



SILÍCIO NA PROTEÇÃO DE PLANTAS CONTRA HERBÍVOROS: UMA ABORDAGEM SOBRE AS INTERAÇÕES TRITRÓFICAS NO SISTEMA TRIGO, PULGÕES E PARASITOIDES

Reinaldo Silva de Oliveira¹, Monique Ferreira de Souza², Mara Lúcia Martins Magela², Amilton Alves Filho³, Cristiane oliveira de Paula³

1. Doutorando em Agronomia (Fitotecnia) da Universidade Federal de Uberlândia (reinaldo_agro@yahoo.com.br)
2. Graduanda em Agronomia da Universidade Federal de Uberlândia
3. Mestrando (a) em Agronomia da Universidade Federal de Uberlândia
Uberlândia - Brasil

Recebido em: 04/05/2012 – Aprovado em: 15/06/2012 – Publicado em: 30/06/2012

RESUMO

Os pulgões são herbívoros que causam danos ao desenvolvimento das plantas de trigo devido à sucção da seiva do floema e à transmissão do *Barley yellow dwarf virus*, o agente causal da virose do nanismo amarelo da cevada. Apesar dos potenciais danos, os pulgões são controlados eficientemente pelos parasitoides desde a década de 80 no Brasil. A resistência induzida das plantas de trigo por meio da adubação com silício também tem sido apresentada como uma forma adicional de controle dos pulgões na cultura do trigo. A deposição de sílica amorfa na parede celular da epiderme e as alterações fisiológicas da seiva das plantas impedem o crescimento populacional dos pulgões dificultando, assim, o alcance do nível de dano econômico na cultura do trigo. No entanto, a utilização do silício na agricultura pode alterar a comunicação entre as plantas e os parasitoides. As plantas liberam infoquímicos (voláteis) que possibilitam aos parasitoides a localização dos pulgões em processo de herbivoria. Embora muitos estudos tenham enfatizado a importância dos voláteis de plantas para o sucesso do controle biológico, pouco se conhece sobre a influência da adubação com silício na produção desses infoquímicos pelas plantas. A alteração na produção de voláteis pode afetar o controle biológico dos pulgões nos campos de produção de trigo, uma vez que a eficiência do controle biológico depende da capacidade dos parasitoides em identificar os compostos químicos liberados pelas plantas. Estudos do comportamento de busca dos parasitoides em olfatométria e da composição e qualidade dos voláteis liberados pelas plantas em cromatografia gasosa podem fornecer informações sobre a compatibilidade da resistência induzida de plantas com o controle biológico dos pulgões em trigo. Praticamente, dois resultados podem ser esperados desta interação de métodos de controle: 1) a adubação com silício pode estimular a produção de voláteis que aumentariam a atração de parasitoides até as plantas, beneficiando o controle biológico dos pulgões; 2) a utilização do silício na adubação pode estimular a planta a produzir voláteis de pouco interesse ao parasitoide, prejudicando a localização dos pulgões e tornando o controle biológico ineficiente. Diante da importância da integração dos métodos de controle de pragas, a investigação das alterações nas relações tritróficas envolvendo o trigo, os pulgões e

os parasitoides torna-se fundamental para a compreensão da eficiência do controle biológico dos pulgões em plantas adubadas com silício.

PALAVRAS-CHAVE: silício, resistência induzida de plantas, controle biológico, voláteis de plantas, herbivoria.

SILICON IN PLANTS'S PROTECTION AGAINST HERBIVORES: AN APPROACH FOR TRITROPHIC INTERACTIONS IN THE SYSTEM WHEAT, APHIDS AND PARASITIDS

ABSTRACT

Aphids are herbivores that damage the development of wheat plants due to sucking the phloem sap and transmission of *Barley yellow dwarf virus*, the causative agent of yellow dwarf virus in barley. Despite the potential damage, aphids are controlled effectively by parasitoids from the 80s in Brazil. Induced resistance of wheat plants by silicon fertilization has also been presented as an additional way to control aphids in wheat. The deposition of amorphous silica in the cell wall of the epidermis and the physiologic changes of plant sap prevent population growth of aphids thus hampering the achievement of economic injury level in wheat. However, the use of silicon in agriculture can change the communication between the plants and parasitoids. The plants release infochemicals (volatile) that enable the location of aphid parasitoids in the process of herbivory. Although many studies have emphasized the importance of plant volatiles to the success of biological control, little is known about the influence of silicon fertilization on the production of these infochemicals by plants. The alteration in the production of volatiles can affect the biological control of aphids in the fields of wheat, since the efficiency of biological control depends on the ability of parasitoids to identify the chemicals released by plants. Studies of searching behavior of parasitoids in olfactometry and the composition and quality of volatiles released by plants in gas chromatography can provide information on whether the induced resistance of plants is compatible with biological control of aphids in wheat. Practically, two results can be expected regarding this interaction control methods: 1) silicon fertilization can stimulate the production of volatiles that would increase the attraction of parasitoids to plants, benefiting the biological control of aphids, 2) the use of silicon in fertilization can stimulate the plant to produce volatile of little interest to the parasitoid, affecting the location of aphids and making biological control ineffective. Given the importance of integration of pest control methods, the investigation of the changes in the relationships involving the tritrophic wheat aphids and parasitoids is fundamental to understanding the efficiency of biological control of aphids on plants fertilized with silicon.

KEYWORDS: silicon-induced resistance of plants, biological control, plant volatiles, herbivore.

INTRODUÇÃO

A produção de trigo é uma atividade tradicional nos estados do Sul do Brasil, especialmente no Rio Grande do Sul. Entretanto, as regiões do Cerrado têm se destacado no cenário nacional como importantes locais de atividade tritícola, sendo observadas produtividades muito superiores àquelas encontradas na região Sul do país (ALBRECHT et al., 2006; 2008). No entanto, a porcentagem de ocorrência do pulgão *Rhopalosiphum padi* (Linnaeus), comparada com a porcentagem de ocorrência de outros pulgões na triticultura, aumentou em algumas regiões (ALVES et al., 2005; ROZA-GOMES et al., 2008). O pulgão *R. padi* causa danos ao trigo por

meio da sucção da seiva do floema das plantas, sendo os danos resultantes da herbivoria mais expressivos na fase de alongamento das plantas. Além disso, essa espécie de pulgão é vetora do *Barley yellow dwarf virus* (BYDV), agente causal da virose do nanismo amarelo da cevada na cultura do trigo (SALVADORI & TONET, 2001; SALVADORI & SALLES, 2002; ROZA-GOMES et al., 2008).

Os danos associados à *R. padi* somente não são maiores em virtude do controle biológico realizado pelos parasitoides de pulgões, especialmente pelo parasitoide *Lysiphlebus testaceipes* (Cresson) (SALVADORI & SALLES, 2002; ALVES et al., 2005; ZANINI et al., 2006). O controle biológico dos pulgões é realizado por um complexo de parasitoides encontrados no cultivo de trigo (SALVADORI & SALLES, 2002), mas o parasitoide *L. testaceipes* tem se destacado como predominante em levantamentos de parasitismo de *R. padi* em campo (ZANINI et al., 2006, STARÝ et al., 2007).

Os parasitoides de pulgões podem ser atraídos por voláteis da planta na qual seus hospedeiros se desenvolveram, mesmo que ela não tenha sido atacada pelos pulgões (WICKREMASINGHE & VAN EMDEN, 1992; VAN EMDEN et al., 1996; VAN EMDEN et al., 2002; DOULOUMPAKA & VAN ENDEM, 2003); no entanto, os voláteis produzidos pelas plantas em processo de herbivoria são considerados os mais importantes sinais químicos utilizados pelos inimigos naturais e podem garantir o sucesso do controle biológico dos herbívoros (TURLINGS et al., 1990, 1991; VET & DICKE, 1992; TUMLINSON et al., 1993; ALBORN et al., 1997; DE MORAES et al., 1998; ARAB & BENTO, 2006; LIU et al., 2009; ALLMANN & BALDWIN, 2010). Todavia, a produção de voláteis pode ser alterada de acordo com características associadas à herbivoria, como a densidade populacional do herbívoro (HAGVAR & HOFVANG, 1987), a espécie do herbívoro (DE MORAES et al., 1998) e o estágio fenológico da planta atacada (ROSTAS & EGGERT, 2008). Adicionalmente, fatores abióticos como a umidade do solo, a umidade relativa do ar, a intensidade luminosa, a temperatura e a adubação também afetam a produção dos voláteis (GOINGUENÉ & TURLINGS, 2002).

A aplicação de nitrogênio afeta a produção dos voláteis (OLSON et al., 2009), mas a utilização de fertilizantes contendo silício em sua composição ainda não tem sido investigada.

O silício disponível é encontrado em pequenas quantidades no solo. Quando adubadas com silício, as plantas acumuladoras desse nutriente - como trigo, arroz e cana - são beneficiadas pela indução da resistência contra o estresse hídrico (LIANG et al., 2007), as doenças (KORNDÖRFER & DATNOFF, 1995) e as pragas (GOUSSAIN et al., 2001; 2002; BASAGLI et al., 2003; MORAES et al., 2004; GOMES et al., 2005; GOUSSAIN et al., 2005; KEEPING et al., 2009; KORNDÖRFER et al., 2011). A indução da resistência às pragas está relacionada à deposição de sílica na parede celular da epiderme dos tecidos vegetais, o que constitui uma importante barreira à alimentação de insetos mastigadores (GOUSSAIN et al., 2002; KEEPING et al., 2009). A resistência induzida por silício também pode ser mediada pela presença de substâncias de baixa digestibilidade na seiva utilizada pelos insetos sugadores; isso interfere negativamente na biologia desses insetos (GOUSSAIN et al., 2001; BASAGLI et al., 2003; MORAES et al., 2004; GOMES et al., 2005; GOUSSAIN et al., 2005; KORNDÖRFER et al., 2011).

