

ANDERSON MATHIAS HOLTZ

**Defesa Química Direta e Indireta de Plantas de
Eucalipto Afetando a Ação de Predadores**

**Tese apresentada à
Universidade Federal de Viçosa,
como parte das exigências do
Programa de Pós-Graduação em
Entomologia para obtenção do
título de “Doctor Scientiae”.**

**VIÇOSA
MINAS GERAIS – BRASIL
2005**

**Ficha catalográfica preparada pela Seção de Catalogação e
Classificação da Biblioteca Central da UFV**

T

H758d Holtz, Anderson Mathias, 1974-
2005 Defesa química direta e indireta de plantas de eucalipto
afetando a ação de predadores / Anderson Mathias Holtz.
– Viçosa : UFV, 2005.
xi, 85f. : il. ; 29cm.

Orientador: Angelo Pallini Filho.

Tese (doutorado) - Universidade Federal de Viçosa.

Inclui bibliografia.

1. Eucalipto - Resistência a *Thyrinteina arnobia*.
 2. Relação inseto-planta. 3. Controle biológico.
 4. Inseto predador. 5. *Thyrinteina arnobia* - Controle.
 6. *Podisus nigrispinus*. I. Universidade Federal de Viçosa.
- II. Título.

CDD 22.ed. 591.65

ANDERSON MATHIAS HOLTZ

**Defesa Química Direta e Indireta de Plantas de
Eucalipto Afetando a Ação de Predadores**

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Entomologia para obtenção do título de “Doctor Scientiae”.

APROVADA: 29 de Julho de 2005.

Prof. Dirceu Pratissoli

Prof. José Eduardo Serrão

Prof. José Cola Zanuncio
(Conselheiro)

Dr^a. Madelaine Venzon
(Conselheira)

Prof. Angelo Pallini Filho
(Orientador)

**“Entregou às lagartas as suas colheitas e aos gafanhotos, o fruto do seu trabalho.”
(Salmos 78: 46)**

A Deus, que nos deu a vida e a ciência do espírito.

Agradeço

À minha esposa Selma e aos meus filhos Filipe e André pelo amor e carinho dedicados.

*Aos meus pais, Belmiro e Madalena, que me instruíram para a vida.
Ao meu irmão Alessandro, às minhas cunhadas Elinete, Sueli e Sônia e às minhas amigas Márcia e Girlene, pelo afeto e companheirismo.*

Dedico

*Ao amigo e mestre, Angelo Pallini, pela amizade e ensinamentos.
Aos cientistas e aos brasileiros.*

Ofereço

AGRADECIMENTO

Agradeço a Deus, em primeiro lugar, por Seu amor infinito e pela sabedoria, que me permitiram alcançar esta vitória.

A minha esposa Selma, pelo seu amor, amizade, respeito e companheirismo.

Aos meus filhos Filipe e André, ainda tão pequenos, os quais são a minha alegria de viver.

Minha família maior (pai, mãe, irmão, tios, sogra e cunhados) pelo amor, os quais mesmo estando longe, sempre estão no meu coração e na minha lembrança.

Ao Prof. Angelo Pallini, prova viva de que bons pesquisadores, também, podem ser boas pessoas.

Aos meus conselheiros Prof. José Cola Zanuncio e Dr^a. Madelaine Venzon, pela amizade, pelos ensinamentos e pela disposição em servir.

Ao Prof. José Eduardo Serrão, pelos valiosos comentários dados ao trabalho e pela aceitação do convite para compor a banca de defesa.

Ao amigo e mestre Prof. Dirceu Pratissoli, pelos ensinamentos dispensados durante a minha graduação e pela aceitação do convite para compor a banca de defesa.

Aos demais professores do Setor de Entomologia, pelos ensinamentos e pela amizade.

Aos amigos e colegas de pesquisa: Jeanne, Claudinei, Célia, Aline, Luciano, José Roberto, Amir, Arildisson Nunes Ribeiro, Cláudia, Carlos, Fadini, Hamilton, Gabriela, Júnior, João, Adrian, Marcelo, Renato, Fabrício e Rosenilson pelo companheirismo e força no decorrer do curso.

A minha amiga Cida, pela dedicação e amor para com a minha família.

Aos funcionários da pós-graduação em Entomologia, Francisco Ribeiro, José Evaristo e principalmente à “Dona” Paula, que mais que uma secretária eficiente, é uma pessoa amável e bem humorada, fazendo com que a burocracia não seja tão desagradável.

Aos funcionários do Insetário, Lélis, José Cláudio e Sr. Antônio, pela amizade e ajuda na coleta de dados.

Ao amigo Fadini, pela colaboração nas análises estatísticas.

A FAPEMIG, pela bolsa de aperfeiçoamento, a CAPES, pela bolsa de mestrado e doutorado, e à Universidade Federal de Viçosa, pela oportunidade de realização deste curso.

Enfim, a todas as pessoas que de alguma forma contribuíram para a realização desta pesquisa e para minha formação profissional e humana.

BIOGRAFIA

ANDERSON MATHIAS HOLTZ, filho de Belmiro Jacobsen Holtz e Maria Madalena Mathias Holtz, nasceu em Vila Velha, ES, no dia 13 de maio de 1974.

Em dezembro de 1998, graduou-se Engenheiro Agrônomo, pela Universidade Federal do Espírito Santo.

No período de março de 1999 a julho 1999 aperfeiçoou-se na área de Controle Biológico e Manejo de Pragas Florestais na Universidade Federal de Viçosa, com bolsa da FAPEMIG, sob orientação do Prof. José Cola Zanuncio.

Em julho de 2001, obteve o título de “Magister Scientiae”, pela Universidade Federal de Viçosa, na área de Manejo de Pragas Florestais e Controle Biológico.

Em agosto de 2001, iniciou o curso de Doutorado em Entomologia, área de Manejo de Pragas Florestais e Controle Biológico, concentrando seus estudos em Ecologia de Sistemas Agrícolas e Florestais.

ÍNDICE

	Página
RESUMO	ix
ABSTRACT	xii
1.Introdução Geral	01
2.Referências Bibliográficas	07

CAPÍTULO 1 - Localização de Plantas de *Eucalyptus urophylla* por *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae): Efeito de Aprendizagem

1. Resumo	13
2. Abstract.....	14
3. Introdução.....	15
4. Material e Métodos	18
5. Resultados.....	22
6. Discussão	24
7. Referências	29

CAPÍTULO 2 – Efeito da Planta no Desempenho do Predador *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae): Quando os Compostos de Defesa da Planta Afetam a Performance do Terceiro Nível Trófico

1. Resumo	38
2. Abstract.....	39

3. Introdução	40
4. Material e Métodos	42
5. Resultados	45
6. Discussão	47
7. Referências	52

CAPÍTULO 3 – Sistema de Defesa Direta de Plantas de Eucalipto Agindo Negativamente Sobre Aspectos Biológicos de *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae)

1. Resumo	62
2. Abstract	63
3. Introdução	64
4. Material e Métodos	66
5. Resultados	68
6. Discussão	70
7. Referências	75

3.CONCLUSÕES GERAIS.....	84
--------------------------	----

RESUMO

HOLTZ, Anderson Mathias, D.S., Universidade Federal de Viçosa, julho de 2005.
Defesa Química Direta e Indireta de Plantas de Eucalipto Afetando a Ação de Predadores. Orientador: Angelo Pallini Filho. Conselheiros: José Cola Zanuncio e Madelaine Venzon.

