

Maria Fernanda Gomes Villalba Peñaflor
Bióloga

**Resposta olfativa do parasitóide de ovos *Telenomus remus* Nixon (Hymenoptera:
Scelionidae) aos voláteis de plantas de milho *Zea mays* L. na presença de
estágios imaturos de seu hospedeiro, *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith)
(Lepidoptera: Noctuidae)**

Orientador:
Prof. Dr. JOSÉ MAURÍCIO SIMÕES BENTO

**Dissertação apresentada, para obtenção do título
de Mestre em Ciências. Área de concentração:
Entomologia**

Piracicaba
2006

Dedico, com muito carinho, às pessoas que mais amo nessa vida:

***Aos meus pais, Maria de Fátima Gomes de Sá Ribeiro e Carlos
Emmanuel Cândido Ribeiro***

Devo tudo que conquistei a vocês

***Ofereço a uma pessoa muito especial que recentemente
começou a fazer parte do meu dia,
Siddhartha***

AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Dr. José Maurício Simões Bento, pela orientação, apoio, amizade, bom-humor e paciência em me ensinar.

Ao Prof. Dr. José Roberto Postali Parra, pelas sugestões no trabalho e pela utilização das dependências do laboratório de Biologia de Insetos (ESALQ/USP)

Ao Prof. Dr. Odair Correa Bueno, pela amizade e apoio que sempre me deu.

Ao Prof. Dr. Evôneo Berti-Filho, pelo apoio que me deu no ingresso e início do mestrado.

À Profª Drª Maria Terezinha de Castro Della Lucia, por ter me recebido tão bem no seu laboratório e me apoiado no projeto com as formigas.

Ao Prof. José Djair Vendramim, por ter cedido as sementes

Ao Prof. Ítalo Delalibera, pela amizade e pela ajuda no Abstract

Ao Prof. Dr. João Lopes, por ter sido tão receptivo quando precisei de sua ajuda

À Bel, pela ajuda, bom humor, além de ter se tornado uma grande amiga.

À Neide e ao Negri, pela amizade e por me ensinar e ajudar na criação dos insetos.

À Regina e Marta, pela ajuda, favores e suporte técnico.

À Drª Marinéia de Lara Haddad, pela ajuda nas análises estatísticas.

Às minhas queridas amigas: Tati & Kiki, pela amizade, carinho, apoio e companheirismo em todos os momentos.

Às amigas “arretadas” da pós-graduação: Nívia, Mônica, Gerane e Claudinha

Aos amigos do laboratório de Biologia de Insetos: Priscila, Marú, Dori, Ademir, Marina, Danilo, Flávia e Nívia.

Aos amigos do laboratório de Comportamento de Insetos: Ana Lia, Cris, Ohana, Nancy, André, Welinton, Newton, e Alberto

Aos amigos de Viçosa: Manoel, Marquinhos, Márcio Gabriela, Alice, Lucas, Ângela e, em especial, a querida Fabrícia, por ter me ajudado na minha estadia, e muito além disso, pela nossa amizade;

Ao Vanderly, pela amizade, bom-humor e conselhos estatísticos

À Gel, acima de tudo, pela amizade, otimismo e por ser minha “housemate” nesses dois anos do mestrado. Além da grande ajuda nas análises estatísticas

Às “Mafaldetes”, Marina, Débora, Fer Bueno, Gel e Babys que, são muito mais que amigas, mas uma família para mim. A nossa amizade é muito mais forte que a distância.

Às amigas do CEIS- Unesp: Ita, Gi, Fabiana Bueno e M. Fernanda

Às amigas queridas da graduação: Dani, Betina, Sandrinha, Babys

À Rep 2:1: Nat’s, Júlia, Ganso, Paul e BH, pela amizade e por me agüentarem e me divertirem por tantos fins-de-semana

À Lili, por ter sido minha companheira fiel na reta final da dissertação

A minha “irmã” Pri, que participa e apóia em todos os momentos, mesmo estando longe.

À Inês, que torce muito pelo meu sucesso

A minha Madrinha Tide, Padrinho Josias e Prima Katinha pelo carinho, conselhos e por me apoiarem sempre

Aos Meus Tios queridos: Ceiça, Côa, Lúcia, Maninho, Olímpia e Tércia

Ao meu afilhado querido, Diogo, e a minha prima Sandrinha

Aos meus primos Gabi, Daniel e Estela, que nunca se esquecem de mim

À Gui & Família, pelo seu carinho e preocupação comigo

Ao Marcos, pelo profissionalismo e por ter me ajudado muito

Ao Moreco, pelo carinho, pela ajudinha nas referências e nas tarefas da casa

À CAPES, pela concessão da bolsa

SUMÁRIO

RESUMO.....	8
ABSTRACT.....	9
LISTA DE FIGURAS.....	10
LISTA DE TABELAS.....	11
LISTA DE ABREVIATURAS E SÍMBOLOS.....	13
1 INTRODUÇÃO.....	14
2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA.....	17
2.1 <i>Spodoptera frugiperda</i>	17
2.1.1 Biologia e danos.....	17
2.1.2 Oviposição.....	18
2.2 <i>Telenomus remus</i>	20
2.2.1 Biologia.....	20
2.2.2 Parasitismo de ovos de <i>S. frugiperda</i> por <i>T. remus</i>	21
2.3 Defesas induzidas das plantas contra a oviposição.....	24
2.3.1 Defesa diretas.....	25
2.3.2 Defesas indiretas.....	25
2.4 Odores utilizados pelos parasitóides de ovos.....	27
2.5 Voláteis do milho.....	33
3 MATERIAL E MÉTODOS.....	36
3.1 Cultivo de <i>Zea mays</i> L.	36
3.2 Criação de <i>Spodoptera frugiperda</i>	36
3.3 Criação de <i>Telenomus remus</i>	37
3.4 Obtenção de posturas de <i>S. frugiperda</i> nas plantas de milho.....	38

3.5 Bioensaios.....	39
3.5.1 Bioensaios com quatro odores.....	43
3.5.2 Bioensaios com dois odores.....	44
3.6 Análise estatística.....	45
4 RESULTADOS.....	46
4.1 Bioensaios preliminares.....	46
4.2 Tempo de indução 0-12 horas	47
4.3 Tempo de indução 12-24 horas	49
4.4 Tempo de indução 24-36 horas.....	51
4.5 Tempo de indução 36-48 horas.....	53
5 DISCUSSÃO.....	55
6 CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	62
REFERÊNCIAS.....	64

RESUMO

Resposta olfativa do parasitóide de ovos *Telenomus remus* Nixon (Hymenoptera: Scelionidae) aos voláteis de plantas de milho *Zea mays* L. na presença de estágios imaturos de seu hospedeiro, *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae)

A atração de inimigos naturais por voláteis de plantas induzidos pela herbivoria tem sido intensamente estudada nos últimos anos, entretanto pouco se sabe sobre a ação dos voláteis de plantas após a oviposição do herbívoro frente aos parasitóides de ovos. Em vista disso, esse trabalho visou estudar a resposta olfativa do parasitóide de ovos *Telenomus remus* Nixon aos voláteis de plantas de milho induzidas, ou não, com 0-12, 12-24 e 24-36 horas após a oviposição, e por lagartas recém eclodidas de *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith), com 36-48 horas. Para tanto, foram realizados bioensaios com um olfatômetro de quatro vias e a resposta comportamental do parasitóide observada por um período de cinco minutos. O tempo de permanência em cada posição do olfatômetro, assim como a primeira e a última escolha do parasitóide foram anotados. Os bioensaios foram realizados com diferentes combinações entre os tratamentos: Controle (branco); planta sadia; planta com postura; planta com postura removida; somente postura; planta sadia+postura; planta+herbivoria+lagarta; planta+herbivoria; lagarta. Bioensaios combinados com quatro e dois odores consistiram de 50 e 25 repetições, respectivamente. Os dados foram submetidos ao teste Kruskal-Wallis, ao nível de significância de 5%, e o método de Dunn para a comparação entre as médias. Os resultados demonstraram que tanto os voláteis emitidos em plantas sadias como em plantas com postura atraiu significativamente o parasitóide, e que *T. remus* foi capaz de distinguir voláteis de plantas sadias daquelas induzidas pela postura. Um dado relevante foi a resposta do parasitóide aos voláteis de planta sadia + postura de *S. frugiperda* sem que tenha ocorrido a indução destas plantas. Não obstante a resposta do parasitóide ter sido semelhante as plantas induzidas pela postura, ficou evidente que os estímulos químicos presentes nos ovos alteraram favoravelmente o comportamento de *T. remus*. A presença destes compostos no hospedeiro influenciaram também a resposta do parasitóide nos bioensaios contendo as lagartas de *S. frugiperda*.

Palavras-chave: interação tritrófica; voláteis de plantas; cairomônios; lagarta-do-cartucho; parasitóide de ovos

ABSTRACT

Olfactory response of *Telenomus remus* Nixon (Hymenoptera: Scelionidae) to volatiles from maize plants *Zea mays* L. on the presence of immature stages of its host, *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae)

Attraction of natural enemies to plant volatiles induced by herbivory has been intensely studied over the last years, however, little is known about the parasitoid's response to the plant volatiles released after the herbivore's oviposition. This research aimed to study the olfactory response of *Telenomus remus* Nixon to volatiles from maize plants, induced or not, 0-12, 12-24, 24-36 after oviposition or 36-48 hours after feeding of *Spodoptera frugiperda* neonate larvae (J.E. Smith). Bioassays using a four-way-olfactometer were carried out and the parasitoid's behavioral response was observed for five minutes. The time spent on each olfactometer position, as well as the first and last parasitoid's choices were recorded. Bioassays with different combinations were conducted of the following treatments: blank control; plant control; plant with egg masses; plant with egg masses removed; egg masses only; plant control+egg masses; plant control+herbivory+larva; plant control+herbivory; and larva only. Bioassays with four and two odors consisted of 50 and 25 replicates, respectively. The data was analyzed by using Kruskal-Wallis test, at 5% of significance, and Dunn's multiple comparisons. Volatiles from control plants, as well as plant with egg masses, significantly attracted the parasitoid. *T. remus* was able to distinguish control plants volatiles from those volatiles induced by oviposition. The parasitoid also responded to volatiles from non-oviposited plants in the presence of egg masses, indicating that the chemical stimuli from eggs favorably change *T. remus* behavior. The presence of host's chemicals also influenced the parasitoid's response on bioassays with *S. frugiperda* larva.

Keywords: tritrophic interactions; plant volatiles; kairomones; fall armyworm; egg parasitoid; olfactory response

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1 – A – Planta de milho sadia com 15 dias após a emergência; B – Planta de milho induzida com postura de *Spodoptera frugiperda* (PP); C - Planta de milho associada a postura de *Spodoptera frugiperda* (PS+P).....38
- Figura 2 – A – Tubo de vidro contendo uma cartela de ovos de *Spodoptera frugiperda* parasitados por *Telenomus remus*; B – Adultos de *Telenomus remus* emergidos; C – Gota de mel puro colocada na parede do tubo.....38
- Figura 3 – Casal de *Spodoptera frugiperda*. A – Fêmea; B – Macho.....40
- Figura 4 – Obtenção de posturas de *Spodoptera frugiperda* nas plantas de milho. A – Gaiola de PVC acoplada ao vaso da planta de milho; B – Adultos (5 machos e 5 fêmeas) no interior da gaiola.....40
- Figura 5 – Arena central do olfatômetro de 4 vias. Os números em romano indicam os campos de odores provenientes dos tratamentos, delimitados pela linha pontilhada.....42
- Figura 6 – A – Bomba a vácuo; B – Componentes de cada braço do olfatômetro.....42
- Figura 7 – Massa de ovos da lagarta-do-cartucho, *Spodoptera frugiperda*, na superfície inferior da folha de milho. Em vermelho, parte da postura removida e marcas deixadas pela postura na superfície foliar.....59

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Resposta olfativa do parasitóide <i>Telenomus remus</i> ao tratamento controle nas quatro posições do olfatômetro.....	46
Tabela 2 - Resposta olfativa do parasitóide <i>Telenomus remus</i> aos tratamentos planta sadia de milho e controle.....	47
Tabela 3 - Resposta olfativa do parasitóide <i>Telenomus remus</i> a voláteis de plantas de milho sadias, e induzidas com e sem postura de <i>Spodoptera frugiperda</i> , no intervalo de 0-12 horas, e controle.....	48
Tabela 4 - Resposta olfativa do parasitóide <i>Telenomus remus</i> a voláteis de plantas de milho sadias, e induzidas com posturas, e somente posturas de <i>Spodoptera frugiperda</i> , no intervalo de 0-12 horas, e controle.....	48
Tabela 5 - Resposta olfativa do parasitóide <i>Telenomus remus</i> a voláteis de plantas de milho sadias, e induzidas com posturas de <i>Spodoptera frugiperda</i> , no intervalo de 0-12 horas.....	49
Tabela 6 - Resposta olfativa do parasitóide <i>Telenomus remus</i> a voláteis de plantas de milho sadias, e induzidas com e sem postura de <i>Spodoptera frugiperda</i> , no intervalo de 12-24 horas, e controle	50
Tabela 7 - Resposta olfativa do parasitóide <i>Telenomus remus</i> a voláteis de plantas de milho sadias, e induzidas com posturas, e somente posturas de <i>Spodoptera frugiperda</i> , no intervalo de 12-24 horas, e controle.....	50
Tabela 8 - Resposta olfativa do parasitóide <i>Telenomus remus</i> a voláteis de plantas de milho sadias, e induzidas com posturas de <i>Spodoptera frugiperda</i> , no intervalo de 12-24 horas.....	51

Tabela 9 - Resposta olfativa do parasitóide <i>Telenomus remus</i> a voláteis de plantas de milho saudas associadas e induzidas com posturas de <i>Spodoptera frugiperda</i> , no intervalo de 12-24 horas.....	51
Tabela 10 - Resposta olfativa do parasitóide <i>Telenomus remus</i> a voláteis de plantas de milho saudas, e induzidas com e sem postura de <i>Spodoptera frugiperda</i> , no intervalo de 24-36 horas, e controle	52
Tabela 11 - Resposta olfativa do parasitóide <i>Telenomus remus</i> a voláteis de plantas de milho saudas, e induzidas com posturas, e somente posturas de <i>Spodoptera frugiperda</i> , no intervalo de 24-36 horas, e controle.....	52
Tabela 12 - Resposta olfativa do parasitóide <i>Telenomus remus</i> a voláteis de plantas de milho saudas, e induzidas com posturas de <i>Spodoptera frugiperda</i> , no intervalo de 24-36 horas.....	53
Tabela 13 - Resposta olfativa do parasitóide <i>Telenomus remus</i> a voláteis de plantas de milho saudas associadas e induzidas com posturas de <i>Spodoptera frugiperda</i> , no intervalo de 24-36 horas.....	53
Tabela 14 - Resposta olfativa do parasitóide <i>Telenomus remus</i> a voláteis de plantas de milho saudas, e atacadas por lagartas de <i>Spodoptera frugiperda</i> , removidas ou não, e controle, no tempo de 36-48 horas, após a oviposição do herbívoro.....	54
Tabela 15 - Resposta olfativa do parasitóide <i>Telenomus remus</i> a voláteis de plantas de milho saudas, e atacadas por lagartas, somente lagartas de <i>Spodoptera frugiperda</i> , e controle, no tempo de 36-48 horas, após a oviposição do herbívoro.....	54

LISTA DE ABREVIATURAS E SÍMBOLOS

PS – Planta Sadia
PP – Planta com Postura
PPR – Planta com Postura Removida
SP – Somente Postura
PS+P – Planta Sadia + Postura
PHL – Planta+Herbivoria+Lagarta
PH – Planta+Herbivoria
LAG – Lagarta

1 INTRODUÇÃO

As plantas apresentam uma vasta diversidade de mecanismos de defesas contra a alimentação e oviposição de insetos herbívoros. Esses mecanismos podem ser classificados como defesas diretas e indiretas (KARBAN; BALDWIN, 1997; HILKER; MEINERS, 2002). As defesas diretas são de origem constitutiva nas plantas e podem afetar a biologia e a seleção hospedeira do inseto, a partir da redução do acesso aos nutrientes, produção de componentes tóxicos e/ou deterrentes da alimentação ou oviposição (DUFFEY; STOUT, 1996; BALDWIN; PRESTON, 1999; DOSS et al., 2000). Já, as defesas indiretas são reações sistêmicas na planta, derivadas de processos bioquímicos complexos, após o ataque de um artrópode herbívoro, que resulta na emissão de voláteis atraentes a parasitóides e predadores (DICKE et al., 1990; TAKABAYASHI; DICKE; POSTHUMUS, 1991; TURLINGS; TUMLINSON; LEWIS, 1990; TURLINGS; TUMLINSON, 1991; MEINERS; HILKER, 2000).

O sistema tritrófico entre plantas, herbívoros e inimigos naturais vem sendo intensamente estudado nos últimos anos. Entretanto, apenas recentemente, foi demonstrado que a oviposição dos herbívoros também induz a produção e emissão de voláteis nas plantas, capazes de atrair seletivamente parasitóides de ovos.

Acredita-se que a capacidade de emissão de voláteis pelas plantas na atração de parasitóides de ovos seja uma adaptação evolutiva mais vantajosa do que a observada para os parasitóides larvais, visto que esses últimos necessitam de sinais químicos induzidos pelo ataque do herbívoro, ao passo que os primeiros são atraídos antes da eclosão das larvas (HILKER; MEINERS, 2002; MUMM et al., 2005).

O processo de produção de voláteis induzidos pela herbivoria é desencadeado por substâncias elicitoras presentes no regurgito dos herbívoros (PARÉ; TUMLINSON, 1997). Alguns compostos elicitores já foram identificados, entre eles a β -glucosidase e a volicitina, isolados, respectivamente, das secreções orais das lagartas *Pieris brassicae* (L.) (MATTIACCI; DICKE; POSTHUMUS, 1995) e de *Spodoptera exigua* (Hübner) (ALBORN et al., 1997, 2000). Além desses, outras substâncias, como conjugados de ácidos graxos e aminoácidos, também foram encontrados no regurgito da lagarta

Manduca sexta (L.) (Lepidoptera: Sphingidae) em plantas de tabaco, *Nicotiana attenuata* Torr. (HALITSCHKE et al., 2001).

Até o momento, não são conhecidas substâncias elicitoras presentes na postura dos herbívoros responsáveis pela indução de voláteis atraentes aos parasitóides de ovos. Contudo, alguns trabalhos sugerem que essas substâncias poderiam estar presentes na secreção do oviduto que recobre os ovos (MEINERS; HILKER, 2000, HILKER et al., 2002).

Aparentemente, o mecanismo de indução de voláteis nas plantas após a oviposição parece ser semelhante ao desencadeado pela ação da herbivoria (HILKER; MEINERS, 2002). O ácido jasmônico, por exemplo, principal sinal molecular da planta que regula o processo de liberação de voláteis induzidos pela herbivoria, após aplicado sobre as folhas, provoca também a emissão de voláteis atraentes aos parasitóides de ovos (HILKER et al., 2002).

A composição dos voláteis liberados pela planta pode variar qualitativamente e/ou quantitativamente conforme a espécie de herbívoro (DE MORAES et al., 1998) e do seu estágio de desenvolvimento (TAKABAYASHI et al., 1995; GOUINGUENÉ; ALBORN; TURLINGS, 2003). Até mesmo diferentes variedades (TAKABAYASHI; DICKE; POSTHUMUS, 1991; LOUGHRIN et al., 1994), e tecidos da planta (ROMEIS; SHANOWER; ZABITZ, 1997) podem emitir uma composição química de voláteis diferente.

Até o momento, foi demonstrada apenas diferenças quantitativas na mistura de voláteis induzida pela alimentação e oviposição do herbívoro (MUMM et al., 2003).

Os voláteis provenientes de um potencial hospedeiro (caiomônios) para a atração de um parasitóide de ovos já foram extensivamente estudados (VET; WACKERS; DICKE, 1991). Eles podem ser derivados dos *pellets* fecais (BOO; YANG, 2000), escamas das asas (FATOUROS et al., 2005), postura (STRAND; VINSON, 1982), feromônios de agregação (BRUNI et al., 2000), sexual (HILKER et al., 2000) e de alarme (PIRES et al., 2001). Contudo, a atração de parasitóides de ovos por voláteis de plantas ainda permanece pouco explorada (HILKER; MEINERS, 2006).

Muitos estudos atribuem aos caiomônios os principais sinais químicos na atração de *Telenomus remus* Nixon (Hymenoptera: Scelionidae) pelo seu hospedeiro

(NORLUND; LEWIS; GUELDNER, 1983, 1987; GAZIT; LEWIS; TUMLINSON, 1996). Contudo, até o momento, nenhum trabalho envolvendo a relação tritrófica entre esse parasitóide de ovos e as plantas hospedeiras de *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae) (J.E. Smith), foi realizado.

A lagarta-do-cartucho, *S. frugiperda*, uma das mais sérias pragas da cultura de milho no mundo, é controlada principalmente por meio de produtos químicos (CRUZ, 1995). A aplicação irracional e indiscriminada dos inseticidas causa o surgimento de populações resistentes da praga, prejuízos ao meio ambiente e a saúde de outros animais, incluindo o homem.