Apenas a aplicação de silício é suficiente para a indução do sistema de defesa das plantas de trigo. A quantidade de enzimas como a polifenoloxidase e a peroxidase aumenta significativamente em plantas adubadas com silício (GOMES et al., 2005). Porém, ainda é desconhecido se estas alterações estão relacionadas às

possíveis mudanças na composição e quantidade de voláteis emitidos pelas plantas e se essas modificações interferem no processo da localização hospedeira efetuada pelos parasitoides.

Estudos iniciais conduzidos por KVEDARAS et al. (2009) têm revelado que a adubação com silício e a indução por herbivoria melhora a atração de predadores por plantas de pepino. No entanto, nenhum estudo foi conduzido, até o momento, com o objetivo de avaliar a influência deste fator abiótico sobre o comportamento de busca de parasitoides e sua atração por voláteis emitidos pelas plantas. Caso a adubação com silício diminua a atratividade das plantas de trigo aos parasitoides, isso pode interferir negativamente na ação de importantes inimigos naturais de pulgões. Por outro lado, a presença desse elemento no solo pode aumentar a atratividade dos parasitoides pelas plantas de trigo, o que poderia trazer benefícios no manejo integrado dos pulgões.

Portanto, a presente revisão aborda a participação do silício na interação tritrófica composta pelo trigo, pulgões e parasitoides. Serão apresentados os principais aspectos relacionados à influência do silício na proteção de plantas contra a herbivoria causada por pulgões e os poucos, mas existentes estudos que investigaram a influência do silício no comportamento de busca dos parasitoides mediante a produção de voláteis pelas plantas.

CULTIVO DO TRIGO NO CERRADO

Embora a região Sul do Brasil se destaque no cenário nacional da produção de trigo, outras regiões do país têm aumentado sua participação nesse setor de produção agrícola. As áreas agriculturáveis do Cerrado, por exemplo, têm apresentado grande potencial para o cultivo do trigo devido às ótimas condições de clima e solo, à posição estratégica de mercado e à facilidade de acesso às indústrias moageiras do grão. Outra vantagem da exploração dessa cultura no Cerrado é a colheita do trigo na entressafra da produção dos estados do Sul do Brasil e da Argentina (ALBRECHT et al., 2006).

A partir de 1982, com o lançamento do Programa de Financiamento da Irrigação (Profir), novas cultivares de trigo foram desenvolvidas para a região do Cerrado. A demanda dos produtores por cultivares adaptadas à região aumentou porque o cultivo de trigo era uma exigência do governo brasileiro para a liberação do financiamento. Desde então, a Embrapa tem apresentado novas cultivares de trigo que possibilitaram a expansão da triticultura no Cerrado, com destaque para as áreas sob irrigação via pivô central (ALBRECHT et al., 2008).

Visando atender às exigências da indústria moageira e oferecer aos produtores cultivares de alta produtividade e de melhor qualidade industrial do que as já cultivadas, a Embrapa Trigo e a Embrapa Cerrados lançaram, em 2004, a cultivar BRS 254 para o cultivo em áreas irrigadas por aspersão situadas nos estados de Minas Gerais, Goiás, Mato Grosso, Bahia e Distrito Federal. A cultivar BRS 254 tem proporcionado resultados muito satisfatórios para os triticultores do Cerrado. No período de 2002 a 2007, a produtividade média em Minas Gerais, Goiás e Distrito Federal atingiu aproximadamente $6,3 \text{ t ha}^{-1}$. Em algumas regiões, a produtividade tem superado 8 t ha^{-1} como em Unai (Minas Gerais), onde foi registrado $8,3 \text{ t ha}^{-1}$ em 2007 (ALBRECHT et al., 2008).

De acordo com os levantamentos da CONAB (2012) para a safra de 2011/2012, o estado de Minas Gerais apresentou uma produtividade média de $3,9 \text{ t ha}^{-1}$. Embora o estado do Paraná tenha apresentado a maior produção de trigo do Brasil, equivalente a 2,6 milhões de toneladas, a produtividade obtida na atual safra

não superou 2,6 t ha⁻¹ neste estado. Outros estados produtores de trigo no Cerrado, como Goiás e o Distrito Federal, apresentaram produtividades (4,8 t ha⁻¹, 5,2 t ha⁻¹, respectivamente) muito superiores àquelas observadas nos estados do Sul, como o Paraná. A atual produção brasileira de 5,3 t reduziu 10,2 % em relação à safra anterior, principalmente devido ao recuo da área plantada de 3,2 % e às recentes geadas e chuvas nas zonas de produção da região Sul.

Embora o potencial produtivo do trigo no Cerrado seja promissor, os pulgões e parasitoides devem receber atenção especial quanto ao conhecimento de seus aspectos biológicos e comportamentais nesse novo ambiente agrícola onde o clima, o solo, as cultivares de trigo, entre outros fatores, são diferentes daqueles existentes na região Sul do país.

PARASITOIDES E PULGÕES NA CULTURA DO TRIGO

Os pulgões são considerados pragas-chave na cultura do trigo. Os danos ao desenvolvimento das plantas estão associados à sucção contínua da seiva do floema e ao efeito tóxico da saliva dos pulgões. Além disso, esses insetos apresentam elevado potencial biótico e são importantes vetores do *Barley yellow dwarf virus* (BYDV), agente causal da virose do nanismo amarelo da cevada na cultura do trigo (SALVADORI & TONET, 2001).

As principais espécies de pulgões encontradas na cultura do trigo em Minas Gerais, São Paulo, Mato Grosso do Sul, Paraná e Rio Grande do Sul são *Metopolophium dirhodum* (Walker.), *Schizaphis graminum* (Rondani), *Sitobion avenae* (Fabricius), *Rhopalosiphum maidis* (Fitch) e *R. padi*. Esta última espécie se destaca como uma importante praga que afeta o trigo da emergência ao afilhamento das plantas (SALVADORI & TONET, 2001) e a presença de 10 pulgões por afilho na fase do alongamento ao emborrachamento do trigo caracteriza o nível de controle (SALVADORI & SALLES, 2002).

No Paraná, *R. padi* tem sido o pulgão de maior frequência no campo - representa até 53% de ocorrência; enquanto isso, outras espécies tradicionalmente encontradas no trigo como *S. avenae*, *R. maidis* e *M. dirhodum* apresentaram menor porcentagem de ocorrência: 19,5%, 19,5% e 8%, respectivamente (ALVES et al., 2005). O aumento da incidência de *R. padi* tem sido observado nas lavouras de trigo e os principais fatores associados a esse aumento são os restritos conhecimento e tecnologia disponíveis para o controle da praga supracitada (ROZA-GOMES et al., 2008).

Embora o aumento da porcentagem de ocorrência de *R. padi* nas lavouras seja uma realidade, os danos ocasionados às plantas não têm sido tão expressivos. Em Medianeira, no estado do Paraná, *R. padi* não chegou a atingir a densidade populacional de um pulgão por afilho. Esse fato foi devido principalmente ao eficiente controle biológico realizado pelos parasitoides *L. testaceipes* e *Diaeretiella rapae* (M'Instosh, 1855) (ALVES et al., 2005). No entanto, esta realidade era bastante diferente antes do desenvolvimento do Programa de Controle Biológico dos Pulgões do Trigo no Brasil.

Durante a década de 1970, os pulgões começaram a ameaçar seriamente a produção de trigo na região Sul do Brasil. Naquele período, a triticultura brasileira estava em franca expansão. De 1962 a 1976, a área ocupada com trigo aumentou de 260 mil para 3,5 milhões de hectares, o que representou um crescimento superior a 1000%. Entretanto, a ocupação de novas áreas pelo trigo foi acompanhada pelo surgimento de problemas fitossanitários; especialmente os pulgões que, adaptados ao clima e diante de alimento em abundância, tiveram sua população aumentada

consideravelmente. Muitos produtores fizeram até quatro aplicações de inseticidas na tentativa de controlar os pulgões. Diante dessa ameaça, a Embrapa Trigo em conjunto com a *Food and Agricultural Organization* (FAO) e a Universidade da Califórnia, elaborou um projeto de controle biológico dos pulgões do trigo, mediante a importação dos inimigos naturais dessa praga em ascensão no Brasil (SALVADORI & SALLES, 2002).

No período compreendido entre 1978 e 1992, cerca de 20 milhões de parasitoides foram liberados no campo, sendo estes pertencentes a 12 espécies de microhimenópteros introduzidos no país para o controle dos pulgões. A contribuição do controle biológico idealizado pela Embrapa Trigo pode ser verificada quando se analisa a redução drástica na aplicação de inseticidas: em 1977, 99% das lavouras aplicaram inseticidas e, em 1981, menos de 5% das lavouras utilizaram o controle químico. Embora 12 parasitoides tenham sido introduzidos, os que apresentaram melhor adaptação foram *Aphidius rhopalosiphi* (DeStefani-Perez), *Aphidius uzbekistanicus* (Luzhetzki) e *Praon volucre* (Haliday) (SALVADORI & SALLES, 2002). Outra espécie de parasitoide que tem se destacado no controle biológico dos pulgões do trigo é *L. testaceipes*. Em levantamento realizado no oeste do Paraná, ZANINI et al. (2006) verificaram que 100% dos parasitoides encontrados em pulgões do trigo pertenciam à espécie *L. testaceipes* (ZANINI et al., 2006).