O gênero *Eucalyptus* (mirtácea exótica proveniente da Austrália) inclui as espécies mais utilizadas para reflorestamento no Brasil, principalmente, a partir de 1966. Assim, além de exótica, a eucaliptocultura é recente no país. Periodicamente são observados surtos de lepidópteros desfolhadores (*Thyrintina arnobia*, por exemplo) provenientes de mirtáceas nativas, como a goiabeira. No Brasil, o predador *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae) vem sendo utilizado como agente de controle desses lepidópteros desfolhadores, porém não existem dados demonstrando seu estabelecimento em campo. O possível insucesso desse predador pode estar relacionado ao fator co-evolutivo (predador e planta de eucalipto). Ou seja, os compostos de defesa direta e indireta que agiriam em benefício da planta e do predador, podem estar afetando, negativamente, a performance desse inimigo natural, provavelmente por não estarem adaptados a estes compostos devido ao pouco tempo de co-evolução com a planta e pelas altas concentrações de compostos secundários em sua estrutura. Em razão do exposto, este trabalho foi dividido em três etapas. Essas etapas abordaram o efeito de aprendizado e aspectos biológicos do predador *P. nigrispinus* sobre lagartas de *T. arnobia* em plantas de *Eucalyptus urophylla* e *Psidium guajava*. Na primeira etapa foi avaliado se *P. nigrispinus* provenientes de criação em laboratório sobre pupas de *Tenebrio molitor* (Coleoptera: Tenebrionidae), quando condicionado em plantas de eucalipto com lagartas de *T. arnobia* consegue desenvolver uma experiência prévia (aprendizado) para aumentar a eficiência de localização da planta e do hospedeiro. Uma vez que sendo criado em laboratório e apresentando pequena história co-evolutiva com o eucalipto, *P. nigrispinus* inicialmente pode ter dificuldade em encontrar as plantas e presas através dos voláteis induzidos por herbivoria. Fêmeas experientes de *P. nigrispinus* foram mais atraídas para plantas de eucalipto do que as fêmeas provenientes da criação massal de laboratório (sem experiência) em um período curto de condicionamento (48 horas). As respostas de predadores aos voláteis é rápida e estes predadores podem aprender a responder aos voláteis da nova planta hospedeira. O fato desse mecanismo (aprendizado) tornar a busca pelo hospedeiro mais eficiente faz com

que seja um método potencial para melhorar o controle por esse predador. *P. nigrispinus*, após curto período de tempo condicionado na planta hospedeira com a presa, foi eficaz na localização da planta e da presa. Desta forma, se há aprendizado por parte do predador, volta-se à mesma pergunta. Porque, então, a eficiência desse predador no controle de pragas em campo é uma incógnita? A segunda etapa avaliou a hipótese de que as plantas de eucalipto poderiam interagir negativamente com predadores (e parasitóides), ou seja, as lagartas que se alimentam de folhas de eucalipto poderiam seqüestrar compostos tóxicos dessas plantas e tornam-se impalatáveis ou tóxicas aos inimigos naturais. Desta forma, estudou-se aspectos biológicos de *P. nigrispinus* em lagartas de *T. arnobia* criadas em plantas de eucalipto e de goiaba (planta nativa) para comparar se o predador seria afetado pelas lagartas provenientes de eucalipto. A performance de *P. nigrispinus* (reprodução e sobrevivência) foi melhor sobre lagartas criadas em goiabeira do que lagartas provenientes de eucalipto. Isto demonstra, provavelmente, que pela pouca história co-evolutiva (inimigo natural e planta de eucalipto), esse predador estaria sendo afetado pelas altas concentrações de compostos secundários das plantas de eucalipto. Como a história co-evolutiva entre predador e planta de eucalipto é recente, esses predadores não conseguiriam assimilar tais compostos secundários, enquanto que em plantas de goiaba (planta nativa), com uma história co-evolutiva mais longa (planta e predador), o mesmo já estaria adaptado aos possíveis compostos seqüestrados pelo herbívoro. Se estes predadores estão sendo afetados pelas presas provenientes de eucalipto, as próprias plantas poderiam também estar diretamente afetando os mesmos, pois tais insetos, além de predadores, também têm o hábito de sugarem a seiva das plantas para obterem água e nutrientes. Desta forma, estudou-se a performance de *P. nigrispinus* (reprodução e sobrevivência) sobre plantas de eucalipto e goiaba, sem presa. A performance de *P. nigrispinus* foi melhor em plantas de goiaba do que em plantas de eucalipto. Isto demonstra que esse predador é afetado negativamente pelas plantas de eucalipto (Myrtaceae exótica). Com os resultados obtidos neste trabalho podemos concluir que compostos de defesa direta e/ou indireta desta essência florestal (eucalipto), que inicialmente agiriam em benefício da planta e do predador, estão afetando negativamente a performance de *P. nigrispinus*. Este fato deve estar relacionado, provavelmente, com o fator co-evolutivo entre predador e planta de eucalipto. Como os predadores têm uma história co-evolutiva recente com essa planta, os mesmos não estariam conseguindo assimilar os compostos secundários, enquanto em plantas de goiaba (planta nativa), com uma história co-

evolutiva maior (planta e predador), o mesmo estaria adaptado aos compostos de defesa dessa planta.

ABSTRACT

HOLTZ, Anderson Mathias, D.S., Universidade Federal de Viçosa, July 2005. **Direct and Indirect Defenses of the Eucalyptus Plants Affected Action of the Predators.** Adviser: Angelo Pallini Filho. Committee Members: José Cola Zanuncio and Madelaine Venzon.

Eucalyptus species were recently imported from Australia and are among the most-used species for reforestation in Brazil since 1966. Periodic outbreaks of defoliating lepidopterans such as *Thyrintina arnobia* are observed in eucalyptus. These lepidopterans originate from native Mirtaceae such as guava. In Brazil, the predator *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae) is being used as control agent of these lepidopterans, however, there is no evidence for its establishment in eucalyptus fields. This might be caused by the lack of adaptation of the predator to the exotic host plant, for example to the secondary compounds, which it will ingest directly when feeding itself with plant saps, or indirectly when feeding itself with prey from this host plant. In addition, the predators could not have evolved a response to the volatile signals that are produced by plants that are attacked by herbivores. The present work is divided in three phases, concerning the effect of learning to recognize plant-produced volatiles when foraging for prey, as well as effects of the host plant on life history aspects of the predator. As a first step, the effect of experience of *P. nigrispinus* with caterpillars of *T. arnobia* on *Eucalyptus urophylla* and *Psidium guajava* on foraging behaviour was studied. Because the predator is reared in the laboratory and has not co-evolved with eucalyptus, it could have difficulties in recognizing the volatiles that are associated with herbivory on eucalyptus and guava. The results show that females with a short experience (48 h) with eucalyptus with prey were more attracted by eucalyptus than females without experience. The response of the predators to the volatiles is rapid and they can learn to respond to these volatiles. Therefore, the question remains why the predators do not establish in eucalyptus stands. As a second step, it was evaluated whether eucalyptus plants have a negative interaction with predators (and parasitoids) because the herbivores sequester toxic compounds of the host plant. To this end, the reproduction and survival of *P. nigrispinus* was evaluated when feeding on *T. arnobia* caterpillars that came from either eucalyptus or guava. Reproduction and survival was higher when feeding on caterpillars coming from guava than on caterpillars from eucalyptus. This is possibly due to a higher concentration of secondary plant compounds in the caterpillars. If this is true, it is expected that the omnivorous feeding

