

Universidade de São Paulo
Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz”

**Indução de voláteis em plantas de milho por um hospedeiro,
Spodoptera frugiperda (J.E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) e um
não-hospedeiro, *Plutella xylostella* L. (Lepidoptera: Plutellidae) e seu efeito
sobre esses insetos e seus respectivos parasitóides**

André Gustavo Corrêa Signoretti

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

Piracicaba
2008

Livros Grátis

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.

André Gustavo Corrêa Signoretti
Engenheiro Agrônomo

**Indução de voláteis em plantas de milho por um hospedeiro,
Spodoptera frugiperda (J.E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) e um
não-hospedeiro, *Plutella xylostella* L. (Lepidoptera: Plutellidae) e seu efeito
sobre esses insetos e seus respectivos parasitóides**

Orientador:
Prof. Dr. JOSÉ MAURÍCIO SIMÕES BENTO

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

Piracicaba
2008

**Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP)
DIVISÃO DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - ESALQ/USP**

Signoretti, André Gustavo Corrêa

Indução de voláteis em plantas de milho por um hospedeiro, *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) e um não-hospedeiro, *Plutella xylostella* L. (Lepidoptera: Plutellidae) e seu efeito sobre esses insetos e seus respectivos parasitóides / André Gustavo Corrêa Signoretti. - - Piracicaba, 2008.
72 p. : il.

Dissertação (Mestrado) - - Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, 2008.
Bibliografia.

1. Inseto Parasitóide 2. Interação planta-inseto 3. Lagartas 4. Lepidoptera 5. Milho I. Título

CDD 633.15
S578i

“Permitida a cópia total ou parcial deste documento, desde que citada a fonte – O autor”

Dedico

*Aos meus pais, Roque Geraldo Signoretti e Maria Zélia Corrêa Signoretti,
meus exemplos de vida, por todo esforço e sacrifício que sempre fizeram por mim,
e aos meus irmãos, João e Fernanda, pela união e amizade*

AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Dr. José Maurício Simões Bento, pela oportunidade, orientação, amizade, confiança, ensinamentos e, principalmente, pelo exemplo de força e determinação;

Ao Prof. Dr. José Roberto Postali Parra, por me acolher como estagiário durante parte da minha graduação, por sua ajuda e conselhos no trabalho, e pela disponibilização das dependências do laboratório de Biologia de Insetos da ESALQ/USP, sempre que necessário;

Ao Prof. Dr. José Djair Vendramim, pelos conselhos e informações na escolha de cultivares de milho e, principalmente, por ter sido sempre atencioso e predisposto a ajudar;

Aos demais professores do Departamento de Entomologia, Fitopatologia e Zoologia Agrícola da ESALQ/USP, pelos conhecimentos transmitidos durante o curso e pela pronta disponibilidade para ajuda e sugestões;

Ao Prof. Dr. Carlos Tadeu dos Santos Dias, do Departamento de Ciências Exatas da ESALQ/USP, pela ajuda com as análises estatísticas;

À Neide Graciano Zério, técnica do laboratório de Biologia de Insetos da ESALQ/USP, por toda ajuda que sempre forneceu durante na criação dos insetos;

Ao Heraldo Negri de Oliveira, por me oferecer conselhos valiosos, adquiridos durante anos de experiência com estudo e criação de parasitóides;

Ao Horozino Rodrigues dos Santos (Dino) e José Carlos Rodrigues Castilho (Carlinhos), que me ajudaram muito nos trabalhos de campo, sempre com muita alegria e humildade, e pela amizade que temos desde meu ingresso na Entomologia;

Ao Gustavo Gonzaga Bueno, da Dow AgroSciences, pelo fornecimento das sementes de milho utilizadas neste trabalho;

Ao pesquisador Ivan Cruz e ao laboratorista Geraldo Magela da Fonseca, da EMBRAPA Milho e Sorgo, por me receberem de prontidão, me auxiliando na aprendizagem de criação de

parasitóides, e pelo fornecimento de pupas do parasitóide *Campoletis flavicineta*, utilizado neste trabalho;

Aos pesquisadores Dr. Valmir Antonio Costa, Dra. Zuleide e Dra. Angélica, pelo auxílio e identificação do parasitóide *Apanteles piceotrichosus*, utilizado neste trabalho;

Aos amigos do Laboratório de Comportamento de Insetos:

Bel, Ana Lia, Cristiane, Weliton, Laura, Mayra, Fernanda Ramos, Rejane e Vitor (Di-Fada), pela cooperação, idéias no trabalho e momentos de descontração;

Newton Noronha (Newtinho), Fernanda Peñaflor (Pena) e Nancy Barreto (Mamacita), por não faltarem em nenhum momento quando precisei de ajuda, pelos conselhos e pelas muitas risadas durante o dia;

Aiane Peixoto, meu braço direito neste trabalho, por sua enorme dedicação e seriedade ao trabalhar;

A Luciana (Avalãxe), pela ajuda e, principalmente, pela amizade criada durante seu período de estágio;

Ao Alberto Arab, grande amigo e pesquisador que admiro muito, pela cooperação e conselhos durante meu mestrado, e pelos vários cafés e bate-papos;

Ao Prof. Dr. José Roberto Trigo, do Departamento de Zoologia da UNICAMP, pela paciência e ajuda com as análises químicas;

Aos grandes amigos do Programa de Pós Graduação, Ana Paula (Lorão), Flávia (Ba-t-ria), Rodrigo (Atropelado), Fernando, Eliane, André (Jorjão), Zé Wilson e Marú, pelo grande companheirismo, animação e alegria estampada na cara, fazendo desse período, uma época de tão boas recordações;

Aos meus grandes amigos e companheiros de qualquer hora, Cristiano Cassiano da Silva (Dorók) e Flávia Quaino (Havaiana), pelos mais sinceros desejos de felicidade e sucesso que sempre tiveram por mim, e por estarem tão presentes em minha vida durante todo esse tempo;

Ao Bruno (Tãpiko), Fernando (Judók) e Éder (Viola), com os quais tive a oportunidade de conviver, pela forte amizade, parceria e bom humor;

Aos meus amigos da República Malók, Spoke, Já-Tem, D-Boua, μ-lãni, Koió, Tocha, Zé-Fofin, Bok-Sek, Clodovil, Grália, Xau-Lim, Búxi, Glifozato, Kutuvelo, Regaço, Aldo, Seq-Ço-Foni, D-Tento, Q-Οπna, Di-Mark, Molusco, C-Ukuπα e Cent-1, e ao meu primo Danilo (Violêro), por toda felicidade que me proporcionaram e, principalmente, por compreenderem o sentido de “união”;

A todos que, direta ou indiretamente, contribuíram na realização deste trabalho;

À FAPESP, pela concessão da bolsa de estudos durante a realização do Curso de Pós-Graduação.

"Em condições de temperatura, umidade, pressão, volume, luminosidade e todas as outras variáveis possíveis, rigorosamente controladas, o organismo agirá da maneira como bem entender"

(Lei de Harvard)

SUMÁRIO

RESUMO	10
ABSTRACT	11
1 INTRODUÇÃO.....	12
2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA.....	15
2.1 <i>Spodoptera frugiperda</i> (JE Smith) (Lepidoptera: Noctuidae).....	15
2.1.1 Biologia	15
2.1.2 Importância e danos.....	15
2.2 <i>Plutella xylostella</i> L. (Lepidoptera: Plutellidae).....	17
2.2.1 Biologia	17
2.2.2 Importância e danos.....	17
2.3 <i>Campoletis flavicincta</i> (Ashmead) (Hymenoptera: Ichneumonidae).....	19
2.4 <i>Apanteles piceotrichosus</i> (Blanchard) (Hymenoptera: Braconidae)	20
2.5 Defesas induzidas em plantas por herbivoria	21
2.5.1 Elicitores e Biossíntese de Voláteis.....	21
2.5.2 Fatores que afetam a composição de voláteis e o efeito desses sobre os organismos.....	23
2.5.3 Emissão de voláteis em plantas de milho	26
3 MATERIAL E MÉTODOS.....	28
3.1 Criação dos insetos	28
3.1.1 Criação dos herbívoros (<i>Spodoptera frugiperda</i> e <i>Plutella xylostella</i>).....	28
3.1.2 Criação dos parasitóides	30
3.2 Plantas e indução de voláteis.....	33
3.3 Bioensaios comportamentais	35
3.3.1 Efeito dos voláteis das plantas de milho na resposta comportamental de <i>Campoletis flavicincta</i> e <i>Apanteles piceotrichosus</i>	35
3.3.2 Efeito dos voláteis das plantas de milho na resposta comportamental de <i>Spodoptera frugiperda</i> e <i>Plutella xylostella</i>	37
3.3.3 Efeito dos voláteis das plantas de couve-manteiga na resposta comportamental de <i>Apanteles piceotrichosus</i> e <i>Plutella xylostella</i>	38
4 RESULTADOS	40

4.1 Bioensaios comportamentais com <i>Campoletis flavicincta</i>	40
4.2 Bioensaios comportamentais com <i>Apanteles piceotrichosus</i>	42
4.3 Bioensaios comportamentais com <i>Spodoptera frugiperda</i>	46
4.4 Bioensaios comportamentais com <i>Plutella xylostella</i>	49
5 DISCUSSÃO	53
5.1 Respostas olfativas dos insetos aos voláteis das plantas hospedeiras	53
5.2 Respostas olfativas de <i>Apanteles piceotrichosus</i> e <i>Plutella xylostella</i> aos voláteis de plantas não-hospedeiras	57
6 CONSIDRAÇÕES FINAIS.....	60
REFERÊNCIAS	62

RESUMO

Indução de voláteis em plantas de milho por um hospedeiro, *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) e um não-hospedeiro, *Plutella xylostella* L. (Lepidoptera: Plutellidae) e seu efeito sobre esses insetos e seus respectivos parasitóides

As plantas reconhecem e produzem substâncias voláteis específicas para a atração de parasitóides após o ataque de um herbívoro, num processo conhecido como defesa indireta. Contudo, a capacidade dessas plantas em processar e liberar novos compostos voláteis sob o ataque de um herbívoro não hospedeiro permanece ainda inexplorado. Em vista disso, o presente trabalho buscou investigar o efeito dos voláteis emitidos por planta de milho sob o ataque de uma praga até então não hospedeira (traça-das-crucíferas, *Plutella xylostella*) comparado ao daqueles emitidos por planta de milho sob ataque de um hospedeiro tradicional (lagarta-do-cartucho-do-milho, *Spodoptera frugiperda*), sobre esses insetos e seus respectivos parasitóides, *Apanteles piceotrichosus* e *Campoletis flavicincta*. Os bioensaios com os parasitóides foram conduzidos em fotofase, sendo oferecidos a estes, voláteis de plantas de milho sadias, voláteis liberados nos intervalos de 0-1, 5-6 e 24-25h após tratamento em fotofase por dano mecânico ou herbivoria simulada, e voláteis liberados no intervalo de 5-6h após esses mesmos tratamentos em escotofase. Já os ensaios com as mariposas foram conduzidos em escotofase, sendo oferecidos a estas, voláteis de plantas de milho sadias, voláteis liberados nos intervalos de 5-6h após tratamento em fotofase por dano mecânico ou herbivoria simulada, e voláteis liberados no intervalo de 0-1 e 24-25h após esses mesmos tratamentos em escotofase. Adicionalmente, foram testados, para *P. xylostella*, voláteis de plantas de couve-manteiga sadia, e para *A. piceotrichosus*, voláteis de couve-manteiga sadia, couve-manteiga danificada mecanicamente e couve-manteiga atacada por lagartas de *P. xylostella*. As fêmeas de *C. flavicincta* apresentaram atratividade para voláteis emitidos pelas plantas de milho no intervalo de 5 a 6 horas após tratamento com regurgito de *S. frugiperda* em escotofase. Curiosamente, não apresentou atratividade pelos voláteis liberados nesse mesmo intervalo de tempo após indução com regurgito em fotofase. As fêmeas acasaladas de *S. frugiperda* foram atraídas por voláteis de plantas de milho sadia e voláteis liberados nos intervalos de 5-6 e 24-25h após dano mecânico ou tratamento da planta com regurgito deste herbívoro. Porém, preferiu voláteis de plantas sadias aqueles de plantas tratadas com regurgito em fotofase. Esses resultados demonstraram que esses insetos são capazes de discriminar entre misturas de voláteis presentes em seu habitat natural, onde ocorre a relação tritrófica milho (planta hospedeira) – *S. frugiperda* (herbívoro) – *C. flavicincta* (parasitóide). Da mesma forma, na relação couve-manteiga (planta hospedeira) – *P. xylostella* (herbívoro) – *A. piceotrichosus* (parasitóide), as fêmeas de *P. xylostella* foram atraídas pelos voláteis de couve-manteiga sadia, assim como as fêmeas de *A. piceotrichosus* foram atraídas pelos voláteis de couve-manteiga atacadas por lagartas deste herbívoro. No caso da simulação de uma nova relação, milho (planta não-hospedeira) – *P. xylostella* (herbívoro) – *C. flavicincta* (parasitóide), tanto fêmeas de *A. piceotrichosus*, quanto de *P. xylostella*, não foram capazes de responder aos voláteis de plantas de milho sadias, danificadas mecanicamente e danificadas mecanicamente + regurgito de *P. xylostella*. A determinação desses mecanismos poderá ser útil para maior compreensão do contexto evolutivo entre plantas e insetos e obtenção de novos avanços no manejo e controle biológico de pragas.

Palavras-chave: Interações tritróficas; Voláteis de plantas; Defesa indireta; Interação planta-inseto; Parasitóides larvais

ABSTRACT

Maize induced volatiles elicited by a host *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) and a non-host *Plutella xylostella* L. (Lepidoptera: Plutellidae) of these insects and their respective parasitoids

Plants recognize and produce specific volatile substances that attract parasitoids after the herbivore attack, characterizing a process known as indirect defense. However, the ability of these plants in processing and releasing novel volatile compounds elicited by a non-host herbivore attack has been poorly explored. Regarding this, the current study aimed to investigate the effect of volatiles emitted by maize plants under the attack of a pest which is not a host so far, diamondback moth, *Plutella xylostella* compared to those emitted by a common host, fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* on the behavior response of these insects and their respective parasitoids *Apanteles piceotrichosus* e *Campoletis flavicincta*. The bioassays with the parasitoids were conducted during photophase and they were exposed to volatiles from undamaged maize, volatiles released at the time intervals 0-1, 5-6 and 24-25h after the treatment of mechanical damage or simulated herbivory during photophase, and volatiles released at the time interval 5-6h after these same treatments in scotophase. The bioassays with the moths were carried out in scotophase and they were exposed to volatiles from undamaged maize, volatiles released at the time interval 5-6h after the treatment of mechanical damage or simulated herbivory during photophase, and volatiles released at time intervals 0-1 and 24-25h after these same treatments in scotophase. Additionally, for *P. xylostella* volatiles from undamaged kale were tested while for *A. piceotrichosus* it was tested volatiles from undamaged kale, mechanically damaged and *P. xylostella* caterpillar damaged kale. *C. flavicincta* females were attracted to volatiles emitted by the maize plants at the interval 5-6h after the treatment with the *S. frugiperda* regurgitate in scotophase. Curiously, they were not attracted to volatiles released at the same time interval after the induction elicited by the regurgitate in the photophase. *S. frugiperda* mated females were attracted by volatiles from undamaged plants and volatiles released at time intervals 5-6 and 24-25h after the mechanical damage or treated with the regurgitate of this herbivore. Nevertheless, they preferred the volatiles from undamaged maize to the plants treated with the regurgitate during photophase. These results demonstrated that these insects are able to distinguish among the volatile blends present in their natural habitat where it occurs the tritrophic relationship maize (host plant) – *S. frugiperda* (herbivore) – *C. flavicincta* (parasitoid). In the same way, in the relationship kale (host plant)- *P. xylostella* (herbivore) – *A. piceotrichosus* (parasitoid), *P. xylostella* females were attracted by the volatiles of undamaged kale as well as the *A. piceotrichosus* females were attracted to volatiles emitted by caterpillar-damaged kale. In the case of simulating a new relationship, maize (non-host plant) – *P. xylostella* (herbivore) – *C. flavicincta* (parasitoid), *A. piceotrichosus* females and *P. xylostella* were not able to respond to undamaged maize, mechanically damaged and mechanically damaged+ *P. xylostella* regurgitate. The determination of these mechanisms can be useful for a better understanding of the evolution context between plants and insects and for obtaining new advances in the management and biological pest control.

Keywords: Tritrophic interactions; Plant volatiles; Indirect defense; Plant-insect-interaction; Larval parasitoid

1 INTRODUÇÃO

Plantas se protegem contra herbívoros através de uma combinação de defesas constitutivas e induzidas, que reduzem a performance dos mesmos. As defesas induzidas ocorrem em resposta ao ataque dos herbívoros e podem ser diretas, caracterizadas por alterações morfológicas e incrementos em metabólitos secundários ou proteínas associadas à defesa, que afetam diretamente o herbívoro, ou indiretas, atraindo inimigos naturais de tais herbívoros mediante liberação de voláteis (BALDWIN; PRESTON, 1999; AMENT et al., 2004). Essa produção e liberação de voláteis pelas plantas são promovidas em boa parte por substância(s) encontrada(s) na secreção oral de herbívoros (MCCALL et al., 1993; ALBORN et al., 1997; PARÉ; TUNLINSON, 1997).

Os voláteis liberados pelas plantas em resposta a herbivoria são derivados de processos bioquímicos complexos e parecem ser comuns em várias espécies de plantas. Entre os mais conhecidos se encontram os álcoois de seis carbonos, aldeídos, monoterpenos, sesquiterpenos e compostos derivados do ácido shiquímico (TURLINGS et al., 1998; FERRY et al., 2004). As emissões desses compostos têm sido reportadas em muitas plantas, e estão envolvidas nas interações tróficas complexas entre plantas e insetos, principalmente, entre lagartas e plantas, lagartas e parasitóides; ácaros de plantas e ácaros predadores; lagartas e percevejos predadores, entre outras (DICKE; SCHUTTE; DIJMAN, 2000; MEINERS; HILKER, 2000; FRASER; HILDEBRAND, 2003).

Fêmeas de parasitóides têm que procurar por seus hospedeiros sobre, ou dentro de partes da planta, dos quais ela deixará seus ovos. Esta procura é guiada por voláteis que são, na maioria das vezes, produzidos pelas plantas hospedeiras após indução por alimentação de um herbívoro (HILKER; MEINERS, 2002; TURLINGS et al., 2002; STEIDLE; LOON, 2003). Contudo, a produção de voláteis também pode ser induzida danificando-se artificialmente os tecidos das plantas ou por meio da aplicação exógena de substâncias que participam na sinalização dos processos bioquímicos e que levam à produção dos voláteis (DICKE; LOON, 2000).

A emissão de voláteis induzida por herbívoros é realizada em quantidades consideráveis pelas plantas, e essa mistura difere em qualidade e/ou quantidade das plantas sadias ou danificadas mecanicamente (TURLINGS et al., 1995; DICKE; VET, 1999; DEGEN et al., 2004). Evidências experimentais sugerem que a liberação desses voláteis pode variar ao longo do dia,

seguindo um ritmo circadiano (BENRY et al., 1998; HALITSCHKE et al., 2000). A alta variabilidade dessas misturas de voláteis permite que os organismos adotem comportamentos diferenciados mediante a especificidade do sinal produzido.

Sabe-se que os predadores e parasitóides devem ser seletivos na procura por voláteis de plantas liberados no ambiente para a localização de suas presas ou hospedeiros. Esses organismos devem ser capazes de discriminar entre várias misturas de compostos em ambientes saturados com voláteis de plantas. Vários métodos têm sido desenvolvidos para determinar os mecanismos de especificidade de predadores e parasitóides por voláteis de plantas (DEGENHARDT et al., 2003; GOLS et al., 2003). A utilização de olfatômetros e túneis de vento tem sido útil na realização de bioensaios comportamentais e de preferência de parasitóides, predadores e de organismos fitófagos por compostos ou misturas de compostos voláteis de plantas. Por outro lado, na cromatografia gasosa (CG) acoplada a eletroantenograma (CG-EAD) podem ser identificados os compostos ou misturas de compostos voláteis liberados pelas plantas que são percebidos pelo sistema sensorial dos predadores e parasitóides (BOER; DICKE; DE BOER, 2004). Contudo, a atividade desses compostos no nível sensorial nem sempre pode estar correlacionada com a atividade comportamental do organismo e, portanto, o entendimento da significância ecológica dos voláteis de plantas deve ser complementado com bioensaios comportamentais.