O parasitoide *L. testaceipes* já era encontrado no Brasil antes do programa de controle biológico de pulgões do trigo, embora tenham sido introduzidos indivíduos dessa espécie oriundos do Chile. Esse parasitoide tem acompanhado a dispersão dos pulgões em direção às novas áreas de produção de trigo na região Sudeste como São Paulo e Minas Gerais. Nesses dois estados, esse parasitoide generalista foi encontrado parasitando diversas espécies de pulgões, inclusive *R. padi* (STARÝ et al., 2007).

INTERAÇÃO TRITRÓFICA

Os diferentes agroecossistemas ou ecossistemas naturais são compostos por, no mínimo, três níveis tróficos que interagem entre si: plantas, herbívoros e inimigos naturais (PRICE, 1980). Em sistemas tritróficos, as interações são complexas e são mediadas física, química ou semioquimicamente (PRICE, 1986). As interações mediadas fisicamente apresentam importância relevante nas relações tróficas. Muitas características físicas das plantas influenciam na disponibilidade dos herbívoros aos inimigos naturais (PRICE, 1986).

Certas brássicas, como a couve-de-bruxelas, apresentam folhas mais abertas e as lagartas *Pieris rapae* (Linnaeus) que se alimentam dessas plantas são mais suscetíveis ao parasitismo. Esse fato, porém, não é perceptível em brássicas que apresentam folhas mais compactadas, como o repolho, que protege os herbívoros dos inimigos naturais (PIMENTEL, 1961).

Outras características da planta, como a presença de tricomas, também podem ter efeitos sobre os inimigos naturais. Na Holanda, a introdução do parasitoide *Encarsia formosa* (Gahan) para o controle de mosca-branca em pepinos constituiu uma importante medida de controle biológico. No entanto, as cultivares de pepino que apresentavam numerosos tricomas espalhados na folha dificultavam a movimentação do parasitoide, a qual era praticamente três vezes menor que a movimentação verificada em cultivares sem tricomas, dificultando, assim o controle da praga (VAN DE MERENDONK & VAN LENTEREN, 1978).

A interação mediada quimicamente, por sua vez, está associada à produção de substâncias químicas que podem ser utilizadas como alimento pelo herbívoro ou

inimigo natural. As plantas podem fornecer alimento direta ou indiretamente para os inimigos naturais através de néctar ou pólen e do *honeydew*, respectivamente. Taninos e outros redutores de digestibilidade produzidos pela planta também podem diminuir a taxa de desenvolvimento dos herbívoros e aumentar o tempo de exposição desses insetos ao ataque dos inimigos naturais. Entretanto, outros compostos químicos vegetais tóxicos podem ser ciclados na hemolinfa de herbívoros e causam poucos danos à praga, mas podem ocasionar prejuízos ao desenvolvimento do inimigo natural (PRICE, 1986).

CAMPBELL & DUFFEY (1979), por exemplo, observaram que o herbívoro *Helicoverpa zea* (Boddie) alimentado com dieta constituída de tomatina foi pouco afetado por essa substância; porém, o parasitoide *Hyposoter exiguae* (Viereck) apresentou desenvolvimento larval prolongado, reduzida sobrevivência, reduzido tamanho dos adultos e baixa longevidade.

Uma interação ocorre semioquimicamente quando as plantas produzem compostos químicos voláteis relacionados à defesa contra os herbívoros. Quando insetos-praga generalistas percebem esses compostos, geralmente são repelidos. Porém, insetos especialistas adaptados a alimentar em tais plantas normalmente são atraídos pelos compostos químicos voláteis - o efeito desses compostos não se restringe à influência no comportamento dos herbívoros, mas também sobre os inimigos naturais. Estes, quando percebem determinado semioquímico, podem localizar a planta e nesta encontrar o seu hospedeiro ou presa; por conseguinte, os voláteis constituem potenciais indicadores da presença do herbívoro (PRICE, 1986; VET & DICKE, 1992; DE MORAES et al., 2000; HARE, 2011).

De acordo com READ et al. (1970), determinados óleos sintetizados pelas brássicas são altamente tóxicos para a maioria dos herbívoros; no entanto, insetos especialistas, como algumas espécies de lagartas e pulgões, utilizam esses compostos para identificar a planta hospedeira. *Brevicoryne brassicae* (Linnaeus) é um exemplo de pulgão especialista que mostrou ser capaz de usar o volátil sirigrina para localização da planta. As fêmeas e os machos de *D. rapae* também foram capazes de identificar um volátil liberado pela couve - denominado alilisotiocianato - para encontrar a planta e, então, o pulgão. Porém, os machos apresentaram menor intensidade de resposta ao composto volátil.

Embora o tipo de composto volátil não tenha sido identificado e os machos do parasitoide não tenham sido avaliados, SCHUSTER & STARKS (1974) também conseguiram observar a atração de fêmeas de *L. testaceipes* pelo trigo. Nesses estudos, tanto *L. testaceipes* quanto *D. rapae* são espécies de parasitoides generalistas, ou seja, apresentam uma ampla gama de hospedeiros em diversas espécies de plantas. Logo, a capacidade de localização dos voláteis emitidos por diferentes plantas é fundamental para o sucesso de busca por diferentes espécies de pulgões, principalmente para as fêmeas dos parasitoides que necessitam reproduzir.

Em testes com olfatômetro em Y, POWELL & ZHI-LI (1983) observaram a atração das fêmeas do parasitoide generalista *Aphidius ervi* (Haliday) por plantas distintas como o feijoeiro e o trigo. As fêmeas de *A. uzbekistanicus*, por sua vez, foram atraídas apenas pelo trigo. Essa espécie de parasitoide é considerada especialista e, como ataca uma restrita gama de hospedeiros nos cereais, ela identifica apenas o trigo, aumentando, assim, a possibilidade de encontrar seus hospedeiros específicos.

A capacidade de localizar os voláteis emitidos pelas plantas pode variar conforme o sexo dos parasitoides. POWELL & ZHI-LI (1983) observaram que os

machos dos parasitoides *A. ervi* e *A. uzbekistanicus* foram capazes de localizar os voláteis de diferentes plantas como trigo, feijoeiro e urtiga. Estes resultados sugerem que os machos utilizam maior diversidade de voláteis para localizar as plantas.

Os parasitoides também respondem aos infoquímicos de seus hospedeiros e, inclusive, estão aptos a distinguir entre insetos hospedeiros e não hospedeiros. As respostas olfativas positivas têm sido observadas para os seguintes parasitoides e respectivos hospedeiros: *D. rapae* e *B. brassicae* (READ, 1970); *L. testaceipes* e *S. graminum* (SCHUSTER & STARKS, 1974); *A. ervi* e seus hospedeiros *Acyrtosiphon pisum* (Harris) e *M. dirhodum*. O parasitoide *A. uzbekistanicus*, por exemplo, foi capaz de identificar os pulgões hospedeiros e aqueles que não eram em ensaios com olfatosmetria. Os hospedeiros *S. avenae* e *M. dirhodum* atraíram as fêmeas desse parasitoide, enquanto nenhuma resposta foi verificada para *A. pisum* e *Microlophium carnosum* (Buckton) (não-hospedeiros). Todavia, tanto os machos de *A. ervi* quanto os de *A. uzbekistanicus* não apresentaram respostas olfativas diante dos hospedeiros e não-hospedeiros avaliados (POWELL & ZHI-LI, 1983).

Conforme apresentado anteriormente, os parasitoides são capazes de diferenciar entre pulgões hospedeiros e não-hospedeiros. Essa capacidade de distinção é possível porque os pulgões fornecem informações químicas específicas de alta confiabilidade para os parasitoides; porém, essas informações são de baixa detectabilidade sendo difíceis de serem identificadas pelos parasitoides a longas distâncias. A herbivoria, por sua vez, induz a produção de voláteis de alta detectabilidade a longas distâncias e a confiabilidade desses infoquímicos aumenta conforme o nível de infestação pelos herbívoros. Diante disso, os parasitoides são capazes de identificar esses compostos químicos e direcionar o processo de localização dos hospedeiros para as plantas que estão produzindo os voláteis (VET & DICKE, 1992).

Ainda de acordo com VET & DICKE (1992), no decorrer do processo evolutivo, os hospedeiros dos parasitoides tornaram-se inconspícuos para evitar sua detecção pelos parasitoides. Estrategicamente, os parasitoides também aprenderam a identificar os hospedeiros de forma indireta, ou seja, por meio dos voláteis produzidos pelas plantas resultantes da herbivoria e onde possivelmente os hospedeiros podem ser encontrados.

Os parasitoides não apenas são capazes de identificar os hospedeiros explorando as informações químicas contidas nos voláteis emitidos pelas plantas, como também estão aptos a distinguir se essas informações químicas são provenientes de um hospedeiro ou não-hospedeiro em processo de alimentação. Durante a herbivoria, cada espécie de inseto estimula a produção de voláteis que variam em quantidade e composição, ou seja, os voláteis produzidos são específicos e esta especificidade é detectada pelos parasitoides, os quais conseguem definir a espécie do hospedeiro causador da herbivoria (DE MORAES et al., 1998).

A capacidade de identificação de hospedeiros e não-hospedeiros pelos parasitoides em plantas submetidas à herbivoria foi estudada por POWELL et al. (1998). Esses autores observaram que os voláteis emitidos pelas plantas de *Vicia faba* (Linnaeus), após a infestação com 40 pulgões durante 72 horas, provocaram o voo de fêmeas de *A. ervi* em resposta aos estímulos. O parasitoide apresentou resposta positiva ao estímulo proveniente de plantas atacadas por um pulgão hospedeiro (*A. pisum*), porém nenhuma resposta foi observada em relação às plantas atacadas pelo pulgão não-hospedeiro *Aphis fabae* (Scopoli).