habits of the predator would also bring it into direct contact with the secondary plant compounds when feeding on the sap of the plants. Therefore, the survival and reproduction of *P. nigrispinus* was also studied on eucalyptus and guava plants without prey. The performance of the predator was better on guava plants than on eucalyptus. This demonstrates that the predators are negatively affected by the exotic host plants. From these results, we can conclude that the direct and indirect defences of eucalyptus have a negative effect on the performance of the predator. This may be caused by the lack of coevolution between the predator and the exotic plant.

1- INTRODUÇÃO GERAL

A atividade florestal no Brasil é recente, pois somente a partir de 1966, com a lei de incentivos fiscais, o reflorestamento tomou impulso (Zanuncio et al., 1995; Santos et al., 2000). Dentre as espécies utilizadas para o reflorestamento destacam-se as do gênero *Eucalyptus*, mirtacea exótica proveniente da Austrália (Zanuncio et al., 1993).

No contexto entomológico, a expectativa dos pesquisadores era de que insetos não causariam sérios danos ao *Eucalyptus*. Tal expectativa baseava-se na presença de altas concentrações de compostos secundários existentes nas plantas de eucalipto, os quais defenderiam as plantas contra o ataque de herbívoros. Entretanto, há relatos de insetos das ordens Lepidoptera, Coleoptera e Isoptera de mirtáceas nativas, como jaboticabeira (*Myrciaria cauliflora*) e goiabeira (*Psidium guajava*), danificando plantas de eucalipto (Anjos et al., 1986; Zanuncio et al., 1990a,b e 1994a; Bragança et al., 1998). Somente da ordem Lepidoptera foram relatados mais de 280 espécies nativas alimentando-se de plantas de eucalipto no Brasil, como *Eupseudosoma aberrans* e *Eupseudosoma involuta* (Arctiidae), *Automeris* spp., *Eacles imperialis* e

Hylesia spp. (Saturniidae), *Oxydia vesulia*, *Sabulodes caberata* e *Thyrinteina arnobia* (Geometridae) (Otero, 1974; Anjos et al., 1987; Santos et al., 2000).

A incidência de insetos herbívoros afeta o desenvolvimento de plantas por interferir na taxa e no equilíbrio de seus processos fisiológicos (Hill, 1987), resultando na paralisação do crescimento das plantas ou mesmo na morte das mesmas (Koptur, 1985). No entanto, em resposta ao ataque inicial de herbívoros, as plantas danificadas recebem estímulo fisiológico para iniciar a produção de compostos de defesa contra herbívoros (Rhoades, 1985; DeMoraes et al., 1998; Walling, 2001).

Os compostos secundários são constituintes do sistema de defesa direta e indireta das plantas e agem contra herbívoros (Duffey & Stout, 1996; Karban & Agrawal, 2002). A ação desses compostos de defesa pode fazer com que as plantas fiquem menos palatáveis aos insetos num ataque subsequente (**defesa direta**) (Agrawal, 1998; Oliveira, 2003; Holtz et al., 2003). Da mesma forma, alguns compostos produzidos pelas plantas são voláteis e têm como função atrair inimigos naturais dos herbívoros (**defesa indireta**) (Agrawal, 1998; Rose et al., 1998; Pare & Tumlinson, 1999; Pallini et al., 2001; DeBoer et al., 2005) e/ou estimular outras plantas presentes na área e não atacadas a produzir compostos anti-herbívoros antes mesmo de serem atacadas (Agrawal, 2000; van Loon et al., 2000).

Plantios de eucalipto, no Brasil, são atacados por insetos herbívoros nativos e, um dos mecanismos de defesa das plantas contra a atuação dessas pragas é a atração de inimigos naturais através de voláteis liberados por estas plantas. Isto seria a condição ideal para o estabelecimento de inimigos naturais dessas pragas, uma vez

que além da pista química liberada pelas plantas, os inimigos naturais teriam alimento (presas).

Muitas espécies de percevejos, apesar de serem predominantemente sugadores de seiva, desenvolveram hábitos predatórios, como os das espécies da família Pentatomidae (sub-família Asopinae). Eles são, comumente, encontrados em surtos de lagartas desfolhadoras em eucaliptais (Valicente & O'Neil, 1993; Zanuncio et al., 1993; Zanuncio et al., 2004).

No Brasil, o predador *Podisus nigrispinus* (Dallas) (Heteroptera: Pentatomidae: Asopinae) é utilizado contra lepidópteros desfolhadores em plantios de eucalipto, por sua facilidade de criação massal e eficiência em laboratório (Zanuncio et al., 1994b). Os insetos são criados e liberados em áreas de reflorestamento, porém, não há estudos sobre seu estabelecimento e eficiência nessas áreas. Espécies de parasitóides do gênero *Trichogramma* (*T. pretiosum*, *T. maxacalii* e *T. acacioi*) (Hymenoptera: Trichogrammatidae) falharam ao tentarem parasitar ovos de *T. arnobia*, além de apresentarem mortalidade de 100% após 24 horas de contato com esse hospedeiro (Oliveira, 2001). Espécies de predadores, como *P. nigrispinus*, poderiam estar falhando, também, no controle de pragas em plantios de eucalipto. Pois, estes predadores são criados e liberados em surtos de lagartas, entretanto, como foi citado anteriormente, não há estudos sobre o seu estabelecimento e eficiência em campo.

A eficiência de inimigos naturais pode dever-se ao fato de que além de presas e hospedeiros, esses inimigos necessitariam de certas condições para acasalamento e de plantas alternativas para alimentação de adultos, as quais ofereçam pólen, néctar, além de voláteis que sejam reconhecidos pelos inimigos naturais, fato que não tem

ocorrido em maciços florestais (Solomon, 1980; Schowalter et al., 1986; Risch, 1988; Dicke & Sabelis, 1988a,b; Degenhardt et al., 2003).

Contudo, por ser o eucalipto uma essência florestal implantada recentemente no Brasil (em termos de adaptação de um novo gênero ou espécie em um novo ambiente) outros fatores podem estar afetando o desempenho de predadores (e parasitóides) no controle de pragas nessa cultura, tais como: a) baixa capacidade de forrageamento de predadores que, por serem criados em laboratório com presas alternativas, inicialmente podem ter dificuldade em localizar as plantas e as presas; b) herbívoros alimentando-se de eucalipto podem tornar-se impalatáveis ou tóxicos aos predadores. Em termos evolutivos, devido ao curto tempo de interação entre predador e planta, os predadores não estariam conseguindo assimilar os compostos provenientes das plantas de eucalipto; e c) algumas espécies de predadores (os percevejos, por exemplo) também utilizam seiva de plantas para retirarem água e nutrientes. Assim, as plantas de eucalipto podem ser inadequadas a esses predadores, pois apresentam altas concentrações de compostos secundários com ação antibiótica.

