v. 80, n. 5, p. 1713-1723, 1999.
- AGRAWAL, A. A. Macroevolution of plant defense strategies. **Trends in Ecology & Evolution**, Amsterdam, v. 22, n. 2, p. 103-109, 2007.
- AUGER, J. et al. Identification of leek-moth and diamondback-moth frass volatiles that stimulates parasitoid; *Diadromuspulchellus*. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 15, n. 4 p. 1391-1398, 1989.
- BARROS, R. et al. Controle químico da traça das crucíferas, *Plutellaxylostella* (Lepidoptera: Plutellidae) em repolho. **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, Londrina, v. 22, p. 463-469, 1993.
- BARTLET, E. et al. The responses of the cabbage seed weevil *Ceutorhynchusassimilis* to volatile compounds from oilseed rape in a linear track olfactometer. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Amsterdam, v. 85, n. 3, p. 257-262, 1997.
- BEZERRIL, E. F.; CARNEIRO, J. S. Manejo integrado da traça do repolho, *Plutellaxylostella* (L.) no Planalto do Ibiapaba-Ceará. **Horticultura Brasileira**, Brasília, v. 10, p. 49, 1992.
- BLACKMAN, R. L; EASTOP, V. F. **Aphids on the world's crops: an identification and information guide**. New York: J. Wiley & Sons, 2000.

- BLACKMAN, R. L.; EASTOP, V. F. Taxonomic issues. In: EMDEN, H. F. van; HARRINGTON, R. (Ed.). **Aphids as crop pests**. Wallingford: CAB International, 2007.
- BOIVIN, G. et al. Learning affects prey selection in larvae of a generalist coccinellid predator. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Amsterdam, v. 135, n. 1, p. 48-55, 2010.
- BRADBURNE, R. P.; MITHEN, R. Glucosinolate genetics and the attraction of the aphid parasitoid *Diaeretiellarapae* to Brassica. **Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences**, London, v. 267, n. 1438, p. 89-95, 2000.
- BUENO, V. H. P. Desenvolvimento e multiplicação do parasitoide do gênero *Aphidius* Nees. In: BUENO, V. H. P. (Ed.). **Controle biológico de pragas: produção massal e controle de qualidade**. Lavras: UFLA, 2000. p. 137-159.
- CASTELO BRANCO, M. et al. Avaliação da suscetibilidade a inseticidas de populações da traça-das-crucíferas de algumas áreas do Brasil. **Horticultura Brasileira**, Brasília, v. 21, n. 3, p. 549-552, 2003.
- COLEY, P. D. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. **Ecological Monographs**, Lawrence, v. 53, n. 2, p. 209-234, 1983.
- COLLIER, R. H.; FINCH, S. IPM case studies: *Brassicas*. In: EMDEN, H. F. van; HARRINGTON, R. (Ed.). **Aphids as crop pests**. Wallingford: CABI Publishing, 2007. p. 549-569.
- COOK, S. M. et al. Exploitation of host plant preferences in pest management strategies for oilseed rape (*Brassica napus*). **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Amsterdam, v. 119, n. 3, p. 221-229, 2006.
- CRAWLEY, M. J. The responses of terrestrial ecosystems to global climate change. In: MACDONALD, G. J.; SERTORIO, L. (Ed.). **Global climate and ecosystem change**. New York: Springer, 1990. p. 141-164. (NATO ASI Series B, 240).
- D'ALLESANDRO, M.; TURLINGS, T. C. J. In situ modification of herbivore-induced plant odors: A novel approach to study the attractiveness of volatile organic compounds to parasitic wasps. **Chemical Senses**, Oxford, v. 30, n. 9, p. 739-753, 2005.

DE BOER, J. G.; DICKE, M. The role of methyl salicylate in prey searching behavior of the predatory mite *Phytoseiulus persimilis*. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 30, p. 255–271, 2004.

DE BOER, J. G. et al. Prey and non-prey arthropods sharing a host plant: Effects on induced volatile emission and predator attraction. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 34, n. 3, p. 281–290, 2008.

DE MORAES, C. M. et al. Herbivore infested plants selectively attract parasitoids. **Nature**, London, v. 393, n. 6685, p. 570–573, 1998.

DICKE, M. Are herbivore-induced plant volatiles reliable indicators of herbivore identity to foraging carnivorous arthropods? **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Wageningen, v. 91, p. 131–142, 1999.

DICKE, M. et al. Isolation and identification of volatile kairomone that affects *Acarine* predator-prey interactions. Involvement of the host plant initi production. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 16, n. 2, p. 381–395, 1990.