DE MORAES et al. (1998) também observaram que o parasitoide especialista *Cardiochiles nigricipes* (Viereck) conseguiu discriminar, com base nos perfis dos

voláteis produzidos, entre plantas que foram danificadas por lagartas de *Heliothis virescens* (Fabricius) (hospedeiro) ou por *H. zea* (não-hospedeiro). Interessantemente, esta capacidade de discriminação dos parasitoides persistiu, mesmo com a mudança das plantas hospedeiras utilizadas pelos herbívoros.

De acordo com ALLMANN & BALDWIN (2010), os voláteis produzidos pelas plantas em resposta ao processo de herbivoria são induzidos por substâncias elicitoras presentes na saliva dos insetos como ácidos graxos conjugados a aminoácidos, e enzimas, como a β -glicosidase e a glicose oxidase. Essas substâncias, em contato com o tecido vegetal danificado, estimulam a conversão dos precursores dos voláteis (*Z*-isômeros) em voláteis propriamente ditos (*E*-isômeros). Os voláteis produzidos são específicos da interação herbívoro-planta e os inimigos naturais os utilizam para localizar determinada espécie hospedeira.

Diversos estudos conduzidos com o regurgito de insetos mastigadores têm demonstrado a atração de inimigos naturais em função dos voláteis específicos estimulados pelas substâncias presentes no regurgito dos herbívoros (TAKABAYASHI & DICKE, 1996; ALBORN et al., 1997; McCLOUD & BALDWIN, 1997; REYMOND et al., 2000; SIGNORETTI et al., 2011; PEÑAFLORES et al., 2011). Os pulgões, como insetos sugadores, também possuem enzimas na saliva que elicitam a produção de voláteis. Ao se alimentar das plantas, os pulgões inserem o estilete até o floema para obter os fotoassimilados. Assim, a parede celular e a membrana plasmática das células do floema são rompidas e as enzimas presentes na saliva do herbívoro estimulam a defesa indireta das plantas (DIXON, 1998).

A enzima pectinase presente na saliva dos pulgões, por exemplo, quando aplicada sobre as plantas de trigo danificadas artificialmente, foi capaz de estimular a atração das fêmeas do parasitoide *Aphidius avenae* (Haliday). Após análise em cromatografia gasosa e espectrometria de massa, foi observada a presença dos semioquímicos sulcatol e sulcatone - estas substâncias também foram encontradas em plantas de trigo infestadas com *S. avenae*. Nos experimentos de campo, também foi verificada maior atração dos parasitoides em relação às plantas que receberam aplicação exógena de pectinase e uma maior quantidade de pulgões parasitados (LIU et al., 2009).

Hospedeiros e não-hospedeiros em processo de alimentação influenciam no comportamento de busca dos parasitoides. No entanto, a densidade populacional do hospedeiro também deve ser considerada em uma interação tritrófica mediada pela produção de voláteis. HAGVAR & HOF SVANG (1987) estudando o forrageamento de *Ephedrus cerasicola* (Stary) sobre plantas de pimentão infestadas com *Myzus persicae* (Sulzer), encontraram um número maior de parasitoides nas plantas com maiores densidades (500-1000 pulgões por planta) do que nas plantas com menores densidades (50-200) ou não infestadas, após 24 horas da liberação dos parasitoides.

De acordo com HAGVAR & HOF SVANG (1987), os parasitoides dirigiam-se para as plantas com maiores densidades de pulgões com maior rapidez, provavelmente guiados pelo odor das colônias, indicando que o odor das plantas com maiores densidades de pulgões foi mais facilmente detectado pelos parasitoides. Outro fato relevante apontado pelos autores do trabalho refere-se às taxas de parasitismo que não aumentaram conforme a densidade populacional dos pulgões. Estrategicamente, em altas densidades, os pulgões conseguem emitir maior quantidade de feromônio de alarme que estimula a movimentação dos pulgões e dificulta a ação dos parasitoides.

Os cairomônios também participam da interação tritrófica influenciando no comportamento de busca dos parasitoides por seus hospedeiros. Os cairomônios são substâncias produzidas por um organismo que favorece o receptor, mas desfavorece o emissor. O milho, *Zea mays* (Linnaeus), por exemplo, produz o cairomônio tricosana que é armazenado nos ovos do lepidóptero *Helicoverpa zea* (Boddie). Esse composto químico é utilizado pelo parasitoide de ovos *Trichogramma evanescens* (Westwood) para identificar seu hospedeiro (LEWIS et al., 1972). Os parasitoides afidiíneos, por sua vez, são influenciados por outro tipo de cairomônio muito comum nas colônias de pulgões: o *honeydew*.

CLOUTIER & BAUDUIN (1990), estudando a influência de sinais dos hospedeiros *Macrosiphum euphorbiae* (Thomas) sobre o tempo de busca do parasitoide *Aphidius nigripes* (Ashmead), encontraram maior tempo de busca do parasitoide nas plantas de batata com presença do hospedeiro do que em plantas sem hospedeiros. Porém apenas a presença de *honeydew* dobrou o tempo de busca do parasitoide em relação ao controle (sem hospedeiros). BUDENBERG et al. (1992) encontraram o mesmo tipo de resposta para o tempo de busca de *A. rhopalosiphi* em plantas de trigo infestadas com *S. avenae* e *honeydew* artificial. De acordo com WICKREMASINGHE & VAN EMDEN (1992) apenas a presença do composto indol-3-acetaldeído, um produto da quebra do triptofano do *honeydew* de pulgões, foi capaz de exercer atratividade sobre o parasitoide *A. rhopalosiphi*.

Os parasitoides afidiíneos são capazes de usar o *honeydew* dos pulgões não apenas como um indicativo da presença, mas também da quantidade de pulgões na planta. Segundo SHALTIEL & AYAL (1998), o número de pulgões *B. brassicae* parasitados aumentou proporcionalmente à quantidade de *honeydew* presente na folha de couve. Porém, não é necessário o contato com o *honeydew* para que os parasitoides intensifiquem sua busca pelos pulgões hospedeiros. Uma simples indicação de sua presença, como o encontro com formigas coletoras de *honeydew* ou de seu feromônio de trilha, tem sido o suficiente para o afidiídeo *Pauesia picta* (Haliday) aumentar a busca pelo pulgão *Cinara pinea* (Mordvilko) (VÖLKL, 2000).

Apesar de *honeydew* ser um cairomônio importante na atração dos parasitoides, estudos realizados por DU et al. (1996) demonstraram que os voláteis emitidos pelas plantas submetidas à herbivoria constituem os principais sinais utilizados pelos parasitoides durante a localização de seus hospedeiros. Antes de realizar os bioensaios em olfatômetro, os pulgões foram retirados das plantas e dois tratamentos foram formados: um composto por plantas com *honeydew* e outro por plantas que foram lavadas para a retirada do *honeydew* deixado pelos pulgões. Os resultados mostraram que os parasitoides foram igualmente atraídos pelos diferentes tratamentos reforçando, assim, a importância dos voláteis resultantes da herbivoria no processo de busca dos parasitoides.

Fatores como a experiência em pré-emergência (relativa à planta onde o parasitoide se desenvolveu) e em pós-emergência (relativa à planta onde o parasitoide encontrou seus hospedeiros) também podem influenciar na localização do hospedeiro. Segundo SHEEHAM & SHELTON (1989), tanto a experiência em pré quanto a em pós-emergência afetaram a localização do parasitoide *D. rapae* por plantas de couve. A experiência em pré-emergência ocorre por condicionamento no momento da emergência. Para emergirem, os parasitoides adultos cortam os restos mortais do hospedeiro (múmia) e, nesse momento, as fêmeas do parasitoide têm o seu primeiro contato com uma pista química de um hospedeiro nutricionalmente adequado ao seu desenvolvimento, direcionando seu comportamento de busca para o complexo planta-hospedeiro no qual esse pulgão se alimentou

(WICKREMASINGHE & VAN EMDEN, 1992; VAN EMDEN et al., 1996; VAN EMDEN et al., 2002).

A experiência em pré-emergência do parasitoide *A. colemani* (Viereck) foi investigada por DOULOUMPAKA & VAN EMDEN (2003). De acordo com esses pesquisadores, em olfatômetro de quatro vias, os parasitoides emergidos de pulgões alimentados com dieta artificial não apresentaram preferência pela couve-de-bruxelas, por outras duas variedades de brássicas e pela dieta artificial. A não preferência também foi observada para os parasitoides que emergiram sem ter contato com a múmia onde se desenvolveram. Nesse caso, as pupas dos parasitoides foram retiradas das múmias para evitar contato do parasitoide com pistas químicas do complexo planta-hospedeiro durante a emergência. Os parasitoides que emergiram naturalmente, por sua vez, apresentaram resposta positiva aos voláteis da couve-de-bruxelas.

A experiência em pós-emergência também interfere no comportamento de busca dos parasitoides. GRASSWITZ (1998) encontrou maior resposta aos odores emitidos por plantas de pimentão, em túnel de vento, para fêmeas de *A. colemani* com experiência em pós-emergência do que fêmeas sem experiência, além de uma maior taxa de parasitismo sobre o pulgão *M. persicae* em casa-de-vegetação. PÉREZ et al. (2007) também observaram que as fêmeas do parasitoide *L. testaceipes*, sem experiência, não foram atraídas pelos voláteis das plantas de berinjela. Mas a experiência de busca pelos hospedeiros nas plantas durante apenas 20 minutos, antes da realização dos testes em olfatômetro em "Y", foi o suficiente para o parasitoide aprender a associar os voláteis das plantas de berinjela com a disponibilidade do pulgão *Aphis gossypii* (Glover).