O entendimento das interações de plantas e insetos é complexo (Price, 1986; Price, 1997). Muitas plantas apresentam eficiente sistema de defesa induzida, que é parte do sistema de defesa direta e indireta de plantas a herbívoros. Este sistema é ativado quando há a presença do herbívoro alimentando-se da planta (Karban & Baldwin, 1997; Thaler et al., 1999; Walling, 2001). Entretanto, pouco se tem estudado sobre a ação desse sistema de defesa sobre os inimigos naturais.

É recente a investigação sobre como predadores (e parasitóides) se adaptam a novas espécies de plantas, que servem como alimentação suplementar para esses inimigos naturais. Esse tema contrasta com décadas de estudos sobre a adaptação de

herbívoros a um novo hospedeiro (Bush, 1969; Gould, 1979; Rausher, 1984; Bernays & Graham, 1988; Fry, 1990; Via, 1991; Gotoh et al., 1993; Feder & Filchack, 1999; Agrawal, 2000; Via, 2001).

Compostos de defesa direta e/ou indireta de plantas de eucalipto, que inicialmente agiriam em benefício da planta e do predador, podem afetar, negativamente, a performance desses inimigos naturais, pois os mesmos poderiam estar com dificuldade em assimilar tais compostos existentes nas plantas de eucalipto. Segundo Agrawal et al. (1999) e Coll & Guershon (2002) as plantas podem interagir indiretamente com predadores afetando a qualidade dos herbívoros que se alimentam sobre elas, pelo fato de poderem seqüestrar compostos secundários (tóxicos) e, desta maneira, vir a ser impalatáveis ou tóxicos aos predadores.

Entretanto, os inimigos naturais não são apenas passíveis aos efeitos negativos que uma planta pode provocar sobre sua performance. Segundo Margolies et al. (1997), a seleção sobre respostas de predadores aos voláteis é rápida e esses predadores podem aprender a responder aos voláteis da nova planta (Dicke et al., 1990; Papaj & Lewis, 1993; Turlings et al., 1993; Vet et al., 1995; Drukker et al., 1997; Dicke, 1999; Krips et al., 1999; Drucker et al., 2000a,b; Steinite & Levinsh, 2002).

Portanto, com o teste das hipóteses citadas anteriormente, pretende-se obter informações sobre a resposta de *P. nigrispinus* criado com lagartas de *T. arnobia* e plantas de *Eucalyptus urophylla* (exótico) e *Psidium guajava* (nativo). Isto possibilitaria inferir se compostos químicos (defesa química direta e indireta) de plantas de eucalipto afetariam a eficiência desse predador no controle de pragas em plantios de eucalipto.

No primeiro capítulo, foi avaliado o comportamento de forrageamento de *P. nigrispinus* em plantas de eucalipto atacadas ou não por lagartas de *T. arnobia*. Com isto, pode-se verificar se houve a ocorrência de experiência prévia para a localização da planta e presas pelos voláteis induzidos por herbivoria, quando indivíduos desse predador foram condicionados, anteriormente, sobre plantas de eucalipto e sobre o herbívoro, testando-se, portanto a hipótese “a”. No segundo capítulo, verificou-se se lagartas provenientes de eucalipto afetariam as características biológicas de *P. nigrispinus*, possivelmente por terem sequestrado compostos secundários da planta, testando assim, a hipótese “b”. No terceiro capítulo, verificou-se se plantas de eucalipto são adequadas para o desenvolvimento e estabelecimento de predadores em relação às plantas nativas (goiabeira, por exemplo), testando desta forma, a hipótese “c”.

2 - REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AGRAWAL, A.A. Induced responses to herbivory and increased plant performance. **Science**, v.279, p.1201-1202, 1998.
- AGRAWAL, A.A. Specificity of induced resistance in wild radish: causes and consequences for two specialist and two generalist caterpillars. **Oikos**, v.89, p.493-500, 2000.
- AGRAWAL, A.A.; KOBAYASHI, C.; THALER, J.S. Influence of prey availability and induced host-plant resistance on omnivory by western flower thrips. **Ecology**, v.80, p.518-523, 1999.
- ANJOS, N.; SANTOS, G.P.; ZANUNCIO, J.C. Pragas do eucalipto e seu controle. **Informe Agropecuário**, v.12, p.50-8, 1986.
- ANJOS, N.; SANTOS, G.P.; ZANUNCIO, J.C. A lagarta-parda, *Thyriniteina arnobia* Stoll, 1782 (Lepidoptera: Geometridae) desfolhadora de eucaliptos. **EPAMIG**, 56p. (Boletim Técnico, 25), 1987.
- BERNAYS, E.A.; GRAHAM, M. On the evolution of host specificity in phytophagous arthropods. **Ecology**, v.69, p.886-892, 1988.
- BRAGANCA, M.A.L.; ZANUNCIO, J.C.; PICANÇO, M.; LARANJEIRO, A.J. Effects of environmental heterogeneity on Lepidoptera and Hymenoptera populations in *Eucalyptus* plantations in Brazil. **Forest Ecology and Management**, v.103, p.287-292, 1998.
- BUSH, G.L. Sympatric host race formation and speciation in frugivorous flies of the genus *Rhagoletis*. **Evolution**, v.23, p.237-251, 1969.
- COLL, M.; GUERSHON, M. Omnivory in terrestrial arthropods: mixing plant and prey diets. **Annual Review of Entomology**, v.47, p.267-297, 2002.
- DE BOER, J.G.; SNOEREM, T.A.L.; DICKE, M. Predatory mites learn to discriminate between plant volatiles induced by prey and non prey and non prey herbivores. **Animal Behavior**, v.69, p.869-879, 2005.
- DEGENHARDT, J.; GERSHENZON, J.; BALDWIN, I.T.; KESSLER, A. Attracting friends to feast on foes: engineering terpene emission to make crop plant more attractive to herbivore enemies. **Current Opinion in Biotechnology**, v.14, p.169-176, 2003.
- DEMORAES, C.M.; LEWIS, W.J.; PARE, P.W.; ALBORN, H.T.; TUMLINSON, J.H. Herbivore-infested plants selectively attract parasitoids. **Nature**, v.393, p.570-573, 1998.