O parasitóide *T. remus* é empregado com sucesso em diversos países para o controle da lagarta-do-cartucho na cultura de milho. O entendimento da relação tritrófica envolvendo esse parasitóide, o milho e *S. frugiperda* pode trazer benefícios no controle dessa praga.

Atualmente, são conhecidos poucos sistemas tritróficos onde ocorre a indução de voláteis pela oviposição do herbívoro, especialmente, em plantas de importância agrícola. A manipulação de características das plantas visando aumentar a produção de voláteis atraentes aos inimigos naturais é uma técnica promissora para uma maior eficiência do controle biológico (TURLINGS; TON, 2006). Portanto, o estudo de voláteis de plantas atraentes aos parasitóides de ovos é de extrema importância, visto que o controle biológico proporcionado por esses parasitóides é mais vantajoso em relação ao uso de parasitóides larvais pelo fato de reduzir a população antes da ocorrência do dano.

Dessa maneira, esse trabalho visou estudar a resposta olfativa do parasitóide de ovos *Telenomus remus* Nixon aos voláteis de plantas de milho induzidas, ou não, com 0-12, 12-24 e 24-36 horas após a oviposição, e por lagartas de *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith).

2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1 *Spodoptera frugiperda*

2.1.1 Biologia e danos

A lagarta-do-cartucho, *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae), é originária das zonas tropicais e ocorre em toda a América (METCALF; FLINT; METCALF, 1962), mas também pode ser encontrada em zonas temperadas do continente norte-americano durante os períodos de primavera e verão.

Por apresentar um hábito políforo, *S. frugiperda* é considerada praga em diversas culturas, principalmente no milho, onde é comumente encontrada. Constitui uma das mais sérias pragas desta cultura (CRUZ, 1986), podendo destruir suas folhas e cartuchos, comprometendo a produção de grãos (PENCOE; MARTIN 1981). Estima-se que as perdas por infestações de *S. frugiperda* no Brasil sejam da ordem de 400 milhões de dólares por ano (CRUZ; FIGUEIREDO; MATOSO, 1999), podendo atingir perdas de até 50% do rendimento da cultura (FIGUEIREDO; PENTEADO-DIAS; CRUZ, 2005).

Carvalho (1987) destaca que o intenso dano nas folhas do milho ocasionado pela lagarta-do-cartucho, além de influenciar negativamente na produtividade da cultura, impede o desenvolvimento adequado das plantas e, conseqüentemente, prejudica a formação de espigas e reduz o peso das mesmas.

No Brasil, foi observado que os danos causados por *S. frugiperda* à cultura de milho não se deve apenas a herbivoria, mas também ao hábito de perfurar a base da planta e infestar e danificar a espiga (PARRA; ZUCCHI; LOPES, 1995; GASSEN, 1996)

O milho é o substrato alimentar preferido por *S. frugiperda* e também o mais apropriado para o seu desenvolvimento, promovendo um rápido ganho de peso, período de desenvolvimento mais curto e baixa mortalidade de larvas e pupas (CHANG et al., 1986). Por essa razão, muitos estudos são conduzidos com o objetivo de selecionar variedades de milho resistentes que constituam um alimento menos adequado ao desenvolvimento da lagarta-do-cartucho (DOS SANTOS et al., 2004).

Busato et al. (2002) sugeriram a existência de duas raças de *S. frugiperda*, uma denominada a “raça do milho” e a outra “raça do arroz”, sendo morfologicamente idênticas, porém fisiologicamente diferentes. A primeira apresenta melhores índices nutricionais quando alimentada com o milho, e a segunda com o arroz. Porém, tal possibilidade foi apenas detectada no Estado do Rio Grande do Sul (RS), Brasil.

A duração do ciclo da lagarta-do-cartucho é de 31 e 30 dias, para machos e fêmeas, respectivamente, alimentados em folhas de milho, na temperatura de 25°C e UR de 70%. A eclosão ocorre em três dias e as lagartas passam a se alimentar das folhas mais novas do milho, destruindo-as completamente. A fase larval apresenta entre 6 a 7 ínstar e se estende, por aproximadamente, 15 dias. Ao final do desenvolvimento larval, a lagarta penetra no solo, onde passa para o estágio de pupa, que dura 12 e 10 dias, para machos e fêmeas, respectivamente. As posturas apresentam, em média, 206 ovos e viabilidade de 51% (LUCCHINI, 1977).

As lagartas alimentam-se das folhas, reduzindo a área foliar e afetando a capacidade fotossintética, conseqüentemente. Em plantas de milho, os danos decorrem do ataque às folhas novas, que são raspadas pelas lagartas nos estádios iniciais. A partir do 3º instar, a lagarta penetra no cartucho destruindo mais folhas (SARMENTO et al., 2002) e pode também atacar as espigas (GRÜTZMACHER; MARTINS; CUNHA, 2000). Geralmente, apenas uma lagarta é encontrada no cartucho de cada planta de milho devido ao hábito de canibalismo, comportamento típico da espécie (ESCALDANTE, 1974).

2.1.2 Oviposição

Fêmeas de *S. frugiperda*, assim como todos os noctuídeos, realizam posturas à noite. Os ovos são postos em massas, sem nenhuma ordenação e com número variável de camadas (THOMSON; ALL, 1982). A cor dos ovos varia do cinza claro ao esverdeado (LEIDERMAN; SAUER, 1953), ou do verde claro para o marrom claro, escurecendo gradualmente (VELEZ; SIFUENTES, 1967).

O período de oviposição de *S. frugiperda* é muito variável (PASHLEY; HAMMOND; HARDY, 1992; FERNANDES, 2003) e tal fato pode não estar relacionado

ao genótipo do milho utilizado para a alimentação, mas a uma característica própria da espécie (DOS SANTOS et al., 2004).

A maior parte das massas de ovos de *S. frugiperda* é depositada na primeira metade do período de oviposição, sendo que após 2 a 3 dias da emergência, ocorre o número máximo de posturas por dia (SIMMONS; LYNCH, 1990). As posturas inférteis de *S. frugiperda* costuma ocorrer nos últimos dias de vida (DOS SANTOS et al., 2004).

A lagarta-do-cartucho, normalmente, apresenta uma alta taxa de fecundidade (CHING'OMA; PITRE, 1999). Uma fêmea pode chegar a colocar um total de 2.375 ovos (SIMMONS; LYNCH, 1990). Entretanto, o potencial reprodutivo das fêmeas pode ser alterado se a primeira cópula ocorrer com idade superior a 3 dias (ROGERS; MARTI JUNIOR, 1994).

As massas de ovos de *S. frugiperda* podem ser feitas em diferentes locais das folhas, tanto na face inferior, como na superior da folha (HYNES, 1942; FONSECA, 1943). Thomson e All (1982) observaram posturas de *S. frugiperda* em todas as partes da planta do milho, no entanto, elas se concentraram na face inferior da folha e na região próxima da folha com o talo.

Dentre as várias espécies de plantas utilizadas como substrato para a oviposição de *S. frugiperda*, a fêmea tem preferência pelo milho e outras espécies da Família Poaceae. Além de apresentar um maior número de massas de ovos de *S. frugiperda* nessas plantas preferidas, o número de ovos por massa também tende a ser mais elevado (PITRE; MULROONEY; HOGG, 1983).

As primeiras infestações de *S. frugiperda*, no milho, podem ocorrer nos estádios iniciais da cultura, logo após a emergência da plântula (GUTIÉRREZ-MARTINEZ et al. 1989). Entretanto, as fêmeas apresentam preferência por plantas de milho mais velhas e mais altas (PITRE; MULROONEY; HOGG, 1983).

De acordo com Pitre; Mulrooney e Hogg (1983) e Beserra (2000) a distribuição e quantidade de posturas de *S. frugiperda*, em relação à região da planta, estado fenológico, qualidade nutricional e espécie do hospedeiro, têm implicações na sobrevivência da prole, uma vez que o ciclo biológico deste inseto pode ser alterado em função destes parâmetros.

2.2 *Telenomus remus*

2.2.1 Biologia

Telenomus remus Nixon (Hymenoptera: Scelionidae) é um parasitóide originário da Nova Guiné (SANKARAN, 1974) e foi introduzido na Índia e em Israel para controlar *Spodoptera littoralis* (Boisduval) (Lepidoptera: Noctuidae), bem como em vários países tropicais para o controle biológico da lagarta-do-cartucho-do-milho *S. frugiperda* (PICHO, 1987).

Esse parasitóide se desenvolve exclusivamente no interior de ovos de lepidópteros do gênero *Spodoptera* (Lepidoptera: Noctuidae) (SCHWARTZ; GERLING, 1974). Contudo, em laboratório, é possível a reprodução de *T. remus* em ovos de outros noctuídeos (WOJCIK; WHITCOMB; HABECH, 1976; DASS; PARSHAD, 1984).

Os machos emergem cerca de 24 horas antes das fêmeas e as esperam sobre as massas de ovos. Logo após a emergência das fêmeas, ocorre a cópula, que dura em média 5-10 segundos (GERLING; SCHWARTZ, 1974). Depois do término da cópula, a fêmea perde a sua atração para os machos, buscando imediatamente ovos do hospedeiro para parasitar (PICHO, 1987). A oviposição inicia-se após o exame do ovo hospedeiro com as antenas e apenas um ovo é inserido em cada hospedeiro, processo que dura em torno de 30 a 45 segundos (PICHO, 1987). No primeiro dia de vida, a fêmea coloca, em média, 60-70 ovos, e conforme se torna mais velha, esse número diminui drasticamente (SCHWARTZ; GERLING, 1974; HERNÁNDEZ; DÍAZ, 1995).

As fêmeas não marcam quimicamente os ovos parasitados e por isso há elevada taxa de superparasitismo nessa espécie, porém somente um adulto emerge de cada ovo do hospedeiro (GERLING, 1972; GERLING; SCHWARTZ, 1974) Geralmente, ovos de *S. frugiperda* mais novos (idade de 0-24 horas) são preferidos em relação a ovos mais velhos (MORALES et al., 2000). Embora as fêmeas parasitem ovos inférteis da lagarta-do-cartucho, o desenvolvimento da prole só é possível em ovos férteis do hospedeiro (GAUTAM, 1986).

As fêmeas podem ser diferenciadas dos machos pela presença de uma clava de 4 segmentos, além dos fêmures e tíbias serem mais escuros (CAVE, 2000).

O período de ovo a adulto, sob condições de 26,5°C, 70% de umidade relativa e 12 horas de fotofase, é de 10 dias, sendo 11 horas o período de duração de ovo, 84 de larva e 144 de pupa (HERNÁNDEZ; DÍAZ, 1996). A longevidade das fêmeas, em condições de laboratório quando providas de alimento (mel), pode atingir até 21 dias (MORALES et al., 2000), enquanto os machos apresentam longevidade de apenas 1 dia (SCHWARTZ; GERLING, 1974).

Embora *T. remus* seja um parasitóide específico de ovos do gênero *Spodoptera*, quando criados em ovos de outros gêneros de Lepidoptera tornam-se maiores e melhores nutricionalmente, podendo apresentar maior longevidade e fecundidade (GAUTAM, 1986). Em contrapartida, não são capazes de produzir altas taxas de parasitismo como em ovos de *Spodoptera*, que chega a atingir até 97,5%, em condições de campo (FIGUEIREDO; DELLA-LUCIA; CRUZ, 2002).

A longevidade dos adultos de *T. remus* diminui conforme a densidade de ovos do hospedeiro aumenta. É possível que isso seja decorrente do alto gasto energético das fêmeas quando é disponível um grande número de ovos por fêmea (MORALES et al., 2000).

Além disso, a idade da fêmea de *T. remus* interfere na razão sexual da prole, sendo que as mais velhas produzem uma proporção de fêmeas menor que as mais novas (SCHWARTZ; GERLING, 1974; HERNÁNDEZ; DÍAZ, 1995).

2.2.2 Parasitismo de ovos de *S. frugiperda* por *T. remus*

O parasitóide de ovos *T. remus* é criado em laboratório e liberado em muitos países para o controle de pragas do gênero *Spodoptera* em diversas culturas (BIN; JOHNSON, 1982), sendo bem sucedido em diversos deles (PATEL; YADAV; SARAMMA, 1979; JOSHI; SITARAMAIAH; RAMAPRASAD, 1982; ANSARI; PAWAR; KUMAR, 1992; CAVE, 2000).

Sua alta taxa de reprodução e facilidade de criação tornam promissor o uso de *T. remus* como um agente de controle biológico de *Spodoptera* (GERLING, 1972; CAVE; ACOSTA, 1999).

O uso de *T. remus* tem conferido altos percentuais de parasitismo no campo, superiores a outros agentes de controle biológico usualmente empregados, como os do gênero *Trichogramma* (BIN; JOHNSON, 1982; HAMADA, 1992), pois são capazes de parasitar as camadas mais internas das massas de ovos de *S. frugiperda* (GERLING; SCHWARTZ, 1974; CRUZ; FIGUEIREDO, 1994; FIGUEIREDO et al., 2002) e apresentam uma maior capacidade de dispersão e busca do hospedeiro no ambiente (FIGUEIREDO, 1998; CRUZ, 1995).

Mesmo em massas de ovos de *S. frugiperda* de apenas uma camada, o parasitismo proporcionado por *Trichogramma atopovirilia* Oatman & Platner (Hymenoptera: Trichogrammatidae) é de 60%, muito inferior às taxas de parasitismo de *T. remus* (BESERRA; PARRA, 2005). Quando as posturas possuem mais de uma camada, o parasitismo por *T. atopovirilia* é significativamente reduzido. Essa diferença entre as duas espécies de parasitóides de ovos deve-se provavelmente ao comportamento mais agressivo de *T. remus* e também ao seu maior tamanho e robustez em relação às espécies de *Trichogramma*, permitindo-o penetrar em todas as camadas de ovos (CAVE; ACOSTA, 1999).

Figueiredo, Cruz e Della-Lucia (1999) recomendam o emprego de *T. remus* isoladamente em culturas de milho no Brasil para o controle da lagarta-do-cartucho, pois a liberação do parasitóide em campo em associação com o método químico ou com o vírus da poliedrose nuclear de *S. frugiperda* (VPNSf), não produz uma maior eficiência no controle da praga. Há outros estudos que relatam a seletividade de *T. remus* a alguns grupos de inseticidas, mostrando ser um parasitóide compatível com outras técnicas empregadas no Manejo Integrado de Pragas (MIP) (JOSHI; RAMAPRASAD; SITARAMAIAH, 1982; MANI; KRISHNAMOORTHY 1986; CRUZ; SILVA; FIGUEIREDO, 2000).

Na Venezuela, *T. remus* é utilizado para o controle da lagarta-do-cartucho nas culturas de milho, sorgo e arroz. A liberação do parasitóide no campo é feita em etapas, a cada 5 a 7 dias até completar um total de 6.000 a 8.000 indivíduos por hectare, dependendo da infestação da praga (SERVICIO BIOLOGICO, 2002). Após cinco anos de liberações do parasitóide, a população de *T. remus* se estabeleceu nos cultivos de

milho e nenhum outro método de controle foi necessário na região para o controle de *S. frugiperda* (NARVÁEZ; ZOCCO, 1996).

Hernández; Ferrer e Linares verificaram que além do eficiente controle produzido por *T. remus* em culturas de milho da Venezuela, que pode chegar a 100%, o raio de ação do parasitismo foi de até 2.400 m (HERNÁNDEZ; FERRER; LINARES, 1989).

No Brasil, a liberação de *T. remus* em campo promove altas taxas de parasitismo, chegando a atingir 85%, porém em densidades do parasitóide muito maiores do que as utilizadas na Venezuela (FIGUEIREDO; DELLA-LUCIA; CRUZ 2002).

Na Flórida, EUA, a introdução do parasitóide não foi bem sucedida e não proporcionou o controle da população de *S. frugiperda*. Provavelmente, isso ocorreu devido ao clima da região, pouco propício ao estabelecimento de *T. remus* (WADDILL; WHITCOMB, 1982).

A tecnologia para produção massal de *T. remus* em laboratório é bem desenvolvida e estima-se que a produção de 1.000 indivíduos é de aproximadamente US\$2,20 (LINARES, 1998). Grande parte desse custo deve-se a produção do hospedeiro natural, visto que as técnicas para a criação de *Spodoptera* requerem muita mão-de-obra e elevados gastos com ingredientes da dieta artificial em relação às demais espécies de Noctuidae (PARRA, 2001).

T. remus apresenta um grande potencial para o controle da lagarta-do-cartucho em diversas culturas, em particular, no milho, na América do Sul e Central e maiores investimentos devem ser realizados na implementação de programas de controle biológico, seguindo como modelo o programa bem-sucedido da Venezuela (VAN LENTEREN; BUENO, 2003)

2.3 Defesas induzidas das plantas contra a oviposição

2.3.1 Defesa diretas

As respostas diretas da planta induzidas pela oviposição do herbívoro podem ser direcionadas aos próprios ovos e larvas recém-eclodidas, atrasando o desenvolvimento dos primeiros e impedindo o acesso dos últimos a planta, ou às fêmeas grávidas, por

meio da produção de aleloquímicos deterrentes da oviposição (HILKER; MEINERS, 2002).

A postura de insetos em algumas espécies vegetais induz a formação de neoplasmas, que são estruturas derivadas de uma intensa divisão mitótica em um restrito local da planta. O crescimento de um neoplasma no local da oviposição pode provocar o destacamento da postura do tecido da planta previamente à eclosão (DOSS et al., 1995; BERDNIKOV et al., 1992). Se não ocorrer a liberação da postura do tecido da planta, as larvas recém-eclodidas irão se deslocar a procura por tecido vegetal sadio e, portanto, estarão mais suscetíveis ao ataque dos inimigos naturais.

Doss et al. (2000) isolaram compostos da postura de bruquídeos que são responsáveis pela indução do desenvolvimento de neoplasmas em *Pisum sativum* L., porém a aplicação dessas substâncias em tecidos da planta onde normalmente não ocorre a oviposição pelo inseto, como folhas e caule, não induzem a formação de neoplasmas, somente em galhos.

Além disso, a oviposição do inseto na planta também pode induzir uma resposta hipersensitiva que consiste na rápida formação de tecido necrosado ao redor da postura, levando a dissecação dos ovos ou ao destacamento deles nas folhas (SHAPIRO; DE VAY, 1987). A queda da postura no solo pode dificultar o encontro da planta-hospedeira pelas larvas, além de provocar maior taxa de mortalidade larval. É provável que a substância elicitadora do desencadeamento da resposta hipersensitiva encontra-se no cemento dos ovos (BALBYSHEV; LORENZEN, 1997).

2.3.2 Defesas indiretas

Os voláteis induzidos pela oviposição dos herbívoros constituem um mecanismo de defesa indireta das plantas, evitando previamente o dano que poderia ser causado pelo ataque das larvas. Para tanto, os parasitóides de ovos devem ser capazes de identificar um ou mais compostos da mistura de voláteis emitida pela planta induzida pela oviposição como um sinal da presença de ovos do hospedeiro.

Meiners e Hilker (1997) demonstraram pela primeira vez a emissão de voláteis em *Ulmus minor* (Miller) induzida pela oviposição do besouro *Xanthogaleruca luteola*

Muller (Coleoptera: Chrysomelidae) e a conseqüente atração do parasitóide de ovos *Oomyzus gallerucae* (Fonscolombe) (Hymenoptera: Eulophidae).

Em um outro estudo, Meiners e Hilker (2000), sugeriram que a substância elicitora da indução em *U. minor* está presente na secreção do oviduto incorporada aos ovos *X. luteola*. Entretanto, a indução sistêmica apenas ocorre quando o tecido da planta é lesionado no local do contato com a secreção do oviduto. Dessa forma, os autores consideram essencial o comportamento da fêmea grávida *X. luteola* de raspar a folha com o aparelho bucal no local onde os ovos serão colocados para que a indução ocorra.

Além disso, a substância elicitora da indução de voláteis em *U. minor* é específica, ou seja, apenas a oviposição de *X. luteola* provoca a emissão de voláteis atraentes ao parasitóide *O. gallerucae* (MEINERS; WESTERHAUS; HILKER, 2000).

O segundo sistema tritrófico conhecido é a liberação de voláteis por *Pinus silvestris* (L.) induzida pela oviposição de *Diprion pini* (L.) (Hymenoptera: Diprionidae) atraindo o parasitóide de ovos *Chrysonotomyia ruforum* (Krausse) (Hymenoptera: Eulophidae) (HILKER et al., 2002). A fêmea faz uma abertura no tecido da planta com o ovipositor e coloca os ovos dentro da folha. Os autores constataram que somente a lesão na folha não provoca a emissão de voláteis. Porém, quando as folhas foram danificadas mecanicamente e tratadas com a secreção do oviduto de *D. pini*, os parasitóides foram atraídos pelos voláteis emitidos, indicando que a substância elicitora deva estar presente na secreção do oviduto. O mesmo estudo também demonstrou a indução sistêmica de voláteis pela gimnosperma.

Um estudo posterior mostrou que a alimentação das larvas de *D. pini* não provoca a indução de voláteis em *P. silvestris* atraentes ao parasitóide de ovos *C. ruforum* (MUMM et al., 2005).