INFLUÊNCIA DE FATORES ABIÓTICOS NA PRODUÇÃO DE VOLÁTEIS PELAS PLANTAS

O adequado desenvolvimento vegetal depende do equilíbrio dos fatores abióticos que atuam durante o ciclo de vida das plantas. A intensidade luminosa, a umidade do solo, a umidade do ar, a temperatura e a nutrição das plantas são fatores abióticos atuantes sobre as plantas e podem estimular ou reduzir a produção de voláteis, dependendo da intensidade de cada fator abiótico (HARE, 2011).

A liberação de voláteis pela planta é estimulada pela herbivoria, e a indução da produção desses voláteis atrativos aos inimigos naturais varia conforme as espécies e os genótipos de plantas. No entanto, a influência de fatores abióticos na produção de voláteis tem sido pouco explorada. De acordo com GOINGUENÉ & TURLINGS (2002), os fatores abióticos afetam a produção dos voláteis, sendo que a adubação foi o único fator avaliado que alterou a produção dos voláteis emitidos por plantas não submetidas à herbivoria. Os demais fatores observados influenciaram na produção de voláteis das plantas submetidas à herbivoria. Esses autores observaram que as plantas em solo seco liberaram uma maior quantidade de voláteis comparadas às de solo úmido. A melhor umidade do ar para uma ótima liberação de voláteis foi observada a 60%. Temperaturas entre 22 e 27°C possibilitaram uma maior liberação de voláteis em comparação com as altas e baixas temperaturas. A intensidade luminosa apresentou uma grande influência na emissão de voláteis, e na fase de escuro as plantas não emitiram voláteis; porém, com o aumento da intensidade luminosa, as plantas também aumentaram a emissão dos voláteis (os testes desenvolvidos mostraram que a liberação de voláteis foi fotofase dependente). A adubação, por sua vez, apresentou uma forte influência sobre a emissão de voláteis, sendo observada uma baixa produção nas plantas que

se desenvolveram em condições de baixa nutrição. As plantas de milho que receberam uma adubação completa – ou metade desta - apresentaram maior liberação de voláteis. Todos os fatores abióticos avaliados, com exceção da umidade do ar, também interferiram na produção qualitativa dos voláteis.

O nitrogênio é um nutriente essencial para o desenvolvimento das plantas e sua influência nas interações tritróficas tem sido investigada principalmente nas relações planta-herbívoro e em menor intensidade nas relações planta-inimigo natural mediadas pelos voláteis (CHEN et al., 2010).

SCHMELZ et al. (2003) estudaram a influência do nitrogênio na liberação de voláteis de milho cujas plantas foram danificadas mecanicamente e elicitadas pela volicitina, uma substância encontrada na secreção oral de *Spodoptera exigua* (Hübner). As plantas que receberam doses baixas de nitrogênio aumentaram a produção dos compostos orgânicos voláteis. Essa baixa disponibilidade de nitrogênio aumentou a produção dos sesquiterpenos ((*E*)- α -bergamotene, β -caryophyllene e (*E*)- β -farnesene) e reduziu a quantidade de ácido jasmônico nas plantas.

A análise dos voláteis liberados pelas plantas de algodão submetidas à herbivoria por *S. exigua* (Hübner) e à adubação nitrogenada em três diferentes níveis revelaram que em baixas e altas doses de nitrogênio a quantidade de voláteis produzidos reduziu significativamente. Apenas as plantas que receberam uma quantidade adequada de nitrogênio conseguiram produzir voláteis atrativos ao parasitoide *Microplitis croceipes* (Cresson). Semelhantemente, os parasitoides preferiram os voláteis liberados pelas plantas atacadas por *S. exigua* que receberam adequada quantidade de água para o seu desenvolvimento em comparação com os voláteis liberados das plantas que foram submetidas ao estresse hídrico e à herbivoria (OLSON et al., 2009). Esses resultados sugerem que em condições de deficiência nutricional e de estresse hídrico, a eficiência do controle biológico na cultura do algodão pode ser afetada significativamente devido à interferência desses fatores abióticos na defesa indireta das plantas contra os herbívoros.

Embora os estudos sobre a influência de fatores abióticos na capacidade de defesa indireta das plantas sejam limitados, os poucos estudos existentes mostram uma significativa influência desses fatores sobre a atração de inimigos naturais.

O SILÍCIO COMO FATOR ABIÓTICO NA PROTEÇÃO DE PLANTAS CONTRA HERBÍVOROS

Os solos tropicais são, em geral, altamente intemperizados, podendo apresentar teores menores que 2 mg dm⁻³ de silício. Nesses solos, os minerais primários contendo silício praticamente já não são mais encontrados (KORNDÖRFER & DATNOFF, 1995).

O silício é absorvido pelas plantas como ácido monossilícico, H₄SiO₄ (JONES & HANDRECK, 1967). Uma vez absorvido, o silício é capaz de promover a resistência de plantas a doenças por meio da associação do silício com constituintes da parede celular. Dessa forma, as enzimas de degradação produzidas por fitopatógenos tornam-se pouco eficientes (KORNDÖRFER & DATNOFF, 1995).

Existem diversos trabalhos que evidenciam a importância do silício na redução dos danos ocasionados por doenças como o bruzone (*Pyricularia grisea* (Cooke) Sacc) e a mancha-parda (*Bipolaris oryzae* (Breda de Haan) Shoemaker) na cultura do arroz (DATNOFF et al, 1991; OSUNA-CANIZALES et al., 1991).

O silício também tem sido relatado como um indutor de resistência aos herbívoros incluindo brocas como *Eldana saccharina* (Walker) em cana-de-açúcar

(KEEPING et al., 2009), desfolhadores como a lagarta-do-cartucho (*Spodoptera frugiperda* (Smith)) em milho (GOUSSAIN et al., 2002) e insetos sugadores como a cigarrinha-das-raízes (*Mahanarva fimbriolata* (Stal)) em cana-de-açúcar (KORNDÖRFER et al., 2011), o pulgão-verde (*S. graminum*) em trigo (BASAGLI et al., 2003; MORAES et al., 2004; GOMES et al., 2005; GOUSSAIN et al., 2005) e o pulgão-da-folha (*R. maidis*) em milho (GOUSSAIN et al., 2001).

O aumento da resistência aos herbívoros pode ser causado pela redução da digestibilidade e/ou aumento da dureza dos tecidos das plantas por causa da deposição de sílica amorfa nas células da epiderme. Recentes estudos têm demonstrado também que o silício solúvel está envolvido na defesa química induzida por meio do aumento da produção de enzimas de defesa ou da possível melhoria na liberação de voláteis responsáveis pela atração de inimigos naturais, melhorando assim o controle biológico dos herbívoros (REYNOLDS et al., 2009).

O estudo da influência do silício sobre a herbivoria do pulgão-verde *S. graminum* na cultura do trigo têm demonstrado que esse pulgão, em testes de preferência com chance de escolha em laboratório, não apresentou preferência pelas plantas que receberam aplicação de silício via foliar ou solo. Esse resultado pode estar associado à deposição de sílica na parede celular, o que teria dificultado a penetração do estilete no tecido da planta cujo grau de resistência foi aumentado em função da aplicação de silício (MORAES et al., 2004). Ainda para o mesmo pulgão, BASAGLI et al. (2003) observaram a não preferência das ninfas por plantas que receberam silicato de sódio. Também foi verificada baixa fecundidade e longevidade de *S. graminum*.

O efeito do silício e da infestação prévia com pulgões na indução da resistência ao pulgão *S. graminum* em plantas de trigo foram estudados por GOMES et al. (2005). Em testes de não-preferência, foi observada uma redução no número de pulgões em 48 e 72 horas nas plantas que foram fertilizadas com silício. O tratamento cujas plantas foram adubadas com silício e pré-infestadas com pulgões foi menos preferido pelos pulgões na avaliação de 72 horas. A taxa intrínseca de aumento populacional de *S. graminum* ($r_m=0,37$) foi maior nas plantas que não foram pré-infestadas com pulgões e não adubadas com silicato de cálcio (controle). No entanto, a menor taxa intrínseca de aumento populacional ($r_m=0,14$) foi encontrada para os pulgões criados em plantas que receberam conjuntamente adubação silicatada e pré-infestação com pulgões. Encontraram-se valores intermediários para as plantas que foram pré-infestadas ou que apenas receberam aplicação de silicato de cálcio ($r_m=0,23$ e $r_m=0,25$, respectivamente).

A atividade de enzimas envolvidas na resistência de plantas à herbivoria também foi avaliada por GOMES et al. (2005), sendo verificada a maior atividade das enzimas nas plantas que receberam a combinação da adubação com a fonte de silício e pré-infestação com pulgões. No entanto, apenas a adubação com silício foi suficiente para estimular a atividade das enzimas relacionadas à defesa das plantas aos herbívoros. As enzimas avaliadas foram a peroxidase, a polifenoloxidase e fenilalanina amonialiase.

Na resposta de defesa das plantas contra a herbivoria, os elicitores desempenham importante função de estimular a atividade de enzimas de defesa (DIXON et al., 1994). O nutriente silício tem sido considerado um importante elicitor dessas enzimas ao induzir a resistência das plantas contra o ataque de insetos. Além da adubação silicatada, a infestação prévia das plantas também ativa o sistema de defesa da planta. O silício, sozinho ou com a pré-infestação, afeta negativamente a preferência de *S. graminum* e sua taxa intrínseca de aumento

populacional, além de desencadear um aumento significativo das enzimas peroxidase, polifenoloxidase e fenilalanina amonialiase (GOMES et al., 2005).