- DICKE, M. Are herbivore-induced plant volatiles reliable indicators of herbivore identity to foraging carnivorous arthropods? **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v.91, p.131-142, 1999.
- DICKE, M.; SABELIS, M.W. How plants obtain predatory mites as bodyguard. **Neth. J. Zool.**, v.38, p.148-165, 1988a.
- DICKE, M.; SABELIS, M.W. Infochemical terminology: based on cost-benefit analysis rather than origin of compounds. **Functional Ecology**, v.2, p.131-139, 1988b.
- DICKE, M.; VAN DER MAAS, K.J.; TAKABAJASHI, J.; VET, L.E.M. Learning affects response to volatile allelochemicals by predatory mites. **Proceedings Experimental and Applied Entomology**, v.1, p.31-36, 1990.
- DRUKKER, B.; JANSSEN, A.; RAVENSBERG, W.; SABELIS, M.W. Improved control capacity of the mite predator *Phytoseiulus persimilis* (Acari: Phytoseiidae) on tomato. **Experimental & Applied Acarology**, v.21, p.507-518, 1997.
- DRUKKER, B.; BRUIN, J.; JACOBS, G.; KROON, A.; SABELIS, M.W. How predatory mites learn to cope with variability in volatile plant signals in the environment of their herbivorous prey. **Experimental & Applied Acarology**, v.24, p.881-895, 2000a.
- DRUKKER, B.; BRUIN, J.; SABELIS, M.W. Anthocorid predators learn to associate herbivore-induced plant volatiles with presence or absence of prey. **Physiological Entomology**, v.25, p.260-265, 2000b.
- DUFFEY, S.S.; STOUT, M.J. Antinutritive and toxic components of plant defence against insects. **Archives of Insect Biochemistry and Physiology**, v.32, p.3-37, 1996.
- FEDER, J.L.; FILCHAK, K.E. It's about time: the evidence for host plant-mediated selection in the apple maggot fly, *Rhagoletis pomonella*, and its implications for fitness trade-offs in phytophagous insects. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v.91, p.211-225, 1999.
- FRY, J.D. Trade-offs in fitness on different hosts - evidence from a selection experiment with a phytophagous mite. **American Naturalist**, v.136, p.569-580, 1990.
- GOTOH, T.; BRUIN, J.; SABELIS, M.W.; MENKEN, S.B.J. Host race formation in *Tetranychus urticae*: genetic differentiation, host plant preference, and mate choice in a tomato and a cucumber strain. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v.68, p.171-178, 1993.
- GOULD, F. Rapid host range evolution in a population of the phytophagous mite *Tetranychus urticae*. **Evolution**, v.33, 791-802, 1979.

- HILL, W.E. Polyphenols in the leaves of *Eucalyptus* L'Herit a chemotaxonomics survey: Introduction and study of the series globulares. **Phytoc**, v.5, p.1075-1090, 1987.
- HOLTZ, A.M.; OLIVEIRA, H.G.; PALLINI, A.; MARINHO, J.S.; ZANUNCIO, J.C.; OLIVEIRA, C.L. Adaptação de *Thyrinteina arnobia* em novo hospedeiro e defesa induzida por herbívoros em eucalipto. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.38, p.453-458, 2003.
- KARBAN, R.; BALDWIN, I.T. **Induced responses to herbivory**. Chicago, Univ. of Chicago Press. 1997.
- KARBAN, R.; AGRAWAL, A.A. Herbivore offense. **Annual Review of Ecology and System**, v.33, p.641-664, 2002.
- KOPTUR, S. Alternative defenses against herbivores in *Inga* (Fabaceae: Mimosoideae) over an elevational gradient. **Ecology**, v.66, p.1639-1650, 1985.
- KRIPS, O.E.; KLEIJN, P.W.; WILLEMS, P.E.L.; GOLS, G.J.Z.; DICKE, M. Leaf hairs influence searching efficiency and predation rate of the predatory mite *Phytoseiulus persimilis* (Acari: Phytoseiidae). **Experimental & Applied Acarology**, v.23, p.119-131, 1999.
- MARGOLIES, D.C.; SABELIS, M.W.; BOYER, J.E. Response of a phytoseiid predator to herbivore-induced plant volatiles: Selection on attraction and effect on prey exploitation. **Journal of Insect Behavior**, v.10, p.695-709, 1997.
- OLIVEIRA, H.N. **Potencial de uso de *Trichogramma* como agente de controle biológico de lepidópteros desfolhadores de *Eucalyptus* e sua associação com percevejos predadores**. 2001. 80p. Dissertação (Doutorado em Entomologia) – Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG, 2001.
- OLIVEIRA, H.G. **Respostas biológicas e comportamentais de *Thyrinteina arnobia* (Stoll, 1782) (Lepidoptera: Geometridae) à defesa induzida de plantas de *Eucalyptus* spp.** 2003. 37p. Dissertação (Mestrado em Entomologia) – Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG, 2003.
- OTERO, L.S. Contribuição ao conhecimento da entomofauna do Parque Florestal da Tijuca. **Brasil Florestal**, v.5, p.37-39, 1974.
- PALLINI, A.; VENZON, M.; JANSSEN, A. Infoquímicos de ácaros mediando interações em teias alimentares. p. 113-120. In VILELA, E.F.; DELLA LUCIA, T.M.C. (eds.) Feromônios de Insetos. 2ª Edição. Ribeirão Preto. 206p. 2001.
- PAPAJ, D.R.; LEWIS, A.C. **Insect Learning: Ecological and Evolutionary Perspectives**. New York: Chapman and Hall. 1993.
- PARÉ, P.; TUMLINSON, J.H. Plant volatiles as a defense against insect herbivores. **Plant Physiology**, v.121, p.325-331, 1999.

- PRICE, P.W. Ecological aspects of host plant resistance and biological control: Interactions among tritrophic levels. Interactions of plant resistance and parasitoids and predators of insects. **Annual Review of Ecology and System**, v.11, p.11-30, 1986.
- PRICE, P.W. **Insect ecology**. 3rd. ed. New York, John Wiley, 874p. 1997.
- RAUSHER, M.D. The evolution of habitat preference in subdivided populations. **Evolution**, v.38, p.596-608, 1984.
- RHOADES, D.F. Offensive-defensive interactions between herbivores and plants: their relevance in herbivore population dynamics and ecological theory. **American Naturalist**, v.125, p.205-238, 1985.
- RISCH, S.J. Insect herbivore abundance in tropical monocultures and polycultures: an experimental test of two hypothesis. **Ecology**, v.62, p.1325-1340, 1988.
- ROSE, U.S.R.; LEWIS, W.J.; TUMLINSON, J.H. Specificity of systemically released Cotton volatiles attractants for specialist and generalist parasitic wasps. **Journal of Chemical Ecology**, v.24, p.303-319, 1998.
- SANTOS, G.P.; ZANUNCIO, T.V.; ZANUNCIO, J.C. Desenvolvimento de *Thyrinteina arnobia* Stoll (Lepidoptera: Geometridae) em folhas de *Eucalyptus urophylla* e *Psidium guajava*. **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, v.29, p.13-22, 2000.
- SCHOWALTER, T.D.; HARGROVE, W.W.; CROSSLEY JR, D.A. Herbivory in forested ecosystems. **Annual Review of Entomology**, v.31, p.177-196, 1986.
- SOLOMON, M.E. Dinâmica de populações. São Paulo, E.P.U., 78p. 1980.
- STEINITE, I. & LEVINSH, G. Wound-induced responses in leaves of strawberry cultivars differing in susceptibility to spider mite. **Journal of Plant Physiology**, v.159, p.491-497, 2002.
- THALER, J.S.; FIDANTSEF, A.L.; DUFFEY, S.S.; BOSTOCK, R.M. Tradeoffs in plant defense against pathogens and herbivores: a field demonstration of chemical elicitors of induced resistance. **Journal of Chemical Ecology**, v.25, p.1597-1609, 1999.
- TURLINGS, T.C.J.; WÄCKERS, F.L.; VET, L.E.M.; LEWIS, W.J.; TUMLINSON, J.H. Learning of host-finding cues by hymenopterous parasitoids. In PAPA, D.R.; LEWIS, A.C. (eds.), **Insect learning**. New York, Chapman & Hall, p. 51-78, 1993.
- VALICENTE, F.H.; R.J. O'NEIL. Effect of two host plants on selected life history characteristics of *Podisus maculiventris* (Say) (Heteroptera: Pentatomidae). 1. Without access to prey. **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, v.22, p.513-519, 1993.