O parasitóide *C. ruforum* sem experiência prévia não é capaz de identificar os voláteis da gimnosperma induzidos pela oviposição. Eles somente é atraído pelos voláteis quando foram previamente expostos às plantas com ovos do hospedeiro por um período de 24 horas, demonstrando a ausência de um comportamento inato na identificação dos voláteis da planta hospedeira (MUMM et al., 2005). A capacidade de aprendizado é bem conhecida em parasitóides generalistas, mas outros trabalhos

mostram que parasitóides especialistas, assim como *C. ruforum*, também não apresentam um comportamento inato de busca do hospedeiro por meio da identificação dos voláteis induzidos pelo ataque. A resposta aos voláteis é resultado da memorização do odor emitido pela planta e a sua associação com a presença do hospedeiro (STEIDLE; LOON, 2002).

O dano pela oviposição de *D. pini* em *P. sylvestris* provoca apenas um aumento do sesquiterpeno β -farneseno na composição dos voláteis, sendo que os demais compostos da mistura são qualitativamente e quantitativamente semelhantes ao de plantas danificadas mecanicamente (MUMM et al., 2003). Esse volátil é responsável pela resposta atrativa do parasitóide de ovos *C. ruforum* por plantas de *P. sylvestris* induzidas com ovos de *D. pini*. No entanto, quando essa molécula é detectada isoladamente, o parasitóide não é atraído. A resposta comportamental do parasitóide somente é expressa quando o β -farneseno é apresentado com a mistura de voláteis da planta. Isto é, o estímulo atrativo para o parasitóide não depende apenas do componente ativo, mas também do contexto em que ele é detectado (MUMM; HILKER, 2005)

O terceiro e mais recente estudo refere-se à produção de voláteis em plantas de *Phaseolus vulgaris* L. e *Vicia faba* L. induzidos pela oviposição do percevejo verde *Nezara viridula* (L.) (Heteroptera: Pentatomidae) atraentes ao parasitóide de ovos *Trissolcus basalus* (Wollaston) (Hymenoptera: Scelionidae) (COLAZZA et al., 2004). Nesse caso, a produção de voláteis não é espécie-específica, pois os autores verificaram a produção de voláteis induzidos pela oviposição atraentes ao parasitóide em duas espécies vegetais. Provavelmente, isso se deve ao hábito polífago do percevejo verde e, portanto, a necessidade do parasitóide ser capaz de reconhecer misturas de voláteis provenientes de diferentes plantas.

Ao contrário dos outros dois sistemas tritróficos, as fêmeas de *N. viridula* não causam lesão no tecido foliar decorrente da oviposição. As posturas são aderidas à superfície foliar com a secreção do oviduto, que em contato com o ar, sofre oxidação rapidamente e torna-se mais escura e menos fluida (BIN et al., 1993).

O mesmo estudo também mostra que os voláteis induzidos pela herbivoria não são atraentes aos parasitóides de ovos, porém, em associação à indução pela oviposição, age sinergicamente na atração de *T. basalis*.

O mecanismo de indução de voláteis pela oviposição ainda não foi bem esclarecido. Porém, alguns trabalhos sugerem que as substâncias elicitoras devam estar presentes na secreção do oviduto.

Tooker e De Moraes (2005) encontraram concentrações relativamente altas de ácido jasmônico em ovos de diversas espécies de lepidópteros. Esse fitohormônio é uma importante molécula no desencadeamento da resposta de defesa induzida da planta ao ataque por patógenos e herbívoros por ativar genes que iniciam a indução sistêmica e a liberação de voláteis. Nesse sentido, a presença de ácido jasmônico nos ovos pode ser um indicativo de que essa molécula seja responsável pela indução da emissão de voláteis pela oviposição, pelo menos de lepidópteros. Resta ainda estudar se ovos de insetos pertencentes a outras ordens, como os herbívoros envolvidos nos três sistemas tritróficos já descritos, apresentam ácido jasmônico na sua composição.

Muitos dos voláteis induzidos pela oviposição são derivados das reações do ácido jasmônico, no entanto, há indicativos de que outros mediadores devem estar envolvidos no mecanismo de indução (MEINERS; HILKER, 2000; WEGENER et al., 2001).

2.4 Odores utilizados pelos parasitóides de ovos

Os parasitóides utilizam numerosas pistas químicas e físicas na localização e seleção do hospedeiro. A atividade de busca pelo hospedeiro envolve uma série de etapas: localização do habitat, aceitação do microhabitat, localização do hospedeiro no habitat e reconhecimento do hospedeiro (VINSON, 1976).

Para a realização de tais atividades, os parasitóides são guiados por sinais provindos do próprio hospedeiro, mas também das plantas, pelas quais os hospedeiros se alimentam, ou ainda de outras partes do habitat.

Os voláteis emitidos pelas plantas podem ser importantes principalmente para a localização do microhabitat do hospedeiro, ou seja, constituem pistas químicas que

podem ser detectadas a longas distâncias pelos parasitóides. No entanto, os voláteis de plantas são considerados odores menos confiáveis na localização do hospedeiro, em relação aos oriundos do próprio hospedeiro, ou de seus subprodutos (VET; DICKE, 1992).

Embora não sejam detectáveis a longa distância, os cairomônios são pistas químicas mais confiáveis e essenciais na localização e identificação do hospedeiro pelo parasitóide (VET; DICKE, 1992; CONTI et al., 2004). Por exemplo, a presença de escamas das asas nas plantas e nas posturas atuam como arrestantes (LEWIS; JONES; SPARKS, 1972; BOO; YANG, 2000; REDDY; HOLOPAINEN; GUERRERO, 2002), mantendo o parasitóide de ovos de lepidópteros naquele local (PARKER; LAWSON; PINNELL, 1971). Esses voláteis são detectados à curta distância e/ou contato e são importantes na localização e no reconhecimento do ovo (SHU; JONES, 1989).

Alguns compostos das escamas de lepidópteros responsáveis pela atração dos parasitóides de ovos já foram isolados (SHU; SWEDENBORG; JONES, 1990), entre eles o tricosano (JONES et al., 1971).

Diversos estudos relatam que os compostos presentes nas escamas atuam, principalmente, como arrestantes, provocando a intensificação do comportamento de busca pelo hospedeiro (SCHMIDT; CARTER, 1992; DeLURY et al., 1999; COLAZZA; ROSSI, 2001) e, conseqüentemente, aumentando o parasitismo (LEWIS; JONES; SPARKS, 1972; BOO; YANG, 2000).

Entretanto, Salerno et al. (2006) preconizaram que, embora constituam importantes cairomônios, somente a presença de escamas na planta não é suficiente para a localização dos ovos de *Sesamia nonagrioides* (Lefebvre) (Lepidoptera, Noctuidae) por *Telenomus busseolae* Gahan (Hymenoptera: Scelionidae). Portanto, além das escamas, são necessárias pistas de outras naturezas para que o parasitóide localize com sucesso o hospedeiro.

Os voláteis provenientes das posturas podem exercer efeito arrestante em parasitóides de ovos (GARDNER; LENTEREN, 1986; GAZIT; LEWIS; TUMLINSON, 1996) ou podem atuar no reconhecimento dos ovos.

Os cairomônios responsáveis pelo reconhecimento dos ovos são proteínas de alto peso molecular da secreção da glândula acessória do hospedeiro (STRAND; VINSON, 1982, 1983; NORLUND et al. 1987), enquanto que os arrestantes estão na superfície externa dos ovos e podem ser extraídos com o solvente hexano (GAZIT; LEWIS; TUMLINSON, 1996), indicando que essas substâncias devem ser de naturezas diferentes.

Os parasitóides de ovos podem também utilizar odores provenientes das secreções das glândulas acessórias incorporadas aos ovos de seus hospedeiros (HOFSTETTER; RAFFA, 1998). Esse cairomônio é muito importante no reconhecimento do hospedeiro de *T. remus* e *Trichogramma pretiosum* (Riley, 1879) (Hymenoptera: Trichogrammatidae) (NORLUND et al., 1987). Entretanto, isto não significa, que essas secreções sejam as únicas responsáveis pelo reconhecimento do hospedeiro, mas o tamanho (STRAND; VINSON 1983), cor (LOBDELL; YONG; HOFFMANN, 2005), forma (BORGES et al., 1999), e outros cairomônios também auxiliam na identificação (DE JONG; PAK, 1984; HOFSTETTER; RAFFA, 1998).

A secreção adesiva dos ovos também pode ser uma pista química importante no reconhecimento do hospedeiro, como foi observado em *Trissolcus basalus* (Woll.) (Hymenoptera: Scelionidae), parasitóide do percevejo-verde *Nezara viridula* (L.) (Heteroptera: Pentatomidae) (BIN et al., 1993).

Um outro estudo também mostrou que um cairomônio pouco volátil, identificado como 2,6,10-trimetiltridecanoate, proveniente da secreção adesiva, é responsável pelo reconhecimento de ovos de *Euschistus heros* (F.) (Heteroptera: Pentatomidae) pelo parasitóide *Telenomus podisi* (Ash.) (Hymenoptera: Scelionidae) (BORGES et al., 1999).

A secreção folicular dos ovos também exerce um importante papel no reconhecimento do hospedeiro. São odores de baixa volatilidade e são identificados pelo parasitóide através do contato (CONTI et al., 2003).

Meiners e Hilker (1997) sugerem que tanto os sinomônios quanto os cairomônios assumem importante papel na localização do habitat por parasitóides de ovos. Enquanto que a aceitação do habitat e reconhecimento do hospedeiro depende

exclusivamente de cairomônios, e o encontro do hospedeiro no microhabitat deve ser por acaso.

Os odores derivados do hospedeiro são geralmente mais difíceis de serem detectados no ambiente devido a sua baixa volatilidade, além da pressão seletiva causada pelos parasitóides ter exercido influência na diminuição da sua detecção e, portanto, diminuindo o ataque (McGREGOR; HENDERSON, 1998).

Os feromônios dos insetos hospedeiros são os mais voláteis e mais facilmente detectados pelos parasitóides. Diversos estudos demonstram que os parasitóides de ovos utilizam largamente os feromônios sexuais como uma evidência indireta da presença de ovos (LEWIS et al., 1982; KAISER et al., 1989; NOLDUS; POTTING; BARENDREGT, 1991; NOLDUS, LENTEREN; LEWIS, 1991; HILKER et al., 2000; REDDY; HOLOPAINEN; GUERRERO, 2002) e constitui uma estratégia para localizar ovos novos, mais propícios ao desenvolvimento da prole (VINSON, 1998).

As fêmeas de *T. remus* respondem a dois componentes do feromônio sexual de *S. frugiperda*, o (Z)-9-tetradeceno-1-ol acetato e (Z)-9-dodeceno-1-ol acetato. A presença dessas substâncias nos ovos provoca aumento das taxas de parasitismo (NORLUND; LEWIS; GUELDNER, 1983).

Colazza; Rossi e Clemente (1997) mostraram que o efeito atrativo do feromônio sexual do hospedeiro *S. nonagrioides* para *T. busseolae* é exercido por três dos quatro compostos da mistura. Entretanto, outros trabalhos sugerem que um dos componentes do feromônio sexual do hospedeiro é responsável pela atratividade do parasitóide de ovos (HILKER et al., 2000).

Um estudo mais recente mostrou que o parasitóide *T. busseolae* é capaz de reconhecer o seu hospedeiro, *S. nonagrioides*, pela composição do feromônio sexual. Alguns componentes do feromônio sexual de outras espécies de noctuídeos não-hospedeiros podem ser repelentes aos parasitóides (PERI et al., 2006b).

Silva et al. (2006) mostraram que *Telenomus podisi* (Ashmead) (Hymenoptera: Scelionidae) é atraído principalmente por um componente do feromônio sexual emitido pelo macho de *Euschistus heros* (F.) (Heteroptera: Pentatomidae), o metil 2,6,10-trimetiltridecanoato, enquanto que os voláteis das massas de ovos foram pouco atrativos aos parasitóides. Sendo assim, a aproximação de *T. podisi* do macho poderá

guiá-lo para o habitat do hospedeiro, onde poderá encontrar ovos ou detectar odores de baixa volatilidade derivados dos ovos.

Da mesma forma, os parasitóides de ovos podem também utilizar os feromônios de agregação de seus hospedeiros (BRUNI et al., 2000). Fêmeas de *Telenomus calvus* Johnson (Hymenoptera: Scelionidae) utilizam o feromônio de agregação de seu hospedeiro *Podisus maculiventris* (Say) (Hemiptera: Pentatomidae) para localizar os indivíduos adultos (ALDRICH; KOCHANSKY; ABRAMS, 1984). Após o acasalamento do hospedeiro, *T. calvus* torna-se parasitóide forético e reconhece as fêmeas hospedeiras por voláteis específicos produzidos, possivelmente, por glândulas embaixo das asas. Assim que a fêmea de *P. maculiventris* faz a postura, o parasitóide é atraído pelos caimônios presentes nos ovos recém colocados (ALDRICH et al., 1984).

O parasitóide de ovos *T. basalis* utiliza compostos da glândula defensiva do seu hospedeiro *N. viridula* (MATTIACCI et al., 1993) e substâncias deixadas na superfície durante o deslocamento do inseto (BORGES; COLAZZA, 2003) na localização do hospedeiro. O parasitóide é ainda capaz de distinguir rastros deixados na superfície pelos percevejos fêmeas e machos, sendo que os primeiros são mais atrativos (PERI et al., 2006a).

A utilização de odores derivados das plantas pelos parasitóides como indicadores da presença do hospedeiro deve-se à aprendizagem, principalmente quando se trata de parasitóides generalistas (GEERVLiet et al., 1998a,b).

Steidle; Steppuhn e Ruther (2003) demonstraram que os parasitóides generalistas também apresentam comportamento inato de detectar sinais químicos específicos do hospedeiro, contrariando a hipótese de que os parasitóides generalistas respondem apenas a estímulos químicos aprendidos e pistas menos específicas (STEIDLE et al., 2001).

Os parasitóides de ovos generalistas devem ser atraídos por pistas químicas menos específicas e que são comuns a diferentes espécies de hospedeiros (CHIRI; LEGNER, 1986, CONTI et al., 2004), enquanto que os especialistas devem utilizar semioquímicos específicos de um determinado hospedeiro e/ou da planta hospedeira (MEINERS; WESTERHAUS; HILKER, 2000).

Os parasitóides de ovos generalistas do gênero *Trichogramma* são atraídos por voláteis de folhas verdes, que consistem do sinal inicial emitido pela planta após o dano pela herbivoria. Eles são compostos comuns a diversas espécies de plantas e, portanto, considerados sinais pouco específicos (REDDY; HOLOPAINEN; GUERRERO, 2002, ROMEIS et al., 2005).

Os voláteis de plantas também são importantes principalmente na localização do hospedeiro, ao contrário dos cairomônios que exercem papel fundamental na identificação do hospedeiro (BOO; YANG, 2000). Voláteis de determinadas espécies de plantas podem ser mais atraentes aos parasitóides de ovos e influenciam diretamente no comportamento do parasitóide e, por consequência, no parasitismo (NORLUND; CHALFANT; LEWIS, 1984).

Há trabalhos que não atribuem a atração de parasitóide de ovos por plantas infestadas por seus hospedeiros à emissão de voláteis da planta induzida pela oviposição do herbívoro. Recentemente, foi sugerido que voláteis induzidos pela alimentação do percevejo *E. heros* são responsáveis pela atração do parasitóide de ovos *T. podisi* (MORAES et al., 2005). Contudo, os autores não testaram a atração de voláteis induzidos pela oviposição para *T. podisi*. Nesse caso, não pode ser descartada a hipótese de que a presença de ovos na planta poderia induzir a emissão de outros voláteis e exercer um efeito sinérgico sobre a atratividade.

Por diversas razões, os parasitóides de ovos necessitam de numerosas pistas químicas facilmente detectáveis e confiáveis para a localização do seu hospedeiro. Primeiro, os ovos apresentam-se menos conspícuos nas plantas e, conseqüentemente, são mais difíceis de serem encontrados. Além disso, os ovos de muitas espécies de lepidópteros permanecem no ambiente por um breve período de tempo e a qualidade das fontes nutricionais diminui quando se tornam mais velhos. Deste modo, os parasitóides de ovos devem parasitar ovos jovens, causar retardamento do desenvolvimento do hospedeiro ou acelerar o desenvolvimento da progênie quando o parasitismo ocorreu em ovos mais velhos (VINSON, 1998).

Certamente, a resposta comportamental dos parasitóides frente aos estímulos químicos na seleção hospedeira é muito complexa. Assim, devem haver muitos outros

fatores extrínsecos e intrínsecos que influenciam na localização e seleção do hospedeiro pelas fêmeas (VINSON; BIN; VET, 1998).

2.5 Voláteis do milho

A emissão de voláteis induzidos pela herbivoria de lepidópteros em plantas de milho é desencadeada por uma substância elicitora presente na secreção oral das lagartas. A volicitina foi a primeira a ser isolada da secreção oral de *Spodoptera exigua* Hübner (Lepidoptera: Noctuidae) como sendo responsável pela indução de voláteis no milho (ALBORN et al., 1997). Essa substância liga-se com uma proteína na membrana plasmática e assim iniciam-se as cadeias de reações que resultam na produção e liberação dos voláteis na planta (TRUITT; WEI; PARÉ, 2004).

Assim como em outras espécies vegetais, foi verificado que os voláteis produzidos por plantas de milho são emitidos sistematicamente, independentemente do local do ataque do inseto na planta (TURLINGS; TUMLINSON, 1992).

No milho, a mistura de voláteis induzidos pela herbivoria é composta majoritariamente por monoterpenos, sesquiterpenos e homoterpenos (TURLINGS; TUMLINSON; LEWIS, 1990; HOBALLAH; TAMÒ; TURLINGS, 2002; DÉGEN et al., 2004). No entanto, a composição desses voláteis pode variar quantitativamente e/ou qualitativamente dependendo da variedade, da espécie e estágio do herbívoro e de fatores abióticos (GOUINGUENÉ; DEGEN; TURLINGS, 2001).

Os voláteis induzidos pela herbivoria mais comuns entre as cultivares de milho são: (*E*)- β -ocimeno, linalol, (*E*)- β -farneseno e (*E*)- α -bergamoteno, embora possa ocorrer em diferentes proporções (HOBALLAH; TAMÒ; TURLINGS, 2002).

Imediatamente após o dano, plantas de milho produzem por 2 ou 3 horas voláteis de folhas verdes (“green leaf volatiles”), como (*Z*)-3-hexenal, (*E*)-2-hexenal, (*Z*)-hexan-1-ol e (*Z*)-3-hexan-1-il acetato (TURLINGS et al., 1998).

O tempo de resposta de emissão máxima de voláteis pelas plantas de milho também é variável entre as cultivares, de no mínimo 10, e máximo de 16 horas após o tratamento das plantas com secreção de *S. littoralis* (HOBALLAH; TAMÒ; TURLINGS,

2002). Geralmente, após 24 horas da indução, não são mais detectadas quantidades significativas de voláteis (TURLINGS; TUMLINSON, 1992).

Foi constatada uma maior emissão de voláteis induzidos pela herbivoria em plantas de milho providas de solo relativamente seco e fertilizado, umidade do ar entre 45 e 65%, temperatura entre 22 e 27°C e alta intensidade luminosa (GOUINGUENÉ; TURLINGS, 2002). Este último fator é determinante na emissão dos voláteis, pois, na ausência de luz, nenhum volátil é detectado, mesmo em plantas que sofreram indução (TURLINGS et al., 1995; GOUINGUENÉ; TURLINGS, 2002). Isso é indicativo de que a produção de voláteis deve estar relacionada com a atividade fotossintética da planta.

Dean e Moraes (2006) constataram menores quantidades de voláteis induzidos pela alimentação de *Helicoverpa zea* Boddie (Lepidoptera: Noctuidae) em plantas de milho *Bt* em relação ao milho convencional. Porém, essa diferença deve-se a menores taxas de consumo das lagartas na variedade *Bt*, pois o tratamento com a secreção oral de *H. zea* nas duas plantas resultou na mesma composição e concentração química de voláteis na mistura.

Ainda que a emissão de voláteis por plantas de milho *Bt* e linhagens convencionais seja diferente, a resposta comportamental dos parasitóides larvais, *Cotesia marginiventris* (Cresson) (Hymenoptera: Braconidae) e *Microplitis rufiventris* Kok. (Hymenoptera: Braconidae) é a mesma para ambos genótipos (TURLINGS et al., 2005). Assim, pode ser compatível empregar táticas de controle biológico juntamente com o uso de variedades de milho *Bt*.

A pluma de odor gerada pela emissão de voláteis do milho induzidos pela herbivoria em campo é facilmente detectada por uma gama de parasitóides e predadores (OCKROY et al., 2001), como já observado em: *C. marginiventris* (TURLINGS; TUMLINSON; LEWIS, 1990), *Microplitis croceipes* (Cresson) (Hymenoptera: Braconidae) (TURLINGS et al., 1993), *Cotesia kariyai* (Watanabe) (Hymenoptera: Braconidae) (TAKABAYASHI et al., 1995), *Cotesia flavipes* (Cameron) (Hymenoptera: Braconidae) e *Cotesia sesamiae* (Cameron) (Hymenoptera: Braconidae) (NGI SONG et al., 1996), *M. rufiventris* (GOUINGUENÉ; ALBORN; TURLINGS, 2003), *Dentichasmias busseolae* Heinrich (Hymenoptera: Ichneumonidae) (GOHOLE et al.,

2003), *Campoletis sonorensis* (Cameron) (Hymenoptera: Ichneumonidae) (GOUINGUENÉ et al., 2005) e *Campoletis chlorideae* Uchida (Hymenoptera: Ichneumonidae) (YAN; WANG, 2006).