A enzima peroxidase está relacionada à síntese de lignina e suberina, substâncias que contribuem para aumentar a dureza dos tecidos (GOODMAN et al., 1986; BOWLES, 1990; STOUT et al., 1994). A polifenoloxidase participa dos processos de lignificação, mas também atua na catálise oxidativa de fenóis a quinonas, as quais se tornam conjugadas a proteínas, assim, a qualidade nutricional do alimento para os herbívoros é reduzida e a digestão das proteínas, dificultada (FELTON & DUFFEY, 1990; FELTON et al., 1994; MOHAMMADI & KAZEMI, 2002). A fenilalanina amonialiase está relacionada à síntese de compostos fenólicos que apresentam propriedades deterrentes, tóxicas e que contribuem para a redução da qualidade nutricional da planta ao herbívoro (APPEL, 1993).

INFLUÊNCIA DO SILÍCIO SOBRE OS INIMIGOS NATURAIS

A resistência induzida por silício tem proporcionado a redução da herbivoria em diversas culturas, porém existem poucos trabalhos sobre o efeito do silício no comportamento e na biologia dos inimigos naturais. Estudos para avaliar a influência do silício na interação tritrófica composta pelo trigo, pulgão *S. graminum* e seus importantes inimigos naturais *Chrysoperla externa* (Hagen) e *A. colemani* foram conduzidos por MORAES et al. (2004). Apesar de o silício ter aumentado o grau de resistência da planta ao pulgão-verde, não se observaram alterações nas características biológicas tanto do predador quanto do parasitoide. Nesse trabalho, o predador foi alimentado durante toda a fase imatura com pulgões que haviam permanecido 30 dias em plantas com (e sem) silicato de sódio (via solo ou via foliar). Os pesquisadores verificaram que a duração do estágio larval e pupal do predador, além da razão sexual, não foi afetada apesar de esse inimigo natural ter se alimentado de pulgões que se desenvolveram em plantas adubadas com silicato de sódio. O parasitoide *A. colemani* não foi afetado quando se alimentou de pulgões criados em plantas adubadas com silicato de cálcio, apresentando período de desenvolvimento médio de 12,2 dias, longevidade média de 19,8 dias e razão sexual de 0,45, além da taxa média de parasitismo de 33,5%. Com esses resultados, demonstrou-se que a resistência induzida por silício em trigo, mediante mecanismo de não-preferência, auxilia no controle do pulgão *S. graminum* sem afetar os inimigos naturais *C. externa* e *A. colemani*.

Embora MORAES et al. (2004) tenham verificado nenhuma alteração na biologia dos inimigos naturais avaliados, ainda existiam algumas dúvidas quanto ao comportamento dos inimigos naturais dos herbívoros que se alimentavam de plantas cuja resistência às pragas era induzida por silício. Por conseguinte, KVEDARAS et al. (2009) realizaram ensaios para averiguar o comportamento do predador generalista *Dicranolaius bellulus* (Guérin-Méneville) em plantas adubadas com silicato de potássio. Em ensaio laboratorial, esses pesquisadores utilizaram um olfatômetro para avaliar a atratividade do predador por plantas de pepino adubadas (ou não) com silicato de potássio e infestadas (ou não) com larvas de *Helicoverpa armigera* (Hübner). Os resultados do teste mostraram que as plantas adubadas com silicato de potássio e infestadas com o inseto-praga foram mais atrativas ao predador, sendo que dos 36 predadores testados no olfatômetro, 24 escolheram essas plantas e apenas 12 optaram por plantas infestadas com a praga, porém sem adubação silicatada. Neste trabalho observou-se também que não houve diferença significativa na atração do predador por plantas que não foram infestadas com a *H. armigera*, sendo estas adubadas (ou não) com silicato de potássio. Dessa forma,

fica evidente a importância da herbivoria para induzir o sistema de defesa da planta na geração de voláteis importantes na atração do predador, influenciando, assim, no comportamento de busca do inimigo natural.

Em ensaios conduzidos em campo, KVEDARAS et al. (2009) infestaram plantas de pepino (tratadas e não tratadas com silicato de potássio) com 10 larvas de *H. armigera* - plantas não infestadas, tratadas e não tratadas com a mesma fonte de silício também foram usadas no ensaio. Cada planta foi coberta com um saco plástico para evitar a saída das lagartas. As plantas foram mantidas durante a noite no laboratório e, durante o dia, elas foram levadas ao campo onde se encontrava grande número de artrópodes predadores, especialmente *D. bellulus*. Nesse local, os sacos plásticos foram removidos e sobre a terceira folha totalmente expandida de cada planta foram colocados 30 ovos de *H. armigera*. Após 24 horas, os pesquisadores observaram que a proporção de ovos predados foi maior nas plantas adubadas com silicato de potássio e infestadas com *H. armigera* (aproximadamente 1/3 dos ovos foram predados). As plantas que foram infestadas, mas não adubadas com silicato de potássio, ou que não foram infestadas (independentemente da adubação silicatada), não apresentaram uma predação de ovos consideravelmente relevante. Tanto o ensaio laboratorial quanto o ensaio de campo mostraram que a adubação silicatada melhora a atração de *D. bellulus*, favorecendo o controle da *H. armigera*. Portanto, para esse sistema tritrófico, há efeito positivo na interação da resistência induzida por silício e o controle biológico.

Com a ampliação do uso do silício na agricultura, muitos estudos têm sido conduzidos para elucidar a função desse nutriente nas interações planta-herbívoro. Todavia, a influência do silício em sistemas tritróficos tem sido pouco estudada. Embora estudos tenham sido conduzidos visando entender a participação do silício nas interações mediadas química e fisicamente, é quase inexistente o conhecimento acerca da influência do silício sobre os semioquímicos mediadores de uma interação tritrófica, principalmente aqueles relacionados à atração de inimigos naturais.

Os trabalhos desenvolvidos para estudar a influência do silício na interação tritrófica em agroecossistemas são escassos (MORAES et al., 2004; KVEDARAS et al., 2009). Na cultura do trigo ainda é desconhecido o efeito da adubação silicatada sobre o comportamento de inimigos naturais dos pulgões, especialmente sobre os parasitoides.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

O sucesso do controle biológico dos herbívoros depende da capacidade das fêmeas do parasitoide em localizar os hospedeiros em seu “habitat” e o processo de herbivoria contribui significativamente para o sucesso de busca dos parasitoides mediante a produção de voláteis (TURLINGS et al., 1990, 1991; STEINBERG et al., 1993; TUMLINSON et al., 1993; VET & DICKE, 1992; DE MORAES et al., 2000; HARE, 2011). Embora a influência da herbivoria na produção de voláteis tenha sido amplamente discutida, os fatores abióticos têm recebido pouca atenção (CHEN et al., 2010; HARE, 2011). A adubação silicatada, por sua vez, foi avaliada apenas por KVEDARAS et al. (2009).

A herbivoria é um processo que induz a produção de voláteis devido à ação de substâncias químicas elicitoras presentes na secreção oral dos herbívoros (ALLMANN; BALDWIN, 2010). A enzima pectinase presente na saliva dos pulgões, por exemplo, foi capaz de induzir a produção de voláteis em plantas de trigo. LIU et al. (2009) observaram que o parasitoide *A. avenae* respondia tanto aos voláteis produzidos pelas plantas danificadas artificialmente e tratadas com pectinase quanto às plantas danificadas pelo pulgão *S. avenae*. Em ambos os casos, identificou-se o

sulcatol e o sulcatone em cromatografia gasosa e espectrometria de massa. Os testes de aplicação exógena desses semioquímicos nas plantas revelaram uma maior quantidade de pulgões parasitados, indicando que o processo de busca do parasitoide pelos pulgões foi mediado pela presença desses compostos voláteis. Estudos similares também precisam ser conduzidos no sistema tritrófico composto pelos parasitoides, pulgões e trigo submetido à adubação com silício para avaliar se esse nutriente pode modificar a produção dos voláteis pelas plantas e consequentemente a eficiência do controle biológico.

Embora o silício seja reconhecido como um importante indutor da defesa direta das plantas contra o ataque de diversos herbívoros, sejam eles mastigadores (GOUSSAIN et al., 2002; KEEPING et al., 2009) ou sugadores (GOUSSAIN et al., 2001; BASAGLI et al., 2003; MORAES et al., 2004; GOMES et al., 2005; GOUSSAIN et al., 2005; KORNDÖRFER et al., 2011), os estudos das alterações na produção de voláteis pelo trigo permitirá verificar a compatibilidade da resistência induzida de plantas com o controle biológico. Os parasitoides controlam os pulgões na cultura do trigo desde a década de 80 no Brasil e qualquer prática agrícola que venha a ser proposta, como a adubação silicatada, precisa ser minuciosamente investigada quanto ao seu nível de compatibilidade com o controle biológico.

REFERÊNCIAS

ALBORN, H. T.; TURLINGS, T. C. J.; JONES, T. H.; STENHAGEN, G.; LOUGHRIN, J. H.; TUMLINSON, J. H. An elicitor of plant volatiles from beet armyworm oral secretion. **Science**, Washington, v. 276, p. 945-949.1997.

ALBRECHT, J. C.; SILVA, M. S.; ANDRADE, J. M. V.; SOARES SOBRINHO, J.; SOUSA, C. N. A.; BRAZ, A. J. B. P.; RIBEIRO JÚNIOR, W. Q.; SOUZA, M. A.; FRONZA, V.; YAMANAKA, C. H. **Trigo BRS 264**: cultivar precoce com alto rendimento de grãos indicada para o Cerrado do Brasil Central. Planaltina: Embrapa Cerrados. 2006. 18p.