Para incrementar a aptidão da planta, os voláteis liberados após o ataque de um herbívoro devem ser específicos, permitindo ao predador ou parasitóide localizar sua presa e a planta hospedeira. Além disso, os predadores devem reduzir a população de herbívoros, sendo que a aptidão resultante desse processo deve ser maior do que o efeito negativo no caso de que os voláteis sejam atrativos para outras espécies de herbívoros (KESSLER; BALDWIN, 2001).

Portanto, as plantas reconhecem e produzem substâncias voláteis específicas para a atração de parasitóides após o ataque de um herbívoro. Entretanto, ainda se desconhece na literatura, a capacidade dessas plantas em processar e liberar novos compostos voláteis sob o ataque de um herbívoro não hospedeiro. Assim, este projeto visou investigar o efeito dos voláteis emitidos por planta de milho sob o ataque de uma praga até então não hospedeira, traça-das-crucíferas, *Plutella xylostella* L. (Lepidoptera: Plutellidae) comparado ao daqueles emitidos por planta de milho sob ataque de um hospedeiro tradicional, lagarta-do-cartucho-do-milho,

Spodoptera frugiperda (J.E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae), sobre esses respectivos insetos e seus parasitóides.

2 REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

2.1 *Spodoptera frugiperda* (JE Smith) (Lepidoptera: Noctuidae)

2.1.1 Biologia

Também conhecida como lagarta-do-cartucho, *Spodoptera frugiperda* é originária das zonas tropicais e subtropicais das Américas (METCALF; FLINT; METCALF, 1962), mas também pode ser encontrada em zonas temperadas do continente norte-americano durante os períodos de primavera e verão (SANTOS et al., 2004).

Segundo Lucchini (1977), a duração média do ciclo deste noctuídeo é de 31 e 30 dias, para machos e fêmeas, respectivamente, alimentados em folhas de milho, sob 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 ínstaes 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%.

Por ocasião da eclosão, as lagartas de *S. frugiperda* alimentam-se das folhas da planta, reduzindo a área foliar e afetando, conseqüentemente, a capacidade fotossintética. 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), podendo, também, atacar as espigas (GRÜTZMACHER; MARTINS; CUNHA, 2000). Uma vez que o canibalismo é um comportamento típico desta espécie, normalmente encontra-se apenas uma lagarta no cartucho da planta de milho. (ESCALDANTE, 1974).

2.1.2 Importância e danos

A lagarta-do-cartucho apresenta hábito polífago, alimentando-se em mais de 60 espécies de plantas, sendo considerada praga em diversas culturas, tais como arroz, sorgo, soja, algodão, amendoim e, principalmente, em milho, onde é comumente encontrada, constituindo uma das mais sérias pragas desta cultura nos Estados Unidos, México, América Central e América do Sul

(CRUZ, 1986; SPARKS, 1979 apud CARROLL et al., 2006; WISEMAN; DAVIS, 1979 apud MIRANDA-ANAYA; GUEVARA-FEFER; GARCIA-RIVERA, 2002). Tais características de ocorrência se devem também à alta mobilidade da espécie e a sua capacidade para colonizar rapidamente os cultivos de milho quando as condições são favoráveis para seu desenvolvimento e sobrevivência (MURUA; VIRLA, 2004).

As perdas causadas por infestações de *S. frugiperda* em culturas de milho são estimadas, no Brasil, em cerca de 400 milhões de dólares por ano (CRUZ; FIGUEIREDO; MATOSO, 1999), podendo levar a perdas de até 50% no rendimento desta (FIGUEIREDO; PENTEADO-DIAS; CRUZ, 2005), uma vez que o intenso dano causado pela lagarta-do-cartucho nas folhas do milho, 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 mesas, resultando numa correlação negativa e significativa entre plantas atacadas e rendimento de grãos em kg/ha (LIMA et al., 2008). No entanto, os danos causados por esta praga em plantas de milho não se restringem às folhas, mas abrangem também a base da planta, onde as lagartas podem realizar perfurações, e infestações e danos em espigas, conforme já observado no Brasil (PARRA; ZUCCHI; LOPES, 1995; GASSEN, 1996).

Embora o milho seja o substrato alimentar preferido pela lagarta-do-cartucho e também o mais apropriado para o seu desenvolvimento, promovendo um rápido ganho de massa, período de desenvolvimento menor e baixa mortalidade de larvas e pupas (CHANG et al., 1986), a existência de duas raças de *S. frugiperda* foram sugeridas por Busato et al. (2002). A primeira apresenta melhores índices nutricionais quando alimentada com milho, denominada a “raça do milho” e a segunda apresenta melhores índices nutricionais quando alimentada com arroz, denominada a “raça do arroz”. Porém, tal possibilidade foi detectada apenas no Estado do Rio Grande do Sul. Por essa razão, diversos estudos são conduzidos com o objetivo de selecionar variedades de milho resistentes que constituam um alimento menos adequado ao desenvolvimento da lagarta-do-cartucho (SANTOS et al., 2004).

2.2 *Plutella xylostella* L. (Lepidoptera: Plutellidae)

2.2.1 Biologia

Embora seja originária, provavelmente, da região Mediterrânea, a traça-das-crucíferas, *Plutella xylostella*, está presente nos cinco continentes. Entre os vários fatores que levaram esta espécie a se tornar uma das mais importantes pragas cosmopolitas, está sua capacidade de migrar e dispersar por longas distâncias (HARCOURT, 1954 apud TALEKAR; SHELTON, 1993; LIM, 1986 apud MONNERAT et al., 2004).

Os adultos desta espécie tornam-se ativos ao por do sol e continuam ativos durante a noite (HARCOURT, 1954 apud TALEKAR; SHELTON, 1993). O acasalamento ocorre ao anoitecer do mesmo dia em que estes emergem (TALEKAR; SHELTON, 1993). Em condições de temperatura média de 25,5°C, as fêmeas podem iniciar a oviposição logo após acasalarem, por um período que pode variar de 7 a 17 dias, durante o qual cada fêmea coloca, em média, 119 ovos, com variações de 27 a 234 ovos por fêmea. O período de pré-oviposição pode chegar a até 5 dias. A maioria dos ovos é colocada antes da meia-noite, com picos de oviposição entre as 19:00 e 20:00h. O período de incubação é de 2 a 4 dias, após o qual eclodem as lagartas. Estas passam a alimentar-se das folhas, atingindo desenvolvimento larval máximo após cerca de 7 a 9 dias, permanecendo, então, na fase de pupa por aproximadamente 3 a 5 dias, até a emergência dos adultos, completando um ciclo de 12 a 23 dias (FERNANDÉZ; ALVAREZ, 1988; PIVINICK et al., 1990).

2.2.2 Importância e danos

A traça-das-crucíferas é economicamente a mais importante praga das plantas da família Brassicaceae no Brasil (CASTELO BRANCO; GATEHOUSE, 2001) e, possivelmente, no mundo (TALEKAR; SHELTON, 1993). Os danos por ela causados, tais como perfurações e redução de áreas foliares, acarretam a depreciação do produto, o atraso no crescimento da planta e até mesmo a sua morte, podendo ocasionar perda total nos campos de produção. O custo para o seu controle pode representar até 50% do custo total da produção (LIM, 1986 apud MONNERAT et al., 2004).

A principal causa das dificuldades encontradas para seu controle é a alta elasticidade genética da espécie que, como consequência, facilita o surgimento de populações resistentes a inseticidas (MOHAN; GUJAR, 2003). Em 1953, *P. xylostella* se tornou a primeira praga no mundo a apresentar resistência ao DDT (JOHNSON, 1953 apud TALEKAR; SHELTON, 1993), e agora em muitos países ela já apresenta resistência a muitos inseticidas sintéticos usados para seu controle em campo. Há relatos de populações de *P. xylostella* resistentes a inseticidas de todos os grupos químicos. Além disso, as traças-das-crucíferas se destacam por serem os primeiros insetos a apresentar resistência em campo ao inseticida bacteriológico *Bacillus thuringiensis* (KIRSCH; SCHMUTTERER, 1988 apud TALEKAR; SHELTON, 1993; TABASHNIK, 1990). A resistência a inseticidas e as falhas no controles desta praga são agora comuns em regiões de clima tropical, tais como partes do Sudeste da Ásia, América Central, Caribe, Sudeste dos Estados Unidos e América do Sul. Em algumas destas áreas, a produção de brássicas chega a ser economicamente inviável (METCALF, 1980).

Dentre as plantas cultivadas nas quais a traça-das-crucíferas se alimentam, estão o repolho (*Brassica oleracea* L. var. *capitata*), couve-flor (*B. oleracea* L. var. *botrytis*), brócolis (*B. oleracea* L. var. *italica*), rabanete (*Raphanus sativus* L.), nabo (*B. rapa* L. *pekinesis*), couve-de-bruxelas (*B. oleracea* L. var. *gemmifera*), couves-chinesas (*B. rapa* L. cv. gr. *pekinensis*, *B. rapa* L. cv. gr. *pakchoi* e *B. rapa* L. cv. gr. *saishin*), couve-rábano (*B. oleracea* L. var. *gongylodes*), mostarda (*B. juncea* (L.)), couve-nabo (*B. napus* L.), couve-manteiga (*B. oleracea* L. *acephala*), agrião (*Nasturtium officinale* R. Br.) e repolho (*B. oleracea* L. var. *alboglabra*) (TALEKAR; SHELTON, 1993), atacando até mesmo as plantas cultivadas em casas de vegetação (REDDY; TABONE; SMITH, 2004). Além disso, *P. xylostella* se alimenta em diversas outras brássicas consideradas plantas daninhas. No entanto, a traça-das-crucíferas somente se mantém nestas plantas daninhas no caso de ausência das plantas cultivadas mais favoráveis ao seu desenvolvimento, como no inverno de países temperados, situação na qual as plantas hospedeiras alternativas são especialmente importantes na manutenção da população desta praga (TALEKAR; SHELTON, 1993).

2.3 *Campoletis flavicincta* (Ashmead) (Hymenoptera: Ichneumonidae)

Campoletis flavicincta é um endoparasitóide larval solitário de ínstaes iniciais de *S. frugiperda*, sendo citado como um dos principais parasitóides desta praga em Ponta Grossa-PR (LUCCHINI; ALMEIDA, 1980), em diferentes municípios do estado de São Paulo (PATEL; HABIB, 1984), em Sete Lagoas-MG (CRUZ et al., 1997) e em Cachoeirinha-RS, onde correspondeu a 70% dos parasitóides encontrados sobre *S. frugiperda* (DEQUECH; FIUZA; SILVA, 2004).

Sob condições de $25\pm 2^{\circ}\text{C}$, umidade relativa de $70\pm 10\%$ e fotofase de 12 horas, o ciclo biológico total de *C. flavicincta* criados sobre lagartas de *S. frugiperda* alimentadas com dieta artificial, é de aproximadamente 19 dias, sendo 12 dias para o período de ovo a pupa e 7 dias para a fase de pupa. Os adultos deste parasitóide apresentam longevidade média de 29 dias para machos e 23 para fêmeas. O parasitismo das lagartas de *S. frugiperda* ocorre durante praticamente todo o período de vida da fêmea de *C. flavicincta*, embora a taxa de parasitismo diminua a partir de certa idade do parasitóide, sendo que as maiores taxas para este, ocorram entre o 2° e 18° dia de vida da fêmea, com um parasitismo médio geral de 18 lagartas por dia durante todo período de vida da fêmea adulta (CRUZ et al., 1995). Contudo, a duração média do período de ovo a pupa do parasitóide e o número médio de lagartas hospedeiras parasitadas por fêmea de *C. flavicincta*, pode variar de acordo com a idade da lagarta oferecida para parasitismo. Além disso, quando a lagarta hospedeira é criada sobre folhas de milho, o período de ovo a pupa deste parasitóide pode chegar, em média, à aproximadamente 22 dias (CRUZ et al., 1997)

A fase larval de *C. flavicincta* ocorre no interior da lagarta hospedeira, e no momento próximo à pupação do parasitóide, sua larva, de coloração esbranquiçada, perfura o corpo da lagarta próximo a região da cabeça, matando-a. Logo após tal evento, próximo ao que resta da lagarta hospedeira, a larva começa a tecer o casulo, de coloração acinzentada, forma cilíndrica, com cerca de 1,5mm de diâmetro e 5,0mm de comprimento. Em menos de 3h, ocorre a pupação do parasitóide. Os adultos emergidos medem cerca de 8,0 a 10,0mm e são ágeis. As fêmeas apresentam o ápice do ovipositor bem visível. A razão sexual média desta espécie é de 0,15 ($\frac{\text{♀}}{(\text{♂}+\text{♀})}$). Evidências laboratoriais sugerem que as fêmeas de *C. flavicincta* possam acasalar uma única vez, e que as fêmeas, aparentemente, não necessitam acasalar para colocar ovos que origemem indivíduos machos (CRUZ et al., 1995).

As lagartas de *S. frugiperda*, quando parasitadas por *C. flavicineta*, apresentam, em média, um consumo de área foliar em plantas de milho, correspondente à aproximadamente 7% da área foliar consumida por lagartas não parasitadas (CRUZ et al., 1997). Além disso, estas lagartas parasitadas por *C. flavicineta* dirigem-se à parte superior da planta, sendo as pupas do parasitóide, invariavelmente, encontradas nas folhas mais externas das plantas de milho. Cruz et al. (1995) observaram comportamento semelhante para lagartas de *S. frugiperda* parasitadas por *C. flavicineta* em criação mantida em laboratório, onde as pupas do parasitóide eram encontradas junto com o que restou da lagarta hospedeira, sob a tampa transparente do recipiente plástico que acondicionava as mesmas.

Considerando a alta capacidade de *C. flavicineta* provocar mortalidade em populações de *S. frugiperda* e de reduzir o consumo de plantas de milho pela mesma, além de sua alta frequência de ocorrência em coletas de campo, esse parasitóide possui potencial de utilização como agente de controle biológico da lagarta-do-cartucho do milho no Brasil (CRUZ et al., 1997).

2.4 *Apanteles piceotrichosus* (Blanchard) (Hymenoptera: Braconidae)

O endoparasitóide larval solitário *Apanteles piceotrichosus* tem atraído a atenção como agente de controle biológico de *P. xylostella*, pois é um parasitóide que ataca as populações de lagartas desta praga. Apresenta, para insetos obtidos em campo, duração média de aproximadamente 14 dias dos estágios imaturos, da exposição às lagartas de *P. xylostella* até a emergência de adultos, com viabilidade de cerca de 85% para os parasitóides que formam casulos. A longevidade média dos adultos é de 13 dias, embora apresente registro de longevidade máxima de 30 dias. No entanto, estudos sobre o efeito de endocruzamentos nesta espécie mostram que há um favorecimento da proporção de machos, ao contrário do que ocorre no exocruzamento, além de um aumento na duração da fase imatura (GONÇALVES; DI MARE, 2005).

Em levantamentos realizados em áreas de plantio de couve em Brasília - DF, *A. piceotrichosus* foi a segunda espécie com maior ocorrência de parasitismo sobre lagartas de *P. xylostella*, com índice médio de 20,6% do total de lagartas parasitadas no decorrer de seis meses, embora esse índice tenha chegado a quase 41% em uma das áreas estudadas. Mesmo não

apresentando incremento significativo no parasitismo por qualquer ínstar em particular, *A. piceotrichosus* parasita exclusivamente lagartas de segundo ínstar de *P. xylostella* (GUILLOUX et al., 2003).

Registros de *A. piceotrichosus* também ocorreram no Estado do Rio Grande do Sul (FERRONATTO; BECKER, 1984) e em plantios de couve, em Brasília, onde foi o parasitóide predominante sobre *P. xylostella* nos meses de setembro a novembro, alcançando índices de até 79% dentre as lagartas parasitadas, sendo encontrados até mesmo em áreas tratadas intensivamente com inseticidas (CASTELO BRANCO; MEDEIROS, 2001). Desta forma, este parasitóide se apresenta como agente de controle biológico em potencial para utilização em sistemas integrados de manejo desta praga em cultivos de brássicas.

2.5 Defesas induzidas em plantas por herbivoria

2.5.1 Elicitores e Biossíntese de Voláteis

Os voláteis liberados pelas plantas após o ataque de um herbívoro para auxiliar no direcionamento do comportamento de busca de predadores e parasitóides, consistem de voláteis pré-formados liberados imediatamente após o dano, conhecidos como voláteis de folhas verdes, e de voláteis que são sintetizados *de novo*. Muitos dos voláteis que são liberados rapidamente surgem da via metabólica da lipoxigenase e incluem (Z)-3-hexenal, (E)-2-hexenal, e isômeros dos hexenil butiratos (LOUGHRIN et al., 1995). Compostos como indol e diversos mono, homo e sesquiterpenos, como (E,E)- β -farneseno, linalol, (E)- β -ocimeno, (E)-4,8-dimetil-1,3,7-nonatrieno, e (E,E)-4,8,12-trimetil-1,3,7,11-tridecatetraeno, são sintetizados *de novo* dentro de horas de alimentação (PARÉ; TUMLINSON, 1997).

Pouco se sabe a respeito de como as plantas produzem e regulam a mistura de compostos voláteis liberados. No entanto, segundo Paré e Tumlinson (1999), quatro vias metabólicas já foram identificadas, as quais aparentam estar envolvidas na produção desses compostos voláteis. Os precursores do isopropenóide isopentenil pirofosfato (IPP) servem como um substrato para monoterpenos e sesquiterpenos, pela via metabólica alternativa do IPP. No entanto, quando é seguida a via metabólica clássica do mevalonato, intermediada pelo IPP, dá-se origem aos sesquiterpenos. A via metabólica do ácido-graxo/lipoxigenase dá origem a voláteis de folha

verde, e a via metabólica do ácido shiquímico/triptofano resulta no produto indol contendo nitrogênio.

Voláteis de folha verde são produzidos quando as folhas são danificadas, independentemente do agente causador do dano, e são primeiramente emitidos pelos tecidos danificados. Eles são tipicamente misturas de álcoois de seis carbonos, aldeídos e ésteres produzidos por oxidação de ácido-graxos derivados da membrana celular. Já os monoterpenos, homoterpenos e sesquiterpenos são produzidos em resposta a danos causados por herbivoria, e geralmente são liberados não somente no tecido danificado, mas também em folhas sem danos, por meio da indução sistêmica na planta (PARÉ; TUMLINSON, 1999; MATTIACCI et al., 2001). Entretanto, a mistura de voláteis liberada por indução sistêmica difere quantitativamente e qualitativamente daquela liberada por partes da planta infestadas por herbívoros (ARIMURA; HUBER; BOHLMANN, 2004).

Embora em algumas plantas, a liberação de terpenóides e do ácido shiquímico seja mediada somente pelo ataque de um herbívoro ou do regurgito desses organismos, onde a resposta da planta pode ser mantida várias horas após o ataque (COLAZZA et al., 2004), fatores ambientais também podem afetar a produção de voláteis de plantas sob o ataque de herbívoros ou patógenos (BOER; DICKE; DE BOER, 2004).

A especificidade do sinal que induz na liberação dos voláteis depende do tipo de dano que o herbívoro causa na planta e da resposta da planta diante da presença de sinalizadores, conhecidos como elicitores, no regurgito dos artrópodes. Diferentes tipos de elicitores já foram identificados, como β -glucosidase de *Pieris rapae* L. (Lepidoptera: Pieridae) (MATTIACCI; DICKE; POSTHUMUS, 1995), e derivados de ácido-graxos, como volicitinas isoladas de *Spodoptera exigua* (Hubner) (Lepidoptera: Noctuidae) (ALBORN et al., 1997; TURLINGS et al., 2000). A volicitina parece ser um produto da conjugação de ácido 17-hidroxilado linolênico, derivado da planta, com glutamina, derivada de lagartas, em uma reação que parece ocorrer na cavidade oral das lagartas. Outros conjugados de ácido-graxos e aminoácidos foram detectados em regurgitos de larvas de *Manduca sexta* L. (Lepidoptera: Sphingidae) e mostraram estimular a liberação de voláteis induzidos por herbivoria em plantas de tabaco (BALDWIN et al., 2001; HALITSCHKE et al., 2001).

Assim, a indução em plantas para liberação de voláteis comumente emitidos em resposta à herbivoria pode ser reproduzida pela aplicação de regurgito de lagartas (TURLINGS et al., 1995;

PARÉ et al., 2005), volicitina (ALBORN et al., 1997), e também pela aplicação exógena de metil jasmonato ou ácido jasmônico (MARTIN; GERSHENZON; BOHLMANN, 2003; GEGENHARDT; LINCOLN, 2006).