A composição qualitativa e quantitativa da emissão de voláteis em milho varia de acordo com a espécie de herbívoro que se alimenta da planta e tais diferenças são essenciais na localização do hospedeiro específico (DE MORAES et al., 1998). Além disso, a composição da mistura de voláteis no milho pode ser modificada dependendo do estágio de desenvolvimento do herbívoro. Os voláteis emitidos por plantas atacadas por lagartas mais novas (1-4º instar) de *Pseudaletia separata* Walker (Lepidoptera: Noctuidae) mostraram ser atraentes a *C. kariyai*, ao passo que, a alimentação por lagartas mais velhas (4-6º instar) não provocou a produção de voláteis atraentes aos parasitóides (TAKABAYASHI et al., 1995).

Recentemente, foi descoberta a produção de sesquiterpenos, principalmente, de (*E*)- β -cariofileno, induzidas pela alimentação de *Diabrotica virgifera virgifera* Le Conte (Coleoptera: Chrysomelidae) em raízes de milho são atraentes a nematóides subterrâneos que fazem um controle eficiente da praga (RASMANN et al., 2005).

A produção de voláteis atraentes a inimigos naturais demanda significativos custos energéticos para a plântula de milho, no entanto, na fase adulta da planta, esse gasto energético não reflete na produção de sementes. Portanto, a produção de voláteis é vantajosa para a planta em ambientes onde os inimigos naturais estão presentes (HOBALLAH et al., 2004).

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Cultivo de *Zea mays* L.

Para a obtenção da planta hospedeira de *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae), foram plantadas individualmente sementes de milho (*Z. mays*) convencional (variedade CO32), suscetível ao lepidóptero, em vasos plásticos, com aproximadamente 500g de solo, que foram mantidos em casa-de-vegetação, sob condições naturais, no Laboratório de Biologia de Insetos da ESALQ-USP.

Somente plantas de milho entre 15 a 20 dias após a emergência, contendo cerca de 4-6 folhas, foram utilizadas nos bioensaios (Figura 1). Essa idade das plantas foi escolhida por ser normalmente infestada por *S. frugiperda* (GUTIÉRREZ-MARTINEZ et al., 1989, BESERRA; DIAS; PARRA, 2002) e comumente utilizada para estudos de coleta de voláteis (DEGEN et al., 2004).

3.2 Criação de *Spodoptera frugiperda*

Para a criação de *S. frugiperda* foram coletadas inicialmente lagartas, de diferentes idades, em campos de milho e mantidas no Laboratório de Biologia de Insetos da ESALQ-USP, sob condições de $25 \pm 3^{\circ}\text{C}$, $70 \pm 10\%$ UR e 12 h de fotofase. As lagartas de 3º instar foram criadas em dieta artificial (GREENE; LEPPLA; DICKERSON, 1976), mantendo-as individualizadas em tubos de vidro de 8,5 cm de altura e 2,2 cm de diâmetro, esterilizados e fechados com um chumaço de algodão até a fase de pupa. Neste estágio, as pupas foram separadas por sexo de acordo com as características sugeridas por Butt e Cantu (1962), e acondicionadas em gaiolas de PVC de 10 cm de diâmetro e 22 cm de altura, fechadas em ambas extremidades com placas de Petri de 14,2 cm de diâmetro, sendo a placa de Petri da extremidade basal coberta por papel de filtro. Além disso, as gaiolas foram forradas internamente com papel sulfite para utilização como superfície para a oviposição. Os adultos foram alimentados com solução de mel 10% que foi renovada em dias alternados a fim de evitar contaminações

As massas de ovos colocadas sobre o papel sulfite foram recortadas e acondicionadas em placas de Petri, de 9,5 cm de diâmetro, revestidas com papel filtro umedecido com água destiladas até a eclosão das lagartas, quando foram transferidas para copos plásticos de 4,5 cm de altura e 7 cm de diâmetro, contendo a dieta artificial, até atingirem o 3º instar (PARRA, 2001).

3.3 Criação de *Telenomus remus*

Para a criação do parasitóide de ovos *Telenomus remus* Nixon (Hymenoptera: Scelionidae), posturas de *S. frugiperda* com até 24 horas de idade foram fixadas em cartelas brancas de 2,5 cm de largura por 5 cm de altura com cola do tipo goma arábica e colocadas em tubos de vidro de 9 cm de altura e 3 cm de diâmetro, previamente esterilizados, fechados em sua extremidade com filme plástico PVC, contendo os parasitóides (Figura 2). Apenas uma cartela de ovos por dia foi oferecida em cada tubo de vidro após a emergência dos parasitóides e a mesma foi retirada após um período de 5 horas e colocada em um tubo de vidro.

Logo após a emergência dos adultos, gotículas de mel puro foram colocadas na parede interna dos tubos para a alimentação dos parasitóides (GAZIT; LEWIS; TUMLINSON, 1996) (Figura 2).

Os tubos contendo os parasitóides ou apenas as cartelas com os ovos parasitados foram mantidos em câmaras climatizadas a $25 \pm 1^\circ\text{C}$, $60 \pm 10\%$ UR e 12 h de fotofase.

Em todos os bioensaios foram utilizadas fêmeas de *T. remus* com um a quatro dias de idade (GAZIT; LEWIS; TUMLINSON, 1996), alimentadas e sem experiência prévia ao parasitismo de *S. frugiperda* e aos voláteis do milho induzidos pela oviposição desse hospedeiro. Adotou-se esse critério visando evitar um possível condicionamento desses parasitóides aos voláteis induzidos pela postura de *S. frugiperda* em milho. Do contrário, poderiam apresentar uma resposta comportamental diferente aos voláteis de plantas previamente expostas (processo de aprendizagem) (MUMM et al. 2005). Além disso, foram utilizadas fêmeas de *T. remus* a partir de um dia de idade, pois de acordo

com Picho (1987), nesta idade elas já estão aptas a ovipositar, considerando-se que a cópula ocorre logo após a emergência e dura cerca de 10 segundos.

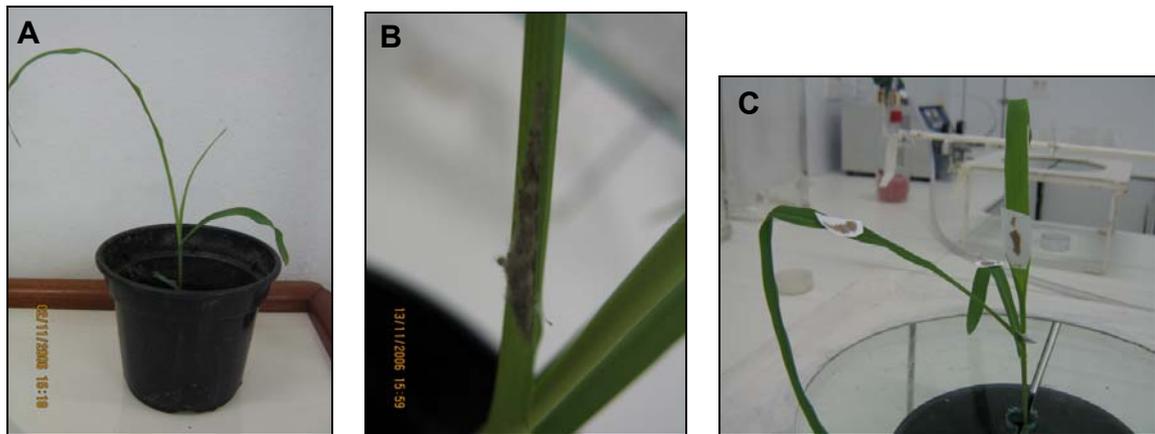


Figura 1 – A – Planta de milho sadia com 15 dias após a emergência; B – Planta de milho induzida com postura de *Spodoptera frugiperda* (PP); C - Planta de milho associada a postura de *Spodoptera frugiperda* (PS+P)



Figura 2 – A – Tubo de vidro contendo uma cartela de ovos de *Spodoptera frugiperda* parasitados por *Telenomus remus*; B – Adultos de *Telenomus remus* emergidos; C – Gotas de mel puro colocada na parede do tubo

3.4 Obtenção de posturas de *S. frugiperda* nas plantas de milho

Para a obtenção de posturas de *S. frugiperda* nas plantas de milho, cinco fêmeas com idade aproximada de quatro dias, ou seja, em início de oviposição (ESCALDANTE, 1974), e cinco machos, provenientes da criação de laboratório, foram colocadas em gaiolas de PVC de 10 cm de diâmetro e 21 cm de altura, fechadas em ambas extremidades com placas de Petri de 16,5 cm de diâmetro, contendo plantas por um período de uma noite (Figura 3 e 4).

Na manhã seguinte, os casais foram retirados e as plantas permaneceram na sala de criação, sob condições de temperatura e umidade especificadas no item 3.2, até o momento do bioensaio.

Foram selecionadas plantas para o tratamento PP e PPR com tamanho e quantidade de posturas de *S. frugiperda* equivalentes. Normalmente, foram obtidas plantas com três ou quatro posturas distribuídas pela face inferior e superior das folhas, na folha basal e na parte inferior da haste.

Nos bioensaios em que foram utilizadas plantas com postura removida, elas foram destacadas gentilmente das folhas com o auxílio de uma pinça.

3.5 Bioensaios

As respostas comportamentais do parasitóide *T. remus* aos possíveis compostos voláteis liberados pelas plantas de milho, sob os diferentes tratamentos de indução, a partir da oviposição de *S. frugiperda*, foram avaliadas por meio de um olfatômetro de quatro vias adaptado de Vet et al. (1983). Este aparelho impede a mistura de odores como ocorre nos olfatômetros em forma de Y. Além disso, o inseto pode caminhar dentro de uma arena com quatro campos distintos, permitindo a possibilidade de escolher livremente o campo de odor mais atrativo.

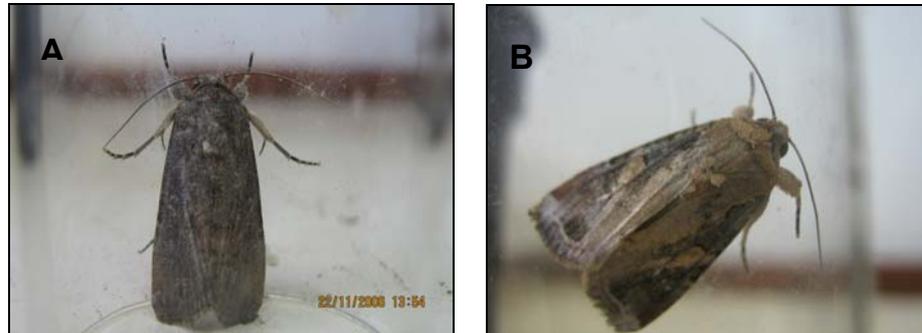


Figura 3 – Casal de *Spodoptera frugiperda*. A – Fêmea; B – Macho

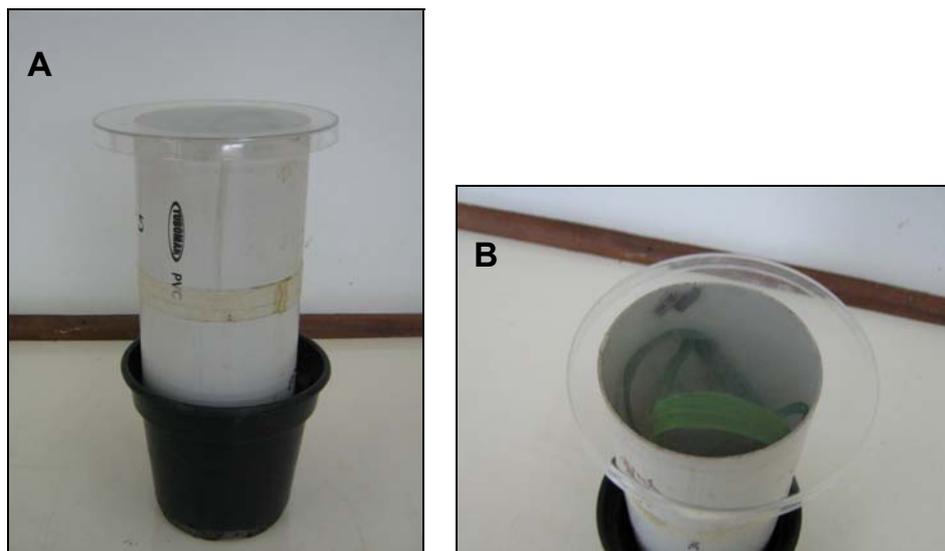


Figura 4 – Obtenção de posturas de *Spodoptera frugiperda* nas plantas de milho. A – Gaiola de PVC acoplada ao vaso da planta de milho; B – Adultos (5 machos e 5 fêmeas) no interior da gaiola

A arena central do olfatômetro possui dimensões de 14x14 cm e é feita de acrílico transparente e composta por quatro semicírculos colados sobre uma base e uma tampa móvel na parte superior, ambas com 3 mm de espessura (Figura 5). No centro da arena, há uma abertura na base de acrílico de 5 mm de diâmetro, através da qual introduziu-se o inseto a ser testado e conectava a mangueira da bomba de vácuo (Figura 6). As quatro saídas da arena central possuíam também um orifício de 5 mm de diâmetro para a conexão dos braços do olfatômetro.

Cada braço do olfatômetro é composto por dois tubos de vidro de 50 ml conectados entre si e à arena por mangueiras de silicone (Figura 6). O primeiro tubo próximo à arena central permanecia vazio, enquanto que o segundo continha cerca de 20 ml de água destilada para a umidificação do ar que entrava no sistema. Após o segundo tubo, em cada braço, foi acoplado um fluxômetro para regular a entrada de ar no sistema, de modo que o mesmo volume de ar entrasse pelos quatro braços, simultaneamente. O fluxo de ar filtrado dentro no sistema foi estabelecido por meio de uma bomba de vácuo acoplada ao orifício central da arena através de uma mangueira plástica de PVC de 6,0 mm de diâmetro. O volume de ar estabelecido em bioensaios prévios foi de 1L/min, calibrado com auxílio de um fluxômetro nas extremidades do olfatômetro.

O fluxômetro de cada braço foi conectado por mangueiras de silicone às câmaras de vidro contendo as plantas de milho, sendo que cada braço continha um tratamento. Apenas nos tratamentos branco e ovos, foi dispensada a câmara de vidro. No branco, o ar exterior foi sugado pela entrada do fluxômetro, que no caso dos tratamentos com as plantas, foi conectada à câmara. Já no tratamento ovos, as posturas do hospedeiro foram colocadas no interior do primeiro tubo de vidro com o ar entrando através do orifício do fluxômetro.

Um desumidificador de sílica gel foi conectado à saída do sistema, visando não comprometer o funcionamento da bomba de vácuo. Para uma melhor vedação do olfatômetro, a área de contato entre a tampa superior e a arena central foi revestida por vaselina, promovendo maior aderência.

Os parasitóides foram introduzidos individualmente no centro da arena do olfatômetro e observados por um período de cinco minutos. Após o término de cada repetição, os parasitóides utilizados foram descartados.

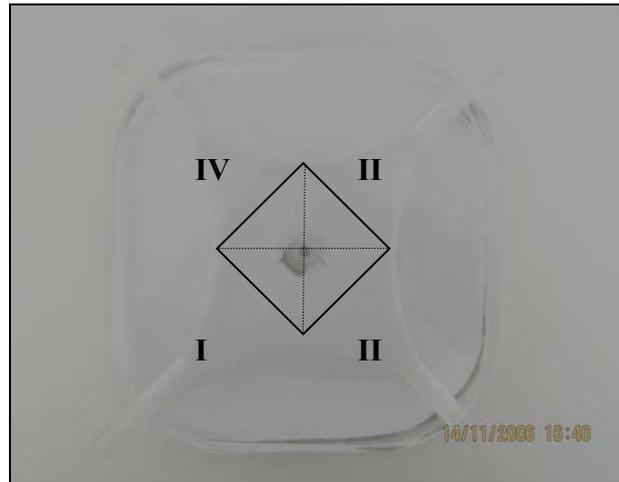


Figura 5 - Arena central do olfatômetro de 4 vias. Os números em romano indicam os campos de odores provenientes dos tratamentos, delimitados pela linha pontilhada

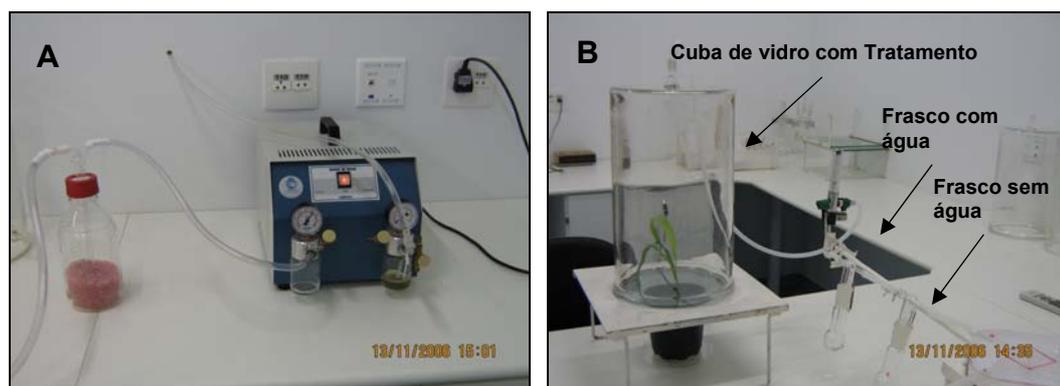


Figura 6 – A – Bomba a vácuo; B – Componentes de cada braço do olfatômetro

A cada bioensaio, o olfatômetro, os tubos de vidros laterais e as câmaras de vidro foram lavados com detergente neutro e secos na estufa à 120°C ou à sombra, no caso do material em acrílico. As mangueiras de silicone não foram lavados, no entanto, cada tratamento continha um conjunto de mangueiras impermutável a fim de evitar mistura de diferentes odores.

Os bioensaios foram realizados em sala climatizada com temperatura de 25 ± 3 °C e $70 \pm 10\%$ UR e livre de odores estranhos.

3.5.1 Bioensaios com quatro odores

O primeiro bioensaio consistiu na calibração do sistema utilizando os quatro campos de voláteis em branco (controle branco-branco). Este bioensaio visa aferir o sistema de distribuição dos voláteis de modo uniforme em todos os quadrantes do olfatômetro, o que demonstraria não haver uma tendência do parasitóide a um dos campos (modo desejável). Neste caso, o parasitóide foi liberado normalmente no centro da arena, e o tempo de sua permanência e escolha dos quadrantes foi avaliada.

O segundo bioensaio visou determinar a resposta do parasitóide *T. remus* a plantas de milho contendo ou não postura de *S. frugiperda* nos seguintes tratamentos: (i) planta sadia (PS); (ii) planta com postura (PP); (iii) planta com postura removida mecanicamente (PPR); e (iv) controle (Branco).

Um terceiro bioensaio foi realizado para diferenciar a resposta comportamental do parasitóide *T. remus* aos cairomônios presentes nos ovos de *S. frugiperda* frente aos voláteis da planta de milho induzidos pela oviposição, nos seguintes tratamentos: (i) planta sadia (PS); (ii) planta com postura (PP); (iii) somente postura (Ovos); e (iv) controle (Branco).

Todos bioensaios descritos foram realizados com intervalos de 0-12, 12-24 e 24-36 após a oviposição de *S. frugiperda* na planta de milho (variação temporal). Estas variáveis de tempo foram utilizadas, considerando-se que poderia haver uma diferença no padrão de voláteis da planta de milho em função do tempo de indução e sua influência na resposta do parasitóide *T. remus*. A variação temporal de indução de

voláteis avaliada considerou o tempo de incubação dos ovos de *S. frugiperda*, que é de aproximadamente dois dias (BUSATO et al., 2005).

Foi avaliada ainda a atração de voláteis do milho induzidos pela herbivoria de lagartas recém-eclodidas, o que equivaleria ao tempo de indução de 36-48 horas após a oviposição em um bioensaio contendo os tratamentos: (i) planta sadia (PS); (ii) planta+herbivoria+lagarta (PHL); (iii) planta+herbivoria (PH); e (iv) controle (Branco). Para obtenção do tratamento PHL, as plantas com as posturas de *S. frugiperda* permaneceram na sala de criação do hospedeiro (25 ± 3 °C e $60 \pm 10\%$ UR) até a eclosão, correspondendo ao tempo 36-48h após a oviposição, e foi permitida a herbivoria das lagartas, deixando-as nas plantas. Já no tratamento PH, o mesmo procedimento foi realizado, porém, antes do início do bioensaio, as lagartas foram removidas manualmente.