DICKE, M.; VAN LOON, J. J. A. Multitrophic effects of herbivore-induced

plant volatiles in an evolutionary context. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Dordrecht, v. 97, n. 3, p. 237–249, 2000.

DICKE, M.; VAN LOON, J. J. A.; SOLER, R. Chemical complexity of volatiles from plants induced by multiple attack. **Nature Chemical Biology**, New York, v. 5, n. 5, p. 317–324, 2009.

DICKE, M.; VET, L. E. M. Plant-carnivore interactions: evolutionary and ecological consequences for plant, herbivore and carnivore. In: OLFF, H.; BROWN, V. K.; DRENT, R. H. (Ed.). **Herbivores: between plants and predators**. Oxford: Blackwell Science, 1999. p. 483–520.

DOULOUMPAKA, S.; VAN EMDEN, H. F. A maternal influence on the conditioning to plant cues of *Aphidius colemani* Viereck, parasitizing the aphid *Myzus persicae* Sulzer. **Physiological Entomology**, Oxford, v. 28, n. 2, p. 108–113, 2003.

- DRUKKER, B. et al. How predatory mites learn to cope with variability in volatile plant signals in the environment of their herbivorous prey. **Experimental & Applied Acarology**, Amsterdam, v. 24, n. 12, p. 881-895, 2000.
- DUDAREVA, N.; PICHERSKY, E.; GERSHENZON, J. Biochemistry of plant volatiles. **Plant Physiology**, Minneapolis, v. 135, n. 4, p. 1893-1902, 2004.
- DU, Y. J.; POPPY, G. M.; POWELL, W. Relative importance of semiochemicals from first and second trophic levels in host foraging behavior of *Aphidiuservi*. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 22, n. 9, p. 1591-1605, 1996.
- EGUILEOR, M. et al. Larval anatomy and structure of absorbing epithelia in the aphid parasitoid *Aphidiuservi* Haliday (Hymenoptera Braconidae). **Arthropod structure & development**, Oxford, v. 30, n. 1, p. 27-37, 2001.
- EMDEN, H. F. et al. Hopkins' 'host selection principle', another nail in its coffin. **Physiological Entomology**, Oxford, v. 21, n. 4, p. 325-328, 1996.
- ENGELBERTH, J. et al. Insect elicitors and exposure to green leafy volatiles differentially upregulate major octadecanoids and transcripts of 12-oxo phytodienoic acid reductases in *Zea mays*. **Molecular Plant-Microbe interactions**, Saint Paul, v. 20, n. 6, p. 707-716, 2007.
- FILGUEIRA, F. A. R. **ABC da olericultura**: guia da pequena lavoura. São Paulo: Agronômica Ceres, 1987.
- FREY, S. D. et al. Fungal translocation as a mechanism for soil nitrogen inputs to surface residue decomposition in a no-tillage agroecosystem. **Soil Biology and Biochemistry**, Elmsford, v. 32, n. 5, p. 689-698, 2000.
- GIRLING, R. D.; HASSALL, M. Behavioural responses of the seven-spot ladybird *Coccinellaseptempunctata* to plant headspace chemicals collected from four crop Brassicas and *Arabidopsis thaliana*, infested with *Myzus persicae*. **Agricultural and Forest Entomology**, Malden, v. 10, n. 4, p. 297-306, 2008.

GRAVENA, S. et al. Estratégias de manejo integrado de pragas do algodoeiro em Jaboticabal, SP, com *Bacillusthuringiensis* e artrópodes benéficos. **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, Jaboticabal, v.12, p.17-29, 1983.

GUERREIRO, J. C. et al. Coccinelídeos predadores que ocorrem no estágio inicial da cultura do algodoeiro em Jaboticabal, SP, Brasil. **Revista de Agricultura**, Piracicaba, v. 77, n. 1, p.161-168, 2002.

GUERRIERI, E. et al. Induction and systemic release of herbivore-induced plant volatiles mediating in-flight orientation of *Aphidiuservi*. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 25, n. 6, p. 1247-1261, 1999.

GUERRIERI, E.; PENNACCHIO, F.; TREMBLAY, E. Flight behaviour of the aphid parasitoid *Aphidiuservi* (Hymenoptera: Braconidae) in response to plant and host volatiles. **European Journal of Entomology**, Branisovska, v. 90, n. 4, p. 415-421, 1993.

HÅGVAR, E. B.; HOFVANG, T. Aphid parasitoids (Hymenoptera, Aphidiidae): biology, host selection and use in biological control. **Biocontrol News and Information**, Wallingford, v. 12, n. 1, p. 13-42, 1991.