2.5.2 Fatores que afetam a composição de voláteis e o efeito desses sobre os organismos

As misturas de voláteis emitidas por plantas atacadas por herbívoros são complexas, freqüentemente com mais de 200 compostos, muitos dos quais ocorrem como constituintes de menor importância (DICKE; VAN LOON, 2000). Esses voláteis emitidos pelas plantas podem afetar diretamente a fisiologia e o comportamento de insetos herbívoros, assim como podem ser percebidos e alterar o comportamento de inimigos naturais destes, tais como parasitóides e predadores (BERNASCONI et al., 1998; DE MORAES; MESCHEER; TUMLINSON, 2001; KESSLER; BALDWIN, 2001; HERN; DORN, 2002). Contudo, a resposta particular do inseto, seja a atração do inimigo natural ou a repelência do herbívoro, depende fortemente do nível de indução na planta (HORIUCHI et al., 2003; HEIL, 2004; GOLS et al., 2003), assim como da habilidade do inseto em discriminar diferentes misturas de voláteis (DICKE, 1999). Além disso, os voláteis induzidos numa planta pela herbivoria de um inseto podem ser atraentes até mesmo para outras espécies de herbívoros, guiando-os até planta atacada e resultando em maiores danos para a mesma (BOLTER et al., 1997; HORIUCHI et al., 2003)

A resposta dos herbívoros para os voláteis induzidos em plantas por herbivoria pode ser vantajosa para os mesmos uma vez que pode estar evitando competições intra-específicas, ou até mesmo evitando que estes herbívoros se desloquem para sítios aos quais predadores e parasitóides podem estar sendo atraídos. Por outro lado, inúmeras espécies de insetos herbívoros são conhecidamente atraídas pelos voláteis induzidos em plantas por herbivoria, a fim de encontrar plantas hospedeiras ou parceiros para acasalamento (PROKOPY; ROITBERG, 2001). Em estudos realizados por Ruther et al. (2000, 2001), foi observado que machos do besouro escarabeídeo *Melolontha hippocastani* Fabricius (Coleoptera: Scarabaeidae) são atraídos por voláteis induzidos em plantas por danos mecânicos e por herbivoria. Nesta espécie, a atração pelos voláteis da planta induzidos por alimentação de fêmeas da mesma espécie é parte do processo de encontro dos insetos para acasalamento.

Numa mesma espécie de planta, as misturas de voláteis induzidos por herbivoria podem variar quantitativamente e qualitativamente (GOUINGUENÉ; DEGEN; TURLINGS, 2001), embora apresentem alguns compostos em comum, como por exemplo, metil salicilato e alguns terpenóides (DUDAREVA et al., 2006). Contudo, as diferenças entre essas misturas liberadas numa mesma espécie de planta são, normalmente, menores do que as diferenças entre as misturas liberadas por espécies distintas de plantas (TAKABAYASHI; DICKE; POSTHUMUS, 1991).

Assim, a mistura de voláteis liberada pelas plantas pode ser específica para determinadas espécies de plantas, para diferentes genótipos, para o herbívoro que danificou a planta, e até para um estágio de vida desse herbívoro (TURLINGS et al., 1995; DICKE; VET, 1999; DEGEN et al., 2004). É o caso demonstrado, por exemplo, do comportamento do parasitóide larval *Cotesia kariyai* Watanabe (Hymenoptera: Braconidae), que é atraído somente pela mistura voláteis liberada por plantas de milho infestadas com lagartas de *Pseudaletia separata* Walker (Lepidoptera: Noctuidae) de primeiro a terceiro ínstaes, e não pela mistura de voláteis liberada por plantas atacadas por lagartas dos ínstaes finais (TAKABAYASHI; DICKE, 1996). Por outro lado, em ensaios realizados com *Microplitis rufiventris* Kokujev (Hymenoptera: Braconidae), um parasitóide que somente obtém sucesso em parasitismo de lagartas de segundo e terceiro ínstaes de *Spodoptera littoralis* (Boisduval) (Hymenoptera: Noctuidae), o mesmo não foi capaz de diferenciar entre as misturas de voláteis provenientes das plantas de milho atacadas pelos diferentes ínstaes larvais do herbívoro (GOUINGUENÉ; ALBORN; TURLINGS, 2003).

Em infestações de plantas por afídeos, a duração da infestação pode conferir diferenças quantitativas na emissão de voláteis pela planta hospedeira, onde a quantidade de voláteis aumenta juntamente com o tempo da infestação (DU et al., 1998). Essas diferenças podem indicar de forma confiável a densidade de afídeos presentes numa planta, uma vez o número de afídeos também aumenta com o tempo de infestação na mesma. Tal fato permite que os parasitóides destes insetos, ao perceberem a variação quantitativa de voláteis emitidos, se guiem de forma direcionada para as plantas com maiores infestações de seus hospedeiros (GUERRIERI et al., 1999).

Diversos fatores abióticos também podem influenciar a composição dos voláteis liberados por uma planta, incluindo a umidade do ar e do solo, temperatura, intensidade luminosa e o balanço de nutrientes utilizados na adubação. Os maiores níveis de emissão de voláteis induzidos por herbivoria em plantas jovens de milho, por exemplo, são encontrados quando estas se

encontram em ambiente com umidade relativa de 60%, alta intensidade luminosa, solo relativamente seco, fértil e com temperatura na faixa de 22 a 27°C (GOUINGUENÉ; TURLINGS, 2002).

Apesar de poder haver grandes variações na mistura de voláteis emitida pelas plantas, e desta estar sujeita à influência de fatores abióticos, essa mistura é específica para cada espécie de herbívoro, permitindo que parasitóides distingam entre as misturas de voláteis liberadas por plantas infestadas por herbívoros hospedeiros ou não. De Moraes et al., (1998) demonstraram tal especificidade em ensaios onde, tanto tabaco quanto algodão, produziam misturas distintas de voláteis em resposta ao dano causado por duas espécies semelhantes de herbívoros, *Heliothis virescens* (Fabricius) (Lepidoptera: Noctuidae) e *Helicoverpa zea* (Boddie) (Lepidoptera: Noctuidae). O himenóptero parasitóide especialista *Cardiochiles nigriceps* Viereck (Hymenoptera: Braconidae) explorou estas diferenças para distinguir infestações por seu hospedeiro, *H. virescens* e seu não-hospedeiro, *H. zea*. No entanto, elevadas concentrações de CO₂ e O₃ atmosférico podem, respectivamente, enfraquecer a resposta da planta ao ataque de um herbívoro e degradar a maioria dos terpenos e voláteis de folhas verdes liberados mediante tal ataque, levando a um distúrbio na sinalização para o terceiro nível trófico (VUORINEN et al., 2004; PINTO et al., 2007).

O papel ativo das plantas no recrutamento de inimigos naturais de herbívoros de solo foi demonstrado recentemente em algumas espécies de plantas (TOL et al., 2001; NEVEU et al., 2002; ARATCHIGE; LESNA; SABELIS, 2004). Diferentes espécies de plantas podem produzir diferentes misturas de voláteis quando estão sob ataque de herbívoros em suas raízes, e essa produção diferencial pode estar fortemente correlacionada com a atratividade de inimigos naturais destes herbívoros, demonstrando especificidade nesse tipo de interações tritróficas (RASMANN; TURLINGS, 2008).

Plantas também são capazes de interagir entre si mediante os voláteis liberados pelas plantas atacadas por herbívoros, podendo induzir a expressão de genes de defesa e emissão de voláteis em folhas saudáveis da mesma planta ou em plantas vizinhas que não tenham sido atacadas, incrementando a ação destas sobre outros herbívoros e inimigos naturais. (ARIMURA et al., 2004; RUTHER; KLEIBER, 2005). A exposição de plantas de milho intactas a (Z)-3-hexen-1-ol, volátil liberado mediante dano mecânico em plantas, induz, nesta, a emissão de misturas de

voláteis tipicamente liberados após o ataque de lagartas e atraentes para inimigos naturais de herbívoros (RUTHER; KLEIBER, 2005).

2.5.3 Emissão de voláteis em plantas de milho

As emissões de misturas de voláteis por plantas de milho em resposta à herbivoria são mediadas por uma interação entre proteínas presentes na membrana plasmática destas e uma substância elicitora presente no regurgito de lagartas, como a volicitina, isolada do regurgito de lagartas de *Spodoptera exigua* Hübner (Lepidoptera: Noctuidae), dando início à defesa da planta (ALBORN et al., 1997; TRUITT; WEI; PARÉ, 2004). Os voláteis emitidos por tal indução são emitidos sistematicamente na planta de milho, independente do local de ataque do herbívoro na mesma (TURLINGS; TUMLINSON, 1992).

Os voláteis liberados nas 2 ou 3 primeiras horas imediatamente após o ataque de herbívoros em plantas de milho são os voláteis de folhas verdes, como (Z)-3-hexenal, (E)-2-hexenal, (Z)-hexan-1-ol e (Z)-3-hexan-1-il acetato. Algumas horas após esse ataque, voláteis sintetizados lentamente pela indução começam a ser liberados e continuam a ser emitidos durante horas (TURLINGS et al., 1998), constituindo-se majoritariamente de monoterpenos, sesquiterpenos e homoterpenos (TURLINGS; TUMLINSON; LEWIS, 1990; HOBALLAH; TAMÒ; TURLINGS, 2002; DEGEN et al., 2004; HOBALLAH; TURLINGS, 2005). Os mais comuns entre as cultivares de milho são (E)- β -ocimeno, linalol, (E)- β -farneseno e (E)- α -bergamoteno, embora a composição da mistura possa variar quantitativamente e/ou qualitativamente dependendo do genótipo, espécie e estágio do herbívoro e de fatores abióticos (GOUINGUENÉ; DEGEN; TURLINGS, 2001; HOBALLAH; TAMÒ; TURLINGS, 2002).

Embora o tempo de resposta de emissão máxima de voláteis pelas plantas de milho, variável entre as cultivares, seja de no mínimo 10, e no máximo de 16 horas após o tratamento das plantas com regurgito de *S. littoralis* (HOBALLAH; TAMÒ; TURLINGS, 2002), em 5 horas após essa indução, as plantas de milho emitem grandes quantidades de voláteis induzidos (TURLINGS et al., 1998). Geralmente, após 24 horas da indução, não são mais detectadas quantidades significativas de voláteis (TURLINGS; TUMLINSON, 1992). Além disso, a intensidade luminosa é um fator determinante na emissão dos voláteis por plantas de milho, pois, na ausência de luz, nenhum volátil é detectado, mesmo em plantas que sofreram indução

(TURLINGS et al., 1995; GOINGUENÉ; TURLINGS, 2002), indicando que a produção de voláteis deve estar relacionada com a atividade fotossintética da planta.

Os voláteis emitidos por plantas de milho induzidas pela herbivoria em campo são facilmente detectados por uma gama de parasitóides e predadores (OCKROY et al., 2001), mas só recentemente foi descoberta a produção de sesquiterpenos, principalmente, de (E)- β -cariofileno, induzidos pela alimentação de *Diabrotica virgifera virgifera* Le Conte (Coleoptera: Chrysomelidae) em raízes de milho e sua atratividade a nematóides subterrâneos que fazem um controle eficiente desta praga (RASMANN et al., 2005). Em virtude de tais atrações de inimigos naturais de herbívoros por plantas de milho atacadas, e da demanda de custos energéticos em plântulas de milho não refletir na produção de sementes na fase adulta das mesmas, a produção de voláteis torna-se vantajosa para a planta em ambientes onde os inimigos naturais estejam presentes (HOBALLAH et al., 2004).

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Criação dos insetos

As criações dos insetos foram mantidas no Laboratório de Comportamento de Insetos – Esalq/USP, sob condições de $25 \pm 3^\circ\text{C}$, $70 \pm 10\%$ UR e 14 h de fotofase.

3.1.1 Criação dos herbívoros (*Spodoptera frugiperda* e *Plutella xylostella*)

A criação de *S. frugiperda* foi estabelecida a partir de insetos provenientes de criação pré-existente no Laboratório de Biologia de Insetos – Esalq/USP. Lagartas de 3º instar foram criadas em dieta artificial (GREENE; LEPPLA; DICKERSON, 1976), mantendo-as individualizadas em placas de Petri® de acrílico (6,0cm de diâmetro x 1,5cm de altura) até a pupação, quando foram, então, transferidas para vasilhas plásticas (17,0cm de diâmetro x 7,5cm de altura) cobertas com tule, preso por elástico (Figura 1). Por ocasião da emergência, até 15 casais adultos foram acondicionados em gaiola de PVC (10 cm de diâmetro e 22 cm de altura), fechadas na extremidade inferior com vasilha plástica (17,0cm de diâmetro x 7,5cm de altura), coberta por papel de filtro, e na extremidade superior com tecido de *voile* preso por elástico (Figuras 1 e 2). 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 presas à parte interna de tampas de copos plásticos (4,5 cm de altura e 7 cm de diâmetro) contendo a dieta artificial, até as lagartas, após eclosão, atingirem o 3º instar (Figura 1).

A criação de *P. xylostella* foi estabelecida a partir de lagartas coletadas em áreas de cultivo de couve-manteiga (*Brassica oleracea* L. var. *acephala*), em Piracicaba, Campinas e Vinhedo (SP). As lagartas provenientes das coletas de campo foram colocadas sobre folhas de couve-manteiga em recipientes plásticos (30 x 30 x 10 cm) para alimentação (Figura 3). Por ocasião da pupação, estas foram separadas e mantidas em placas de Petri® de acrílico (6,0cm de diâmetro x 1,5cm de altura), até a emergência dos adultos. Uma vez emergidos, foram formados até 20 casais por gaiola plástica (45 x 28 x 25 cm) contendo solução de mel a 10% para

alimentação dos adultos (Figuras 4 e 5). Folhas de couve-manteiga foram oferecidas para oviposição dos adultos. Constatadas as posturas, as folhas foram transferidas para recipientes plásticos (30 x 30 x 10 cm) até a eclosão das lagartas, momento a partir do qual foram oferecidas folhas de couve em dias alternados até o final do desenvolvimento larval de *P. xylostella* (Figura 4)

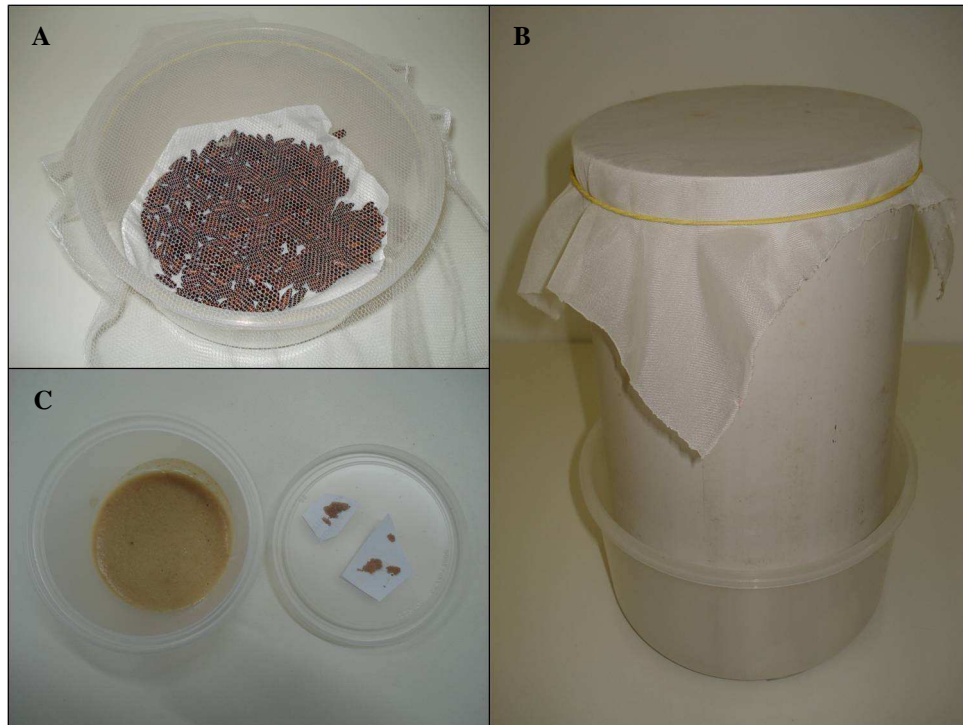


Figura 1 – Criação de *Spodoptera frugiperda*. A – pupas; B – gaiola para acasalamento; C – massa de ovos sobre papel sulfite preso à tampa de copo plástico com dieta artificial

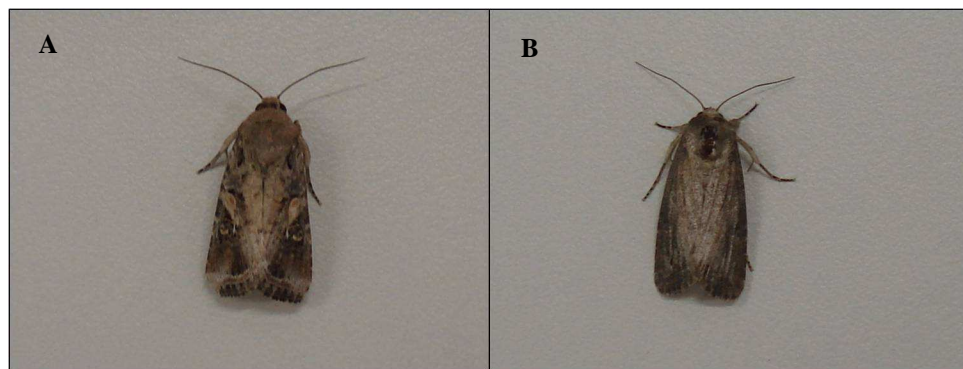


Figura 2 – Casal de adultos de *Spodoptera frugiperda*. A – macho; B – fêmea

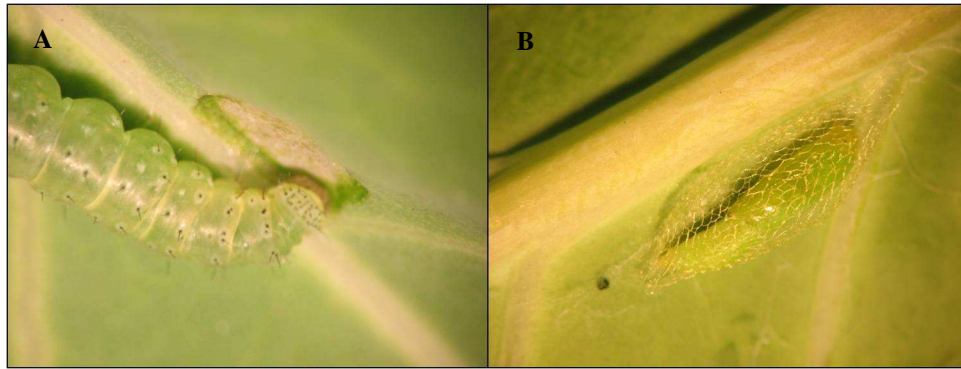


Figura 3 – *Plutella xylostella*. A – lagarta alimentando-se de folha de couve-manteiga; B – pupa

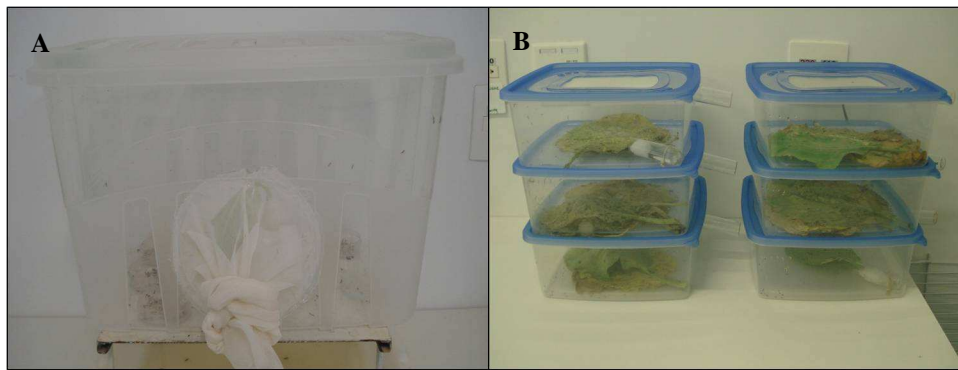


Figura 4 – A – Gaiola para acasalamento de *Plutella xylostella*; B – recipientes plásticos para desenvolvimento larval

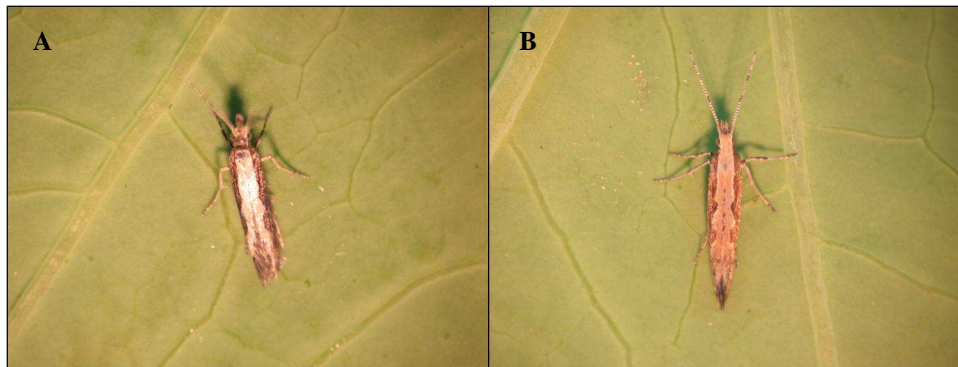


Figura 5 – Casal de adultos de *Plutella xylostella*. A – macho; B – fêmea

3.1.2 Criação dos parasitóides

Para início da criação do endoparasitóide larval *C. flavicincta* foram obtidas pupas de criação pré-existente no Laboratório de Entomologia da EMBRAPA Sorgo e Milho, em Sete Lagoas-MG. Por ocasião da emergência, foram colocados 5 casais do parasitóide em cada gaiola (recipientes de vidro com 10,5 cm de diâmetro x 17 cm de altura), contendo gotas de mel na

parede interna da mesma para alimentação dos adultos. Cada gaiola foi coberta por um tecido de *voile*, preso por um elástico, envolvendo-o junto à abertura do vidro, impedindo a fuga dos insetos e permitindo a aeração do recipiente (Figura 6). Os casais foram mantidos nestas gaiolas por um período de três a seis dias para acasalamento. A substituição das gaiolas foi feita a cada, pelo menos, três dias, e lagartas de *S. frugiperda* em início de terceiro ínstar foram ofertadas diariamente para parasitismo, por um período de pelo menos 3 horas, na proporção de 20 lagartas para cada fêmea do parasitóide, no decorrer de até uma semana. Depois de parasitadas, as lagartas foram transferidas para placas de Petri® de acrílico (6,0cm de diâmetro x 1,5cm de altura) contendo dieta artificial para as mesmas, num total de três a cinco lagartas por placa. Por ocasião da pupação, estas foram transferidas para tubos de vidro (2,2cm de diâmetro x 8,0cm de altura), num total de três a quatro pupas por tubo, até a emergência dos adultos e montagem de novos casais (Figuras 6 e 7).