- VAN LOON; JOOP, J.A.; ELINE, W.; DICKE, M. Orientation behaviour of the predatory hemipteran *Perillus bioculatus* to plant and prey odours. **Journal of Insect Behaviour**, v.96, p.51-58, 2000.
- VET, L.E.M.; LEWIS, W.J.; CARDE, R.T. Parasitoid foraging and learning. **Chemical Ecology of Insects 2** (ed. by R.T. Carde and W.J. Bell), pp. 65-101. Chapman, New York. 1995.
- VIA, S. The genetic structure of host plant adaptation in a spatial patchwork: demographic variability among reciprocally transplanted pea aphid clones. **Evolution**, v.45, p.827-852, 1991.
- VIA, S. Sympatric speciation in animals: the ugly duckling grows up. **Trends in Ecology and Evolution**, v.16, p.381-390, 2001.
- WALLING, L.L. Induced resistance: from the basic to the applied. **Trends Plant Science**, v.6, p.445-447, 2001.
- ZANUNCIO, J.C.; GARCIA, J.F.; SANTOS, G.P.; ZANUNCIO, T.V.; NASCIMENTO, E.C. Biologia e consumo foliar de lagartas de *Euselasia apisaon* (Dalman, 1823) (Lepidoptera: Riodinidae) em *Eucalyptus* spp. **Revista Árvore**, v.14, p.45-54, 1990a.
- ZANUNCIO, J.C.; FAGUNDES, M.; ANJOS, N.; ZANUNCIO, T.V.; CAPITANI, L.R. Levantamento e flutuação populacional de lepidópteros associados à eucaliptocultura: V- Região de Belo Oriente, Minas Gerais, junho de 1986 a maio de 1987. **Revista Árvore**, v.14, p.35-44, 1990b.
- ZANUNCIO, J.C.; SANTOS, G.P.; BATISTA, L.G.; GASPERAZZO, W.L. Alguns aspectos da biologia de *Dirphia rosacordis* (Lepidoptera: Saturniidae) em folhas de eucalipto. **Revista Árvore**, v.36, p.112-117, 1993.
- ZANUNCIO, J.C.; DO NASCIMENTO, E.C.; GARCIA, J.F.; ZANUNCIO, T.V. Major lepidopterous defoliators of eucalypt in southeast Brazil. **Forest Ecology and Management**, v.65, p.53-63, 1994a.
- ZANUNCIO, J.C.; LEITE, J.E.M.; SANTOS, G.P.; NASCIMENTO, C.E. Nova metodologia para criação em laboratório de hemípteros predadores. **Revista Ceres**, v.41, p. 88-93, 1994b.
- ZANUNCIO, T.V.; ZANUNCIO, J.C.; TORRES, J.B.; LARANJEIRO, A.J. Biologia de *Euselasia Higenirs* (Lepidoptera: Riodinidae) e seu consumo foliar em *Eucalyptus urophylla*. **Revista Brasileira de Entomologia**, v.3, p.487-492, 1995.

ZANUNCIO, J.C.; Lacerda, M.C.; Zanuncio Junior, J.S.; Zanuncio, T.V.; Silva, M.C.; Espindula, M.C. Fertility table and rate of population growth of the predator *Supputius cincticeps* (Heteroptera: Pentatomidae) in plant of *Eucalyptus cloeziana* in the field. **Annals of Applied Biology**, v.144, p.357-361, 2004.

CAPÍTULO 1.

Localização de Plantas de *Eucalyptus urophylla* por *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae): Efeito de Aprendizagem

Anderson Mathias Holtz

Resumo – As plantas apresentam um sistema de defesa induzido que é ativado quando ocorre ataque de herbívoros. Nessas plantas atacadas há a produção de compostos voláteis que são utilizados como indicadores a inimigos naturais da presença de herbívoros nas plantas. O predador *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae) vem sendo utilizado como agente de controle de lepidópteros desfolhadores em plantios de eucalipto, porém, não há relatos sobre seu estabelecimento em campo. O estabelecimento de predadores em campo, depende, entre outros, do sucesso do encontro da presa. Como *P. nigrispinus* vem sendo criado em laboratório e apresenta curta história co-evolutiva com o eucalipto, pode ter dificuldade em encontrar as plantas e presas através dos voláteis induzidos por herbivoria, ou seja, esses predadores podem estar apresentando baixa capacidade de forrageamento em campo. Assim, objetivou-se estudar se *P. nigrispinus* provenientes de criação em laboratório com pupas de *Tenebrio molitor* (Coleoptera: Tenebrionidae) conseguem adquirir uma experiência prévia (aprendizado), para aumentar a eficiência de localização da planta e da presa, quando condicionados em plantas de eucalipto com lagartas de *T. arnobia*. Fêmeas de *P. nigrispinus* experientes foram mais atraídas pelas plantas de eucalipto do que aquelas sem experiência. As respostas de predadores aos voláteis são rápidas e estes predadores podem aprender a responder aos voláteis da nova planta. O fato desse mecanismo (aprendizado) tornar mais eficiente a busca pela presa, faz com que seja um método potencial para melhorar o controle promovido por essa espécie de predador.

Termos para indexação: Controle biológico, aprendizado, voláteis, eucalipto.

**Location of *Eucalyptus urophylla* Plants by the Predator *Podisus nigrispinus*
(Heteroptera: Pentatomidae): Effect of Learning**

Abstract - The induced defense system of plants is activated during the attack of herbivores with the production of volatile compounds, which are used by natural enemies to indicate the presence of pests. The predator *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae) is used against defoliator Lepidoptera in eucalypts plantations but its establishment in the field depends on many factors including the success to find prey. *P. nigrispinus* reared in laboratory may have difficulty to find the plants and its prey through volatiles induced by the herbivory what can reduce its foraging capacity in the field. This predator was reared in the laboratory with *Tenebrio molitor* (Coleoptera: Tenebrionidae) pupae and conditioned in eucalyptus plants with caterpillars of *T. arnobia*. This was made to evaluate if this experience (learning) can increase the efficiency of this predator to locate the plant and the prey. Experienced *P. nigrispinus* females were more attracted to eucalyptus plants than those inexperienced. This predator can learn and to present fast response to volatiles of the new plant. This mechanism (learning) can increase the searching efficiency of *P. nigrispinus* and its potential for biological control programs.

Index terms: Biological control, learning, volatile, eucalyptus.