HEIDEL, A. J.; BALDWIN, I. T. Microarray analysis of salicylic acid-and

jasmonic acid-signalling in responses of *Nicotianaattenuata* to attack by insects

from multiple feeding guilds. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v. 27, n. 11, p. 1362-1373, 2004.

HEIL, M. et al. Extrafloral nectar production of the ant-associated plant, *Macaranganarius*, is an induced, indirect, defensive response elicited by jasmonic acid. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, Washington, v. 98, n. 3, p. 1083-1088, 2001.

HEIL, M. et al. Postsecretory hydrolysis of nectar sucrose and specialization in ant/plant mutualism. **Science**, Washington, v. 308, n. 5721, p. 560-563, 2005.

HODEK, I. et al. **Biology of Coccinellidae with keys for identification of larvae by co-authors.** The Hague: W. Junk, 1973. 260 p.

INBAR, M. et al. The role of plant rapidly induced responses in asymmetric interspecific interactions among insect herbivores. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 25, n. 8, p. 1961-1979, 1999.

KESSLER, A.; BALDWIN, I.T. Plant responses to insect herbivory: the emerging molecular analysis. **Annual Review of Plant Biology**, Palo Alto, v. 53, n. 1, p. 299-328, 2002.

LEITE, M. I. S. et al. Ação residual de inseticidas para larvas e adultos do predador *Cycloneda sanguinea* Linnaeus, 1763 (Coleoptera: Coccinellidae). **Arquivos do Instituto Biológico**, São Paulo, v. 77, n. 2, p. 275-282, 2010.

LEWIS, W. J.; JONES, R. L.; SPARKS, A. N. A host-seeking stimulant for the egg parasite *Trichogramma evanescens*: Its source and a demonstration of its laboratory and field activity. **Annals of the Entomological Society of America**, College Park, v. 65, n. 5, p. 1087-1089, 1972.

MAU, R. L.; KESSING, J. L. M. **Plutellaxylostella**. 2007. Disponível em: <<http://www.extento.hawaii.edu/kbase/crop/type/plutella.htm>>. Acesso em: 5 nov. 2013.

MOAYERI, H. R. S. et al. Olfactory response of a predatory mirid to herbivore induced plant volatiles: multiple herbivory vs. single herbivory. **Journal of Applied Entomology**, Berlin, v. 131, n. 5, p. 326-332, 2007.

MONNERAT, R. G. **Interrelation entre la teigne des cruciferes *Plutellaxylostella* (L.) (Lep.: Yponomeutidae), son parasitoide *Diadegma* sp. et la bacterie entomopathogene *Bacillus thuringiensis* Berliner.** 1995. 160 p. These (Doctorat) - École National Supérieure Agronomique de Montpellier, Montpellier, 1995.

MONTEITH, L. G. Influence of host movement on selection of hosts by *Drinoboheica* Mesn. (Diptera: Tachinidae) as determined in an olfactometer. **The Canadian Entomologist**, Cambridge, v. 88, n. 10, p. 583-586, 1956.

MORAN, N.; HAMILTON, W. D. Low nutritive quality as defense against herbivores. **Journal of Theoretical Biology**, London, v. 86, n. 2, p. 247-254, 1980.

- MORAN, P. J.; THOMPSON, G. A. Molecular responses to aphid feeding in *Arabidopsis* in relation to plant defense pathways. **Plant Physiology**, Minneapolis, v. 125, n. 2, p. 1074-1085, 2001.
- MURATORI, F. et al. Larval morphology and development of *Aphidiusrhopalosiphi* (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae). **The Canadian Entomologist**, Cambridge, v. 136, n. 2, p. 169-180, 2004.
- NEALIS, V. G. Responses to host kairomones and foraging behavior of the insect parasite *Cotesiarubecula* (Hymenoptera: Braconidae). **Canadian Journal of Zoology**, Ottawa, v. 64, n. 11, p. 2393-2398, 1986.
- OBRYCKI, J. J.; KRING, T. J. Predaceous Coccinellidae in biological control. **Annual Review of Entomology**, Stanford, v. 43, n. 1, p. 295-321, 1998.
- OHARA, K. et al. Limonene production in tobacco with *Perilla* limonene synthase cDNA. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 54, n. 393, p. 2635-2642, 2003.
- PARÉ, P. W.; TUMLINSON, J. H. Plant volatiles as a defense against insect herbivores. **Plant physiology**, Minneapolis, v. 121, n. 2, p. 325-332, 1999.
- PAREJA, M. et al. Multivariate statistics coupled to generalized linear models reveal complex use of chemical cues by a parasitoid. **Animal Behaviour**, London, v. 77, n. 4, p. 901-909, 2009.
- PAREJA, M. et al. Response of the aphid parasitoid *Aphidiusfunebris* to volatiles from undamaged and aphid-infested *Centaureanigra*. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 33, n. 4, p. 695-710, 2007.
- PÉREZ-MALUF, R. et al. Differentiation of innate but not learnt responses to host-habitat odours contributes to rapid host finding in a parasitoid genotype. **Physiological Entomology**, Oxford, v. 33, n. 3, p. 226-232, 2008.
- PICHERSKY, E.; NOEL, J. P.; DUDAREVA, N. Biosynthesis of plant volatiles: nature's diversity and ingenuity. **Science**, Washington, v. 311, n. 5762, p. 808-811, 2006.
- PRICE, P. W. et al. Interactions among three trophic levels: influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 11, n. 1, p. 41-65, 1980.