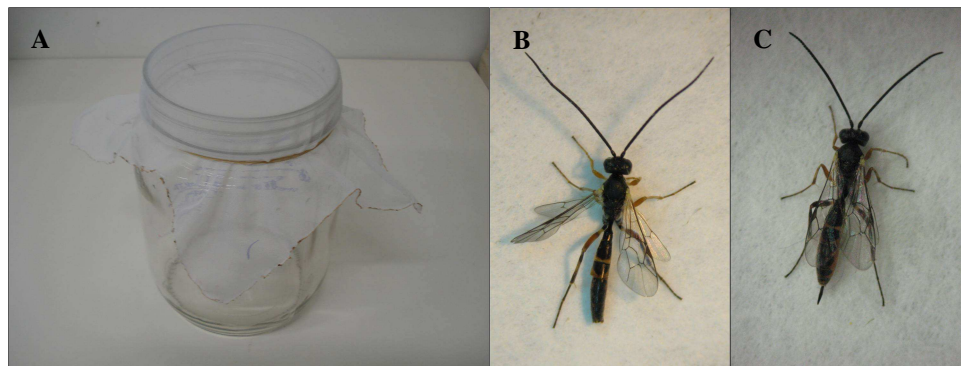


Figura 6 – *Campoplex flavicincta*. A – gaiola para acasalamento; B – macho; C – fêmea

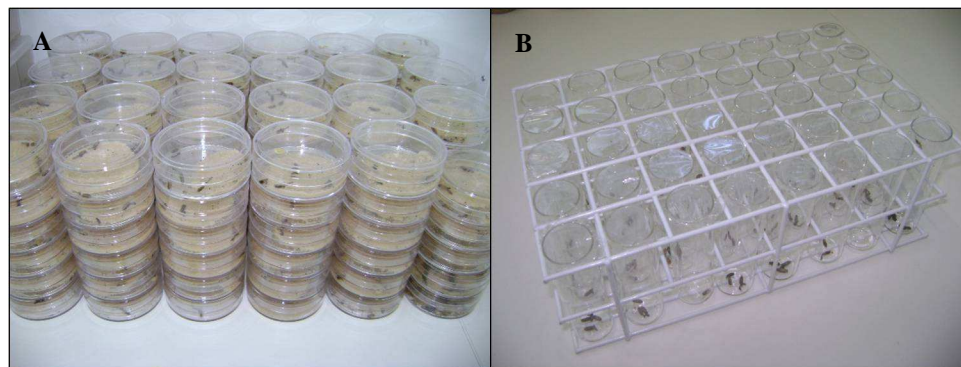


Figura 7 – A – placas com lagartas de *Spodoptera frugiperda* parasitadas; B – tubos de vidro com pupas de *Campoplex flavicincta*

A criação do endoparasitóide larval *A. piceotrichosus* teve início a partir de lagartas parasitadas de *P. xylostella* coletadas em áreas cultivadas com couve-manteiga, na região de Vinhedo - SP. Por ocasião da pupação dos parasitóides, estas foram mantidas em placas de Petri® de acrílico (6,0cm de diâmetro x 1,5cm de altura) até a emergência dos adultos. Grupos de até 20 casais do parasitóide foram transferidos para cada gaiola de acasalamento (recipientes de vidro com 10,5 cm de diâmetro x 17 cm de altura), contendo gotas de mel na parede interna da mesma. Cada gaiola foi coberta por um tecido de *voile*, preso por um elástico, envolvendo-o junto à abertura do vidro, impedindo a fuga dos insetos e permitindo a aeração do recipiente (Figura 8). Os casais foram mantidos nestas gaiolas por um período de dois a cinco dias para acasalamento, e a reposição do alimento foi feita em dias alternados. Após esse período os parasitóides foram transferidos para recipientes plásticos (30 x 30 x 10 cm), onde foram oferecidas lagartas em início de segundo ínstar de *P. xylostella* sobre folhas de couve-manteiga, para parasitismo, por um período mínimo de 24 horas. Depois de parasitadas, as lagartas permaneceram neste mesmo recipiente, onde foram alimentadas com folhas de couve-manteiga ofertadas em dias alternados, até pupação dos parasitóides. Estas pupas foram, então, retiradas e transferidas para placas de Petri® de acrílico, até emergência dos adultos e montagem de novos casais.

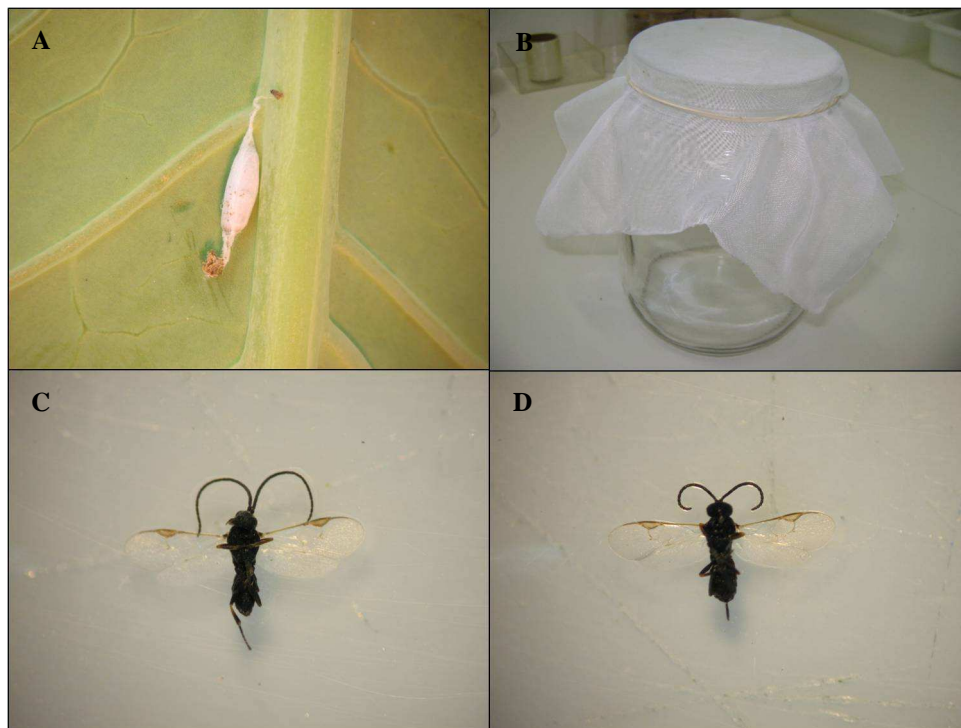


Figura 8 – *Apanteles piceotrichosus*. A – casulo; B – gaiola para acasalamento; C – macho; D – fêmea

3.2 Plantas e indução de voláteis

Sementes de milho doce, *Zea mays* L., cultivar SWB 551, foram plantadas em vasos de 250ml, utilizando como substrato vermiculita expandida, sendo mantidas em estufa durante o período de desenvolvimento da planta, até o momento da utilização da mesma nos bioensaios (Figura 9). Nos dois primeiros dias após o plantio, foram realizados molhamento dos vasos para manutenção da umidade do substrato e germinação das sementes. A partir do terceiro dia cada vaso foi regado com 25ml de solução nutritiva hidropônica, preparada a partir de um kit para cultivo hidropônico de milho da Gioplanta®. A utilização da solução nutritiva foi feita até a data de utilização da planta em bioensaio. Nos experimentos foram utilizadas plantas com 2 a 3 semanas após germinação (com pelo menos 3 folhas totalmente expandidas).

O cultivo de couve-manteiga (cv. Geórgia), *Brassica oleracea* L. var. *acephala*, foi feito sobre substrato Plantmax®, tendo início com o plantio de sementes TopSeed® em sementeiras de isopor de 200 células. Após duas semanas da germinação, as plantas foram transferidas para vasos de 250ml, 1000ml ou 2500ml do mesmo substrato, onde receberam eventuais adubações com NPK 4-14-8 (Figura 9). As regas foram diárias desde o plantio das sementes.

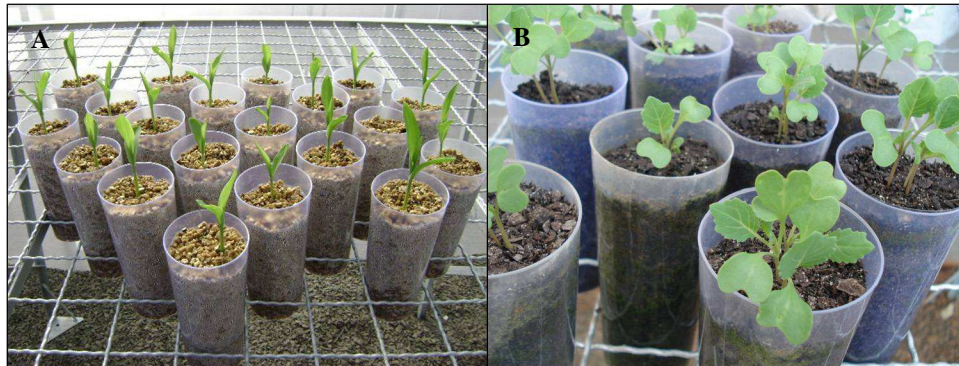


Figura 9 – Plantas em desenvolvimento. A – milho; B – couve-manteiga

Os seguintes tratamentos foram realizados para determinar o efeito da herbivoria de *S. frugiperda* e *P. xylostella* na liberação de voláteis nas plantas de milho: (i) branco (vaso + vermiculita + solução nutritiva Gioplanta®), (ii) planta sadia, (iii) planta danificada mecanicamente e (iv) planta danificada mecanicamente + regurgito de *S. frugiperda* ou *P. xylostella*. Para a obtenção de plantas danificadas mecanicamente, foi utilizada uma carretilha de mão (aparelho utilizado para corte de massas) sobre a epiderme adaxial das duas últimas folhas

completamente expandidas, efetuando-se, então, 4 linhas de injúrias, com 2 a 3cm cada. Os regurgitos de *S. frugiperda* e *P. xylostella* foram obtidos segundo metodologia utilizada por Turlings et al. (1993) de lagartas de II a IV ínstar por meio de sucção com micropipetas em seu aparelho bucal e armazenadas a -30°C por, no máximo, um mês, sendo utilizados $10\ \mu\text{L}$ por folha (1:1 H_2O), sobre as linhas de injúria das mesmas (Figura 10).

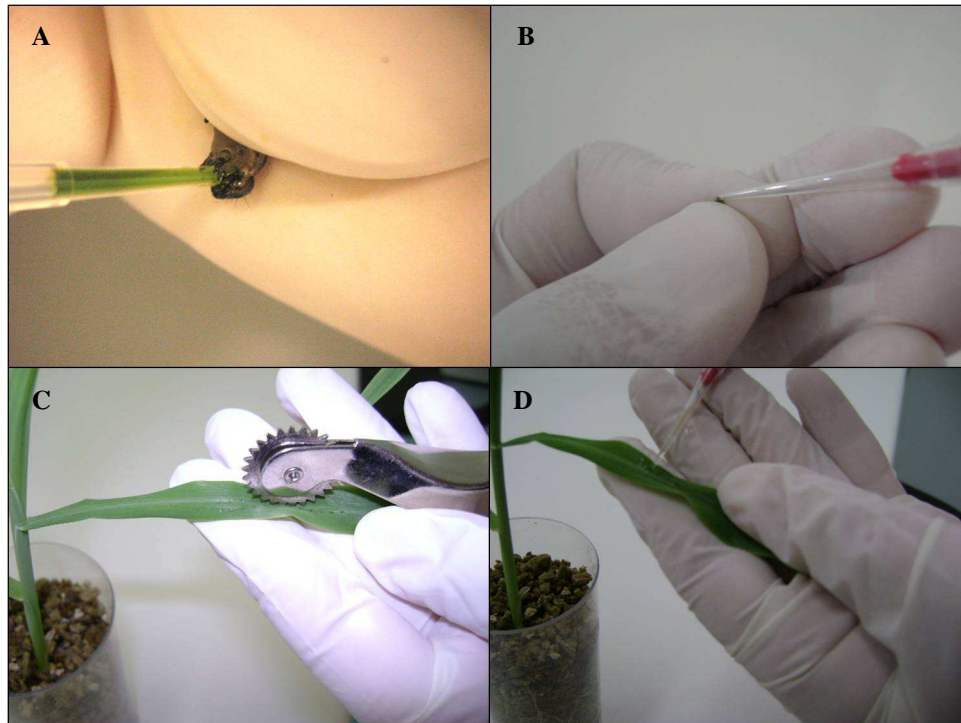


Figura 10 – A – Extração e coleta de regurgito de *Spodoptera frugiperda*; B – extração e coleta de regurgito de *Plutella xylostella*; C – dano mecânico em planta de milho; D – aplicação de regurgito sobre as linhas de injúria

Plantas de couve-manteiga com 4 a 7 semanas, em vasos de 250 ml, foram utilizadas em bioensaios com *A. piceotrichosus* e *P. xylostella*. Os tratamentos utilizados em couve foram: (i) branco (vaso + substrato Plantmax®), (ii) planta sadia, (iii) planta danificada mecanicamente e (iv) planta atacada por lagartas *P. xylostella*. Os danos mecânicos foram feitos conforme metodologia empregada na indução mecânica em plantas de milho. Para induções com ataques de lagartas foram utilizadas 5 lagartas de 3° e/ou 4° ínstar de *P. xylostella* em cada uma das últimas duas folhas expandidas das plantas.

3.3 Bioensaios comportamentais

3.3.1 Efeito dos voláteis das plantas de milho na resposta comportamental de *Campoletis flavicincta* e *Apanteles piceotrichosus*

Os bioensaios comportamentais foram realizados com fêmeas de *C. flavicincta*, com 3 a 5 dias de idade, e fêmeas de *A. piceotrichosus*, com 2 a 5 dias de idade, ambas sem experiência prévia para parasitismo. As respostas comportamentais destes endoparasitóides larvais aos compostos voláteis liberados pelas plantas de milho sob os diferentes tratamentos de indução, foram avaliadas por meio de um olfatômetro em forma de “Y”, consistindo de um tubo central (15 cm de comprimento e 3 cm de diâmetro) e dois braços laterais (15 cm de comprimento e 3 cm de diâmetro, com ângulo de 120° entre eles), terminando numa rolha de vidro acoplada aos mesmos, sendo esta atravessada por um tubo de vidro (6mm de diâmetro interno) fechado com *voile* (para criar um fluxo homogêneo de ar e evitar a fuga de insetos). Cada braço lateral do olfatômetro foi conectado a uma câmara de coleta de voláteis por meio de uma mangueira de silicone de 50cm. Em cada câmara foi utilizado um tratamento. O fluxo de ar filtrado e umidificado dentro do sistema foi estabelecido em 0.3 L/min, e foi obtido por meio de uma bomba de vácuo, sendo calibrado com um fluxômetro nas extremidades da entrada de ar para cada braço lateral do olfatômetro. (Figura 11).

Os parasitóides foram introduzidos individualmente no braço central do olfatômetro e observados por um período de até 5 min após ultrapassarem uma linha inicial, localizada a 7cm do centro do equipamento, nesse mesmo braço (Figura 12). Somente os insetos que fizeram escolha dentro desse intervalo de tempo foram considerados como repetição para os bioensaios. O olfatômetro, as rolhas de vidro e as câmaras foram lavadas previamente com detergente neutro e secos em estufa a 150°C por 1h, a cada tratamento. Nenhum dos insetos foi reutilizado no teste, e os bioensaios foram realizados nos intervalos compreendidos pela fotofase, em sala climatizada com $25 \pm 2^\circ\text{C}$ e $70 \pm 10\%$ UR.

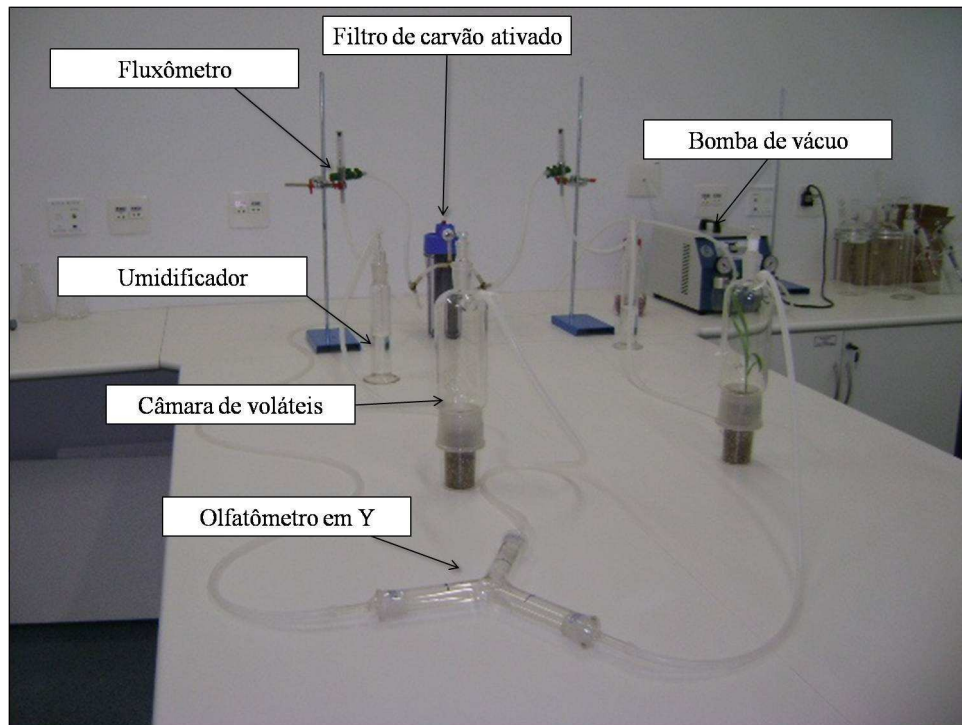


Figura 11 – Sistema de olfatômetro em ‘Y’ utilizado nos bioensaios comportamentais



Figura 12 – Olfatômetro em Y, com indicação das linhas de início de teste e de escolha

Os tratamentos utilizados nos testes com os parasitóides foram: (i) branco (vaso + vermiculita + solução nutritiva), (ii) planta de milho sadia, (iii) planta de milho danificada mecanicamente; (iv) planta de milho danificada mecanicamente + regurgito de *S. frugiperda*, no caso dos bioensaios com *C. flavicincta*, ou regurgito de *P. xylostella*, no caso de bioensaios com *A. piceotrichosus*. Os testes realizados com os tratamentos “iii” e “iv” foram realizados em diferentes intervalos de tempo após indução das plantas de milho em períodos de fotofase (0-1, 5-6 e 24-25h após indução realizada por volta das 8:00h) e escotofase (5-6h após indução realizada por volta das 3:00h). Os tratamentos “i” a “iv” foram combinados com o tratamento “i” no olfatômetro, de forma que fossem utilizadas essas quatro opções. Cada tratamento consistiu de um mínimo de 30 repetições. A cada repetição o olfatômetro foi girado, de forma que as direções dos braços laterais fossem invertidas. A escolha por um tratamento no bioensaio foi determinada quando o parasitóide cruzou uma linha após 7cm do início da bifurcação entre os braços laterais. As diferenças nas respostas comportamentais dos parasitóides para os pares de odores foram analisadas por meio do teste χ^2 a 5% de probabilidade.