Com objetivo de diferenciar a resposta comportamental do parasitóide *T. remus* aos odores provenientes das lagartas de *S. frugiperda*, assim como de seus excrementos, frente aos voláteis da planta de milho induzidos pela oviposição, nos seguintes tratamentos: (i) planta sadia (PS); (ii) planta+herbivoria+lagartas (PHL); (iii) lagarta; e (iv) controle (Branco).

3.5.2 Bioensaios com dois odores

Os bioensaios utilizando apenas dois odores foram realizados a fim de discriminar a atratividade entre dois tratamentos para os parasitóides. Nesse tipo de teste, cada tratamento ocupou duas posições do olfatômetro de quatro vias.

Os bioensaios consistiram da combinação entre os seguintes tratamentos: Planta sadia vs Branco; Branco vs Planta com postura com intervalos de 0-12, 12-24 e 24-36 horas após a oviposição; Planta com postura vs Planta+Postura, ambos tratamentos com posturas de 12-24 e 24-36 horas. Este último tratamento foi montado com uma planta sadia e as posturas de *S. frugiperda* anexadas na planta de modo que não fossem causadas lesões nas folhas.

3.6 Análise estatística

Os bioensaios com quatro e dois odores consistiram de 50 e 25 repetições, respectivamente, sendo que, a cada 10 repetições o olfatômetro foi rotacionado em 45°, para diminuir uma possível tendência dos tratamentos.

As porcentagens de tempo em cada um dos campos de voláteis (1, 2, 3 e 4) foram analisadas pelo teste não-paramétrico Kruskal-Wallis e a comparação múltipla pareada pelo método de Dunn. Os dados de primeira escolha e escolha final dos campos foram analisados pelo teste de qui-quadrado.

As análises foram interpretadas ao nível de 5% de probabilidade e utilizou-se os softwares SAS versão 9.1 e BioEstat versão 3.0.

4 RESULTADOS

4.1 Bioensaios preliminares

O bioensaio utilizando o tratamento controle (Branco) nas quatro posições do olfatômetro evidenciou a adequação do sistema empregado, pois não houve diferença significativa entre os tratamentos em relação ao tempo médio de permanência ($p=0,7963$), bem como na escolha das posições pelo parasitóide *T. remus* (Tabela 1).

No bioensaio planta sadia (PS) *versus* controle (Branco), os resultados não diferiram entre si quanto ao tempo médio de permanência do parasitóide ($p=0,5967$) (Tabela 2). Contudo, houve uma significativa atração inicial de *T. remus* para o tratamento contendo as plantas sadias de milho (PS) ($p=0,0455$).

Tabela 1 - Resposta olfativa do parasitóide *Telenomus remus* ao tratamento controle (Branco) nas quatro posições do olfatômetro (n=20)

Tratamentos	1ª Escolhas (n)*	Escolhas finais (n)**	Tempo médio de permanência (%± EP) ***
Branco 1	5	4	23,73±4,82 a
Branco 2	4	5	22,72±5,94 a
Branco 3	8	6	26,68±7,43 a
Branco 4	3	5	26,87±2,87 a

*Teste de qui-quadrado ($p=0,4235$); ** Teste de qui-quadrado ($p=0,9402$); ***Valores seguidos da mesma letra na coluna não diferem entre si pelo teste de Kruskal-Wallis a 5% de probabilidade.

Tabela 2 - Resposta olfativa do parasitóide *Telenomus remus* aos tratamentos planta sadia de milho (Planta Sadia) e controle (Branco) (n=25)

Tratamentos	1ª Escolhas (n)*	Escolhas finais (n)**	Tempo médio de permanência (%± EP)***
PS	18	14	47,26±5,61 a
Branco	7	11	52,88±4,71 a

PS- Planta Sadia; *Teste de qui-quadrado (p=0,0455); **Teste de qui-quadrado (p=0,5485); ***Valores seguidos da mesma letra na coluna não diferem entre si pelo teste de Kruskal-Wallis a 5% de probabilidade.

4.2 Tempo de indução 0-12 horas

Quando se comparou planta de milho com postura (PP), planta com postura removida (PPR), ambas após 12 horas, planta sadia (PS), e controle (Branco), não houve diferença significativa entre os tratamentos (p=0,0831) (Tabela 3), embora em PP o parasitóide *T. remus* tenha apresentado um tempo médio de permanência superior aos demais tratamentos. Em relação aos dados de escolhas, também não houve diferença significativa entre os tratamentos.

No bioensaio subsequente, para as mesmas 12 horas após a indução, foram avaliados o efeito da postura de *S. frugiperda* na ausência da planta de milho, representado pelo tratamento contendo somente postura (SP), planta com postura (PP), planta sadia (PS) e controle (Branco). O tratamento PS foi significativamente diferente do controle (Branco) em relação ao tempo médio de permanência, apesar de não ter diferido de PP e PS (p=0,0215) (Tabela 4). O número de escolhas finais não foi significativo (p=0,0668), embora PS tenha apresentado um número equivalente ao dobro dos demais tratamentos.

Por outro lado, confrontando-se somente os tratamentos PS e PP, o tempo médio de permanência de *T. remus* foi significativamente maior em PP (p=0,0343) (Tabela 5).

Tabela 3 - Resposta olfativa do parasitóide *Telenomus remus* a voláteis de plantas de milho sadias (Planta Sadia), e induzidas com e sem postura (Planta com Postura; Planta com Postura Removida) de *Spodoptera frugiperda*, no intervalo de 0-12 horas, e controle (Branco) (n=48)

Tratamentos	1ª Escolhas (n)*	Escolhas finais (n)**	Tempo médio de permanência (%±EP)***
PP	17	18	35,45±5,94 a
PS	15	12	26,79±4,92 a
PPR	7	10	18,97±3,22 a
Branco	9	8	18,84±5,05 a

PP- Planta com Postura, PS- Planta Sadia, PPR- Planta com Postura Removida; *Teste de qui-quadrado (p=0,1290); **Teste de qui-quadrado (p=0,1979); ***Valores seguidos da mesma letra na coluna não diferem entre si pelo teste de Kruskal-Wallis a 5% de probabilidade.

Tabela 4 - Resposta olfativa do parasitóide *Telenomus remus* a voláteis de plantas de milho sadias (Planta Sadia), e induzidas com posturas (Planta com Postura), e somente posturas (Somente Postura) de *Spodoptera frugiperda*, no intervalo de 0-12 horas, e controle (Branco) (n=48)

Tratamentos	1ª Escolhas (n)*	Escolhas finais (n)**	Tempo médio de permanência (%± EP)***
PS	19	20	41,36±6,02 a
PP	8	10	20,51±3,41 ab
SP	10	9	20,44±4,70 ab
Branco	11	9	17,59±3,30 b

PS- Planta Sadia, PP- Planta com Postura, SP- Somente Postura; *Teste de qui-quadrado (p=0,1200); **Teste de qui-quadrado (p=0,0668); ***Valores seguidos da mesma letra na coluna não diferem entre si pelo teste de Kruskal-Wallis a 5% de probabilidade.

Tabela 5 - Resposta olfativa do parasitóide *Telenomus remus* a voláteis de plantas de milho sadias (Planta Sadia), e induzidas com posturas (Planta com Postura) de *Spodoptera frugiperda*, no intervalo de 0-12 horas (n=25)

Tratamentos	1ª Escolhas (n)*	Escolhas finais (n)**	Tempo médio de permanência (%± EP)***
PP	14	16	63,86±4,46 a
PS	11	9	35,82±4,96 b

PP – Planta com Postura; PS – Planta Sadia; *Teste de qui-quadrado ($p=0,5485$); **Teste de qui-quadrado ($p=0,1615$); ***Valores seguidos da mesma letra na coluna não diferem entre si pelo teste de Kruskal-Wallis a 5% de probabilidade.

4.3 Tempo de indução 12-24 horas

No intervalo de 12-24 horas, não houve diferença significativa no tempo de permanência do parasitóide *T. remus* nos tratamentos contendo planta com postura (PP), planta com postura removida (PPR) e planta sadia (PS); muito embora, PP tenha diferido do controle (Branco) ($p=0,0351$) (Tabela 6). Nos parâmetros primeira e última escolha, não houve diferença entre os tratamentos.

No bioensaio seguinte, utilizando-se PP, PS, controle (Branco) e somente as posturas de *S. frugiperda* na ausência da planta de milho (SP), *T. remus* permaneceu por um tempo significativamente maior no tratamento PP, ante os demais tratamentos ($p=0,0042$) (Tabela 7).

Em relação à planta sadia (PS) versus planta com postura (PP), no intervalo de 12-24 horas, o tempo médio de permanência de *T. remus* foi significativamente maior em PP ($p=0,0155$) (Tabela 8). A primeira e última escolha do parasitóide não diferiu entre os tratamentos.

Comparando-se posteriormente, os tratamentos plantas de milho com postura (PP) e plantas de milho sadias associado à postura, ou seja, sem que tenha ocorrido a indução pela oviposição de *S. frugiperda* (PS+P), nota-se que não houve diferença significativa quanto às escolhas iniciais e finais e no tempo médio de permanência de *T. remus* ($p=0,5967$) (Tabela 9).

Tabela 6 - Resposta olfativa do parasitóide *Telenomus remus* a voláteis de plantas de milho sadias (Planta Sadia), e induzidas com e sem postura (Planta com Postura; Planta com Postura Removida) de *Spodoptera frugiperda*, no intervalo de 12-24 horas, e controle (Branco) (n=50)

Tratamentos	1ª Escolhas (n)*	Escolhas finais (n)**	Tempo médio de permanência (%±EP)***
PP	13	18	34,43±5,48 a
PPR	17	11	25,80±4,80 ab
PS	13	10	22,90±2,65 ab
Branco	7	11	16,21±5,44 b

PP- Planta com Postura, PPR- Planta com Postura Removida, PS- Planta Sadia; *Teste de qui-quadrado (p=0,2530); **Teste de qui-quadrado (p=0,3504);***Valores seguidos da mesma letra na coluna não diferem entre si pelo teste de Kruskal-Wallis a 5% de probabilidade.

Tabela 7 - Resposta olfativa do parasitóide *Telenomus remus* a voláteis de plantas de milho sadias (Planta Sadia), e induzidas com posturas (Planta com Postura), e somente posturas (Somente Postura) de *Spodoptera frugiperda*, no intervalo de 12-24 horas, e controle (Branco) (n=50)

Tratamentos	1ª Escolhas (n)*	Escolhas finais (n)**	Tempo médio de permanência (%± EP)***
PP	12	18	41,87±5,92 a
PS	14	12	25,45±3,86 ab
SP	16	13	17,27±4,05 b
Branco	8	7	15,41±4,91 b

PP- Planta com Postura, PS- Planta Sadia, SP- Somente Postura; *Teste de qui-quadrado (p=0,4235); **Teste de qui-quadrado (p=0,1808);***Valores seguidos da mesma letra na coluna não diferem entre si pelo teste de Kruskal-Wallis a 5% de probabilidade.

Tabela 8 - Resposta olfativa do parasitóide *Telenomus remus* a voláteis de plantas de milho sadias (Planta Sadia), e induzidas com posturas (Planta com Postura) de *Spodoptera frugiperda*, no intervalo de 12-24 horas (n=25)

Tratamentos	1ª Escolhas (n)*	Escolhas finais (n)**	Tempo médio de permanência (%± EP)***
PP	16	15	72,56±5,22 a
PS	9	10	28,54±3,04 b

PP- Planta com Postura, PS- Planta Sadia; *Teste de qui-quadrado ($p=0,1615$); **Teste de qui-quadrado ($p=0,3173$); ***Valores seguidos da mesma letra na coluna não diferem entre si pelo teste de Kruskal-Wallis a 5% de probabilidade.

Tabela 9 - Resposta olfativa do parasitóide *Telenomus remus* a voláteis de plantas de milho sadias associadas e induzidas com posturas (Planta sadia+ Postura e Planta com Postura) de *Spodoptera frugiperda*, no intervalo de 12-24 horas (n=25)

Tratamento	1ª Escolhas (n)*	Escolhas finais (n)**	Tempo médio de permanência (%±EP)***
PP	11	12	51,84±5,88 a
PS+P	14	13	48,16±7,09 a

PP- Planta com Postura, PS+P- Planta Sadia+Postura (sem indução); *Teste de qui-quadrado ($p=0,5485$); **Teste de qui-quadrado ($p=0,8415$); ***Valores seguidos da mesma letra na coluna não diferem entre si pelo teste de Kruskal-Wallis a 5% de probabilidade.

4.4 Tempo de indução 24-36 horas

No intervalo de 24-36 horas, nenhum dos tratamentos PS, PP, PPR e controle (Branco) apresentaram diferença significativa em relação à primeira e última escolha, bem como no tempo médio de permanência do parasitóide *T. remus* ($p=0,2566$) (Tabela 10).

No bioensaio utilizando-se PS, PP, e SP, somente PP diferiu significativamente do controle (Branco) ($p=0,0124$), além de ter apresentado um maior número de escolhas finais pelo parasitóide ($p=0,0103$) (Tabela 11).

Plantas de milho com postura (PP) de *S. frugiperda* após 24-36 horas de indução não foram significativamente mais atrativas do que PS para *T. remus* ($p=0,2899$)

(Tabela 12). Do mesmo modo, PP e PS+P não diferiram significativamente entre si (Tabela 13) ($p=0,1040$).

Tabela 10 - Resposta olfativa do parasitóide *Telenomus remus* a voláteis de plantas de milho sadias (Planta Sadia), e induzidas com e sem postura (Planta com Postura; Planta com Postura Removida) de *Spodoptera frugiperda*, no intervalo de 24-36 horas, e controle (Branco) (n=48)

Tratamentos	1ª Escolhas (n)*	Escolhas finais (n)**	Tempo médio de permanência (%±EP)***
PPR	15	17	30,34±4,54 a
PS	11	12	27,03±6,42 a
Branco	12	10	25,21±4,59 a
PP	10	9	17,38±4,13 a

PPR- Planta com Postura Removida, PS- Planta Sadia, PP- Planta com Postura; *Teste de qui-quadrado ($p=0,8626$); **Teste de qui-quadrado ($p=0,3666$); ***Valores seguidos da mesma letra na coluna não diferem entre si pelo teste de Kruskal-Wallis a 5% de probabilidade.

Tabela 11 - Resposta olfativa do parasitóide *Telenomus remus* a voláteis de plantas de milho sadias (Planta Sadia), e induzidas com posturas (Planta com Postura), e somente posturas (Somente Postura) de *Spodoptera frugiperda*, no intervalo de 24-36 horas, e controle (Branco) (n=50)

Tratamentos	1ª Escolhas (n)*	Escolhas finais (n)**	Tempo médio de permanência (%± EP)***
PP	17	21	37,17±7,15 a
PS	16	15	34,43±8,12 ab
SP	7	8	17,11±5,12 ab
Branco	10	6	10,64±3,04 b

PP- Planta com Postura, PS- Planta Sadia, SP- Somente Postura; *Teste de qui-quadrado ($p=0,1374$); **Teste de qui-quadrado ($p=0,0103$); ***Valores seguidos da mesma letra na coluna não diferem entre si pelo teste de Kruskal-Wallis a 5% de probabilidade.

Tabela 12 - Resposta olfativa do parasitóide *Telenomus remus* a voláteis de plantas de milho sadias (Planta Sadia), e induzidas com posturas (Planta com Postura) de *Spodoptera frugiperda*, no intervalo de 24-36 horas (n=25)

Tratamentos	1ª Escolhas (n)*	Escolhas finais (n)**	Tempo médio de permanência (%± EP)***
PP	15	15	42,94±5,51 a
PS	10	10	56,32±6,31 a

PP- Planta com Postura, PS- Planta Sadia; *Teste de qui-quadrado ($p=0,3173$); **Teste de qui-quadrado ($p=0,3173$); ***Valores seguidos da mesma letra na coluna não diferem entre si pelo teste de Kruskal-Wallis a 5% de probabilidade.

Tabela 13 - Resposta olfativa do parasitóide *Telenomus remus* a voláteis de plantas de milho sadias associadas e induzidas com posturas (Planta Sadia + Postura e Planta com Postura) de *Spodoptera frugiperda*, no intervalo de 24-36 horas (n=25)

Tratamentos	1ª Escolhas (n)*	Escolhas finais (n)**	Tempo médio de permanência (%± EP)***
PP	13	9	41,34±5,66 a
PS+P	12	16	58,64±3,03 a

PP- Planta com Postura, PS+P- Planta Sadia+Postura (sem indução); *Teste de qui-quadrado ($p=0,8415$); **Teste de qui-quadrado ($p=0,1615$); ***Valores seguidos da mesma letra na coluna não diferem entre si pelo teste de Kruskal-Wallis a 5% de probabilidade.

4.5 Tempo de indução 36-48 horas

O parasitóide *T. remus* permaneceu por um tempo significativamente maior no tratamento planta+herbivoria+lagarta (PHL) em relação ao controle (Branco), muito embora esse tempo não tenha diferido dos tratamentos planta+herbivoria (PH) e PS ($p=0,0183$) (Tabela 14).

Os dados de primeira e última escolha do parasitóide diferiram significativamente entre os tratamentos ($p=0,0448$; $p=0,0359$), sendo que PS e controle (Branco) apresentaram, respectivamente, o menor número de primeira e última escolha, e PHL o maior número em ambas as escolhas (Tabela 14).

No bioensaio utilizando-se somente lagartas na ausência de plantas de milho (LAG), o tempo de permanência de *T. remus* diferiu significativamente do controle

(Branco), embora tenha sido semelhante a PS e PHL ($p=0,0426$) (Tabela 15). Em relação aos dados de escolha do parasitóide, apenas a última escolha diferiu significativamente entre os tratamentos ($p=0,0061$), com tratamento LAG apresentando o maior número de escolhas (Tabela 15).

Tabela 14 - Resposta olfativa do parasitóide *Telenomus remus* a voláteis de plantas de milho sadias (Planta Sadia), e atacadas por lagartas de *Spodoptera frugiperda*, removidas (Planta+Herbivoria) ou não (Planta+Herbivoria+Lagarta), e controle (Branco), no tempo de 36-48 horas, após a oviposição do herbívoro (n=49)

Tratamentos	1ª Escolhas (n)*	Escolhas finais (n)**	Tempo médio de permanência (%± EP)***
PHL	17	18	33,79±5,43 a
PS	4	13	26,85±4,00 ab
PH	15	14	26,20±4,53 ab
Branco	13	4	13,23±3,26 b

PHL- Planta+Herbivoria+Lagarta, PS- Planta Sadia, PH- Planta+Herbivoria; *Teste de qui-quadrado ($p=0,0448$); **Teste de qui-quadrado ($p=0,0359$); ***Valores seguidos da mesma letra na coluna não diferem entre si pelo teste de Kruskal-Wallis a 5% de probabilidade.

Tabela 15 - Resposta olfativa do parasitóide *Telenomus remus* a voláteis de plantas de milho sadias (Planta Sadia), e atacadas por lagartas (Planta+Herbivoria+Lagarta), somente lagartas (Lagarta) de *Spodoptera frugiperda*, e controle (Branco), no tempo de 36-48 horas, após a oviposição do herbívoro (n=50)

Tratamentos	1ª Escolhas (n)*	Escolhas finais (n)**	Tempo médio de permanência (%±EP)***
LAG	18	23	39,50±6,28 a
PS	16	11	25,04±6,10 ab
PHL	10	9	18,20±4,26 ab
Branco	6	7	17,31±4,11 b

LAG- Lagarta, PS- Planta Sadia, PHL- Planta+Herbivoria+Lagarta; *Teste de qui-quadrado ($p=0,0635$); **Teste de qui-quadrado ($p=0,0061$); ***Valores seguidos da mesma letra na coluna não diferem entre si pelo teste de Kruskal-Wallis a 5% de probabilidade.

5 DISCUSSÃO

Um parasitismo bem sucedido de um parasitóide sobre um inseto herbívoro é precedido por uma seqüência de etapas de busca que conduz a fêmea até o local do seu potencial hospedeiro (presa) (VINSON, 1975, 1976). Em cada uma destas etapas, a fêmea do parasitóide, freqüentemente, utiliza estímulos químicos para guiá-la ao hospedeiro apropriado. A resposta olfativa de atração inicial de *T. remus* aos voláteis de plantas de milho sadias (Tabela 2), sugere que este parasitóide foi capaz de discriminar voláteis de uma das espécies vegetais mais preferidas para oviposição e alimentação de *S. frugiperda* (PITRE; MULROONEY; HOGG, 1983). Aparentemente, estes voláteis da planta de milho sadias serviriam, num primeiro momento, como pista de orientação ao *habitat* do seu potencial hospedeiro, as posturas da lagarta-do-cartucho *S. frugiperda*.

De Faria (2001), igualmente, verificou que dentre os voláteis de três espécies vegetais comumente atacadas por *S. frugiperda*, as plantas de milho, foram os mais atrativas para *T. remus* quando comparados ao sorgo e algodão.

Estímulos químicos emitidos por organismos de diferentes níveis tróficos no ambiente onde se encontra um parasitóide, como o herbívoro e sua planta hospedeira, são comumente utilizados no processo de busca do hospedeiro (PRICE et al., 1980). Muitos inimigos naturais são conhecidos por discriminarem entre voláteis químicos emitidos por plantas infestadas ou não infestadas por herbívoros. Os estímulos emanados do complexo planta-hospedeiro pode ser originado do herbívoro, da planta, ou da interação entre ambos.