R DEVELOPMENT CORE TEAM. **R**: a language and environment for statistical computing. Vienna, 2006. Disponível em: <<http://www.R-project.org>>. Acesso em: 12 dez. 2012.

READ, D. P. et al. Habitat selection by the aphid parasite *Diaeretiellarapae* (Hymenoptera: Braconidae) and hyperparasite *Charipsbrassicae* (Hymenoptera: Cynipidae). **The Canadian Entomologist**, Cambridge, v. 102, n. 12, p. 1567-1578, 1970.

SAMPAIO, M. V.; BUENO, V. H. P.; LENTEREN, J. P. C. Host Preference of *Aphidiuscolemani* Viereck (Hymenoptera: Aphidiidae) for *Myzuspersicae* (Sulzer) and *Aphisgossypii* Glover (Hemiptera: Aphididae). **Neotropical Entomology**, Londrina, v. 30, n. 4, p. 655-660, 2001.

SAMPAIO, M. V. et al. Resposta à temperatura de *Aphidiuscolemani* Viereck (Hymenoptera, Braconidae, Aphidiinae) originário de três regiões climáticas de Minas Gerais, Brasil. **Revista Brasileira de Entomologia**, São Paulo, v. 49, n. 1, p. 141-147, 2005.

SANTOS, G. P.; PINTO, A. C. Q. Biologia de *Cyclonedasanguineae* sua associação com pulgão em mudas de mangueira. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 16, n. 4, p. 473-476, 1981.

SARMENTO, R. A. et al. Infoquímicos induzidos por herbivoria mediando a comunicação entre plantas de tomate eo predador *Cyclonedasanguinea* (Coleoptera: Coccinellidae). **Revista Ceres**, Viçosa, MG, v. 55, n. 5, p. 439-444, 2008.

SCHALLER, A (Ed.). **Induced plant resistance to herbivory**. Berlin: Springer, 2008.

SCHELT, J. V. The selection and utilisation of parasitoids for aphid control in glasshouses. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Dordrecht, v. 5, p. 151-155, 1994.

SCHOONHOVEN, L. M.; VAN LOON, J. J. A.; DICKE, M. **Insect– plant biology**. 2nd ed. Oxford: Oxford University, 2005.

SCHWARTZBERG, E. G.; BÖRÖCZKY, K.; TUMLINSON, J. H. Pea aphids, *Acyrtosiphonpisum*, suppress induced plant volatiles in broad bean, *Viciafaba*. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 37, n. 10, p. 1055-1062, 2011.

SCHWARTZBERG, E. G. et al. Pea aphids, *Acyrtosiphon pisum*, suppress induced plant volatiles in broad bean, *Vicia faba*. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 37, n. 10, p. 1055-1062, 2011.

SHIOJIRI, K. et al. Infochemically mediated tritrophic interaction webs on cabbage plants. **Population Ecology**, Tokyo, v. 43, n. 1, p. 23-29, 2001.

SHIOJIRI, K. et al. Oviposition preferences of herbivores are affected by tritrophic interaction webs. **Ecology Letters**, Oxford, v. 5, n. 2, p. 186-192, 2002.

SILVA JÚNIOR, A. A. Adubação mineral e orgânica em repolho II. Concentração de nutrientes nas folhas e precocidade. **Horticultura Brasileira**, Brasília, v. 5, n. 2, p. 15-17, 1987.

SMART, L. E.; BLIGHT, M. M. Response of the pollen beetle, *Meligethes aeneus*, to traps baited with volatiles from oilseed rape, *Brassica napus*. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 26, n. 4, p. 1051-1064, 2000.