3.3.2 Efeito dos voláteis das plantas de milho na resposta comportamental de *Spodoptera frugiperda* e *Plutella xylostella*

Os bioensaios comportamentais foram realizados com fêmeas de *S. frugiperda* e de *P. xylostella*, com 2 a 5 dias de idade, ambas sem experiência prévia para voláteis de plantas. As respostas comportamentais destes lepidópteros aos compostos voláteis liberados pelas plantas de milho sob os diferentes tratamentos de indução, foram avaliadas por meio de um olfatômetro em forma de Y, seguindo a mesma metodologia descrita para os parasitóides. No entanto, o olfatômetro utilizado em testes com *S. frugiperda* possuía braços de 20,5cm, e as linhas de início de experimento e de escolha final ficavam, nos 3 braços, situadas a 10cm do centro do equipamento. Além disso, tanto para *S. frugiperda* quanto para *P. xylostella*, após a introdução individual das mariposas no braço central do olfatômetro, o período de observação foi de até 10 min após ultrapassarem da linha inicial desse mesmo braço. Somente os insetos que fizeram escolha dentro desse intervalo de tempo foram considerados como repetição para os bioensaios. Nenhum dos insetos foi reutilizado no teste, e os bioensaios foram realizados nos intervalos compreendidos pela escotofase, em sala climatizada com $25 \pm 2^\circ\text{C}$ e $70 \pm 10\%$ UR.

Os tratamentos utilizados nos testes com os lepidópteros foram: (i) branco (vaso + vermiculita + solução nutritiva), (ii) planta de milho sadia, (iii) planta de milho danificada mecanicamente; (iv) planta de milho danificada mecanicamente + regurgito de *S. frugiperda* ou regurgito de *P. xylostella*, no caso de bioensaios com fêmeas de *S. frugiperda* ou *P. xylostella*, respectivamente. Os testes realizados com os tratamentos “iii” e “iv” foram realizados em diferentes intervalos de tempo após indução das plantas de milho em períodos de fotofase (5-6h após indução realizada por volta das 15:00h, para ensaios com *S. frugiperda*, ou por volta das 17:00h, para ensaios com *P. xylostella*) e escotofase (0-1 e 24-25h após indução realizada por volta das 20:00h, para ensaios com *S. frugiperda*, ou por volta das 22:00h, para ensaios com *P. xylostella*). Os tratamentos “i” a “iv” foram combinados com o tratamento “i” no olfatômetro, de forma que fossem utilizadas essas quatro opções. Tratamentos que apresentaram atratividade foram comparados entre si, permanecendo sempre o mais atrativo para comparações seguintes. Cada tratamento consistiu de um mínimo de 30 repetições. A cada repetição o olfatômetro foi girado, de forma que as direções dos braços laterais fossem invertidas. Para *P. xylostella*, a escolha por um tratamento no bioensaio foi determinada ao inseto cruzar uma linha após 7cm do início da bifurcação entre os braços laterais. Já para *S. frugiperda*, a escolha por um tratamento foi determinada somente após a fêmea permanecer ao menos 1 minuto no braço a qual cruzou a linha. As diferenças nas respostas comportamentais dos lepidópteros para os pares de odores foram analisadas por meio do teste χ^2 a 5% de probabilidade.

3.3.3 Efeito dos voláteis das plantas de couve-manteiga na resposta comportamental de *Apanteles piceotrichosus* e *Plutella xylostella*

Com a finalidade de confirmar a atratividade de *P. xylostella* por voláteis de couve-manteiga, planta hospedeira natural deste lepidóptero, assim como de *A. piceotrichosus* por voláteis de couve-manteiga atacadas por lagartas de *P. xylostella*, bioensaios comportamentais foram realizados com esses dois insetos em resposta aos voláteis da planta citada.

Para *A. piceotrichosus* os tratamentos utilizados foram: (i) branco (vaso + substrato Plantmax®), (ii) planta sadia, (iii) planta danificada mecanicamente e (iv) planta atacada por lagartas *P. xylostella*. Já para *P. xylostella*, os tratamentos utilizados foram apenas (i) branco (vaso + substrato Plantmax®) e (ii) planta sadia. Nos ensaios com *A. piceotrichosus*, os

tratamentos “ii”, “iii” e “iv” foram combinados com o tratamento “i” no olfatômetro, e nos ensaios com *P. xylostella*, foram combinados apenas o tratamento “i” com o “ii”. A metodologia utilizada nos testes foi a mesma descrita anteriormente para esses mesmos insetos. No caso da indução das plantas de couve pelo ataque de lagartas, estas se alimentaram por um período de 3 horas (5:00 as 8:00h), e as plantas foram utilizadas nos bioensaios com *A. piceotrichosus* 5h após a retirada destas lagartas. Para o tratamento “iii”, as plantas foram danificadas às 8:00h e utilizadas no intervalo de 0-1h após o dano.

4 RESULTADOS

4.1 Bioensaios comportamentais com *Campoletis flavicincta*

Plantas de milho induzidas durante a escotofase por dano mecânico + regurgito do seu hospedeiro natural, *S. frugiperda*, produziram após 5 a 6 horas, no início da fotofase, voláteis atraentes para as fêmeas do endoparasitóide larval *Campoletis flavicincta*. O mesmo não ocorreu quando a indução e observação dos bioensaios foram realizadas ambas durante a fotofase (0-1; 5-6; e 24-25h) (Tabelas 1; Figura 13). Os voláteis liberados por plantas de milho sadias ou com dano mecânico sem o regurgito de *S. frugiperda* não foram atraentes para fêmeas de *C. flavicincta*, independente do horário de indução (Tabelas 2 a 3; Figura 13).

Tabela 1 - Número de escolhas de fêmeas do parasitóide *Campoletis flavicincta* para voláteis de “branco” (controle) versus “planta de milho danificada mecanicamente + regurgito de *Spodoptera frugiperda*”, em bioensaios com olfatômetro em “Y” conduzidos em fotofase, com diferentes intervalos de tempo após o dano + aplicação de regurgito nas plantas

Tratamento	Tempo após dano + aplicação de regurgito			
	0-1h ☀	5-6h ☀	24-25h ☀	5-6h ●
Branco (controle)	17	21	17	9
Planta de milho danificada + regurgito de <i>S. frugiperda</i>	19	28	21	22
n	36	49	38	31
P	0,7389 n.s.	0,3173 n.s.	0,5164 n.s.	0,0196*

☀ - dano + aplicação de regurgito de *S. frugiperda* em fotofase; ● - dano + aplicação de regurgito de *S. frugiperda* em escotofase; n - número de indivíduos testados. Asteriscos indicam diferenças significativas entre os tratamentos pelo teste de χ^2 (* $P < 0,05$); n.s. - não significativo.

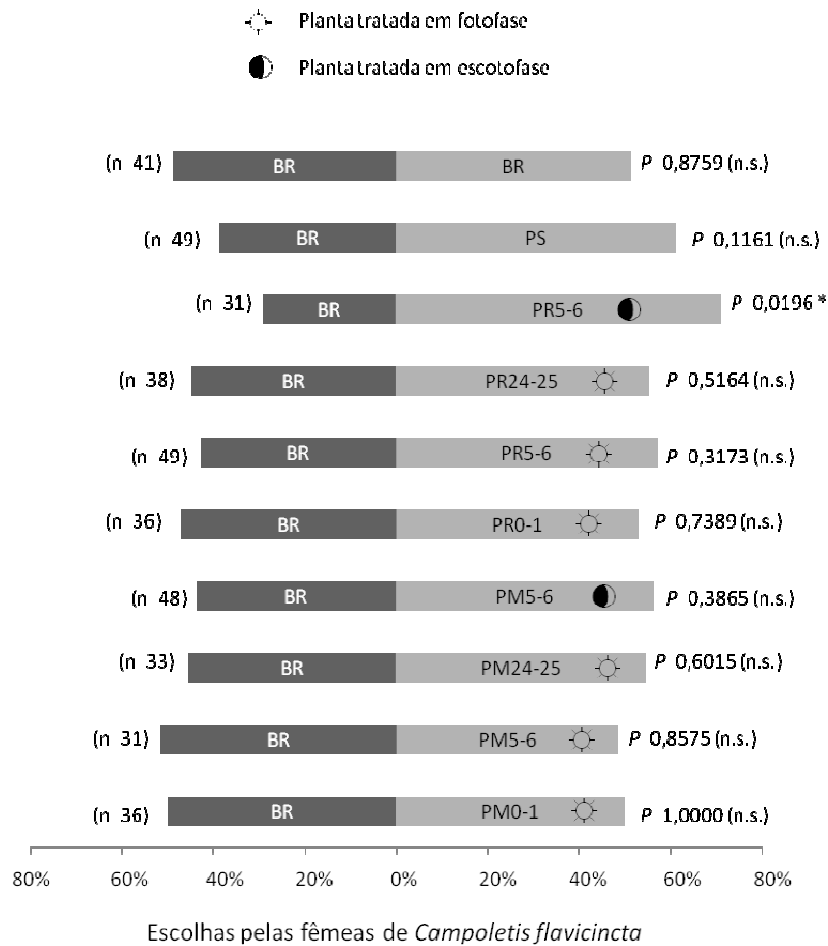


Figura 13 - Resposta olfativa, em percentual de escolhas, de fêmeas do parasitóide *Campoletis flavicincta* aos voláteis de diferentes tratamentos, em bioensaios com olfatômetro em “Y” conduzidos em fotofase. Tratamentos da mesma barra foram comparados entre si. BR = branco; PS = planta de milho sadia; PM0-1 = planta de milho 0 a 1 hora após ser danificada mecanicamente; PM5-6 = planta de milho 5 a 6 horas após ser danificada mecanicamente; PM24-25 = planta de milho 24 a 25 horas após ser danificada mecanicamente; PR0-1 = planta de milho 0 a 1 hora após dano mecânico + aplicação de regurgito de *S. frugiperda*; PR5-6 = planta de milho 5 a 6 horas após dano mecânico + aplicação de regurgito de *S. frugiperda*; PR24-25F = planta de milho 24 a 25 horas após dano mecânico + aplicação de regurgito de *S. frugiperda*; n = número de repetições. Asteriscos indicam diferenças significativas entre os tratamentos numa mesma barra pelo teste de χ^2 (* $P < 0,05$); (n.s.) - não significativo

Tabela 2 - Número de escolhas de fêmeas do parasitóide *Camponotus flavicincta* para voláteis de “branco” versus “planta de milho danificada mecanicamente”, em bioensaios com olfatômetro em “Y” conduzidos em fotofase, com diferentes intervalos de tempo após o dano nas plantas

Tratamento	Tempo após dano			
	0-1h ☀	5-6h ☀	24-25h ☀	5-6h ●
Branco (controle)	18	16	15	21
Planta de milho danificada mecanicamente	18	15	18	27
n	36	31	33	48
P	1	0,8575 n.s.	0,6015 n.s.	0,3865 n.s.

☀ - dano mecânico em fotofase; ● - dano mecânico em escotofase; n - número de indivíduos testados. Asteriscos indicam diferenças significativas entre os tratamentos pelo teste de χ^2 (* $P < 0,05$); n.s. - não significativo.

Tabela 3 - Número de escolhas de fêmeas do parasitóide *Camponotus flavicincta* para voláteis de “branco” versus “planta de milho sadia”, em bioensaios com olfatômetro em “Y” conduzidos em fotofase

Tratamento	Escolha Final
Branco (controle)	19
Planta de milho sadia	30
n	49
P	0,1161 n.s.

n - número de indivíduos testados. Asteriscos indicam diferenças significativas entre os tratamentos pelo teste de χ^2 (* $P < 0,05$); n.s. - não significativo.

4.2 Bioensaios comportamentais com *Apanteles piceotrichosus*

Plantas de milho tratadas tanto em fotofase quanto em escotofase por dano mecânico + regurgito da lagarta não hospedeira, *Plutella xylostella*, não produziram voláteis atraentes para o endoparasitóide larval *Apanteles piceotrichosus* (Tabela 4; Figura 14). O mesmo ocorreu quando foram utilizadas plantas de milho com dano mecânico e plantas de milho sadias (Tabelas 5 e 6; Figura 14). Contudo, plantas de couve-manteiga atacadas por lagartas de *P. xylostella*, que é seu hospedeiro natural, num intervalo de 5 a 6 horas após a retirada destas, produziram voláteis atraentes para o parasitóide *A. piceotrichosus* (Tabela 7; Figura 14), embora as plantas de couve-manteiga danificadas mecanicamente e as sadias não tenham emitido voláteis atraentes para esse parasitóide (Tabelas 8 e 9; Figura 14).

Tabela 4 - Número de escolhas de fêmeas do parasitóide *Apanteles piceotrichosus* para voláteis “branco” versus “planta de milho danificada mecanicamente + regurgito de *Plutella xylostella*”, em bioensaios com olfatômetro em “Y” conduzidos em fotofase, com diferentes intervalos de tempo após o dano + aplicação de regurgito nas plantas

Tratamento	Tempo após dano + aplicação de regurgito			
	0-1h ☀	5-6h ☀	24-25h ☀	5-6h ●
Branco (controle)	17	18	16	18
Planta de milho danificada + regurgito de <i>P. xylostella</i>	19	22	14	19
n	36	40	30	37
P	0,7389 n.s.	0,5271 n.s.	0,715 n.s.	0,8694 n.s.

☀ - dano + aplicação de regurgito de *P. xylostella* em fotofase; ● - dano + aplicação de regurgito de *P. xylostella* em escotofase; n - número de indivíduos testados. Asteriscos indicam diferenças significativas entre os tratamentos pelo teste de χ^2 (* $P < 0,05$); n.s. - não significativo.

Tabela 5 - Número de escolhas de fêmeas do parasitóide *Apanteles piceotrichosus* para voláteis de “branco” versus “planta de milho danificada mecanicamente”, em bioensaios com olfatômetro em “Y” conduzidos em fotofase, com diferentes intervalos de tempo após o dano nas plantas

Tratamento	Tempo após dano			
	0-1h ☀	5-6h ☀	24-25h ☀	5-6h ●
Branco (controle)	20	17	17	17
Planta de milho danificada mecanicamente	16	16	15	19
n	36	33	32	36
P	0,505 n.s.	0,8618 n.s.	0,7237 n.s.	0,7389 n.s.

☀ - dano mecânico em fotofase; ● - dano mecânico em escotofase; n - número de indivíduos testados. Asteriscos indicam diferenças significativas entre os tratamentos pelo teste de χ^2 (* $P < 0,05$); n.s. - não significativo.

Tabela 6 - Número de escolhas de fêmeas do parasitóide *Apanteles piceotrichosus* para voláteis de “branco” versus “planta de milho sadia” em bioensaios com olfatômetro em “Y” conduzidos em fotofase

Tratamento	Escolha Final
Branco (controle)	19
Planta de milho sadia	21
n	40
P	0,7518 n.s.

n - número de indivíduos testados. Asteriscos indicam diferenças significativas entre os tratamentos pelo teste de χ^2 (* $P < 0,05$); n.s. - não significativo.

Tabela 7 - Número de escolhas de fêmeas do parasitóide *Apanteles piceotrichosus* para voláteis de “branco” versus “planta de couve-manteiga atacada por lagartas de *Plutella xylostella*”, em bioensaios com olfatômetro em “Y” conduzidos em fotofase, no intervalo de 5-6h após retirada das lagartas

Tratamento	Escolha Final
Branco (controle)	9
Planta de couve-manteiga atacada por lagartas de <i>Plutella xylostella</i>	23
N	32
P	0,0133*

n - número de indivíduos testados. Asteriscos indicam diferenças significativas entre os tratamentos pelo teste de χ^2 (* $P < 0,05$); n.s. - não significativo.

Tabela 8 - Número de escolhas de fêmeas do parasitóide *Apanteles piceotrichosus* para voláteis de “branco” versus “planta de couve-manteiga danificada mecanicamente”, em bioensaios com olfatômetro em “Y” conduzidos em fotofase, no intervalo de 0-1h após o dano nas plantas

Tratamento	Escolha Final
Branco (controle)	16
Planta de couve-manteiga danificada mecanicamente	21
n	37
P	0,4111 n.s.

n - número de indivíduos testados. Asteriscos indicam diferenças significativas entre os tratamentos pelo teste de χ^2 (* $P < 0,05$); n.s. - não significativo.

Tabela 9 - Número de escolhas de fêmeas do parasitóide *Apanteles piceotrichosus* para voláteis de “branco” versus “planta de couve-manteiga sadia”, em bioensaios com olfatômetro em “Y” conduzidos em fotofase

Tratamento	Escolha Final
Branco (controle)	21
Planta de couve-manteiga sadia	17
n	38
P	0,5164 n.s.

n - número de indivíduos testados. Asteriscos indicam diferenças significativas entre os tratamentos pelo teste de χ^2 (* $P < 0,05$); n.s. - não significativo.

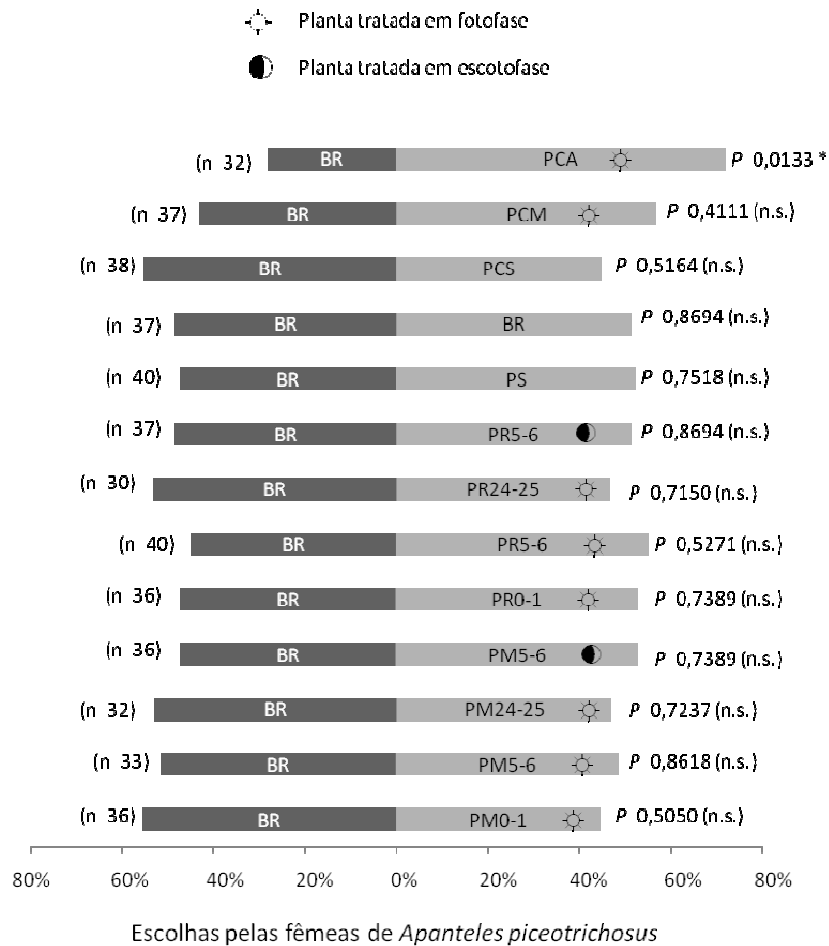


Figura 14 - Resposta olfativa, em percentual de escolhas, de fêmeas do parasitóide *Apanteles piceotrichosus* aos voláteis de diferentes tratamentos, em bioensaios com olfatômetro em “Y” conduzidos em fotofase. Tratamentos da mesma barra foram comparados entre si. BR = branco; PS = planta de milho sadia; PM0-1 = planta de milho 0 a 1 hora após ser danificada mecanicamente; PM5-6 = planta de milho 5 a 6 horas após ser danificada mecanicamente; PM24-25 = planta de milho 24 a 25 horas após ser danificada mecanicamente; PR0-1 = planta de milho 0 a 1 hora após dano mecânico + aplicação de regurgito de *P. xylostella*; PR5-6 = planta de milho 5 a 6 horas após dano mecânico + aplicação de regurgito de *P. xylostella*; PR24-25 = planta de milho 24 a 25 horas após dano mecânico + aplicação de regurgito de *P. xylostella*; PCS = planta de couve-manteiga sadia; PCM = planta de couve-manteiga 0 a 1 hora após ser danificada mecanicamente; PCA = planta de couve-manteiga atacada por lagartas de *Plutella xylostella*, 5 a 6 horas após retirada das mesmas; n = número de repetições. Asteriscos indicam diferenças significativas entre os tratamentos numa mesma barra pelo teste de χ^2 (* $P < 0,05$); (n.s.) - não significativo

4.3 Bioensaios comportamentais com *Spodoptera frugiperda*

Plantas de milho sadias, assim como plantas de milho tratadas durante a fotofase, no intervalo de 5 a 6 e 24 a 25 horas após o tratamento com dano mecânico ou dano mecânico + regurgito de lagartas de *Spodoptera frugiperda*, foram atraentes para a mariposa desta espécie. Já nos testes realizados nos intervalos de 0 a 1h após dano mecânico e dano mecânico + aplicação de regurgito de *S. frugiperda*, não houve atratividade para os insetos testados (Tabelas 10 a 12; Figura 15).