Os bioensaios que avaliaram a resposta olfativa de *T. remus* aos voláteis de plantas de milho induzidas por posturas de *S. frugiperda* em diferentes tempos (0-12; 12-24; 24-36 horas), resultaram numa ampla gama de interações entre o parasitóide e a planta após a oviposição da praga sobre a planta.

No tempo de indução 0-12 horas (Tabelas 3, 4 e 5), o parasitóide *T. remus* permaneceu parte significativa de seu tempo (63%) sob a ação dos voláteis das plantas de milho com posturas (PP), ante o tratamento PS (Tabela 5). Não houve diferença

significativa para este tempo, quando se comparou o tratamento PP com PS, PPR e controle (Tabela 3); e PS, SP, e controle (Tabela 4), respectivamente.

Desse modo, durante o intervalo de 0-12 horas, o parasitóide *T. remus* respondeu significativamente aos voláteis de plantas de milho sadia (Tabela 4), e para a combinação de voláteis de plantas de milho com postura (PP) de *S. frugiperda* (Tabela 5). Além disso, neste intervalo de tempo não houve uma resposta do parasitóide às posturas de *S. frugiperda* na ausência de plantas de milho (SP) (Tabela 4).

Já no intervalo de indução de 12-24 horas, a PP mostrou-se significativamente atrativa para o parasitóide *T. remus* em boa parte dos bioensaios (Tabelas 6, 7 e 8). No primeiro deles (Tabela 6), PP diferiu do controle, enquanto que nos bioensaios seguintes, diferiu do controle e SP (Tabela 7) e de PS (Tabela 8), respectivamente, sendo que neste último o tempo de permanência do parasitóide foi superior a 70% ($p=0,0155$).

Estes resultados ilustram um aspecto importante da resposta olfativa de *T. remus* para plantas de milho induzidas por posturas de *S. frugiperda* no intervalo de 12-24 horas. Aparentemente, houve um estímulo químico proveniente das plantas de milho induzidas que influenciou a resposta do parasitóide. Contudo, a resposta de *T. remus* no bioensaio PP *versus* PS+P, para o mesmo intervalo de tempo (Tabela 9), mostrou que ambos estímulos olfativos devem ter sido atrativos aos parasitóides, pois não houve diferenças significativas entre os tratamentos quanto as escolhas e o tempo de permanência. Portanto, tais resultados devem ser melhor investigados por meio da identificação e quantificação dos voláteis emitidos pelas plantas de milho induzidas pelas posturas de *S. frugiperda*.

Resultados semelhantes foram obtidos por Salerno et al. (2006). Os autores verificaram a atração de plantas de milho com posturas ao parasitóide de ovos *T. busseolae* após 24 horas da oviposição de *S. nonagrioides*, indicando que nesse período houve alguma alteração química e/ou a emissão de voláteis pela planta que foram ativos aos parasitóides. Porém, esse trabalho não apresentou bioensaios que avaliassem a resposta olfativa do parasitóides a plantas associadas às posturas, sem indução *versus* as plantas induzidas pela oviposição do hospedeiro.

O parasitismo de *Telenomus isis* (Polaszek) (Hymenoptera: Scelionidae) em posturas de *Sesamia calamistis* Hampson (Lepidoptera: Noctuidae) ocorre de forma mais rápida quando as mesmas estão sobre a superfície da folha do milho do que sobre papel de filtro (CHABI-OLAYE et al., 2001b). Esses resultados sugerem que a atratividade diferencial das posturas no milho pode ser resultante da emissão de voláteis pela planta que são atraentes para *T. isis* induzidos pela oviposição de *S. calamistis*.

As posturas férteis de *Spodoptera* com 12-24 horas são referidas como muito atrativas para *T. remus*, além de serem adequadas ao desenvolvimento dos embriões do parasitóide (GERLING; SCHWARTZ, 1974, GAUTAM, 1986). Além disso, estas posturas estão freqüentemente associadas a cairomônios arrestantes (GAZIT; LEWIS; TUMLINSON, 1996) ou de reconhecimento do hospedeiro (NORLUND et al. 1987), e podem ainda apresentar escamas do corpo do adulto que também são importantes arrestantes para *T. remus* (GAZIT; LEWIS; TUMLINSON, 1996).

Devido a sua alta volatilidade, os feromônios sexuais de lepidópteros podem agir também como cairomônios e serem utilizados pelos parasitóides de ovos, inclusive por *T. remus* (NORLUND; LEWIS; GUELDNER, 1983). Há evidências de que as folhas das plantas absorvem parte do feromônio sexual liberado pelas fêmeas do hospedeiro. Conseqüentemente, os parasitóides de ovos podem detectá-lo, mesmo na ausência do seu hospedeiro (NOLDUS; POTTING; BARENDREGT, 1991).

Portanto, no presente trabalho, os voláteis presentes nas posturas de *S. frugiperda*, ou possíveis resíduos do feromônio sexual deste inseto poderiam também estar contribuindo para a resposta do parasitóide *T. remus*, nos tratamentos PP e PPR. Por outro lado, o procedimento utilizado foi apropriado, uma vez que a colocação das posturas pelo próprio herbívoro na superfície da folha de milho promoveu lesões, mesmo que muito discretas, sendo estas essenciais no mecanismo de indução de voláteis atrativos aos parasitóides de ovos (Figura 7). Aparentemente, elas teriam sido causadas pela pressão das posturas sobre a superfície da folha no momento da oviposição, ou ainda, por uma secreção produzida pela fêmea de *S. frugiperda* para fixar os ovos sobre a folha e que poderia ter promovido uma dissolução da camada

superficial de cera. De qualquer modo, este mecanismo ainda precisa ser melhor esclarecido para *S. frugiperda*.



Figura 7 – Massa de ovos da lagarta-do-cartucho, *Spodoptera frugiperda*, na superfície inferior da folha de milho. Em vermelho, parte da postura removida e marcas deixadas pela postura na superfície foliar

A maior parte dos estudos sobre emissão de voláteis induzida pela oviposição envolve herbívoros que danificam a folha antes da colocação dos ovos, e tais lesões são essenciais para o desencadeamento do processo de indução, pois permitem o acesso das substâncias elicitores ao interior do tecido foliar e o contato com a epiderme (MEINERS; HILKER, 2000; HILKER et al., 2002). Apenas em um trabalho, os autores constataram que o herbívoro não provoca danos causados pela oviposição na folha (COLAZZA et al., 2004). No entanto, esses autores não mencionaram observações mais cuidadosas para verificar se existiam danos causados pela própria postura, apenas sugeriram que a fêmea não apresentava um comportamento de danificar o tecido vegetal, com o aparelho bucal ou ovipositor, anteriormente à colocação dos ovos.

Se lesões na superfície da folha são necessárias para que ocorra a indução, e o inseto não produz nenhum tipo de dano na oviposição, Hilker e Meiners (2006) sugerem que as substâncias elicitoras associadas aos ovos devem ser altamente lipofílicas ou deveriam apresentar componentes enzimáticos, capazes de quebrar ou dissolver a cutícula, atingindo a parede celular das células epidermais.

Numa situação mais extrema, ainda assim seria possível que a fêmea promovesse pequenas lesões na superfície foliar, não perceptíveis a olho nu, com os

pelos do ovipositor, suficientes para a penetração de substâncias elicitoras presentes nas posturas (HILKER; MEINERS, 2006).

No intervalo de indução de 24-36 horas (Tabelas 10 a 13) as plantas com posturas (PP) mantiveram a sua atratividade ao parasitóide *T. remus*, particularmente, no bioensaio envolvendo PS, SP e controle (Tabela 11), já que nos demais bioensaios não houve diferenças significativas.

O tempo 24-36 horas refere-se ao final do período de incubação dos ovos do hospedeiro. Muitos trabalhos relatam a diminuição da atração de *T. remus* pelas posturas de *Spodoptera* mais velhas (GAUTAM, 1987, GAZIT; LEVIS; TUMLINSON, 1996). A idade avançada do ovo do hospedeiro poderia influenciar negativamente nas taxas de parasitismo (DASS; PARSHAD, 1983; CHABI-OLAYE et al. 1997, 2001a), o tempo de desenvolvimento do parasitóide (OKOTH et al., 2006) e a razão sexual (MORALES et al., 2000; SOUSA; SPENCE, 2001; CHABI-OLAYE et al., 2001a).

Por outro lado, quando os ovos de *Spodoptera* são parasitados até 42 horas, os embriões desenvolvem-se normalmente, dando origem aos adultos (GERLING; SCHWARTZ, 1974). Os mesmos autores mencionaram que as fêmeas de *T. remus* não são capazes de distinguir as posturas de até 42 horas das de 43-72 horas. Oliveira (2005), por sua vez, conduziu um estudo sobre a biologia do parasitóide *T. remus*, sob condições climáticas e aspectos biológicos do hospedeiro semelhantes ao do presente estudo, e considerou posturas de *S. frugiperda* com até 36 horas adequadas ao parasitismo.

Neste estudo, não foi possível determinar o intervalo de tempo mais atrativo para o parasitóide *T. remus* após a indução pela postura de *S. frugiperda* em plantas de milho.

Após o intervalo de 36 horas, já com a presença de lagartas de primeiro instar de *S. frugiperda* e danos sobre as folhas de milho (herbivoria), os resultados demonstraram uma resposta positiva do parasitóide *T. remus*. Plantas com herbivoria mais lagartas (PHL) promoveram respostas significativas quanto às escolhas finais ($p=0,0359$) e tempo de permanência ($p=0,0183$) do parasitóide na presença desses voláteis. Contudo, vale ressaltar que estes resultados não diferiram das plantas saudas (PS) e plantas com herbivoria sem a presença de lagartas (PH) (Tabela 14).

Curiosamente, quando se estudou o efeito das lagartas isoladamente sem a presença das plantas de milho (LAG), também houve uma resposta do parasitóide quando ao número de escolhas finais e tempo de permanência (Tabela 15). Particularmente quanto ao tempo de permanência do parasitóide, que foi de 40%, este resultado não diferiu de PS e PHL.

Por se tratar de um parasitóide de ovos, a atração pelas lagartas poderia ter sido devido à presença de *pellets* fecais excretadas pelas mesmas. Cournoyer e Boivin (2005) mostraram que os odores de *pellets* fecais das lagartas podem ser importantes cairomônios para parasitóides de ovos. Resultados semelhantes foram encontrados por Reddy; Holopainen e Guerrero (2002).

Devido a diversas dificuldades encontradas pelos parasitóides de ovos na localização de seus hospedeiros (VINSON, 1998), a orientação por odores provindos de estágios do hospedeiro que não são parasitados, mas que são mais facilmente detectados (VET; LEWIS; CARDÉ, 1995), pode ser uma estratégia útil na localização da comunidade do hospedeiro, aumentando, dessa forma, a probabilidade de encontrar ovos (CONTI et al., 2003; SILVA et al., 2006). Do mesmo modo, a atração de *T. remus* por voláteis provenientes dos adultos de *S. frugiperda* já é conhecida (NORLUND; LEWIS; GUELDNER, 1983; GAZIT; LEWIS; TUMLINSON, 1996).

A resposta olfativa de *T. remus* ao tratamento PHL, quando os odores da PS, PH e controle também estavam presentes (Tabela 14), deveu-se, em parte, aos cairomônios provenientes das lagartas (LAG) (Tabela 15). No entanto, é possível que os voláteis liberados pela planta também tenham colaborado na atratividade de PHL ao parasitóide, até mesmo por não ter sido significativamente diferente da PH e LAG (Tabela 14 e 15).

Os voláteis de folhas verdes são conhecidos como estímulos olfativos para parasitóides larvais (WHITMAN; ELLER, 1990). No entanto, há alguns estudos que relatam a atração desses voláteis para o parasitóide de ovos generalista *Trichogramma* (REDDY; HOLOPAINEN; GUERRERO, 2002). Romeis et al. (2005) acreditam que parasitóides de ovos generalistas não devem ser atraídos por voláteis específicos, como os induzidos pela oviposição, mas por voláteis pouco específicos, como os voláteis de folhas verdes, (Z)-3-hexanil acetato e hexil acetato.

Moraes et al. (2005) sugerem a atração do parasitóide de ovos *T. podisi* por voláteis induzidos pela alimentação de *E. heros*. Por um lado, esses sinomônios constituem pistas da presença dos adultos e, conseqüentemente, de ovos. Porém, a detecção de voláteis induzidos pela oviposição é uma adaptação mais vantajosa para o parasitóide de ovos, uma vez que são pistas mais precisas e confiáveis da presença do hospedeiro.

6 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Embora o sistema tritrófico entre plantas, herbívoros e inimigos naturais venha sendo intensamente estudado nos últimos anos, apenas recentemente, a oviposição pelos insetos herbívoros tem recebido atenção das pesquisas quanto à indução de voláteis em plantas, capazes de atrair seletivamente parasitóides de ovos.

Este estudo envolvendo plantas de milho induzidas pela postura da lagarta-do-cartucho, *S. frugiperda*, em diferentes tempos (0-12; 12-24; 24-36 horas) e a resposta olfativa do parasitóide de ovos *T. remus*, revelou informações importantes sobre a interação destes organismos. Foi possível demonstrar, por exemplo, que tanto os voláteis emitidos por plantas saudias como plantas com postura de *S. frugiperda* foram discriminadas pelo parasitóide. Aparentemente, os voláteis de plantas saudias poderiam, num primeiro momento, serem utilizados como pista de orientação ao *habitat* do seu potencial hospedeiro, enquanto que as plantas induzidas pela postura resultariam numa atração mais seletiva do parasitóide. Os resultados encontrados suportam estas hipóteses, uma vez que ambas as situações atraíram significativamente o parasitóide, e que *T. remus* foi capaz de distinguir voláteis de plantas saudias daquelas induzidas pela postura.

Um dado relevante foi a resposta do parasitóide aos voláteis de plantas saudias mais a presença de posturas de *S. frugiperda* sem que tenha ocorrido a indução destas plantas. Não obstante a resposta do parasitóide ter sido semelhante as plantas induzidas pela postura, ficou evidente que os estímulos químicos presentes nos ovos alteram favoravelmente o comportamento de *T. remus*. A presença destes compostos no hospedeiro influenciaram também a respostas do parasitóide nos bioensaios contendo as lagartas de *S. frugiperda*.

Um grande número de informações ainda necessita ser elucidado para um melhor entendimento do complexo planta de milho, *S. frugiperda* e *T. remus*, incluindo: (i) As análises quantitativas e qualitativas dos voláteis químicos produzidos pelas plantas de milho, nos seus respectivos intervalos de tempo após serem induzidas; (ii) uma melhor compreensão da ação sinérgica ou não de compostos químicos presentes nos ovos e/ou lagartas de *S. frugiperda*; (iii) a resposta de fêmeas de *T. remus* de

diferentes idades, incluindo aquelas com experiência prévia aos voláteis; (iv) uso de diferentes idades e variedades de milho; dentre outras.

REFERÊNCIAS

ALBORN, H.T.; JONES, T.H.; STENHAGEN, G.S.; TUMLINSON, J.H. Identification and synthesis of volicitin and related components from beet armyworm oral secretions. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 26, p. 203-220, 2000.

ALBORN, H.T.; TURLINGS, T.C.J.; JONES, T.H.; STENHAGEN, G.; LOUGHRIN, J.H.; TUMLINSON, J.H. An elicitor of plant volatiles from beet armyworm oral secretion. **Science**, Washington, v. 276, p. 945-949, 1997.

ALDRICH, J.R.; KOCHANSKY, J.P.; ABRAMS, C.B. Attractant for a beneficial insect and its parasitoides: Pheromone of a predatory spined soldier bug, *Podisus maculiventris* (Hemiptera: Pentatomidae). **Environmental Entomology**, Lanham, v. 13, p. 1031-1036, 1984.

ALDRICH, J.R.; LUSBY, W.R.; KOCHANSKY, J.P.; ABRAMS, C.B. Volatiles compounds from the predatory insect *Podisus maculiventris* (Hemiptera: Pentatomidae): The male and female metathoracic scent gland and female dorsal abdominal gland secretion. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 10, p. 561-568, 1984.

ANSARI, M.A.; PAWAR, A.D.; KUMAR, D.A. Possibility for biocontrol of tropical armyworm *Spodoptera litura* (Lepidoptera: Noctuidae) on potato. **Plant Protection Bulletin**, Faridabad, v. 44, p. 27-31, 1992.

BALBYSHEV, N.F.; LORENZEN, J.H. Hypersensitivity and egg drop, a novel mechanism of host-plant resistance to Colorado potato beetle (Coleoptera: Chrysomelidae). **Journal of Economic Entomology**, College Park, v. 90, p. 652-657, 1997.

BALDWIN, I.T.; PRESTON, C.A. The eco-physiological complexity of plant responses to insect herbivores. **Planta**, New York, v. 208, p. 137-145, 1999.

BERDNIKOV, V.A.; TRUSOV, Y.A.; BOGDANOVA, V.S.; KOSTERIN, O.E.; ROZOV, S.M.; NEDEL'KINA, S.V.; NIKULINA, Y.N. The neoplastic pod gene (Np) may be a factor for resistance to the pest *Bruchus pisorum*. **Pisum Genetics**, Bozeman, v. 24, p. 31-39, 1992.

BESERRA, E.B. **Biologia, etologia e capacidade de parasitismo de *Trichogramma* spp. visando ao controle biológico de *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith, 1797).** 2000.132 p. Tese (Doutorado em Entomologia) - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2000.

BESERRA, E.B.; PARRA, J.R.P. Impact of the number of *Spodoptera frugiperda* egg layers on parasitism by *Trichogramma atopovirilia*. **Scientia Agricola**, Piracicaba, v. 62, p. 190-193, 2005.

BESERRA, E.B.; DIAS, C.T.S.; PARRA, J.R.P. Distribution and natural parasitism of *Spodoptera frugiperda* eggs at different phenological stages of corn. **Florida Entomologist**, Gainesville, v. 85, p. 588-593, 2002.

BIN, F.; JOHNSON, N.F. Potential of Telenominae in biocontrol with egg parasitoids (Hym., Scelionidae). **Les Trichogrammes**, Antibes, n. 9, p. 275-287, 1982.

BIN, F.; VINSON, S.B.; STRAND, M.R.; COLAZZA, S.; JONES, W.A. Source of an egg kairomone for *Trissolcus basalus*, a parasitoid of *Nezara viridula*. **Physiological Entomology**, London, v. 18, p. 7-15, 1993.

BOO, K.S.; YANG, J.P. Kairomones used by *Trichogramma chilonis* to find *Helicoverpa assulta* eggs. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 26, p. 359-375, 2000.

BORGES, M.; COLAZZA, S.; Kairomonal effect of walking traces from *Euschistus heros* (Heteroptera: Pentatomidae) on two strains of *Telenomus podisi* (Hymenoptera: Scelionidae). **Physiological Entomology**, London, v. 28, p. 349-355, 2003.

BORGES, M.; COSTA, M.L.M.; SUJII, E.R.; CAVALCANTI, M.; REDÍGOLO, G.F.; RESCK, T.S.; VILELA, E.F. Semiochemical and physical stimuli involved in host recognition by *Telenomus podisi* (Hymenoptera: Scelionidae) toward *Euschistus heros* (Heteroptera: Pentatomidae). **Physiological Entomology**, London, v. 24, p. 227-233, 1999.

BRUNI, R., SANT'ANA, J.; ALDRICH, J.R.; BIN, F. Influence of host pheromone on egg parasitism by Scelionidae wasps: Comparison of phoretic and nonphoretic parasitoids. **Journal of Insect Behavior**, New York, v. 13, p. 165-173, 2000.

BUSATO, G.R.; GRÜTZMACHER, A.D.; GARCIA, M.S.; GIOLO, F.P.; ZOTTI, M.J.; MARTINS, A.F. Consumo e utilização de alimento por *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) originária de diversas regiões do Rio Grande do Sul, das culturas de milho e arroz irrigado. **Neotropical Entomology**, Londrina, v. 31, p. 525-529, 2002.

BUSATO, G.R.; GRÜTZMACHER, A.D.; GARCIA, M.S.; GIOLO, F.P.; ZOTTI, M.J.; STEFANELLO JÚNIOR, G.J. Biologia comparada de populações de *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith) em folhas de milho e arroz. **Neotropical Entomology**, Londrina, v. 34, p. 743-750, 2005.

BUTT, B.A.; CANTU, E. **Sex determination of lepidopterous pupae**. Washington: USDA, 1962. 7p.

CARVALHO, R.P.L. Pragas do milho. In: PATERNIANI, E.; VIÉGAS, G.P. (Ed.) **Melhoramento e produção de milho**. Campinas: Fundação Cargill, 1987. p. 637-712.

CAVE, R.D. Biology, ecology and use in pest management of *Telenomus remus*. **Biocontrol News and Information**, Wallingford, v. 21, p. 21-26, 2000.

CAVE, R.D.; ACOSTA, N.M. *Telenomus remus* Nixon: un parasitóide en el control biológico del gusano cogollero, *Spodoptera frugiperda* (Smith). **Ceiba**, Ceiba, v. 40, p. 215-227, 1999.