ALBRECHT, J. C.; SILVA, M. S.; SCHEEREN, P. L.; ANDRADE, J. M. V.; TRINDADE, M. G.; SOARES SOBRINHO, J.; SOUSA, C. N. A.; BRAZ, A. J. P. B.; RIBEIRO JÚNIOR, W. Q.; SOUZA, M. A. S.; FRONZA, V.; YAMANAKA, C. H. **BRS 254 – Trigo melhorador**: cultivar com alta qualidade industrial para a região do Cerrado. Planaltina: Embrapa Cerrados. 2008. 52 p. (Embrapa Cerrados – Documentos, 228).

ALLMANN, S.; BALDWIN, I. T. Insects betray themselves in nature to predators by rapid isomerization of green leaf volatiles. **Science**, Washington, v. 329, p. 1075-1078. 2010.

ALVES, L. F. A.; PRESTES, T. M. V.; ZANINI, A.; DALMOLIN, M. F.; MENEZES JÚNIOR, A. O. Controle biológico natural de pulgões (Hemiptera: Aphididae) em lavouras de trigo por parasitoides (Hymenoptera, Aphidinae), no município de Medianeira, PR, Brasil. **Semina: Ciências Agrárias**, Londrina, v. 6, n. 2, p. 155-160. 2005.

APPEL, H. M. Phenolics in ecological interactions: the importance of oxidation. **Journal of Chemical Ecology**, Nova Iorque, v. 19, p. 1521-1552. 1993.

ARAB, A.; BENTO, J. M. S. Plant volatiles: new perspectives for research in Brazil. **Neotropical Entomology**, Londrina, v. 35, n. 2, p. 151-158. 2006.

BASAGLI, M. A. B.; MORAES, J. C.; CARVALHO, G. A.; ECOLE, C. C.; GONÇALVES-GERVÁSIO, R. Effects of sodium silicate application on the resistance of wheat plants to the green-aphid *Schizpaphis graminum* (Rond.) (Hemiptera: Aphididae). **Neotropical Entomology**, Londrina, v. 32, p. 659-663. 2003.

BOWLES, D. J. Defense-related proteins in higher plants. **Annual Review of Biochemistry**, Palo Alto, v. 59, p. 873-907. 1990.

BUDENBERG, W.J.; POWELL, W.; CLARK, S.J. The influence of aphids and honeydew on the leaving rate of searching aphid parasitoids from wheat plants. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Dordrecht, v. 63, p. 259-264. 1992.

CAMPBELL, B. C.; DUFFEY, S. S. Tomatine and parasitic wasps: potential incompatibility of plant antibiosis with biological control. **Science**, Washington, v. 205, n. 4407, p. 700-702. 1979.

CHEN, Y.; OLSON, D. M.; RUBERSON, J. R. Effects of nitrogen fertilization on tritrophic interactions. **Arthropod-Plant Interactions**, v. 4, 81-94. 2010.

CLOUTIER, C.; BAUDUIN, F. Searching behavior of the aphid parasitoid *Aphidius nigripes* (Hymenoptera: Aphididae) foraging on potato plants. **Environmental Entomology**, College Park, v.19, n. 2, p. 222-228. 1990.

CONAB. Companhia Nacional de Abastecimento. Trigo: Conjuntura semanal. Disponível em:
http://www.conab.gov.br/OlalaCMS/uploads/arquivos/12_01_17_08_45_53_conjuntu_ratrigo09a13012012.pdf. Acesso em 27 de jan. de 2012.

DATNOFF, L. E.; RAID, R. N.; SNYDER, G. H.; JONES, D. B. Effect of calcium silicate on bruzone and mancha parda intensities and yields of rice. **Plant Disease**, Saint Paul, v. 75, p. 729-732. 1991.

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

DE MORAES, C. M.; LEWIS, W. J.; TUMLINSON, J. H. Examining plant-parasitoid interactions in tritrophic systems. **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, Londrina, v. 29, n. 2, p. 189-203. 2000.

DIXON, A. F. G. **Aphid ecology**: an optimization approach. 2 ed. Chapman and Hall, London, UK. 1998. 300p.

DIXON, R. A.; HARRISON, M. J.; LAMB, C. J. Early events in the activation of plant defense responses. **Annual Review of Phytopathology**, Palo Alto, v. 32, p. 479-501. 1994.

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

DU, Y. J.; POPPY, G. M.; POWELL, W. Relative importance of semiochemicals from the first and second trophic level in host foraging behavior of *Aphidius ervi* (Hymenoptera: Braconidae). **Journal of Chemical Ecology**, Nova Iorque, v. 22, p. 1591-1605. 1996.

FELTON, G. W.; DUFFEY, S.S. Inactivation of baculovirus by quinones formed in insect-damaged plant tissues. **Journal of Chemical Ecology**, Nova Iorque, v. 16, p. 1221-1236. 1990.

FELTON, G. W.; SUMMERS, C. B.; MUELLER, A. J. Oxidative responses in soybean foliage to herbivory by bean leaf beetle and three-cornered alfalfa hopper. **Journal of Chemical Ecology**, Nova Iorque, v. 20, p. 639-650. 1994.

GOMES, F. B.; MORAES, J. C.; SANTOS, C. D.; GOUSSAIN, M. M. Resistance induction in wheat plants by silicon and aphids. **Scientia Agricola**, Piracicaba, v. 62, n. 6, p. 547-551. 2005.

GOODMAN, R. N.; KIRALY, Z.; WOOD, K. R. Secondary metabolite. In: GOODMAN, R. N. **The biochemistry and physiology of plant disease**. Missouri: University of Missouri, 1986. p. 211-224.

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

GOUSSAIN, M. M. **Efeito da aplicação de silício em plantas de milho no desenvolvimento biológico da lagarta-do-cartucho *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) e do pulgão-da-folha *Rhopalosiphum maidis* (Fitch, 1856) (Hemiptera: Aphididae)**. Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal de Lavras, Lavras, 2001. 63 p.

GOUSSAIN, M. M.; MORAES, J. C.; CARVALHO, J. G.; NOGUEIRA, N. L.; ROSSI, M. L. Effect of silicon application on corn plants upon the biological development of the fall armyworm *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) (Lepidoptera: Noctuidae). **Neotropical Entomology**, Londrina, v. 31, n. 2, p. 305-310. 2002.

GOUSSAIN, M. M.; PRADO, E.; MORAES, J. C. Effect of silicon applied to wheat plants on the biology and probing behavior of the greenbug *Schizaphis graminum* (Rond.) (Hemiptera: Aphididae). **Neotropical Entomology**, Londrina, v. 34, n. 5, p. 807-813. 2005.

GRASSWITZ, T. R. Effect of adult experience on the host-location behavior of the aphid parasitoid *Aphidius colemani* Viereck (Hymenoptera: Aphididae). **Biological Control**, Orlando, v. 12, p. 177-181. 1998.

HAGVAR, E.B.; HOF SVANG, T. Foraging by the aphid parasitoid *Ephedrus cerasicola* for patchily distributed hosts. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Dordrecht, v. 44, p. 81-88. 1987.

HARE, J. D. Ecological rule of volatiles produced by plants in response to damage by herbivorous insects. **Annual Review of Entomology**, Stanford, v. 56, p. 161-180. 2011.

JONES, L. H. P.; HANDRECK, K. A. Silica in soils, plants and animals. **Advances in Agronomy**, San Diego, v. 19, p. 107-149. 1967.

KEEPING, M. G.; KVEDARAS, O. L.; BRUTON, A. G. Epidermal silicon on sugarcane: cultivar differences and role in resistance to sugarcane borer *Eldana saccharina*. **Environmental and Experimental Botany**, Elmsford, v. 60, p. 54-60. 2009.

KÖRNDORFER, A. P.; GRISOTO, E.; VENDRAMIM, J. D. Induction of insect plant resistance to the spittlebug *Mahanarva fimbriolata* Stal (Hemiptera: Cercopidae) in sugarcane by silicon application. **Neotropical Entomology**, Londrina, v. 40, n. 3, 387-392. 2011.

KÖRNDORFER, G. H.; DATNOFF, L. E. Adubação com silício: uma alternativa no controle de doenças da cana-de-açúcar e do arroz. **Informações Agronômicas**, Piracicaba, v. 70, p. 1-5. 1995.

KVEDARAS, O. L.; AN, M.; CHOI, I. S.; GURR, G. M. Silicon enhances natural enemy attraction and biological control through induced plant defences. **Bulletin of Entomological Research**, Farnham, p. 1-5. 2009.

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

LIANG, Y. C.; SUN, W. C.; ZHU, Y. G.; CHRISTIE, P. Mechanisms of silicon-mediated alleviation of abiotic stresses in higher plants: a review. **Environmental Pollution**, Londres, v. 147, p. 422-428. 2007.

LIU, Y.; WANG, W.; GUO, G.; JI, X. Volatile emission in wheat and parasitism by *Aphidius avenae* after exogenous application of salivary enzymes of *Sitobion avenae*. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Dordrecht, v. 130, p. 215-221. 2009.

McCLOUD, E. S.; BALDWIN, I. T. Herbivory and caterpillar regurgitants amplify the wound-induced increases in jasmonic acid but do not nicotine in *Nicotiana glauca*. **Planta**, Berlin, v. 203, p. 430-435. 1997.

MOHAMMADI, M.; KAZEMI, H. Changes in peroxidase and polyphenol oxidase activities in susceptible and resistant wheat heads inoculated with *Fusarium*

graminearum and induced resistance. **Plant Science**, Limerick, v. 162, p. 491-498. 2002.