Tabela 10 - Número de escolhas de fêmeas de *Spodoptera frugiperda* para voláteis de “branco” versus “planta de milho sadia”, em bioensaios com olfatômetro em “Y” conduzidos em escotofase

Tratamento	Escolha Final
Branco (controle)	10
Planta de milho sadia	27
n	37
P	0,0052**

n - número de indivíduos testados. Asteriscos indicam diferenças significativas entre os tratamentos pelo teste de χ^2 (* $P < 0,05$; ** $P < 0,01$); n.s. - não significativo.

Tabela 11 - Número de escolhas de fêmeas de *Spodoptera frugiperda* para voláteis de “branco” versus “planta de milho danificada mecanicamente”, em bioensaios com olfatômetro em “Y” conduzidos em escotofase, com diferentes intervalos de tempo após o dano nas plantas

Tratamento	Tempo após dano		
	0-1h ●	24-25h ●	5-6h ☼
Branco (controle)	18	9	10
Planta de milho danificada mecanicamente	17	22	25
n	35	31	35
P	0,8658 n.s.	0,0196*	0,0112*

● - dano mecânico em escotofase; ☼ - dano mecânico em fotofase; n - número de indivíduos testados. Asteriscos indicam diferenças significativas entre os tratamentos pelo teste de χ^2 (* $P < 0,05$); n.s. - não significativo.

Tabela 12 - Número de escolhas de fêmeas de *Spodoptera frugiperda* para voláteis de “branco” versus “planta de milho danificada mecanicamente + regurgito de *S. frugiperda*”, em bioensaios com olfatômetro em “Y” conduzidos em escotofase, com diferentes intervalos de tempo após o dano + aplicação de regurgito nas plantas

Tratamento	Tempo após dano + aplicação de regurgito		
	0-1h ●	24-25h ●	5-6h ☼
BR (controle)	15	12	8
Planta de milho danificada + regurgito de <i>S. frugiperda</i>	15	25	23
n	30	37	31
P	1 n.s.	0,0326*	0,0071**

● - dano + aplicação de regurgito de *S. frugiperda* em escotofase; ☼ - dano + aplicação de regurgito de *S. frugiperda* em fotofase; n - número de indivíduos testados. Asteriscos indicam diferenças significativas entre os tratamentos pelo teste de χ^2 (* $P < 0,05$; $P < 0,01$); n.s. - não significativo.

Além disso, os voláteis de plantas de milho sadias apresentaram atratividade significativamente maior para as fêmeas de *S. frugiperda* quando comparados aos voláteis liberados por plantas de milho 5 a 6 horas após dano mecânico + aplicação de regurgito. Porém, os voláteis das plantas sadias apresentaram igual atratividade para esse lepidóptero quando confrontados com voláteis liberados 5 a 6 horas após dano mecânico e 24 a 25 horas após dano mecânico + aplicação de regurgito (Tabelas 13 e 14; Figura 15).

Tabela 13 - Número de escolhas de fêmeas de *Spodoptera frugiperda* para voláteis de “planta de milho sadia” versus “planta de milho danificada mecanicamente” em bioensaios com olfatômetro em “Y” conduzidos em escotofase, com diferentes intervalos de tempo após o dano + aplicação de regurgito nas plantas

Tratamento	Tempo após dano + aplicação de regurgito	
	24-25h ●	5-6h ☼
Planta de milho sadia (controle)	19	21
Planta de milho danificada + regurgito de <i>S. frugiperda</i>	15	10
n	34	31
P	0,4927 n.s.	0,0482*

● - dano + aplicação de regurgito de *S. frugiperda* em escotofase; ☼ - dano + aplicação de regurgito de *S. frugiperda* em fotofase; n - número de indivíduos testados. Asteriscos indicam diferenças significativas entre os tratamentos pelo teste de χ^2 (* $P < 0,05$); n.s. - não significativo.

Tabela 14 - Número de escolhas de fêmeas de *Spodoptera frugiperda* para voláteis de “planta de milho sadia” versus “planta de milho danificada mecanicamente”, em bioensaios com olfatômetro em “Y” conduzidos em escotofase, no intervalo de 5-6h após o dano nas plantas

Tratamento	Escolha Final
Planta de milho sadia (controle)	14
Planta de milho danificada mecanicamente	18
n	32
P	0,4795 n.s.

n - número de indivíduos testados. Asteriscos indicam diferenças significativas entre os tratamentos pelo teste de χ^2 (* $P < 0,05$); n.s. - não significativo.

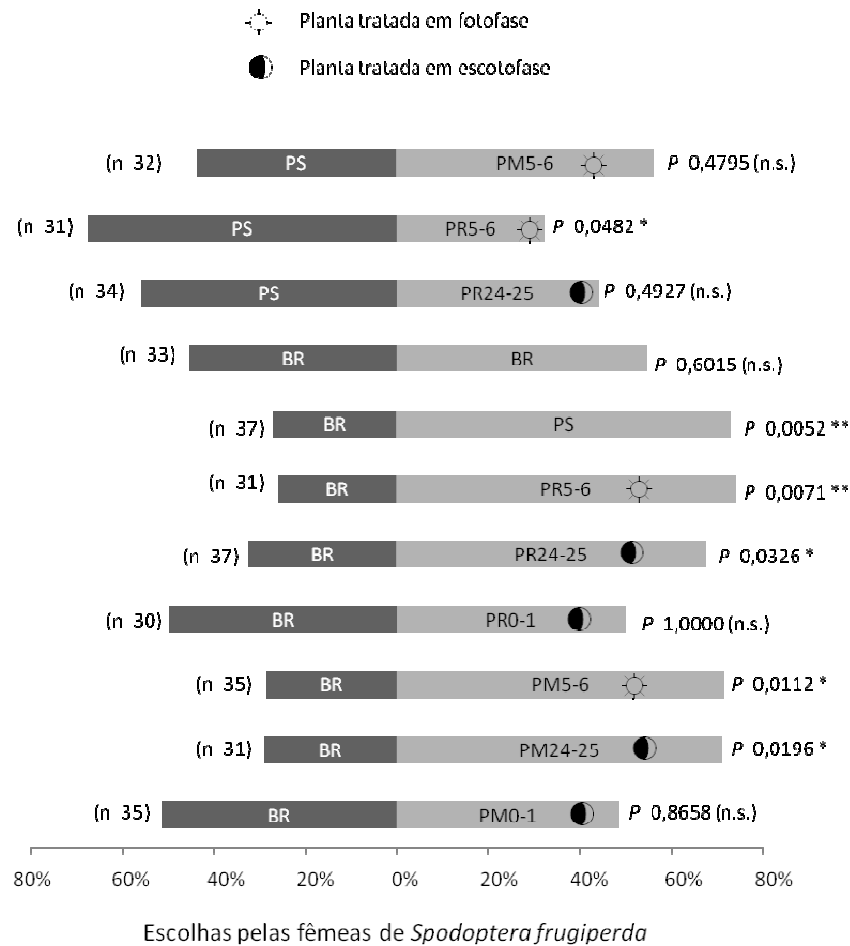


Figura 15 - Resposta olfativa, em percentual de escolhas, de fêmeas do lepidóptero *Spodoptera frugiperda* aos voláteis de diferentes tratamentos, em bioensaios com olfatômetro em “Y” conduzidos em escotofase. Tratamentos da mesma barra foram comparados entre si. BR = branco; PS = planta de milho sadia; PM0-1 = planta de milho 0 a 1 hora após ser danificada mecanicamente; PM5-6 = planta de milho 5 a 6 horas após ser danificada mecanicamente; PM24-25 = planta de milho 24 a 25 horas após ser danificada mecanicamente; PR0-1 = planta de milho 0 a 1 hora após dano mecânico + aplicação de regurgito de *S. frugiperda*; PR5-6 = planta de milho 5 a 6 horas após dano mecânico + aplicação de regurgito de *S. frugiperda*; PR24-25 = planta de milho 24 a 25 horas após dano mecânico + aplicação de regurgito de *S. frugiperda*; n = número de repetições. Asteriscos indicam diferenças significativas entre os tratamentos numa mesma barra pelo teste de χ^2 (* $P < 0,05$); (** $P < 0,01$); (n.s.) - não significativo

4.4 Bioensaios comportamentais com *Plutella xylostella*

Fêmeas de *P. xylostella* foram atraídas pelos voláteis liberados por plantas saudias de couve-manteiga, hospedeira natural deste lepidóptero (Tabela 15; Figura 16). No entanto,

nenhum tratamento com plantas de milho, que não são hospedeiras de *P. xylostella*, foi atraente para esta mariposa (Tabelas 16 a 18; Figura 4).

Tabela 15 - Número de escolhas de fêmeas de *Plutella xylostella* para voláteis de “branco” versus “planta de couve-manteiga sadia”, em bioensaios com olfatômetro em “Y” conduzidos em escotofase

Tratamento	Escolha Final
Branco (controle)	9
Planta de couve-manteiga sadia	27
n	36
P	0,0027**

n - número de indivíduos testados. Asteriscos indicam diferenças significativas entre os tratamentos pelo teste de χ^2 (* $P < 0,05$; $P < 0,01$); n.s. - não significativo.

Tabela 16 - Número de escolhas de fêmeas de *Plutella xylostella* para voláteis de “branco” versus “planta de milho sadia”, em bioensaios com olfatômetro em “Y” conduzidos em escotofase

Tratamento	Escolha Final
Branco (controle)	21
Planta de milho sadia	17
n	38
P	0,5164 n.s.

n - número de indivíduos testados. Asteriscos indicam diferenças significativas entre os tratamentos pelo teste de χ^2 (* $P < 0,05$); n.s. - não significativo.

Tabela 17 - Número de escolhas de fêmeas de *Plutella xylostella* para voláteis de “branco” versus “planta de milho danificada mecanicamente”, em bioensaios com olfatômetro em “Y” conduzidos em escotofase, com diferentes intervalos de tempo após o dano nas plantas

Tratamento	Tempo após dano		
	0-1h ●	24-25h ●	5-6h ☼
Branco (controle)	17	17	15
Planta de milho danificada mecanicamente	19	20	19
n	36	37	34
P	0,7389 n.s.	0,6219 n.s.	0,4926 n.s.

● - dano mecânico em escotofase; ☼ - dano mecânico em fotofase; n - número de indivíduos testados. Asteriscos indicam diferenças significativas entre os tratamentos pelo teste de χ^2 (* $P < 0,05$); n.s. - não significativo.

Tabela 18 - Número de escolhas de fêmeas de *Plutella xylostella* para voláteis de “branco” versus “planta de milho danificada mecanicamente + regurgito de *P. xylostella*”, em bioensaios com olfatômetro em “Y” conduzidos em escotofase, com diferentes intervalos de tempo após o dano + aplicação de regurgito nas plantas

Tratamento	Tempo após dano + aplicação de regurgito		
	0-1h ●	24-25h ●	5-6h ☀
Branco (controle)	15	17	18
Planta de milho danificada + regurgito de <i>P. xylostella</i>	15	14	15
n	30	31	33
P	1 n.s.	0,59 n.s.	0,6015 n.s.

● - dano + aplicação de regurgito de *P. xylostella* em escotofase; ☀ - dano + aplicação de regurgito de *P. xylostella* em fotofase; n - número de indivíduos testados. Asteriscos indicam diferenças significativas entre os tratamentos pelo teste de χ^2 (* $P < 0,05$); n.s. - não significativo.

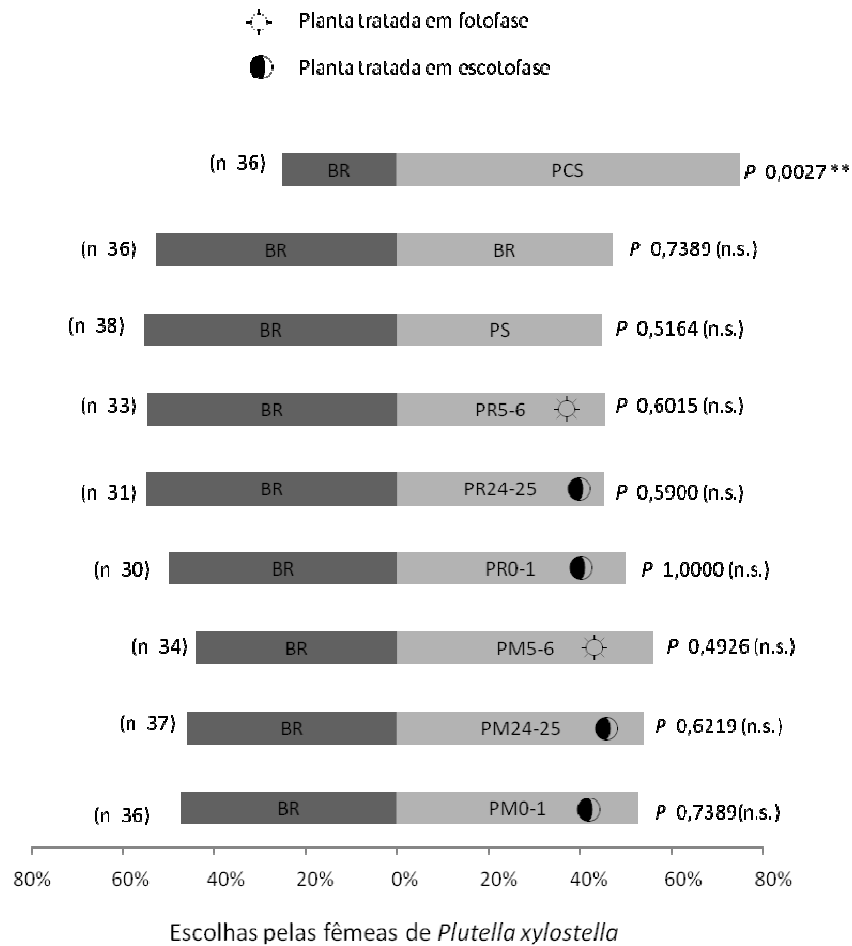


Figura 16 - Resposta olfativa, em percentual de escolhas, de fêmeas do lepidóptero *Plutella xylostella* aos voláteis de diferentes tratamentos, em bioensaios com olfatômetro em “Y” conduzidos em escotofase. Tratamentos da mesma barra foram comparados entre si. BR = branco; PS = planta de milho sadia; PM0-1 = planta de milho 0 a 1 hora após ser danificada mecanicamente; PM5-6 = planta de milho 5 a 6 horas após ser danificada mecanicamente; PM24-25 = planta de milho 24 a 25 horas após ser danificada mecanicamente; PR0-1 = planta de milho 0 a 1 hora após dano mecânico + aplicação de regurgito de *P. xylostella*; PR5-6 = planta de milho 5 a 6 horas após dano mecânico + aplicação de regurgito de *P. xylostella*; PR24-25 = planta de milho 24 a 25 horas após dano mecânico + aplicação de regurgito de *P. xylostella*; PCS = planta de couve-manteiga sadia; n = número de repetições. Asteriscos indicam diferenças significativas entre os tratamentos numa mesma barra pelo teste de χ^2 (* $P < 0,05$); (** $P < 0,01$); (n.s.) - não significativo

5 DISCUSSÃO

5.1 Respostas olfativas dos insetos aos voláteis das plantas hospedeiras

Diversos trabalhos já demonstraram claramente que as plantas são capazes de produzir misturas distintas de voláteis em diferentes intervalos de tempo após indução, assim como em diferentes períodos, de fotofase e escotofase (TURLINGS et al., 1998; DE MORAES; MESCHER; TUMLINSON, 2001; ARIMURA et al., 2008). Isto sugere, que as distintas misturas de voláteis são direcionadas a diversos organismos ao longo do dia, de forma a otimizar a defesa dessas plantas (ARIMURA et al., 2008).

Os resultados apresentados neste trabalho demonstraram que o endoparasitóide larval *C. flavicineta* foi capaz de discriminar entre misturas de voláteis liberadas por plantas de milho com 5 a 6 horas após o tratamento dessas plantas com regurgito de *S. frugiperda* em escotofase (Tabela 1; Figura 13). Curiosamente, quando esse mesmo tratamento foi realizado com indução em fotofase, a resposta olfativa desse parasitóide não apresentou atratividade, independente do intervalo de tempo decorrido da indução (0-1, 5-6 e 24-25h) (Tabela 1; Figura 13). Além disso, os voláteis emitidos pelas plantas no intervalo de 5 a 6 horas após dano mecânico em escotofase, não se apresentaram atrativos para este parasitóide, assim como as misturas de voláteis liberadas nos demais intervalos de tempo após dano mecânico em fotofase (0-1, 5-6 e 24-25h) (Tabela 2; Figura 13) e pelas plantas sadias (Tabela 3; Figura 13). Adicionalmente, observações visuais constataram que as lagartas de *S. frugiperda* se alimentam das plantas de milho tanto em fotofase, quanto em escotofase, do mesmo modo como já constatado para outras lagartas de noctuídios (DE MORAES; MESCHER; TUMLINSON, 2001).

Estes resultados ilustram um aspecto importante da indução de voláteis em plantas de milho por *S. frugiperda*, sugerindo uma alta especificidade olfativa do parasitóide *C. flavicineta* na busca por seu hospedeiro em razão da indução de plantas em fotofase e escotofase, indicando possivelmente um mecanismo bioquímico nas plantas na produção desses voláteis associado ou não a presença de luz. Arimura et al. (2008) demonstraram haver produção de concentrações duas a três vezes maiores de ácido jasmônico em plantas de feijão-lima (*Phaseolus lunatus*) induzidas por herbivoria artificial de *S. littoralis* em escotofase quando comparadas as concentrações desse ácido em plantas induzidas durante a fotofase, assim como a quantidade total de β -ocimeno

emitida durante o início da manhã por plantas induzidas durante a escotofase foi significativamente maior do que a quantidade desta mesma substância emitida após indução em fotofase. Aparentemente, pelo fato de boa parte dos parasitóides apresentarem comportamento diurno, essa maior produção de voláteis durante as primeiras horas da manhã, precedida de indução noturna, poderia exercer importante papel em funções biológicas, principalmente na atração massiva desses inimigos naturais no início da manhã (KAAS; RAMASWAMY; ELZEN, 1993; HIROSE; EHLER; HIROSE, 2003). Logo, o comportamento apresentado por *C. flavicineta* sugere que as plantas de milho tratadas em escotofase liberam diferentes misturas de voláteis em relação às tratadas em fotofase.

De forma análoga, o parasitóide *A. piceotrichosus* foi capaz de discriminar entre a mistura de voláteis liberada por planta de couve-manteiga atacadas pelo hospedeiro deste himenóptero, *P. xylostella*, daquelas liberadas pelas plantas sadias ou danificadas mecanicamente, pois foi atraído somente pelos voláteis liberados na primeira condição (Tabelas 7 a 9; Figura 14). Tais resultados sugerem que este parasitóide também é específico na busca por seu hospedeiro.

Corroborando estes resultados, diversos estudos já demonstraram que parasitóides podem ser específicos na utilização de misturas de voláteis induzidos em plantas por herbivoria de lagartas, na localização de seus hospedeiros (DE MORAES et al., 1998; TAKABAYASHI; DICKE, 1996; GOINGUENÉ; ALBORN; TURLINGS, 2003).

No caso das mariposas, evidências sugerem que misturas de voláteis de plantas são requeridas para haja o estímulo no comportamento de busca dos adultos por plantas hospedeiras (NATALE et al., 2003; TASIN et al., 2006). Além disso, esse comportamento é definido, normalmente, pela preferência para oviposição das fêmeas (THOMPSON, 1988 apud CARROLL et al., 2006). Logo, os resultados encontrados nas avaliações sobre o efeito dos voláteis de milho no comportamento de adultos de *S. frugiperda*, sugerem a atração deste lepidóptero para oviposição em plantas sadias, uma vez que os ensaios foram realizados com fêmeas acasaladas (Tabela 10; Figura 15).