CHABI-OLAYE, A.; SCHULTHESS, F.; POEHLING, H.M.; BORGEMEINSTER, C. Factors affecting the biology of *Telenomus isis* (Polaszek) (Hymenoptera: Scelionidae), an egg parasitoid of Cereal stem borers in West Africa. **Biological Control**, San Diego, v. 21, p. 44-54, 2001a.

_____. Host location and host discrimination behavior of *Telenomus isis*, an egg parasitoid of the African cereal stem borer *Sesamia calamistis*. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 21, p. 663-678, 2001b.

CHABI-OLAYE, A.; SCHULTHESS, F.; SHANOWER, T.G.; BOSQUE-PEREZ, N.A. Factors influencing the developmental rates and reproductive potentials of *Telenomus busseolae* (Gahan) (Hym.: Scelionidae), an egg parasitoid of *Sesamia calamistis* Hampson (Lep.: Noctuidae). **Biological Control**, San Diego, v. 8, p. 15-21, 1997.

CHANG, N.T.; WISEMAN, B.R.; LYNCH, R.E.; HABECK, D.H. Growth and development of fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) on selected grasses. **Environmental Entomology**, Lanham, v. 15, p. 182-189, 1986.

CHING'OMA, G.P.; PITRE, H.N. Oviposition by fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith): effects of moth age and sorghum maturation stage. **Ceiba**, Ceiba, v. 40, p. 57-62, 1999.

CHIRI, A.A.; LEGNER, .E.F. Response of three *Chelonus* (Hymenoptera: Braconidae) species to kairomones in scales of six Lepidoptera. **Canadian Entomologist**, Ottawa, v. 118, p. 329-333, 1986.

COLAZZA, S.; ROSSI, M.C. Differences in the searching behaviour of two strains of the egg parasitoid *Telenomus busseolae* (Hymenoptera: Scelionidae). **European Journal of Entomology**, Ceske Budejovice, v. 98, p. 47-52, 2001.

COLAZZA, S.; ROSSI, M.C.; CLEMENTE, A. Response of the egg parasitoid *Telenomus busseolae* (Gahan) to sex pheromone of *Sesamia nonagrioides* (Lefebvre). **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 23, p. 2437-2444, 1997.

COLAZZA, S.; FUCARINO, A.; PERI, E.; SALERNO, G.; CONTI, E.; BIN., F. Insect oviposition induces volatile emission in herbaceous plants that attracts egg parasitoids. **The Journal of Experimental Biology**, Cambridge, v. 207, p. 47-53, 2004.

CONTI, E.; SALERNO, G.; BIN, F.; VINSON, S.B. The role of host semiochemicals in parasitoid specificity: a case study with *Trissolcus brochymenae* and *Trissolcus simoni* on pentatomid bugs. **Biological Control**, San Diego, v. 29, p. 435-444, 2004.

CONTI, E.; SALERNO, G.; BIN, F.; WILLIAMS, H.J.; VINSON, S.B. Chemical cues from *Murgantia histrionica* eliciting host locations and recognition in the egg parasitoid *Trissolcus brachymenae*. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 29, p. 115-130, 2003.

COURNOYER, M.; BOIVIN, G. Evidence for kairomones used by the egg parasitoid *Anaphes victus* (Hymenoptera: Mymaridae) when searching for its host. **Canadian Entomologist**, Ottawa, v. 137, p. 230-232, 2005.

CRUZ, I. **Pragas da cultura do milho em condições de campo: métodos de controle e manuseio de defensivos.** Sete Lagoas: EMBRAPA - CNPMS, 1986. 75 p.

_____. **A lagarta-do-cartucho na cultura do milho.** Sete Lagoas: EMBRAPA - CNPMS, 1995. 45 p.

CRUZ, I.; FIGUEIREDO, M.L.C. **Estudos preliminares do parasitóide *Telenomus* sp. Nixon sobre ovos de *Spodoptera frugiperda*.** Sete Lagoas: EMBRAPA - CNPS, 1994. 109 p.

CRUZ, I.; FIGUEIREDO, M.L.C.; MATOSO, N.J. **Controle biológico de *Spodoptera frugiperda* utilizando o parasitóide de ovos *Trichogramma*.** Sete lagoas: EMBRAPA-CNPMS, 1999. 40 p.

CRUZ, I.; SILVA, F.M.A.; FIGUEIREDO, M.L.C. Seletividade de diferentes doses do inseticida indoxacarb para inimigos naturais de *Spodoptera frugiperda*. In: CONGRESSO NACIONAL DE MILHO E SORGO, 23., 2000, Uberlândia. **Anais ...** Uberlândia: ABMS, 2000, p. 28.

DASS, R.; PARSHAD, B. Rearing of important lepidopterous pests on known artificial diet and screening for preferred hosts of parasite, *Telenomus remus* Nixon (Hymenoptera: Scelionidae). **Journal of Entomological Research**, New Delhi, v. 8, p. 89-92, 1984.

DE FARIA, C.A. **Resposta de *Telenomus remus* Nixon (Hymenoptera: Scelionidae) e *Trichogramma atopovirilia* Oatman & Platner (Hymenoptera: Trichogrammatidae) a voláteis de plantas e ovos de *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae).** 2001. 50 p. Dissertação (Mestrado em Entomologia)-Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 2001.

DE JONG E.J.; PAK G.A. Factors determining differential host egg recognition of two host species by different *Trichogramma* spp. **Mededelingen Van de Faculteit Landbouwwetenschappen Rijksuniversiteit Gent**, Gent, v. 49, p. 815–825, 1984.

DE MORAES, C.M.; LEWIS, W.J.; PARE, P.W.; ALBORN, H.T.; TUMLINSON, J.H. Herbivore-infested plants selectively attract parasitoids. **Nature**, London, v. 393, p. 570-573, 1998.

DE OLIVEIRA, R.C. **Características biológicas, capacidade de parasitismo e tabela de vida de *Telenomus remus* Nixon (Hymenoptera: Scelionidae), parasitóide de ovos de *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae).** 2005. 68 p. Dissertação (Mestrado em Entomologia Agrícola) – Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Jaboticabal, 2005.

DEAN, J.M.; DE MORAES, C.M. Effects of genetic modification on herbivore-induced volatiles from maize. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 32, p. 713-724, 2006.

DEGEN, T.; DILLMANN, C. MARION-POLL, F.; TURLINGS, T.C.J. High genetic variability of herbivore-induced volatile emission within a broad range of maize inbred lines. **Plant Physiology**, Rockville, v. 135, p. 1928-1938, 2004.

DeLURY, N.C.; GRIES, R.; GRIES, G.; JUDD, G.J.R.; KHASKIN, G. Moth scale-derived kairomones used by egg-larval parasitoid *Ascogaster quadridentata* to locate eggs of its host, *Cydia pomonella*. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 25, p. 2419-2431, 1999.

DICKE, M.; SABELIS, M.W.; TAKABAYASHI, J.; BRUIN, J.; POSTHUMUS, M.A. Plant strategies of manipulating predator-prey interactions through allelochemicals: prospects for application in pest control. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 16, p. 3091-3118, 1990.

DOS SANTOS, L.M.; REDAELLI, L.R.; DIENFEBACH, L.M.G.; EFROM, C.F.S. Fertilidade e longevidade de *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) em genótipos de milho. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 32, p. 345-350, 2004.

DOSS, R.P.; PROEBSTING, W.M.; POTTER, S.W.; CLEMENT, S.L.; WILLIAMSON, R.T. Response of Np mutant of pea (*Pisum sativum* L.) to pea weevil (*Bruchus pisorum* L.) oviposition and extracts. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 21, p. 97-106, 1995.

DOSS, R.P.; OLIVER, J.E.; PROEBSTING, W.M.; POTTER, S.W. KUY, S.R.; CLEMENT, S.L.; WILLIAMSON, R.T.; CARNEY, J.R.; DEVILBISS, E.D. Bruchins-insect-derived plant regulators that stimulate neoplasm formation. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA**, Washington, v. 97, p. 6218-6223, 2000.

DUFFEY, S.S.; STOUT, M.J. Antinutritive and toxic components of plant defense against insects. **Archives of Insect Biochemistry and Physiology**, São Francisco, v.32, p.3-27, 1996.

ESCALDANTE, J.A.G. Contribución al conocimiento de la biología de *Heliothis zea* y *Spodoptera frugiperda*, em el Cusco. **Revista Peruana de Entomología**, Lima, v. 17, p. 121-122, 1974.

FATOUROS, N.E.; BUKOVINSZKINE'KISS, G.; KALKERS, L.A.; GAMBORENA, R.S. DICKE, M.; HILKER, M. Oviposition-induced plant cues: do they arrest *Trichogramma* wasps during host location? **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Edinburgh, v. 115, p. 207-215, 2005.

FERNANDES, O.D. **Efeito do milho geneticamente modificado (MON810) em *Spodoptera frugiperda* (J.E. SMITH, 1797) e no parasitóide de ovos *Trichogramma***. 2003.164 p. Tese (Doutorado em Entomologia) - Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz", Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2003.

FIGUEIREDO, M.L.C. **Potencial de controle de *Spodoptera frugiperda* (Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) na cultura do milho com *Telenomus remus* Nixon (Hymenoptera: Scelionidae)**. 1997. 76 p. Dissertação (Mestrado em Entomologia) – Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 1997.

FIGUEIREDO, M.L.C.; CRUZ, I.; DELLA LUCIA, T.M.C. Controle integrado de *Spodoptera frugiperda* (Smith & Abbott) utilizando-se o parasitóide *Telenomus remus* Nixon. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 34, p. 1975-1982, 1999.

FIGUEIREDO, M.L.C.; DELLA LUCIA, T.M.C.; CRUZ, I. Effect of *Telenomus remus* Nixon (Hymenoptera: Scelionidae) density on control of *Spodoptera frugiperda* (Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) egg masses upon release in a maize field. **Revista Brasileira de Milho e Sorgo**, Sete Lagoas, v. 1, p. 12-19, 2002.

FIGUEIREDO, M.L.C.; PENTEADO-DIAS, A. M.; CRUZ, I. **Efeito do inseticida Match e sua interação com os inimigos naturais no controle de *Spodoptera frugiperda* (Smith, 1797) na cultura de milho**. Sete Lagoas: EMBRAPA, 2005. v. 31 6p.

FONSECA, J.P. Lagartas nocivas às gramíneas. **O Biológico**, São Paulo, v.9, p.411-414, 1943.

GARDNER, S. M.; LENTEREN, J. C van. Characterization of the arrestment responses of *Trichogramma evanescens*. **Oecologia**, Heidelberg, v. 68, p. 265–270, 1986.

GASSEN, D. **Manejo de pragas associadas à cultura do milho**. Passo Fundo: Aldeia Norte, 1996. 127 p.

GAUTAM, R.D. Variations in amino acids in fertile and unfertile eggs of *Spodoptera litura* (Fabr.) contribute towards parasitism by *Telenomus remus* Nixon (Scelionidae: Hymenoptera). **Journal of Entomological Research**, New Delhi, v. 10, p. 161-165, 1986.

GAZIT, Y.; LEWIS, W.J.; TUMLINSON, J.H. Arrestment of *Telenomus remus* (Hymenoptera: Scelionidae) by a kairomone associated with eggs of its host, *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera: Noctuidae). **Biological Control**, San Diego, v. 6, p. 283-290, 1996.

GEERVLIET, J.B.F.; ARIENS, S.; DICKE, M.; VET, L.E.M. Long-distance assessment of patch profitability through volatile infochemicals by the parasitoids *Cotesia glomerata* and *C. rubecula* (Hymenoptera: Braconidae). **Biological Control**, San Diego, v. 11, p. 113-121, 1998a.

GEERVLIET, J.B.F.; VREUGDENHIL, A.I.; VET, L.E.M.; DICKE, M. Learning to discriminate between infochemicals from different plant-host complexes by the parasitoid *Cotesia glomerata* and *C. rubecula* (Hymenoptera: Braconidae). **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Edinburgh, v. 86, p. 241-252, 1998b.

GERLING, D. The developmental biology of *Telenomus remus* Nixon (Hym., Scelionidae). **Bulletin of Entomological Research**, Oxford, v. 61, p. 385-388, 1972.

GERLING, D.; SCHWARTZ, A. Host selection by *Telenomus remus*, a parasite of *Spodoptera littoralis* eggs. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Edinburgh, v. 17, p. 391-396, 1974.

GOHOLE, L.S.; OVERHOLT, W.A.; KHAN, Z.R.; VET, L.E.M. Role of volatiles emitted by host and non-host plants in the foraging behaviour of *Dentichasmias busseolae*, a pupal parasitoid of the spotted stemborer *Chilo partellus*. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Edinburgh, v. 107, p. 1-9, 2003.

GOUINGUENÉ, S.; TURLINGS, T.C.J. The effects of abiotic factors on induce volatile emissions in corn plants. **Plant Physiology**, Rockville, v. 129, p. 1296-1307, 2002.

GOUINGUENÉ, S.; ALBORN, H.; TURLING, T.C.J. Induction of volatile emissions in maize by different larval instars of *Spodoptera littoralis*. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 29, p. 145-162, 2003.

GOUINGUENÉ, S.; DEGEN, T; TURLINGS, T.C.J. Variability in herbivore-induced odour emissions among maize cultivars and their wild ancestors (teosinte). **Chemoecology**, Basel, v. 11, p. 9-16, 2001.

GOUINGUENÉ, S.; PICKETT, J.A.; WADHAMS, L.J.; BIRKETT, M.A.; TURLINGS, T.C.J. Antennal electrophysiological responses of three parasitic wasps to caterpillar-induced volatiles from maize, cotton and cowpea. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 31, p. 1023-1038, 2005.

GREENE, G.L.; LEPLA, N.C.; DICKERSON, W.A. Velvetbean caterpillar. A rearing procedure and artificial medium. **Journal of Economic Entomology**, College Park, v. 69, p. 447-448, 1976.

GRÜTZMACHER, A.D.; MARTINS, J.F.S.; CUNHA, U.S. Insetos-pragas das culturas do milho e sorgo no agroecossistema de várzea. In: PARFITT, J.M.B. (Ed.). **Produção de milho e sorgo em várzea**. Pelotas: EMBRAPA Clima Temperado, 2000. p. 81-102.

GUTIÉRREZ-MARTINEZ, A.; CÁZARES, C.L.; DE LARA, G.Z.; ROSAS, R.A. Fluctuacion poblacional de *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae). **Centro de Entomologia y Acarologia**, Chapingo, p.167-174, 1989.

HALITSCHKE, R.; SCHITTKO, U.; POHNERT, G.; BOLAND, W.; BALDWIN, I.T. Molecular interactions between the specialist herbivore *Manduca sexta* (Lepidoptera, Sphingidae) and its natural host *Nicotiana attenuate*. III Fatty acid-amino acid conjugates in herbivore oral secretions are necessary and sufficient for herbivore specific plant responses. **Plant Physiology**, Rockville, v. 125, p. 711-717, 2001.

HAMADA, R. Egg parasitoids of common, *Spodoptera litura* (Fabricius). **Applied Entomology and Zoology**, Tokyo, v. 36, p. 258-259, 1992.

HERNANDÉZ, D.; DÍAZ, F. Efecto de la edad del parasitóide *Telenomus remus* Nixon (Hymenoptera: Scelionidae) sobre su capacidad de oviposición y proporción sexual de la descendencia. **Boletín de Entomología Venezolana**, Maracay, v. 10, p. 161-166, 1995.

_____. Efecto de la temperatura sobre el desarrollo de *Telenomus remus* Nixon (Hymenoptera: Scelionidae) parasitóide de *Spodoptera frugiperda* (Smith) (Lepidoptera: Noctuidae). **Boletín de Entomología Venezolana**, Maracay, v. 11, p. 149-153, 1996.

HERNANDÉZ, D.; FERRER, F.; LINARES, B. Introducción de *Telenomus remus* Nixon (Hym.: Scelionidae) para controlar *Spodoptera frugiperda* (Lep.: Noctuidae) en Yaritagua- Venezuela. **Agronomía Tropical**, Maracay, v. 39, p. 199-205, 1989.

HILKER, M.; MEINERS, T. Early herbivore alert: Insect eggs induce plant defense. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 26, p. 1379-1397, 2006.

_____. Induction of plant responses to oviposition and feeding by herbivorous arthropods: a comparison. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Edinburgh, v. 104, p. 181-192, 2002.

HILKER, M.; BLÄSKE, V.; KOBBS, C.; DIPPEL, C. Kairomonal effects of sawfly sex pheromones on egg parasitoids. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 26, p. 2591-2601, 2000.

HILKER, M.; KOBBS, C.; VARAMA, M.; SCHRANK, K. Insect egg deposition induces *Pinus* to attract egg parasitoids. **The Journal of Experimental Biology**, Cambridge, v. 205, p. 455-461, 2002.

HOBALLAH, M.E.F.; TAMÒ, C.; TURLINGS, T.C.J. Differential attractiveness of induced odors emitted by eight maize varieties for the parasitoid *Cotesia marginiventris*: Is quality or quantity important. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 28, p. 951-968, 2002.

HOBALLAH, M.E.F.; KÖLLNER, T.G.; DEGENHARDT, J.; TURLINGS, T.C.J. Costs of induced volatile production in maize. **Oikos**, v. 105, p. 168-180, 2004.

HOFSTETTER, R.W.; RAFFA, K.F. Endogenous and exogenous factors affecting parasitism of gypsy moth egg masses by *Ooencyrtus kuvanae*. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Edinburgh, v. 88, p. 123-135, 1998.

HYNES, H.B.N. Lepidopterous pests of maize in Trinidad. **Tropical Agriculture**, Trinidad, v. 19, p. 194-202, 1942.

JONES, R.L.; LEWIS, W.J.; BOWMAN, M.C.; BEROZA, M.; BIERI, B.A. Host-seeking stimulant for a parasite of the corn earworm: isolation, identification, and synthesis. **Science**, Washington, v. 173, p. 842-843, 1971.

JOSHI, B.G.; RAMAPRASAD, G.; SITARAMAIAH, S. Effect of a neem seed kernel suspension on *Telenomus remus*, an egg parasite of *Spodoptera litura*. **Phytoparasitica**, Rehovot, v. 10, p. 61-63, 1982.

JOSHI, B.G.; SITARAMAIAH, S.; RAMAPRASAD, G. Field observations on impact of egg parasite *Telenomus remus* (Hym., Scelionidae) on tobacco caterpillar, *Spodoptera litura* (Lep., Noctuidae) in tobacco nurseries in Andhra Pradesh, India. **Entomophaga**, Paris v. 27, p. 331-334, 1982

KAISER, L.; PHAM-DELEGUE, M.H.; BAKCHINE, E.; MASSON, C. Olfactory responses of *Trichogramma maidis* Pint et Voeg.: Effect of chemical cues and behavioral plasticity. **Journal of Insect Behavior**, New York, v. 2, p. 701-712, 1989.

KARBAN, R.; BALDWIN, I. T. **Induced responses to herbivory**. Chicago: The University of Chicago Press, 1997. 319 p.

LEIDERMAN, L.; SAUER, H.F.G. A lagarta dos milharais. **O Biológico**, São Paulo, v. 19, p. 105-113, 1953.

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 Entomological Society of America**, Lanham, v. 65, p. 1087-1089, 1972.

LEWIS, W.J.; NORLUND, D.A.; GUELDNER, R.C; TEAL, P.E.A.; TUMLINSON, J.H. Kairomones and their use for management of entomophagous insects. XIII. Kairomonal activity for *Trichogramma* spp. of abdominal tips, excretion, and a synthetic sex pheromone blend of *Heliothis zea* (Boddie) moths. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 8, p. 1323-1331, 1982.

LINARES, B. Farm family rearing of egg parasites in Venezuela. **Biocontrol News and Information**, Wallingford, v. 19, p. 72-75, 1998.

LOBDELL, C.E.; YONG, T.H.; HOFFMANN, M.P. Host color preferences and short-range searching behavior of the egg parasitoid *Trichogramma ostrinae*. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Edinburgh, v. 116, p. 127-134, 2005.

LOUGHRIN, J.H.; MANUKIAN, A.; HEATH R.R.; TUMLINSON, J.H. Diurnal cycle of emission of induced volatile terpenoids by herbivore-injured cotton plants. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 21, p. 1217-1227, 1994.

LUCCHINI, F. **Biologia de *Spodoptera frugiperda* (Smith e Abbot, 1797) (Lepidoptera. Noctuidae). Níveis de prejuízos e avaliação toxicológica de inseticidas para seu combate em milho.** 1977. 114 p. Dissertação (Mestrado em Entomologia) - Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 1977.

MANI, M.; KRISHNAMOORTHY, A. Susceptibility of *Telenomus remus* Nixon, an exotic parasitoid of *Spodoptera litura* (F.), to some pesticides. **Tropical Pest Management**, London, v. 32, p. 49-51, 1986.

MATTIACCI, L.; DICKE, M.; POSTHUMUS, M.A. β -Glucosidase: an elicitor of herbivore induced plant odor that attracts host-searching parasitic wasps. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, Washington, v. 92, p. 2036-2040, 1995.

MATTIACCI, L.; VINSON, S.B.; WILLIAMS, H.J.; ALDRICH, J.R.; BIN, F. A long-range attractant kairomone for egg parasitoid *Trissolcus basalus* (Woll.), isolated from defensive secretion of its host, *Nezara viridula*. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 19, p. 1067-1181, 1993.