MORAES, J. C.; GOUSSAIN, M. M.; BASAGLI, M. A. B.; CARVALHO, G. A.; ECOLE, C. C.; SAMPAIO, M. V. Influência do silício na interação tritrófica: plantas de trigo, pulgão-verde *Schizaphis graminum* (Rondani) (Hemiptera: Aphididae) e seus inimigos naturais *Chrysoperla externa* (Hagen) e *Aphidius colemani* Viereck (Hymenoptera: Aphidiidae). **Neotropical Entomology**, Londrina, v. 33, n. 5, p. 619-624. 2004.

OLSON, D. M.; CORTESERO, A. M.; RAINS, G. C.; POTTER, T.; LEWIS, W. J. Nitrogen and water affect direct and indirect plant systemic induced defense in cotton. **Biological Control**, Orlando, v. 49, p. 239-244. 2009.

PEÑAFLORES, M. F. G. V.; ERB, M.; MIRANDA, L. A.; WERNEBURG, A. G.; BENTO, J. M. S. Herbivore induced plant volatiles can serve as host location cues for a generalist and a specialist egg parasitoid. **Journal of Chemical Ecology**, Nova Iorque, v. 37, p. 1304-1313, 2011.

PÉREZ, M. L.; ARGUDÍN, M. F.; POWELL, W. Foraging behaviour of the parasitoid *Lysiphlebus testaceipes* (Hymenoptera: Braconidae) in response to plant volatiles, with reference to biocontrol of aphids in peri-urban vegetable production systems. **Biocontrol Science and Technology**, Oxford, v. 17, n. 7, p. 677-686. 2007.

PIMENTEL, D. An evaluation of insect resistance in broccoli, brussels sprouts, cabbage, collards and kale. **Journal of Economic Entomology**, Lanham, v. 54, p. 156-158. 1961.

POWELL, W.; PENNACCHIO, F.; POPPY, G. M.; TREMBLY, E. Strategies involved in the location of hosts by the parasitoid *Aphidius ervi* Haliday (Hymenoptera: Braconidae, Aphidiinae). **Biological Control**, Orlando, v. 11, p. 104-112. 1998.

POWELL, W.; ZHI-LI, Z. The reactions of two cereal aphid parasitoids, *Aphidius uzbekistanicus* and *A. ervi* to host aphids and their food-plants. **Physiological Entomology**, Oxford, v. 8, p. 439-443. 1983.

PRICE, P. W. Ecological aspects of host plant resistance and biological control: interactions among three trophic levels. In: BOETHEL, D. J.; EIKENBARY, R. D. (Eds.). **Interactions of plant resistance and parasitoids and predators of insects**. Nova Iorque: Ellis Horwood. 1986. p. 11-27.

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.

READ, D. P.; FEENY, P. P.; ROOT, R. B. Habitat selection by the aphid parasite *Diaeretiella rapae* (Hymenoptera: Braconidae) and hyperparasite *Charips brassicae* (Hymenoptera: Cynipidae). **Canadian Entomologist**, Ottawa, v. 102, n. 12, p. 1567-1578. 1970.

REYMOND, P.; WEBER, H.; DAMOND, M.; FARMER, E. E. Differential gene expression in response to mechanical wounding and insect feeding in *Arabidopsis*. **Plant Cell**, Rockville, v. 12, p. 707- 720. 2000.

REYNOLDS, O. L.; KEEPING, M. G.; MEYER, J. H. Silicon-augmented resistance of plants to herbivorous insects: a review. **Annals of Applied Biology**, Warwick, v. 155, p. 171-186. 2009.

ROSTAS, M.; EGGERT, K. Ontogenetic and spatio-temporal patterns of induced volatiles in *Glycine max* in the light of the optimal defense hypothesis. **Chemoecology**, Basel, v. 18, p. 29-38. 2008.

ROZA-GOMES, M. F.; SALVADORI, J. R.; SCHONS, J. Danos de *Rhopalosiphum padi* L. (Hemiptera: Aphididae) no trigo em função da duração e da densidade de infestação. **Neotropical Entomology**, Londrina, v. 37, n. 5, p. 577-581. 2008.

SALVADORI, J. R.; SALLES, L. A. B. Controle biológico dos pulgões do trigo. In: PARRA, J. R. P; BOTELHO, P. S. M.; FERREIRA, B. S. C.; BENTO, J. M. S. (Eds.). **Controle biológico no Brasil: parasitoides e predadores**. São Paulo: Manole. 2002. p. 427-447.

SALVADORI, J. R.; TONET, G. E. L. **Manejo integrado dos pulgões do trigo**. Passo Fundo: Embrapa/CNPT, 2001. 52p. (Embrapa Trigo - Documentos, 34).

SCHMELZ, E. A.; ALBORN, H. T.; ENGELBERTH, J.; TUMLINSON, J. H. Nitrogen deficiency increases volicitin-induced volatile emission, jasmonic acid accumulation, and ethylene sensitivity in Maize. **Plant Physiology**, Washington, v. 133, p. 295-306. 2003.

SCHUSTER, D. J.; STARKS, K. J. Response of *Lysiphlebus testaceipes* in an olfactometer to a host and a non-host insect and to plants. **Environmental Entomology**, College Park, v. 3, p. 1034-1035. 1974.

SHALTIEL, L.; AYAL, Y. The use of kairomones for foraging decisions by an aphid parasitoid in small host aggregations. **Ecological Entomology**, Londres, v. 23, p. 319-329. 1998.

SHEEHAN, W.; SHELTON, A. M. The role of experience in plant foraging by the aphid parasitoid *Diaeretiella rapae* (Hymenoptera: Aphidiidae). **Journal of Insect Behavior**, Nova Iorque, v. 2, n. 6, p. 743-759. 1989.

SIGNORETTI, A. G. C.; PEÑAFLORES, M. F. G. V.; MOREIRA, L. S. D.; NORONHA, N. C.; BENTO, J. M. S. Diurnal and nocturnal herbivore induction on maize elicit different innate response of the fall armyworm parasitoid, *Campoletis flavicincta*. **Journal of Pest Science**, v. 1, p. 1-7, 2011.

STARÝ, P.; SAMPAIO, M. V.; BUENO, V. H. P. Aphid parasitoids (Hymenoptera, Braconidae, Aphidiinae) and their associations related to biological control in Brazil. **Revista Brasileira de Entomologia**, São Paulo, v. 51, n. 1, p. 107-118. 2007.

STEINBERG, S.; DICKE, M.; VET, L. E. M. Relative importance of infochemicals from first and second trophic level in long-range host location by the larval parasitoid *Cotesia glomerata*. **Journal of Chemical Ecology**, Nova Iorque, v. 19, p. 47-59. 1993.

STOUT, M. J.; WORKMAN, J.; DUFFEY, S. S. Differential induction of tomato foliar proteins by arthropod herbivores. **Journal of Chemical Ecology**, Nova Iorque, v. 20, p. 2575-2594. 1994.

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

TUMLINSON, J. H.; LEWIS, W. J.; VET, L. E. M. How parasitic wasps find their hosts. **Scientific American**, Nova Iorque, v. 268, p. 100-106. 1993.

TURLINGS, T. C. J.; TUMLINSON, J. H.; ELLER, F. J.; 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.; TUMLINSON, J. H.; ELLER, F. J.; LEWIS, W. J. Larval-damaged plants: source of volatiles synomones that guide the parasitoid *Cotesia marginiventris* to the microhabitat of its hosts. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Dordrecht, v. 58, p. 75-82. 1991.

VAN DE MERENDONK, S.; VAN LENTEREN. Determination of mortality of greenhouse whitefly *Trialeurodes vaporariorum* (Westwood) (Homoptera: Aleyrodidae) eggs, larvae and pupae on four host plant species: Egg plant (*Solanum melongena* L.), cucumber (*Cucumis sativus* L.), tomato (*Lycopersicon esculentum* L.) and paprika (*Capsicum annuum* L.). **Med Fac Landbouww Rijksuniv Gent**, v. 43, p. 421-429. 1978.

VAN EMDEN, H. F.; SPONAGL, B.; WAGNER, E.; BAKER, T.; GANGULY, S.; DOULOUMPAKA, S. Hopkins "host selection principle", another nail in its coffin. **Physiological Entomology**, Oxford, v. 21, p. 325-328. 1996.

VAN EMDEN, H. F.; ELEATHERIANOS, J.; ROSE, J.; DOULOUMPAKA, S.; PETTERSSON, J. Aphid parasitoids detect that an alien plant was present nearby during their development. **Physiological Entomology**, Oxford, v. 27, p. 199-205. 2002.

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

VÖLKL, W. Foraging behavior and sequential multisensory orientation in the aphid parasitoid, *Pauesia picta* (Hymenoptera, Aphididae) at different spatial scales. **Journal of Applied Entomology**, Berlin, v. 124, n. 7, p. 307-314. 2000.

WICKREMASINGHE, M. G. V.; VAN EMDEN, H. F. Reactions of adult female parasitoids, particularly *Aphidius rhopalosiphi*, to volatile chemical cues from the host

plants of their aphid prey. **Physiological Entomology**, Oxford, v.17, p. 297-304. 1992.

ZANINI, A.; PRESTES, T. M. V.; DALMOLIN M. F.; ALVES, L. F. A.; MENEZES JR., A. O. Ocorrência de *Lysiphlebus testaceipes* (Cresson) (Hymenoptera: Aphidiidae) parasitando pulgões (Hemiptera: Aphididae), em trigo em Medianeira, PR. **Neotropical Entomology**, Londrina, v. 35, n. 2, p. 275-276. 2006.