Porém, comportamento interessante foi observado quando estas mariposas foram submetidas aos odores liberados no intervalo de 5 a 6 horas após tratamento das plantas de milho com regurgito de *S. frugiperda*. Estudos realizados durante a noite, com plantas induzidas em fotofase por herbivoria de lepidópteros, evidenciam a repelência das fêmeas adultas da espécie que atacou a planta, caracterizando estas plantas como substratos não favoráveis para oviposição

(DE MORAES; MESCHER; TUMLINSON, 2001; KESSLER; BALDWIN, 2001). Contudo, os experimentos conduzidos com fêmeas acasaladas de *S. frugiperda* sugerem a atratividade deste inseto pelos voláteis emitidos em escotofase, pelas plantas que tiveram herbivoria simulada em fotofase (Tabela 12; Figura 15), ou seja, comportamento contrário aqueles citados acima. Apoiando o comportamento apresentado pelas fêmeas de *S. frugiperda*, evidências experimentais demonstram que plantas atacadas por lagartas podem ser preferidas para oviposição de lepidópteros, possivelmente por indicar às fêmeas um substrato adequado ao desenvolvimento de seus descendentes (SHIOJIRI et al., 2002).

No entanto, quando os voláteis de plantas de milho tratadas em fotofase com regurgito de *S. frugiperda* foram confrontados com os voláteis de plantas sadias, as fêmeas de *S. frugiperda* evidenciaram a preferência pelos voláteis das plantas sadias (Tabela 13; Figura 15). Esse comportamento sugere que as plantas tratadas em fotofase com regurgito foram atrativas em primeira análise, por constituírem a única alternativa de hospedeiro oferecida para as fêmeas desta mariposa, pois num primeiro instante, essas plantas foram confrontadas com o “branco” (controle). Em adição, sabe-se que as lagartas de *S. frugiperda* apresentam comportamento de canibalismo (ESCALDANTE, 1974). Esse tipo de comportamento implica probabilidades muito menores de sobrevivência de lagartas de menor porte quando deparadas com outras de maior porte, da mesma espécie. Carroll et al. (2006) observaram atratividade de lagartas de sexto ínstar de *S. frugiperda* preferencialmente para voláteis de plantas de milho induzidas por herbivoria deste inseto, quando confrontados com voláteis de plantas sadias. Assim, posturas colocadas em plantas de milho atacadas estarão mais sujeitas ao canibalismo por lagartas de maior ínstar. Logo, as chances de sobrevivência são maiores para lagartas eclodidas em plantas sadias. Essas evidências apóiam o comportamento olfativo apresentado pelos adultos de *S. frugiperda* no presente trabalho.

Já a não preferência das mariposas de *S. frugiperda* por voláteis de plantas sadias, em comparação com voláteis liberados de 5 a 6 horas após dano mecânico (Tabela 14; Figura 15), sugere que as injúrias não induziram a liberação de voláteis nesse período. Segundo Turlings et al. (1998) a herbivoria de plantas de milho induz a liberação de grandes quantidades de voláteis nesse intervalo de tempo. A condição apresentada nesse intervalo após injúria exclusivamente mecânica, sugere não ter havido a produção de voláteis induzidos dentro deste período, indicando para as mariposas, um substrato para oviposição tão adequado quanto uma planta sadia, visto que

a planta não está sob ataque de nenhum herbívoro. Situação semelhante foi observada nas comparações entre voláteis liberados no intervalo de 24 a 25 horas após tratamento das plantas com regurgito e os voláteis de plantas saudas. Turlings e Tumlinson (1992) observaram que, geralmente, os voláteis induzidos por herbivoria em milho não são mais encontrados em quantidades significativas após 24 horas da indução na planta. Isso explicaria a não preferência entre esses voláteis e os voláteis de plantas sadia, apresentada pelas mariposas de *S. frugiperda* (Tabela 13; Figura 15), pois esta condição sugere que, ao menos há 24 horas, a planta de milho não está sob ataque de um herbívoro, não oferecendo, portanto, sinais de risco para os ovos depositados na mesma.

Fato interessante foi observado na exposição destas mariposas às misturas de voláteis liberadas no intervalo de 0 a 1 hora após dano na planta ou tratamento com regurgito. Estas foram as únicas misturas que não se apresentaram atrativas para as fêmeas de *S. frugiperda* (Tabelas 11 e 12; Figura 15). Sabe-se que durante as duas ou três primeiras horas imediatamente após dano ou herbivoria, plantas de milho liberam grandes quantidades dos voláteis conhecidos como “voláteis de folhas verdes”, evidenciando danos ou ataques muito recentes nestas plantas (TURLINGS et al., 1998). Segundo Kessler e Baldwin (2001), esses voláteis costumam ser utilizados por inimigos naturais generalistas para localização de suas presas, como muitos predadores, e estão associados a maiores taxas de predação de ovos de lepidópteros, e a menores taxas de oviposição pelos mesmos. Assim, esses voláteis poderiam indicar às mariposas a presença de um inimigo natural e/ou um inseto herbívoro competidor presente na planta naquele momento, e que esta não seria, portanto, uma hospedeira adequada para garantir a sobrevivência de sua prole.

Já no estudo das respostas olfativas de fêmeas adultas de *P. xylostella*, a primeira etapa consistiu de observações relativas ao comportamento destes insetos expostos ao voláteis de plantas de couve-manteiga, planta hospedeira deste lepidóptero. Este inseto é um herbívoro especialista e, portanto, requer pistas específicas sobre seus hospedeiros, pois estes se limitam a apenas um grupo de plantas (SARFRAZ; DOSDALL; KEDDIE, 2006). Assim, os voláteis emitidos pelas plantas saudas de couve-manteiga demonstraram ser elementos fundamentais na busca destes insetos por um hospedeiro para oviposição (Tabela 15; Figura 16). Resultados semelhantes foram observados por Pivnick, Jarvis e Slater (1994), que constataram a atratividade de fêmeas de *P. xylostella* por voláteis de plantas saudas de *Brassica* spp. por meio de ensaios

realizados com olfatômetro “Y”, apoiando as respostas observadas por essa mariposa aos voláteis de couve-manteiga.

5.2 Respostas olfativas de *Apanteles piceotrichosus* e *Plutella xylostella* aos voláteis de plantas não-hospedeiras

Se uma espécie de planta não-hospedeira é desprovida de qualquer deterrente ou composto tóxico, mas for naturalmente deficiente em estimulantes decisivos, sua aceitabilidade por *P. xylostella* pode ser alcançada por meio de tratamentos com estimulantes básicos (RENWICK; RADKE, 1990 apud SARFRAZ; DOSDALL; KEDDIE, 2006, 2006; LOON et al., 2002). Dessa forma, sugere-se, a princípio, que as plantas de milho sadias da cultivar SWB 551 não liberaram, ou foram deficientes em estimulantes para as fêmeas de *P. xylostella* (Tabela 16; Figura 16). Porém, Reddy e Guerrero (2000) reportaram a atratividade de três compostos voláteis de folhas verdes, (Z)-3-hexenyl acetato, (E)-2-hexenal e 3-hexeno-1-ol, como atraentes para fêmeas acasaladas de *P. xylostella*. Esses três compostos também podem ser liberados nas primeiras horas após injúria em diversos genótipos de milho estudados (TURLINGS et al., 1998; HOBALLAH; TAMÒ; TURLINGS, 2002). Contudo, os voláteis liberados por plantas de milho no intervalo de 0 a 1 hora após dano ou tratamento com regurgito de *P. xylostella* não exerceram efeito sobre o comportamento de busca dessas mariposas (Tabelas 17 e 18; Figura 16), sugerindo que a cultivar de milho estudada possivelmente não produza tais compostos atraentes mediante esses tratamentos e/ou que compostos deterrentes ou tóxicos também sejam liberados por tais plantas.

Shiojiri et al. (2002) observaram preferência de fêmeas adultas de *P. xylostella* para oviposição em plantas de *Brassica oleracea* submetidas à herbivoria prévia por lagartas de *Pieris rapae* do que para oviposição em plantas não atacadas ou danificadas mecanicamente, sugerindo que voláteis emitidos mediante indução por herbivoria podem ser mais eficientes para a localização de uma planta hospedeira por fêmeas acasaladas de *P. xylostella* do que voláteis de folhas verdes. Todavia, os voláteis emitidos pelas plantas de milho após 5 a 6 horas do dano ou tratamento com regurgito de *P. xylostella* não atraíram as fêmeas deste lepidóptero (Tabelas 17 e 18; Figura 16). Essas respostas indicam a possibilidade de não ter havido indução das plantas de milho, mesmo com a aplicação de regurgito das lagartas de *P. xylostella* sobre as injúrias,

sugerindo que as substâncias presentes no regurgito deste inseto não são reconhecidos como elicitores pelas plantas de milho, visto que estas não são hospedeiras naturais desse herbívoro. É possível também que, embora tenha havido indução, esta não tenha promovido a liberação de uma mistura adequada de voláteis para influenciar o comportamento das mariposas, ou que os eventuais voláteis liberados tenham exercido efeito deterrente ou repelente sobre as mesmas. Logo, essas também podem ser as causas da não atratividade de fêmeas de *P. xylostella* por voláteis liberados após 24 a 25 horas do dano ou tratamento das plantas de milho com regurgito de *P. xylostella* (Tabelas 17 e 18; Figura 16). De qualquer forma, tanto o comportamento do herbívoro praga de milho, *S. frugiperda* observado no presente trabalho, quanto as constatações feitas por Turlings e Tumlinson (1992), relativas à liberação de voláteis em diferentes intervalos de tempos após tratamento das plantas, sugerem que, mesmo que as plantas de milho tenham sido induzidas por herbivoria simulada de *P. xylostella*, é provável que 24 horas após esse evento não haja voláteis induzidos sendo liberados em quantidades significativas pelas mesmas.

O comportamento do parasitóide *A. piceotrichosus* também sugere que, ou as plantas de milho estudadas não são capazes de responder às substâncias presentes no regurgito de lagartas de *P. xylostella*, ou seja, nenhum composto presente neste regurgito deste lepidóptero atua como elicitador em plantas de milho, ao menos do genótipo em questão, ou então, que compostos voláteis liberados mediante uma eventual indução não sejam reconhecidos por esses parasitóides como pistas da presença de seu hospedeiro, lagartas de *P. xylostella*, sobre estas plantas, assim como não foram reconhecidos como pistas atrativas para fêmeas adultas do herbívoro em questão.

Os teste realizados com voláteis liberados no intervalo de 0 a 1 hora após dano mecânico ou tratamento com regurgito de *P. xylostella* sobre as plantas de milho, embora não tenham exercido atratividade para as fêmeas de *A. piceotrichosus* (Tabelas 4 e 5; Figura 14), não são fortes evidências para formulação de hipóteses sobre a indução dessas plantas por herbivoria simulada de *P. xylostella*, visto que os voláteis induzidos por herbivoria em plantas de milho começam a ser produzidos algumas horas após o ataque, predominando, nas primeiras horas, a liberação de voláteis de folhas verdes (TURLINGS et al., 1998). De qualquer modo, os voláteis liberados no intervalo de 0 a 1 hora após dano mecânico em plantas de couve-manteiga, planta hospedeira de *P. xylostella*, também não se apresentaram atrativos para *A. piceotrichosus* (Tabela 8; Figura 14), sugerindo que estes voláteis não forneçam informações suficientes para que este parasitóide especialista localize seu hospedeiro. Apoiando esses resultados, estudos sobre a

resposta olfativa de *Cotesia plutellae* Kurdjumov (Hymenoptera: Braconidae), outro endoparasitóide larval especialista de *P. xylostella*, evidenciaram a importância de voláteis induzidos por herbivoria deste lepidóptero sobre plantas de *B. oleracea*, na atratividade deste parasitóide (SHIOJIRI et al., 2006; PINTO; NERG; HOLOPAINEN, 2007). Entretanto, as fêmeas de *A. piceotrichosus* não apresentaram atratividade para voláteis liberados pelas plantas de milho no intervalo de 5 a 6 horas após dano mecânico ou tratamento com regurgito de *P. xylostella*, independente da injúria mecânica ou injúria + regurgito serem realizados em fotofase ou escotofase (Tabelas 4 e 5; Figura 14).

Considerando-se que as defesas indiretas só podem ser mantidas por meio da seleção natural caso a planta se beneficie desta (HOBALLAH et al., 2004), uma hipótese seria que as plantas de milho não sofreram indução, pois do ponto de vista evolutivo, trata-se de um evento recente, uma vez que *P. xylostella* não é um hospedeiro natural de milho, sendo por este motivo utilizado o regurgito nos experimentos. Outra possibilidade é que essas plantas foram induzidas pela herbivoria simulada de *P. xylostella*, mas, entretanto, a mistura de voláteis liberada não foi adequada para indicar às fêmeas de *A. piceotrichosus* a presença de lagartas de *P. xylostella* sobre plantas de milho. Sabe-se que plantas de milho emitem grandes quantidades de voláteis 5 horas após a indução por herbivoria (TURLINGS et al., 1998), assim como esses voláteis constituem-se majoritariamente de terpenos (TURLINGS; TUMLINSON; LEWIS, 1990; HOBALLAH; TAMÒ; TURLINGS, 2002; DEGEN et al., 2004; HOBALLAH; TURLINGS, 2005). Segundo Pinto, Nerg e Holopainen (2007), terpenos podem não contribuir para a atração de parasitóides de herbívoros de *Brassica* spp., pois a emissão quantitativa de terpenos em *Brassica* spp. não difere significativamente entre plantas saudáveis, danificadas mecanicamente ou atacadas por herbívoros. Assim, caso a segunda hipótese seja a verdadeira, a não atratividade das fêmeas de *A. piceotrichosus* aos voláteis induzidos liberados por plantas de milho, inclusive aqueles liberados no intervalo de 24 a 25 horas após tratamento dessas plantas (Tabelas 4 e 5; Figura 14), torna-se facilmente compreensível.

6 CONSIDRAÇÕES FINAIS

As plantas de milho da cultivar SWB 551 foram induzidas pela herbivoria simulada de *S. frugiperda*, e os voláteis liberados por essa indução, assim como aqueles liberados após dano mecânico, foram reconhecidos e diferenciados por fêmeas adultas acasaladas deste herbívoro. Adicionalmente, fêmeas de *S. frugiperda* preferiram plantas saudias às atacadas por herbívoro da mesma espécie, e não foram atraídas por plantas com injúrias recentes (0 a 1 hora).

O período da indução por herbivoria simulada de *S. frugiperda* em fotofase ou escotofase, possivelmente interferiu na mistura de voláteis produzidos e liberados pelas plantas de milho, visto que as fêmeas acasaladas do endoparasitóide larval *C. flavicincta*, específico deste lepidóptero, foram atraídas no intervalo de 5 a 6 horas após indução em escotofase, e não por aquela mistura liberada nesse mesmo intervalo de tempo após indução em fotofase. Contudo, resta saber se tal resposta olfativa está relacionada diretamente as atividades circadianas deste himenóptero, e não pela diferença entre essas duas misturas de voláteis.

As fêmeas acasaladas do herbívoro *P. xylostella* foram atraídas por voláteis de sua planta hospedeira natural, couve-manteiga, não danificadas. Da mesma forma, fêmeas acasaladas do endoparasitóide larval *A. piceotrichosus*, específico deste herbívoro, foram atraídas por voláteis de couve-manteiga atacadas por lagartas de *P. xylostella*, mas não foram atraídas por voláteis liberados logo após dano mecânico (0 a 1 hora) ou por plantas saudias dessa espécie. Esses resultados comprovaram a alteração comportamental destes insetos mediante voláteis presentes em seu habitat natural, onde ocorre a relação tritrófica: couve-manteiga (planta hospedeira do herbívoro) – *P. xylostella* (herbívoro) – *A. piceotrichosus* (parasitóide específico do herbívoro).

Entretanto, mediante a simulação de uma nova interação, planta de milho (planta não-hospedeira do herbívoro) – *P. xylostella* (herbívoro) – *A. piceotrichosus* (parasitóide específico do herbívoro), constatou-se que, após dano mecânico ou herbivoria simulada de *P. xylostella*, as plantas de milho não liberaram misturas de voláteis atrativas para fêmeas acasaladas desse mesmo herbívoro, assim como para fêmeas acasaladas de *A. piceotrichosus*. Porém, ainda é preciso saber se a planta de milho não sofreu indução pela herbivoria simulada de *P. xylostella* (“evento recente evolutivamente”), ou se essa indução ocorreu, mas os voláteis decorrentes da mesma não foram suficientes para alterar a resposta comportamental destes insetos.

Dessa forma, ainda são necessárias pesquisas direcionadas à composição química das misturas de voláteis envolvidas destas interações, afim de melhor elucidar os mecanismos envolvidos nessas relações. Tais conhecimentos podem possibilitar uma maior compreensão do contexto evolutivo entre plantas, herbívoros e parasitóides, assim como trazer implicações práticas no manejo de pragas.

REFERÊNCIAS

- ALBORN, H.T.; TURLINGS, T.C.J.; JONES, T.H.; STENHAGEN, G.; LOUGHRIN, J.H.; TURLINSON, J.H. An elicitor of plant volatiles from beet armyworm oral secretion. **Science**, Washington, v. 276, p. 945-949, 1997.
- AMENT, K.; KANT, M.R.; SABELIS, M.W.; HARING, M.A.; SCHUURINK, R.C. Jasmonic acid is a key regulator of spider mite-induced volatile terpenoid and methyl salicylate emission in tomato. **Plant Physiology**, Rockville, v. 135, p. 2025-2037, 2004.
- ARATCHIGE, N.S.; LESNA, I.; SABELIS, M.W. Below-ground plant parts emit herbivore-induced volatiles: olfactory responses of a predatory mite to tulip bulbs infested by rust mites. **Experimental and Applied Acarology**, Amsterdam, v. 33, p. 21-30, 2004.
- ARIMURA, G.; HUBER, D.P.W.; BOHLMANN, J. Forest tent caterpillars (*Malacosoma disstria*) induce local and systemic diurnal emissions of terpenoid volatiles in hybrid poplar (*Populus trichocarpa x deltoides*): cDNA cloning, functional characterization, and patterns of gene expression of (-)-germacrene D synthase, PtdTPS1. **Plant Journal**, Vancouver, v. 37, p. 603-616, 2004.
- ARIMURA, G.; OZAWA, R.; KUGIMIYA, S.; TAKABAYASHI, J.; BOHLMANN, J. Herbivore-induced defense response in a model legume: Two-spotted spider mites, *Tetranychus urticae*, induce emission of (E)- β -ocimene and transcript accumulation of (E)- β -ocimene synthase in *Lotus japonicus*. **Plant Physiology**, Rockville, v. 135, p. 1976-1983, 2004.
- ARIMURA, G.; KÖPKE, S.; KUNERT, M.; VOLPE, V.; DAVID, A.; BRAND, P.; DABROWSKA, P.; MAFFEI, M.E.; BOLAND, W. Effects of feeding *Spodoptera littoralis* on lima bean leaves: IV. Diurnal and nocturnal damage differentially initiate plant volatile emission. **Plant Physiology**, Rockville, v. 146, p. 965-973, 2008.
- BALDWIN, I.T.; PRESTON, C.A. The eco-physiological complexity of plant responses to insect herbivores. **Planta**, Heidelberg, v. 208, p. 137-145, 1999.
- BALDWIN, I.T.; HALITSCHKE, R.; KESSLER, A.; SCHITTKO, U. Merging molecular and ecological approaches in plant – insect interactions. **Current Opinion in Plant Biology**, London, v. 4, p. 351-358, 2001.
- BENREY, B.; CALLEJAS, A.; RIOS, L.; OYAMA, K.; DENNO, R.F. The effects of domestication of *Brassica* and *Phaseolus* on the interaction between phytophagous insects and parasitoids. **Biological Control**, San Diego, v. 11, p. 130-140, 1998.
- BERNASCONI, M.L.; TURLINGS, T.C.J.; AMBROSETTI, L.; BASSETTI, P.; DORN, S. Herbivore-induced emissions of maize volatiles repel the corn leaf aphid, *Rhopalosiphum maidis*. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Edinburgh, v. 87, p. 133-142, 1998.

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

BOLTER, C.J.; DICKE, M.; VAN LOON, J.J.A.; VISSER, J.H.; POSTHUMUS, M.A. Attraction of Colorado potato beetle to herbivore-damaged plants during herbivory and after its termination. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 23, p. 1003-1023, 1997.

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.

CARROLL, M.J.; SCHMELZ E.A.; MEAGHER, R.L.; TEAL, P.E.A. Attraction of *Spodoptera frugiperda* larvae to lolatiles from herbivore-damaged maize seedlings. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 32, p. 1911-1924, 2006.