Introdução

Plantas atacadas por herbívoros liberam voláteis que atraem inimigos naturais (Drukker et al., 1995; Scutareanu et al., 1997; Janssen, 1999; Venzon et al., 1999; Karban & Agrawal, 2002; Degenhardt et al., 2003), que os usam para a localização de presas e hospedeiros (Turlings et al., 1995; DeBoer et al., 2005). Estes voláteis também podem originar-se de plantas intactas (Takasu & Lewis, 2003), bem como do hospedeiro/presa ou de seus produtos tais como fezes, teia, exúvia (Steidle & van Loon, 2003). Assim, esses inimigos naturais se orientam pelas pistas do complexo planta/presa (Steidle & van Loon, 2003).

Cada combinação inseto-planta tende a produzir diferentes misturas de voláteis. Além disso, fatores abióticos, como luz e água, também podem influenciar a composição dessas misturas (Takabayashi et al., 1994a,b; Scutareanu et al., 1997; Gouinguéné & Turlings, 2002; Gnanvossou et al., 2003). Predadores e parasitóides são, portanto, colocados frente a uma imensa variedade de informações liberadas pelas plantas (DeMoraes et al., 1998; Sabelis et al., 1999; Karban & Agrawal, 2002). Os voláteis induzidos por herbivoria (VIH) podem prover informações específicas para o forrageamento de predadores (e parasitóides). Estas informações podem determinar as espécies de herbívoros que estão se alimentando nas plantas (Turlings et al., 1993; DeMoraes et al., 1998), bem como às diferentes fases de uma mesma espécie de herbívoro (Takabayashi et al., 1995; Mattiacci et al., 1995; Gouinguéné et al., 2003), além de diferentes espécies de plantas, idade e tipo de tecido da planta (van den Boom, 2003). Portanto, os inimigos naturais herbívoros têm que manejar as variações das informações das plantas infestadas por presas durante o forrageamento (Boer & Dicke, 2004).

Contudo, a capacidade de percepção dos voláteis associados ao complexo planta-herbívoro pode ser prejudicada durante a criação massal de inimigos naturais e, reduzir a eficiência de busca desses inimigos em campo (Molina-Rugama, 2002). A maioria das criações massais de inimigos naturais são feitas em laboratório com dietas artificiais ou hospedeiros alternativos. As dietas artificiais facilitam e diminuem os custos de produção de inimigos naturais, mas, podem comprometer a eficiência dos mesmos em campo, pois os estímulos aos quais estes inimigos estão submetidos numa criação massal são consideravelmente diferentes daqueles utilizados para buscar presas/hospedeiros em campo (Godfray, 1994). Por exemplo, Herard et al. (1988) observaram que o parasitóide *Microplitis demolitor* Wilkinson responde a voláteis da planta hospedeira na qual seu hospedeiro se alimentou, o que não ocorre quando é criado em hospedeiros provenientes de dietas artificiais. A utilização de hospedeiros alternativos para criação de predadores, portanto, pode afetar a sua resposta na localização da planta e da presa (Drukker et al., 2000a; Molina-Rugama, 2002).

Para manejar essa variedade de informações, os predadores podem especializar-se em uma determinada pista através do aprendizado (Drukker et al., 2000a). O aprendizado pode ser definido como uma mudança no comportamento devido ao resultado de uma experiência bem e/ou mal sucedida (Eiras & Gerik, 2001). Os predadores também podem ajustar sua resposta comportamental através de uma combinação de estímulos proveniente do complexo planta/presa, bem como de seus produtos tais como fezes, teia e exuvia (aprendizagem associativa) (Drukker et al., 2000a,b; Steidle & van Loon, 2003). Estudos sobre o comportamento de forrageamento de parasitóides indicam que a aprendizagem é um fenômeno muito mais comum nesse grupo do que se imaginava, e cada vez mais se reforça o seu papel na modulação da sensibilidade da fêmea de várias espécies de parasitóides aos VIH

(Lewis & Martin, 1990; Vet & Groenewold, 1990; Turlings et al., 1993; Boer & Dicke, 2004). Contudo, pouco se tem estudado sobre o aprendizado associativo em predadores aos VIH (Drukker et al., 2000a,b; Boer & Dicke, 2004).

Uma das possíveis utilizações dos semioquímicos no contexto do manejo de pragas é tornar o forrageamento dos inimigos naturais mais eficiente antes da sua liberação. As respostas dos inimigos naturais a herbívoros ou a seus produtos são mais fixas e fortes, enquanto as respostas às plantas são mais plásticas e inicialmente fracas (Vet & Dicke, 1992). Possivelmente, o aprendizado tem maior probabilidade de ser bem sucedido no manejo de pragas quando seu objetivo é manipular a resposta dos inimigos naturais aos VIH. Como esses VIH são utilizados no início da seqüência de forrageamento, a modificação desse passo através da aprendizagem diminuiria a tendência dos inimigos naturais em se dispersarem para outras áreas após a liberação.

O predador *Podisus nigrispinus* (Dallas) (Heteroptera: Pentatomidae) vem sendo produzido em laboratório com presa alternativa e liberado em áreas de reflorestamento para o controle de *Thyriniteina arnobia* Stoll (Lepidoptera: Geometridae) (Zanuncio et al., 1990), porém não se têm dados sobre seu estabelecimento nessas áreas.

O estabelecimento e/ou manutenção dos percevejos predadores em campo e sua ação sobre insetos-praga depende, entre outros, do sucesso no encontro da presa (Molina-Rugama et al., 2001). Como o predador *P. nigrispinus* vem sendo criado com presas alternativas (*Tenebrio molitor*, por exemplo), os estímulos aos quais está submetido são diferentes daqueles que deve utilizar para buscar presas em campo.

É possível que o condicionamento em laboratório influencie negativamente a capacidade de busca de *P. nigrispinus*, já que esses predadores, possivelmente, se tornam inexperientes aos VIH e aos odores associados à própria presa natural. Para

testar esta hipótese, conduziu-se um experimento para verificar se *P. nigrispinus* provenientes de criação massal em laboratório aumenta sua capacidade de localizar plantas de eucalipto infestadas por *T. arnobia* quando previamente condicionado nessa combinação planta-presa. Por meio desse condicionamento, buscou determinar se indivíduos de *P. nigrispinus*, provenientes da criação massal (indivíduos inexperientes aos VIH), conseguiriam adquirir experiência (aprendizado) para localização de plantas de eucalipto, o que aumentaria a eficiência de busca desse predador no campo.

Materiais e Métodos

1. Criação de *Thyriniteina arnobia*

Adultos de *T. arnobia*, coletados em plantios de eucalipto no Estado de Minas Gerais, foram levados para laboratório e mantidos em temperatura de $25 \pm 2^\circ\text{C}$, fotofase de 12 horas e umidade relativa de $70 \pm 10\%$. Casais de *T. arnobia* foram individualizados em potes plásticos (500ml) com tampa plástica, contendo uma abertura central, vedada com tela de malha fina, tipo organza. Foram colocadas tiras de papel no interior dos potes e presas à tampa desses para servirem como local de oviposição desse lepidóptero. Logo após a eclosão dos ovos, as lagartas de *T. arnobia* foram transferidas para galhos de plantas de eucalipto (com ± 2 anos) com folhas sem danos. Os galhos foram envoltos em sacos de tecido tipo organza (0,70 x 0,40m) onde as lagartas permaneceram até a fase pupal (Figura 1A). Após a emergência, os adultos de *T. arnobia*, foram colocados em potes plásticos e levados para laboratório (como descrito anteriormente).