SOLER, R. et al. Plant-mediated facilitation between a leaf-feeding and a

phloem-feeding insect in a brassicaceous plant: from insect performance to gene

transcription. **Functional Ecology**, Oxford, v. 26, n. 1, p. 156-166, 2012.

STEIDLE, J. L. M.; VAN LOON, J. J. A. Dietary specialization and infochemical use in carnivorous arthropods: testing a concept. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Amsterdam, v. 108, n. 3, p. 133-148, 2003.

STORECK, A. et al. The role of plant chemical cues in determining host preference in the generalist aphid parasitoid *Aphidius colemani*. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Dordrecht, v. 97, n. 1, p. 41-46, 2000.

STOUT, M. J. et al. Specificity of induced resistance in the tomato, *Lycopersicon esculentum*. **Oecologia**, Berlin, v. 113, n. 1, p. 74-81, 1997.

STRAUSS, S. Y. Indirect effects in community ecology: their definition, study and importance. **Trends in Ecology & Evolution**, Amsterdam, v. 6, n. 7, p. 206-210, 1991.

TAKABAYASHI, J. et al. Can plants betray the presence of multiple herbivore species to predators and parasitoids? The role of learning in phytochemical information networks. **Ecological Research**, Tsukuba, v. 21, n. 1, p. 3-8, 2006.

THORPE, W. H. **Learning and instinct in animals**. London: Learning, 1956. 516 p.

TURLINGS, T. C. et al. How caterpillar-damaged plants protect themselves by attracting parasitic wasps. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, Washington, v. 92, n. 10, p. 4169-4174, 1995.

TURLINGS, T. C. et al. Volicitin, an elicitor of maize volatiles in oral secretion of *Spodoptera exigua*: isolation and bioactivity. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 26, n. 1, p. 189-202, 2000.

TURLINGS, T. C.; TUMLINSON, J. H. Isolation and identification of allelochemicals that attract the larval parasitoid, *Cotesia marginiventris* (Cresson), to the microhabitat of one of its hosts. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 17, n. 11, p. 2235-2251, 1991.

TURLINGS, T. C.; TUMLINSON, J. H.; LEWIS, W. J. Exploitation of herbivore-induced plant odors by host-seeking parasitic wasps. **Science**, Washington, v. 250, n. 4985, p. 1251-1253, 1990.

TURLINGS, T. C.; TUMLINSON, J. H. Systemic release of chemical signals by herbivore-injured corn. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, Washington, v. 89, n. 17, p. 8399-8402, 1992.

VET, L. E. M.; DICKE, M. Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context. **Annual review of entomology**, Stanford, v. 37, n. 1, p. 141-172, 1992.

VON DAHL, C.; BALDWIN, I. T. Deciphering the role of ethylene in plant-herbivore interactions. **Journal of Plant Growth Regulation**, New York, v. 26, n. 2, p. 201-209, 2007.

VOS, M. et al. Plant-mediated indirect effects and the persistence of parasitoid–

herbivore communities. **Ecology Letters**, Oxford, v. 4, n. 1, p. 38-45, 2001.

WALLING, L. L. The myriad plant responses to herbivores. **Journal of Plant Growth Regulation**, New York, v. 19, n. 2, p. 195-216, 2000.

WICKREMASINGHE, M. G. V.; VAN EMDEN, H. F. Reactions of adult female parasitoids, particularly *Aphidiusrhopalosiphi*, to volatile chemical cues from the host plants of their aphid prey. **Physiological Entomology**, Oxford, v. 17, n. 3, p. 297-304, 1992.

WILLIAMS, I. S.; DIXON, A. F. G. Life cycles and polymorphism. In: EMDEN, H. F. van; HARRINGTON, R. (Ed.). **Aphids as crop pests**. Wallingford: CAB International, 2007. p. 69-85.

WITTSTOCK, U.; GERSHENZON, J. Constitutive plant toxins and their role in defense against herbivores and pathogens. **Current Opinion in Plant Biology**, London, v. 5, n. 4, p. 300-307, 2002.

ZHANG, P. J. et al. Jasmonate and ethylene signaling mediate whitefly-induced

interference with indirect plant defense in *Arabidopsis thaliana*. **New Phytologist**, Cambridge, v. 197, n. 4, p. 1291-1299, 2013.

ZHANG, P. J. et al. Whiteflies interfere with indirect plant defense against spider mites in Lima bean. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, Washington, v. 106, n. 50, p. 21202-21207, 2009.