CASTELO BRANCO, M.; GATEHOUSE, A.G. A survey of insecticide susceptibility in *Plutella xylostella* (L.) (Lepidoptera: Yponomeutidae) in the Federal District, Brazil. **Neotropical Entomology**, Londrina, v. 30, p. 327-332, 2001.

CASTELO BRANCO, M.; MEDEIROS, M.A. Impacto de inseticidas sobre parasitóides da traça-das-crucíferas em repolho, no Distrito Federal. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 36, n. 1, p. 7-13, 2001.

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.

COLAZZA, S.; MCELFRISH, J.S.; MILLAR, J.G. Identification of volatile synomones, induced by *Nezara viridula* feeding and oviposition on bean spp., that attract the egg parasitoid *Trissolcus basalus*. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 30, p. 945-964, 2004.

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.

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.; LIMA, D.A.N. de; FIGUEIREDO, M.L.C.; VALICENTE, F.H. Aspectos biológicos do parasitóide *Campoletis flavicincta* (Ashmead) criados em lagartas de *Spodoptera frugiperda* (Smith). **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, Londrina, v. 24, p. 201-208, 1995.

CRUZ, I.; FIGUEIREDO, M.L.C.; GONÇALVES, E.P.; LIMA, D.A.N.; DINIZ, E.E. Efeito da idade de lagartas de *Spodoptera frugiperda* (Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) no desempenho do parasitóide *Campoletis flavicincta* (Ashmead) (Hymenoptera: Ichneumonidae) e consumo foliar por lagartas parasitadas e não-parasitadas. **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, Londrina, v. 26, n. 2, p. 229-234, 1997.

DE MORAES, C.M.; MESCHEER, M.C.; TUMLINSON, J.H. Caterpillar-induced nocturnal plant volatiles repel conspecific females. **Nature**, London, v. 410, p. 577-580, 2001.

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.

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.

DEGENHARDT, A.C.; LINCOLN, D.E. Volatile emissions from an odorous plant in response to herbivory and methyl jasmonate exposure. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 32, p. 725-743, 2006.

DEGENHARDT, J.; GERSHENZON, J.; BALDWIN, I.T.; KESSLER, A. Attracting friends to feast on foes: engineering terpene emission to make crop plants more attractive to herbivore enemies. **Current Opinion in Biotechnology**, Amsterdam, v. 14, p. 169-176, 2003.

DEQUECH, S.T.B.; SILVA, R.F.P. da; FIUZA, L.M. Ocorrência de parasitóides de *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) (Lep., Noctuidae) em lavouras de milho em Cachoeirinha, RS. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 34, n. 4, p. 1235-1237, 2004.

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

DICKE, M.; LOON, J.J.A. van. Multitrophic effects of herbivore-induced plant volatiles in an evolutionary context. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Edinburgh, v. 97, p. 237-249, 2000.

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

DICKE, M.; SCHUTTE, C.; DIJKMAN, H. Change in behavioral response to herbivore-induced plant volatiles in a predatory mite population. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 26, p. 1497-1514, 2000.

DU, Y.; POPPY, G. M.; POWELL, W.; PICKETT, J.A.; WADHAMS, L.J.; WOODCOCK, C.M. Identification of semiochemicals released during aphid feeding that attract parasitoid *Aphidius ervi*. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 24, p. 1355-1368, 1998.

DUDAREVA, N.; NEGRE, F.; NAGEGOWDA, D.A.; ORLOVA, I. Plant volatiles: recent advances and future perspectives. **Critical Reviews in Plant Sciences**, Phyladelphia, v. 25, n. 5, p. 417-440, 2006.

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.

FERNANDÉZ, S.A.; ALVAREZ, C. Biología de *Plutella xylostella* (L.) (Lepidoptera: Yponomeutidae) polilla del repollo (*Brassica oleraceae* L.) en condiciones de laboratorio. **Agronomía Tropical**, Aragua, v. 38, p. 17-28, 1988.

FERRONATTO, E.M.; BECKER, M. Abundância e complexo de parasitóides de *Plutella xylostella* (Linnaeus, 1758) (Lepidoptera: Plutellidae) em *Brassica oleracea* L. var. *acephala* D.C. **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, Londrina, v. 13, p. 261-278, 1984.

FERRY, N.; EDWARDS, M.G.; GATEHOUSE, J.A.; GATEHOUSE, A.M.R. Plant-insect interactions: molecular approaches to insect resistance. **Current Opinion in Biotechnology**. Amsterdam, v. 15, p. 155-161, 2004.

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, 6 p.

FRASER, A.M.; MECHABER, W.L.; HILDEBRAND, J.G. Electroantennographic and behavioral responses of the sphinx moth *Manduca sexta* to host plant headspace volatiles. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 29, p. 1813-1833, 2003.

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

GOLS, R.; ROOSJEN, M.; DIJKMAN, H.; DICKE, M. Induction of direct and indirect plant responses by jasmonic acid, low spider mite densities, or a combination of jasmonic acid treatment and spider mite infestation. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 29, p. 2651-2666, 2003.

GONÇALVES, R.R.; DI MARE, R.A. Biología da traça das crucíferas, *Plutella xylostella* Linnaeus (Lepidoptera, Yponomeutidae), sob condições controladas de temperatura, e parasitóides associados. Part III. Estudo sobre a biología de *Apanteles piceotrichosus* (Blanchard) (Hymenoptera, Braconidae): análise do efeito de endocruzamento. **Revista Brasileira de Zoologia**, Curitiba, v. 22, n. 3, p. 806-809, 2005.

GOUINGUENÉ, S.; TURLINGS, T.C.J. The effects of abiotic factors on induced 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.

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.

GUERRIERI, E.; POPPY, L.G.M.; POWELL, W.; TREMBLAY, E.; PENNACCHIO, F. Induction and systemic release of herbivore-induced plant volatiles mediating in-flight orientation of *Aphidius ervi*. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 25, n. 6, p. 1247-1261, 1999.

GUILLOUX, T.; MONNERAT, R.; CASTELO-BRANCO, M.; KIRK, A.; BORDAT, D. Population dynamics of *Plutella xylostella* (Lep., Yponomeutidae) and its parasitoids in the region of Brasilia. **Journal of Applied Entomology**, Berlin, v. 127, p. 288-292, 2003.

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 attenuata*. 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.

HEIL, M. Direct defense or ecological costs: responses of herbivorous beetles to volatiles released by wild Lima bean (*Phaseolus lunatus*). **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 30, p. 1289-1295, 2004.

HERN, A.; DORN, S. Induction of volatile emissions from ripening apple fruits infested with *Cydia pomonella* and the attraction of adult females. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Edinburgh, v. 102, p. 145-151, 2002.

HIKER, M.; MEINERS, T. Induction of plant responses towards oviposition and feeding of herbivorous arthropods: a comparison. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Edinburgh, v. 104, p. 181-192, 2002.

HIROSE, Y.; EHLER, L.E.; HIROSE, Y. Influence of host age on patch use by a quasi-gregarious egg parasitoid. **Population Ecology**, Tokyo, v. 32, p. 789-796, 2003.

HOBALLAH, M.E.; TURLINGS, T.C.J. The role of fresh versus old leaf damage in the attraction of parasitic wasps to herbivore-induced maize volatiles. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 31, p. 2003 -2018, 2005.

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**, Oxford, v. 105, p. 168-180, 2004.

HORIUCHI, J. I.; ARIMURA, G.I.; OZAWA, R.; SHIMODA, T.; DICKE, M.; TAKABAYASHI, J.; NISHIOKA, T. Lima bean leaves exposed to herbivore-induced conspecific plant volatiles attract herbivores in addition to carnivores. **Applied Entomology and Zoology**, Tokyo, v. 38, p. 365-368, 2003.

KAAS, J.P.; RAMASWAMY, S.B.; ELZEN, G.W. Behavioral time budget and periodicity exhibited by *Microplitis croceipes* in field cages with *Heliothis virescens* on spring host plants. **Entomophaga**, Paris, v. 38, p. 143-154, 1993.

KESSLER, A.; BALDWIN, I.T. Defensive function of herbivore-induced plant volatile emissions in nature. **Science**, Washington, v. 291, p. 2142-2143, 2001.

LIMA, J.F.M.; GRÜTZMACHER, A.D.; CUNHA, U.S. da; PORTO, M.P.; MARTINS, J.F.S.; DALMAZO, G.O. Ação de inseticidas naturais no controle de *Spodoptera frugiperda* (J.E. Smith, 1797) (Lepidoptera: Noctuidae) em milho cultivado em agroecossistema de várzea. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 33, n. 3, p. 607-613, 2008.

LOON, J.J.A. van; WANG, C.Z.; NIELSEN, J.K.; GOLS, R.; QIU, Y.T. Flavonoids from cabbage are feeding stimulants for diamondback moth larvae additional to glucosinolates: chemoreception and behaviour, **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Edinburgh, v. 104, p. 27-34, 2002.

LOUGHRIN, J.H.; MANUKIAN, A.; HEATH, R.R.; TUMLINSON, J.H. Volatiles emitted by different cotton varieties damaged by feeding beet armyworm larvae. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 21, p. 1217-1227, 1995.

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.

LUCCHINI, F.; ALMEIDA, A.A. Parasitas da *Spodoptera frugiperda* (Smith & Abbot, 1797) (Lep., Noctuidae), lagarta do cartucho do milho, encontrado em Ponta Grossa, PR. **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, Londrina, v. 9, p. 115-121, 1980.

MARTIN, D.M.; GERSHENZON, J.; BOHLMANN, J. Induction of volatile terpene biosynthesis and diurnal emission by methyl jasmonate in foliage of Norway Spruce. **Plant Physiology**, Rockville, v. 132, p. 1586-1599, 2003.

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 of the USA**, New York, v. 92, p. 2036-2040, 1995.

MATTIACCI, L.; ROCCA, B. A.; SCASCIGHINI, N.; D'ALESSANDRO, M.; HERN, A.; DORN, S. Systemically induced plant volatiles emitted at the time of "danger". **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 27, p. 2233-2252, 2001.

McCALL, P.J., TURLINGS, T.C.J., LEWIS, W.J.; TUMLINSON, J.H. Role of plant volatiles in host location by the specialist parasitoid *Microplitis croceipes* Cresson (Braconidae: Hymenoptera). **Journal of Insect Behavior**, New York, v. 6, p. 625-639, 1993.

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

METCALF, R.L. Changing role of insecticides in crop protection. **Annual Review of Entomology**, Palo Alto, v. 25, p. 219-56, 1980.

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.

MIRANDA-ANAYA, M.; GUEVARA-FEFER, P.; GARCÍA-RIVERA, B.E. Circadian locomotor activity in the larva and adult fall armyworm, *Spodoptera frugiperda* (Noctuidae): Effect of feeding with the resistant variety of maize CML67. **Biological Rhythm Research**, New York, v. 33, n. 5, p. 475-486, 2002.

MOHAN, M.; GUJAR, G.T. Local variation in susceptibility of the diamondback moth, *Plutella xylostella* (Linnaeus) to insecticides and detoxification enzymes. **Crop Protection**, Amsterdam, v. 22, p. 495-504, 2003.

MONNERAT, R.G.; LEAL-BERTIOLI, S.C.M.; BERTIOLI, D.J.; BUTT, T.M.; BORDAT, D. Caracterização de populações geograficamente distintas da traça-das-crucíferas por susceptibilidade ao *Bacillus thuringiensis* Berliner e RAPD-PCR. **Horticultura Brasileira**, Brasília, v. 22, n. 3, p. 607-609, 2004.

MURUA, M.G.; VIRLA, E.G. Presencia invernal de *Spodoptera frugiperda* (Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) en el área maicera de la Provincia de Tucumán, Argentina. **Revista de la Facultad de Agronomía**, La Plata, v. 105, n. 2, p. 46-52, 2004.

- NATALE, D.; MATTIACCI, L.; HERN, A.; PASQUALINI, E.; DORN, S. Response of female *Cydia molesta* (Lepidoptera: Tortricidae) to plant derived volatiles. **Bulletin of Entomological Research**, Cambridge, v. 93, p.335-342, 2003.
- NEVEU, N.; GRANDGIRARD, J.; NENON, J.P.; CORTESERO, A.M. Systemic release of herbivore-induced plant volatiles by turnips infested by concealed root-feeding larvae *Delia radicum* L. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 28, n. 9, p. 1717-1732, 2002.
- 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.
- PARÉ, P.W.; TUMLINSON, J.H. Induced synthesis of plant volatiles. **Nature**, London, v. 385, p. 30-31, 1997.
- _____. Plant volatiles as a defense against insect herbivores. **Plant Physiology**, Rockville, v. 121, p. 325-331, 1999.
- PARÉ, P.W.; FARAG, M.A.; KRISHNAMACHARI, V.; ZHANG, H.; RYU, C.M.; KLOEPPER, J.W. Elicitors and priming agents initiate plant defense responses. **Photosynthesis Research**, Lubbock, v. 85, p. 149-159, 2005.
- 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.
- PATEL, P.N.; HABIB, M.E.M. Levantamento e eficiência de insetos parasitos de *Spodoptera frugiperda* (Abbot & Smith, 1797) (Lepidoptera, Noctuidae). **Revista de Agricultura**, Piracicaba, v. 59, p. 229-237, 1984.
- PINTO, D.M.; NERG, A.M.; HOLOPAINEN, J.K. The role of ozone-reactive compounds, terpenes, and green leaf volatiles (GLVs), in the orientation of *Cotesia plutellae*. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 33, p. 2218-2228, 2007.
- PINTO, D.M.; BLANDE, J.D.; NYKÄNEN, R.; DONG, W.X.; NERG, A.M.; HOLOPAINEN, J.K. Ozone degrades common herbivore-induced plant volatiles: does this affect herbivore prey location by predators and parasitoids? **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 33, p. 683-694, 2007.
- PIVNICK, K.A.; JARVIS, B.J.; SLATER, G.P. Identification of olfactory cues used in host-plant finding by diamondback moth, *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae). **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 20, p. 1407-1427, 1994.

PIVNICK, K.A.; JARVIS, B.J.; GILLOTT, C.; SLATER, G.P.; UNDERHILL, E. W. Daily patterns of reproductive activity and the influence of adult density and exposure to host plants on reproduction in the diamondback moth (Lepidoptera: Plutellidae). **Environmental Entomology**, Lanham, v. 19, p. 587-93, 1990.

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.

PROKOPY, R.J.; ROITBERG, B.D. Joining and avoidance behavior in non-social insects. **Annual Review of Entomology**, Palo Alto, v. 41, p. 631-665, 2001.

RASMANN, S.; TURLINGS, T.C.J. First insights into specificity of belowground tritrophic interactions. **Oikos**, Oxford, v. 117, p. 362-369, 2008.

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.; GUERRERO, A. Behavioural responses of diamondback moth, *Plutella xylostella*, to green leaf volatiles of *Brassica oleracea* subsp. *capitata*. **Journal of Agriculture and Food Chemistry**, Columbus, v. 48, p. 6025-6029, 2000.

REDDY, G.V.P.; TABONE, E.; SMITH, M.T. Mediation of the host selection and oviposition behavior in the diamondback moth *Plutella xylostella* and its predator *Chrysoperla carnea* by chemical cues from cole crops. **Biological Control**, San Diego, v. 29, p. 270-277, 2004.

RUTHER, J.; KLEIER, S. Plant-plant signaling: ethylene synergizes volatile emission in *Zea mays* induced by exposure to (Z)-3-hexen-1-ol. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 31, p. 2217-2222, 2005.

RUTHER, J.; REINECKE, A.; TOLASCH, T.; HILKER, M. Make love not war: A common arthropod defence compound as sex pheromone in the forest cockchafer *Melolontha hippocastani*. **Oecologia**, Heidelberg, v. 128, p. 44-47, 2001.

RUTHER, J.; REINECKE, A.; THIEMANN, C.; TOLASCH, T.; FRANCKE, W.; HILKER, M. Mate finding in the forest cockchafer, *Melolontha hippocastani*, mediated by volatiles from plants and females. **Physiological Entomology**, London, v. 25, p. 172-179, 2000.

SANTOS, L.M. dos; 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.

SARFRAZ, M.; DOSDALL, L.M.; KEDDIE, B.A. Diamondback moth–host plant interactions: Implications for pest management. **Crop Protection**, Amsterdam, v. 25, p. 625-639, 2006.

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.

SHIOJIRI, K.; TAKABAYASHI, J.; YANO, S.; TAKAFUJI, A. Oviposition preferences of herbivores are affected by tritrophic interaction webs. **Ecology Letters**, France, v. 5, p. 186-192, 2002.

SHIOJIRI, K.; OZAWA, R.; MATSUI, K.; KISHIMOTO, K.; KUGIMIYA, S.; TAKABAYASHI, J. Role of the lipoxygenase/lyase pathway of host-food plants in the host searching behavior of two parasitoid species, *Cotesia glomerata* and *Cotesia plutellae*. **Journal of Chemical Ecology**, v. 32, p. 969-979, 2006.

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

TABASHNIK, B.E.; CUSHING, N.L.; FINSON, N.; JOHNSON, M.W. Field development of resistance to *Bacillus thuringiensis* in diamondback moth (Lepidoptera: Plutellidae). **Journal of Economic Entomology**, College Park, v. 83, p. 1671-76, 1990.

TAKABAYASHI, J.; DICKE, M. Plant-carnivore mutualism through herbivore-induced carnivore attractants. **Trends in Plant Science**, Cambridge, v. 1, p. 109-113, 1996.

TAKABAYASHI, J.; 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.

TALEKAR, N.S.; SHELTON, M.A. Biology, ecology, and management of the diamondback moth. **Annual Review of Entomology**, Palo Alto, v. 38, p. 275-301, 1993.

TASIN, M.; BÄCKMAN, A.C.; BENGTSSON, M.; IORIATTI, C.; WITZGALL, P. Essential host plant cues in the grapevine moth. **Naturwissenschaften**, Heidelberg, v. 93, p. 141-144, 2006.

TOL, R.W.H.M. van; SOMMEN, A.T.C. van der; BOFF, M.I.C.; BEZOOIJEN, J. van; SABELIS, M.W.; SMITS, P.H. Plants protect their roots by alerting the enemies of grubs. **Ecology Letters**, France, v. 4, p. 292-294, 2001.

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.; TURLINSON, 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.; ALBORN, H.T.; LOUGHRIN, J.H.; TUMLINSON, J.H. Volicitin, an elicitor of maize volatiles in oral secretion of *Spodoptera exigua*: Isolation and bioactivity. **Journal of Chemical Ecology**, New York, v. 26, p. 189-202, 2000.

TURLINGS, T.C.J.; GOUINGUENE, S.; DEGEN, T.; HOBALLAH, M.E.F. The chemical ecology of plant-caterpillar-parasitoid interactions. In: TSCHARNTKE, T.; HAWKINS, B.A. (Ed.). **Multitrophic level interactions**. Cambridge: Cambridge University Press, 2002. p. 148-173.

TURLINGS, T.C.J.; LENGWILER, U.B.; BERNASCONI, M.L.; WECHSLER, D. Timing of induced volatile emissions in maize seedlings. **Planta**. Heidelberg, 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. 9, p. 411-425, 1993.

TURLINGS, T.C.J.; LOUGHRIN, J.H.; MCCALL, P.J.; ROSE, U.S.R.; LEWIS, W.J.; TUMLINSON, J.H. How caterpillar-damaged plants protect themselves by attracting parasitic wasps. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA**, New York, v. 92, p. 4169-4174, 1995.

VINSON, S.B. Host selection by insect parasitoids. **Annual Review of Entomology**, Palo Alto, v. 21, p. 109-133, 1976.

_____. The behaviour of parasitoids. In: KERKUT G.A.; GILBERT, L.I. (Ed.). **Comprehensive insect physiology, biochemistry and pharmacology**. Oxford: Pergamon Press, 1985. p. 417-469.

VUORINEN, T.; NERG, A.M.; IBRAHIM, M.A.; REDDY, G.V.P.; HOLOPAINEN, J.K. Emission of *Plutella xylostella*-induced compounds from cabbages grown at elevated CO₂ and orientation behavior of the natural enemies. **Plant Physiology**, Rockville, v. 135, p. 1984-1992, 2004.

Livros Grátis

(<http://www.livrosgratis.com.br>)

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)
[Baixar livros de Matemática](#)
[Baixar livros de Medicina](#)
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)
[Baixar livros de Meteorologia](#)
[Baixar Monografias e TCC](#)
[Baixar livros Multidisciplinar](#)
[Baixar livros de Música](#)
[Baixar livros de Psicologia](#)
[Baixar livros de Química](#)
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)
[Baixar livros de Serviço Social](#)
[Baixar livros de Sociologia](#)
[Baixar livros de Teologia](#)
[Baixar livros de Trabalho](#)
[Baixar livros de Turismo](#)