McGREGOR, R.; HENDERSON, D. The influence of oviposition experience on response to host pheromone in *Trichogramma sibiricum* (Hymenoptera: Trichogrammatidae). **Journal of Insect Behavior**, New York, v. 11, p. 621-632, 1998.

MEINERS, T.; HILKER, M. Host location in *Oomyzus gallerucae* (Hymenoptera: Eulophidae), an egg parasitoid of the elm leaf beetle *Xanthogaleruca luteola* (Coleoptera: Chrysomelidae). **Oecologia**, Heidelberg, v. 112, p. 87-93, 1997.

_____. Induction of plant synomones by oviposition of a phytophagous insect. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 26, p. 221-232, 2000.

MEINERS, T.; WESTERHAUS, C.; HILKER, M. Specificity of chemical cues used by a specialist egg parasitoid during host location. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Edinburgh, v. 95, p. 151-159, 2000.

METCALF, C.; FLINT, W.P.J.; METCALF, R.L. **Destructive insects and useful insects**: their habits and control. New York: Mc Graw- Hill, 1962. 1087 p.

MORAES, M.C.; LAUMANN, R.; SUJII, E.R.; PIRES, C.; BORGES, M. Induced volatiles in soybean and pigeon pea plants artificially infested with the neotropical brown stink bug, *Euchistus heros*, and their effect on the egg parasitoid, *Telenomus podisi*. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Edinburgh, v. 115, p. 227-237, 2005.

MORALES, J.; GALLARDO, J.S.; VÁSQUEZ, C.; RIOS, Y. Patrón de emergência, longevidad, parasitismo y proporción sexual de *Telenomus remus* (Hymenoptera: Scelionida) com relación al cogollero del maíz. **Bioagro**, Barquisimeto, v. 12, p. 47-54, 2000.

MUMM, R.; HILKER, M. The significance of background odor for an egg parasitoid to detect plants with host eggs. **Chemical Senses**, Oxford, v. 30, p. 337-343, 2005.

MUMM, R.; TIEMANN, T.; VARAMA, M.; HILKER, M. Choosy egg parasitoids: Specificity of oviposition-induced pine volatiles exploited by an egg parasitoid of pine sawflies. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Edinburgh, v. 115, p. 217-225, 2005.

MUMM, R.; SCHRANK, K.; WEGENER, R.; SCHULZ, S.; HILKER, M. Chemical analysis of volatiles emitted by *Pinus sylvestris* after induction by insect oviposition. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 29, p. 1235-1252, 2003.

NARVÁEZ, C.E.G.; ZOCCO, J.L. Control integrado de *Spodoptera frugiperda* (Smith) utilizando *Telenomus remus* (Nixon) em *Zea mays* L. **Investigación Agrícola**, Santa Cruz de la Sierra, v. 1, p. 1-5, 1996.

NGI SONG, A.J.; OVERHOLT, W.A.; NJAGI, P.N.G.; DICKE, M.; AYERTEY, J.N.; LWANDE, W. Volatile infochemicals used in host and host habitat location by *Cotesia flavipes* Cameron and *Cotesia sesamiae* (Cameron) (Hymenoptera: Braconidae), larval parasitoids of stemborers on gramineae. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 22, p. 307-323, 1996.

NOLDUS, L.P.J.J.; POTTING, R.P.J.; BARENDREGT, H.E. Moth sex pheromone adsorption to leaf surface: Bridge in time for chemical spies. **Physiological Entomology**, London, v. 16, p. 329-344, 1991.

NOLDUS, L.P.J.J.; LENTEREN, J.C.; LEWIS, W.J. How *Trichogramma* parasitoids use moth sex pheromones as kairomones: orientation behaviour in a wind tunnel. **Physiological Entomology**, London, v. 16, p. 313-327, 1991.

NORLUND, D.A.; CHALFANT, R.B.; LEWIS, W.J. Response of *Trichogramma pretiosum* females to extracts of two plants attacked by *Heliothis zea*. **Agriculture, Ecosystems and Environment**, Amsterdam, v. 12, p. 127-133, 1984.

NORLUND, D.A.; LEWIS, W.J.; GUELDNER, R.C. Kairomones and their use for management of entomophagous insects. XIV. Response of *Telenomus remus* to abdominal tips of *Spodoptera frugiperda*, (Z)-9-tetradecene-1-ol acetate and (Z)-9-dodecene-1-ol acetate. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 9, p. 695-701, 1983.

NORLUND, D. A.; STRAND, M. R.; LEWIS, W. J.; VINSON, S.B. Role of kairomones from host accessory gland secretion in host recognition by *Telenomus remus* and *Trichogramma pretiosum*, with partial characterization. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Edinburgh, v. 44, p. 37-43, 1987.

OCKROY, M.L.B.; TURLINGS, T.C.J.; EDWARDS, P.J.; FRITZSCHE-HOBALLAH, M.E.; AMBROSETTI, L.; BASSETTI, P.; DORN, S. Response of natural populations of predators and parasitoids to artificially induced volatile emissions in maize plants (*Zea mays* L.). **Agricultural and Forest Entomology**, Oxford, v. 3, p. 201-209, 2001.

OKOTH, E.O.R.; SONGA, J.M.; NGI-SONG, A.J.; OMWEGA, C.O.; OGOL, C.K.P.O.; SCHULTHESS, F. The bionomics of the egg parasitoid *Telenomus busseolae* (Gahan) (Hymenoptera: Scelionidae) on *Busseola fusca* Fuller and *Sesamia calamistis* Hampson (Lepidoptera: Noctuidae) in Kenya. **African Entomology**, Hatfield, v. 14, p. 219-224, 2006.

PARÉ, P.W.; TUMLINSON, J.H. Volatile signals in response to herbivore feeding. **Florida Entomologist**, Gainesville, v. 79, p. 93-103, 1996.

_____. Induced synthesis of plant volatiles. **Nature**, London, v. 385, p. 30-31, 1997.

PARKER, F.D.; LAWSON, F. R.; PINNELL, R. E. Suppression of *Pieris rapae* using a new control system: mass releases of both the pest and its parasite. **Journal of Economic Entomology**, College Park, v. 64, p. 721-735, 1971.

PARRA, J.R.P. **Técnicas de criação de insetos para programas de controle biológico**. Piracicaba: FEALQ, 2001. 137 p.

PARRA, J.R.P.; ZUCCHI, R.A.; LOPES, J.R.S. Pragas do milho e seu controle. In: OSUNA, J.A.; MORO, J.R. (Ed.). **Produção e melhoramento do milho**. Jaboticabal: FUNEP, 1995. p. 81-87.

PASHLEY, D.P.; HAMMOND, A.M.; HARDY, T.N. Reproductive isolating mechanisms in the fall armyworm host strains (Lepidoptera: Noctuidae). **Annals of the Entomological Society of America**, Lanham, v. 85, p. 400-405, 1992.

PATEL, R.C.; YADAV, D.N.; SARAMMA, P.U. Impact of mass releases of *Chelonus heliopa* Gupta and *Telenomus remus* Nixon against *Spodoptera litura* (Fabricius). **Journal of Entomological Research**, New Delhi, v. 3, p. 53-56, 1979.

PENCOE, N.; MARTIN, P.M. Development and reproduction of fall armyworm on several wild grasses. **Environmental Entomology**, Lanham, v. 10, p. 999-1002, 1981.

PERI, E.; GUARINO, S.; LO BUE, P.; COLAZZA, S. Sex pheromone compounds mediating host specificity in the egg parasitoid *Telenomus busseolae*. In: ANNUAL MEETING INTERNATIONAL SOCIETY OF CHEMICAL ECOLOGY, 22., 2006, Barcelona. **Proceedings....** Barcelona: University of Barcelona, 2006b, p.83.

PERI, E.; SOLE, A.S.; WAJNBERG, T.; COLAZZA, S. Effect of host kairomones and oviposition experience on the arrestment behavior of an egg parasitoid. **The Journal of Experimental Biology**, Cambridge, v. 209, p. 3629-3635, 2006a.

PICHO, H.G. Biología de *Telenomus remus* Nixon (Hym.: Scelionidae). **Revista Peruana de Entomología**, Lima, v. 30, p. 29-32, 1987.

PIRES, C.; SUJII, E.R.; BORGES, M.; SCHMIDT, F.V.G.; ZARBIN, P.H.G.; AZEVEDO, V.C.R.; LACERDA, A.L.; PANTALEÃO, D. **Ação cairomonal de componentes do feromônio de alarme do percevejo verde pequeno da soja, *Piezodorus guildinii* sobre o parasitóide de ovos *Telenomus podisi***. Brasília: EMBRAPA, 2001. 22 p.

PITRE, H.N.; MULROONEY, J.E.; HOGG, D.B. Fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae) oviposition: crop preferences and egg distribution on plants. **Journal of Economic Entomology**, College Park, v. 76, p. 463-466, 1983.

PRICE P.W.; BOUTON C.E.; GROSS P.; MCPHERON B.A.; THOMPSON J.N.; WEIS A.E. 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, p.41-65, 1980.

RASMANN, S.; KÖLNNER, T.G.; DEGENHARDT, J.; HILTPOLD, I.; TOEPFER, S.; KUHLMANN, U.; GERSHENZON, J.; TURLINGS, T.C.J. Recruitment of entomopathogenic nematodes by insect-damaged maize roots. **Nature**, London, v. 434, p. 732-737, 2005.

REDDY, G.V.P.; HOLOPAINEN, J.K.; GUERRERO, A. Olfactory responses of *Plutella xylostella* natural enemies to host pheromone, larval frass, and green leaf cabbage volatiles. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 28, p. 131-143, 2002.

ROGERS, C.E.; MARTI JUNIOR, O.G. Effects of age at first mating on the reproductive potential of the fall armyworm (Lepidoptera: Noctuidae). **Environmental Entomology**, Lanham, v. 23, p. 322-325, 1994.

ROMEIS, J.R.; SHANOWER, T.G.; ZABITZ, C.P.W. Volatile plant infochemicals mediate plant preference of *Trichogramma chilonis*. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 23, p. 2455-2465, 1997.

ROMEIS, J.; BABENDREIER, D.; WÄCKERS, F.L.; SHANOWER, T.G. Habitat and plant specificity of *Trichogramma* egg parasitoids-underlying mechanisms and implications. **Basic and Applied Ecology**, Gottingen, v. 6, p. 215-236, 2005.

SALERNO, G.; DE SANTIS, F.; CONTI, E.; BIN, F. Host location by *Telenomus busseolae* on the plant substrate. In: ANNUAL MEETING INTERNATIONAL SOCIETY OF CHEMICAL ECOLOGY, 22, 2006, Barcelona. **Proceedings....** Barcelona: University of Barcelona, 2006b, p.214.

SANKARAN, T. Natural enemies introduced in recent years for biological -control of agricultural pests in India. **Indian Journal of Agricultural Science**, New Delhi, v. 44, p. 425-433, 1974.

SARMENTO, R.A.; AGUIAR, R.W.S.; AGUIAR, R.A.S.S.; VIEIRA, S.M.J.; OLIVEIRA, H.G.; HOLTZ, A.M. Revisão da biologia, ocorrência e controle de *Spodoptera frugiperda* (Lepidoptera, Noctuidae), em milho no Brasil. **Bioscience Journal**, Uberlândia, v. 18, p. 41-48, 2002.

SCHMIDT, J.M.; CARTER, M.H. The locomotory response of the egg parasitoid *Trichogramma-evanescens* westwood to hexane extracts of eastern spruce budworm scales (*Choristoneura-fumiferana* (Clemens)). **Canadian Journal of Zoology**, Quebec, v. 70, p. 941-949, 1992.

SCHWARTZ, A.; GERLING, D. Adult biology of *Telenomus remus* (Hymenoptera: Scelionidae) under laboratory conditions. **Entomophaga**, Paris, v. 19, p. 482-492, 1974.

SERVICIO BIOLÓGICO. **Telenomus**: un controlador biológico del cogollero del maíz. Yaritagua, 2002. 6 p.

SHAPIRO, A. M.; DE VAY, J.E. Hypersensitive reaction of *Brassica nigra* L. (Cruciferae) kills eggs of *Pieris* butterflies (Lepidoptera: Pieridae). **Oecologia**, Heidelberg, v. 71, p. 631-632, 1987.

SHU, S.; JONES, R. L. Kinetic effects of kairomone in moth scales of the European corn borer on *Trichogramma nubilale* Ertle & Davis (Hymenoptera: Trichogrammatidae). **Journal of Insect Behavior**, New York, v. 2, p. 123–131, 1989.

SHU, S.; SWEDENBORG, P.D.; JONES, R.L. A kairomone effect on the behavior of *Trichogramma nubilale* Ertle & Davis (Hymenoptera: Trichogrammatidae). Isolation, identification and synthesis. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 16, p. 521-529, 1990.

SIMMONS, A.M.; LYNCH, R.E. Egg production and adult longevity of *Spodoptera frugiperda*, *Helicoverpa zea* (Lepidoptera: Noctuidae), and *Elasmopalpus lignosellus* (Lepidoptera: Pyralidae) on selected adult diets. **Florida Entomologist**, Gainesville, v. 73, p. 665-671, 1990.

SILVA, C.C.; MORAES, M.C.B.; LAUMANN, R.A.; BORGES, M. Sensory response of the egg-parasitoid of *Telenomus podisi* to stimuli from the bug *Euschistus heros*. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 41, p. 1093-1098, 2006.

SOUSA, J.M.; SPENCE, J.R. Host age and parasitism by *Tiphodytes gerriphagus* (Hymenoptera: Scelionidae), an egg parasitoid of water striders (Heteroptera: Gerridae). **Annals of the Entomological Society of America**, Lahnam, v. 94, p. 681-685, 2001.

STEIDLE, J.L.M.; LOON, J.J.A van. Chemoecology of parasitoid and predator oviposition behaviour. In: HILKER, M.; MEINERS, T. (Ed.) **Chemoecology of insect eggs and egg deposition**. Berlin: Blackwell, 2002. p. 291-317.

STEIDLE, J.L.M.; STEPPUHN, A.; RUTHER, J. Specific foraging kairomones used by a generalist parasitoid. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 29, p. 131-143, 2003.

STEIDLE, J.L.M.; LANKA, J.; MÜLLER, C.; RUTHER, J. The use of general infochemicals in a generalist parasitoid. **Oikos**, Oxford, v. 95, p. 18-86, 2001.

STRAND, M.R.; VINSON, S.B. Analysis of an egg recognition kairomone of *Telenomus heliothidis* (Hymenoptera: Scelionidae). Isolation and host function. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 9, p. 423-432, 1983.

_____. Source and characterization of an egg recognition kairomone of *Telenomus heliothidis*, a parasitoid of *Heliothis virescens*. **Physiological Entomology**, London, v. 7, p. 83-90, 1982.

TAKABAYASHI, J.S.; DICKE, M.; POSTHUMUS, M.A. Variation in composition of predator-attracting allelochemicals emitted by herbivore-infested plants: Relative influence of plant and herbivore. **Chemoecology**, Basel, v. 2, p. 1-6, 1991.

- TAKABAYASHI, J.S.; TAKAHASHI, S.; DICKE, M.; POSTHUMUS, M.A. Developmental stage of herbivore *Pseudaletia separata* affects production of herbivore-induced synomone by corn plants. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 21, p. 273-287, 1995.
- THOMSON, M.S.; ALL, J.N. Distribution of fall armyworm egg masses on sweet corn. **Journal of the Georgia Entomological Society**, Athens, v. 18, p. 219-224, 1982.
- TOOKER, J.F.; DE MORAES, C.M. Jasmonate in Lepidoptera eggs and neonates. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 31, p. 2753-2759, 2005.
- TRUITT, C.L.; WEI, H.X.; PARÉ, P.W. A plasma membrane protein from *Zea mays* binds with the herbivore elicitor volicitin. **The Plant Cell**, Rockville, v. 16, p. 523-532, 2004.
- TURLINGS, T.C.J.; TON, J. Exploiting scents of distress: the prospect of manipulating herbivore-induced plant odours to enhance the control of agricultural pests. **Current Opinion in Plant Biology**, London, v. 9, p. 421-427, 2006.
- TURLINGS, T.C.J.; TUMLINSON, J.H. Do parasitoids use herbivore-induced plant chemicals defenses to locate hosts? **Florida Entomologist**, Gainesville, v. 74, p. 42-50, 1991.
- TURLINGS, T.C.J.; TUMLINSON, J.H. Systemic chemical signaling by herbivore-injured corn. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA**, New York, v.89, p. 8399, 8402, 1992.
- TURLINGS, T.C.J.; TUMLINSON, J.H.; LEWIS, W.J. Exploitation of herbivore-induced plant odors by host seeking parasitic wasps. **Science**, Washington, v. 250, p. 1251-1253, 1990.
- TURLINGS, T.C.J.; JEANBOURQUIN, P.M.; HELD, M.; DEGEN, T. Evaluating the induced-odour emission of a Bt maize and its attractiveness to parasitic wasps. **Transgenic Research**, Dordrecht, v. 14, p. 807-816, 2005.
- TURLINGS, T.C.J.; LENGWILER, U.B.; BERNASCONI, M.L.; WECHSLER, D. Timing of induced volatile emissions in maize seedlings. **Planta**, New York, v. 207, p. 146-152, 1998.

TURLINGS, T.C.J.; McCALL, P.J.; ALBORN, H.T. TUMLINSON, J.H. An elicitor in caterpillar oral secretions that induces corn seedlings to emit chemical signals attractive to parasitic wasps. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 19, p. 411-425, 1993.

VAN LENTEREN, J.C.; BUENO, V.H.P. Augmentative biological control of arthropods in Latin America. **BioControl**, Dordrecht, v. 48, p. 123-139, 2003.

VELEZ, C.M.; SIFUENTES, J.A. El gusano cogollero de maiz: su combate con insecticidas granulados en el valle Apatzigan, Midi. **Agricultura Tecnica en Mexico**, Chapingo, v. 2, p. 315-317, 1967.

VET, L.E.M.; DICKE, M. Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context. **Annual Review of Entomology**, Palo Alto, v. 37, p. 141-172, 1992.

VET, L.E.M.; LEWIS, W.J.; CARDÉ, R.T. Parasitoid foraging and learning. In: CARDÉ, R.T.; BELL, W.J. (Ed.) **Chemical ecology of insects 2**. New York: Chapman & Hall, 1995. p.65-101.

VET, L.E.M.; WACKERS, T.A.; DICKE, M. How to hunt for hiding hosts: The reability-detectability problem in foraging parasitoids. **Netherlands Journal of Zoology**, Leiden, v. 41, p. 202-213, 1991.

VET, L.E.M.; LENTEREN, J.C.; VAN HEYMANS, M.; MEELIS, E. An airflow olfactometer for measuring olfactory responses of hymenopterous parasitoids and other small insects. **Physiological Entomology**, London, v. 8, p. 97-106, 1983.

VIEIRA, S. **Estatística experimental**. São Paulo: Atlas, 1999. 185p.

VINSON, S.B. Biochemical coevolution between parasitoids and their hosts. In: PRICE, P.W. (Ed.) **Evolutionary strategies of parasitic insects and mites**. New York: Plenum Press, 1975. p. 14-48.

_____. Host selection by insect parasitoids. **Annual Review of Entomology**, Palo Alto, v. 21, p. 109-134, 1976.

_____. Parasitoid-host relationship. In: BELL, W.J.; CARDE, R.T. (Ed.). **Chemical Ecology of Insects**. New York: Chapman & Hall, 1984. p. 205-233.

_____. The general host selection behavior of parasitoid Hymenoptera and a comparison of initial strategies utilized by larvaphagous and oophagous species. **Biological Control**, San Diego, v. 11, p. 79-96, 1998.

VINSON, S.B.; BIN, F.; VET, L.E.M. Critical issues in host selection by insect parasitoids. **Biological Control**, San Diego, v. 11, p. 77-78, 1998.

WADDILL, V.H.; WHITCOMB, W.H. Release of *Telenomus remus* (Hym. Scelionidae) against *Spodoptera frugiperda* (Lep., Noctuidae) in Florida, U.S.A.. **Entomophaga**, Paris, v. 27, p. 159-162, 1982.

WEGENER, R.S.; SCHULTZ, S.; MEINERS, T.; HADWICH, K.; HILKER, M. Analyses of volatiles induced by oviposition of the elm leaf beetle *Xanthogaleruca luteola* on *Ulmus minor*. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 27, p. 499-515, 2001.

WHITMAN, D.W.; ELLER, F.J. parasitic wasps orient to green leaf volatiles. **Chemoecology**, Basel, v. 1, p. 69-75, 1990.

WOJCIK, B.; WHITCOMB, W.H; HABECK, D.H. Host range testing of *Telenomus remus* (Hymneoptera: Scelionidae). **Florida Entomologist**, Gainesville, v. 59, p. 195-198, 1976.

YAN, Z.G.; WANG, C.Z. Similar attractiveness of maize volatiles induced by *Helicoverpa armigera* and *Pseudaletia separate* to the generalist parasitoid *Campoletis chloridae*. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Edinburgh, v. 118, p. 87-96, 2006.