2. Criação e condicionamento de *Podisus nigrispinus* em plantas de eucalipto

Ninfas de primeiro estágio de *P. nigrispinus* foram obtidas da criação massal de laboratório, sob temperatura de $25 \pm 2^\circ \text{C}$, U.R. de $70 \pm 10\%$ e fotoperíodo de 12 h. Essas ninfas foram criadas desde o primeiro estágio até fase adulta em grupos de cinco por placa de Petri (15,0 x 1,2 cm) (Figura 1B). Cada placa continha um chumaço de algodão no seu interior, o qual foi umedecido, diariamente, com água destilada para manutenção da umidade. A alimentação desses insetos foi realizada seguindo-se a metodologia de Zanuncio et al. (1994), com pupas de *Tenebrio molitor* L. (Coleoptera: Tenebrionidae) (Figura 1B).

Após atingirem a fase adulta, os percevejos foram separados em dois grupos. O primeiro grupo continuou recebendo pupas de *T. molitor* (Figura 2A) e o segundo grupo foi confinado em sacos de tecido tipo organza (0,70 x 0,40m). Estes sacos de organza envolveram galhos de plantas de eucalipto em campo por 48 horas (Figura 2B). No interior desses sacos, além dos percevejos, foram colocadas lagartas de *T. arnobia*, para o condicionamento dos percevejos a essa presa e sobre a planta (Figura 2B).

3. Experimentos

Para testar o efeito do condicionamento sobre *P. nigrispinus*, foram feitos experimentos de liberação e recaptura desse predador, seguindo-se metodologia de Pallini et al. (1997). Utilizou-se três plantas testes (infestadas ou injuriadas por herbívoros) intercaladas com outras três plantas testes (limpas, livres de ataques de artrópodes) formando um hexágono na gaiola de observação (Figura 3A). As plantas de eucalipto (*E. urophylla*) utilizadas foram produzidas no viveiro da UFV em vasos

plásticos e livres de ataque de artrópodes. Para os experimentos, as plantas foram padronizadas em idade (\pm 4 meses) e tamanho (cerca de 30 cm).

Estas plantas foram colocadas dentro de uma gaiola de observação (1,75 x 1,75 x 1 m) constituída com estrutura de madeira e revestida de tecido tipo “organza” nas laterais e na parte superior. A parte lateral da gaiola foi fechada com “velcro”, o que possibilitou abri-la para a inserção do material em estudo. A base da gaiola foi feita de madeira, com seis furos equidistantes, formando um hexágono de um metro de diâmetro, onde foram encaixados os vasos com as plantas (Figura 3B). Isto permitia que a borda dos vasos ficassem no mesmo nível do solo que cobria o fundo da gaiola, nivelando o solo do vaso com o da gaiola. Os solos dos vasos e do fundo da gaiola foram umedecidos, uniformizando e umidificando o ambiente.

Nos experimentos foram utilizadas somente fêmeas de *P. nigrispinus* para evitar que tais insetos fossem atraídos pelo feromônio sexual do parceiro sobre a planta e que estes fossem quantificados como insetos atraídos apenas pelo coespecífico. Para se proceder à liberação dos percevejos, os mesmos foram individualizados em tubos de vidro (10 cm de comprimento), tampados com algodão, 24 horas antes da liberação, permanecendo nesse período sem alimento. Após esse período, os tubos contendo os percevejos foram posicionados horizontalmente no centro do hexágono minutos antes da liberação na gaiola de observação (Figuras 3A e 3B). A seguir, esses tubos foram cobertos com solo, ficando livre apenas a extremidade vedada com algodão. Esse procedimento foi realizado para evitar que a luminosidade interferisse na saída dos percevejos dos tubos (Venzon et al., 1999; Holtz, 2001). Os percevejos foram liberados dos tubos 30 minutos depois da montagem de cada repetição.

No primeiro experimento, avaliou-se a recaptura de *P. nigrispinus*, com e sem experiência, em plantas de eucalipto infestadas por *T. arnobia*. Três das seis plantas de eucalipto foram infestadas por lagartas de *T. arnobia*. Foram colocadas 10 lagartas de quarto estágio por planta, totalizando 30 lagartas por repetição. As lagartas de *T. arnobia* foram colocadas nas plantas 48 horas antes do início das observações, para causarem injúria às folhas, e mantidas nessas plantas. As outras três plantas da respectiva repetição não tinham injúrias. As plantas com e sem infestação foram colocadas dentro da gaiola de observação em posições alternadas minutos antes do início dos testes (Figura 3A).

No segundo experimento, avaliou-se a recaptura de *P. nigrispinus*, com e sem experiência, em plantas de eucalipto injuriadas por *T. arnobia*, mas sem a presença das lagartas. A metodologia utilizada foi semelhante à do experimento anterior, porém, as lagartas de *T. arnobia* foram retiradas das plantas minutos antes da liberação dos percevejos.

Foram feitos experimentos com a presença e ausência do herbívoro nas plantas de eucalipto para verificar se a possível atração de *P. nigrispinus* era devida à presença da presa na planta (caiomônio) ou pelos possíveis voláteis liberados pela planta injuriada (alomônio), ou ainda pelo complexo planta/presa.

Para cada experimento foram realizadas quatro repetições com percevejos previamente condicionados (experientes) em plantas de eucalipto e lagartas de *T. arnobia* e quatro repetições com percevejos provenientes de criação massal (inexperientes). Utilizou-se 50 fêmeas de *P. nigrispinus*, com três dias de idade, por repetição. Em cada repetição foram utilizados novos percevejos testes e novas plantas,

que foram colocadas na gaiola de observação em posições diferentes das repetições anteriores para evitar qualquer efeito de direcionabilidade causada por luz, movimentação de correntes de ar e outros.

Foi avaliado, em cada repetição, o número de percevejos encontrados por planta a cada uma hora. As leituras com intervalos de uma hora foram realizadas até o anoitecer, pois este inseto é de hábito diurno, reduzindo suas atividades à noite (Holtz, 2001). Novas leituras foram feitas a partir das sete horas da manhã do dia seguinte até completar 24 horas da montagem da repetição. A cada leitura, os predadores encontrados nas plantas foram removidos. A frequência das leituras foi realizada visando garantir que os insetos fossem recapturados na primeira planta que visitassem (Holtz, 2001).

Os dados foram submetidos a ANOVA multifatorial com as percentagens de indivíduos recapturados nas plantas transformadas em arcoseno da raiz quadrada dividido por 100, sendo o condicionamento, a injúria e as posições das plantas na gaiola os fatores (Sokal & Rohlf 1995). Os resultados de recaptura total de *P. nigrispinus* foram analisados pelo teste T ao nível de 5%.

Resultados

No primeiro experimento, com plantas limpas e plantas injuriadas por *T. arnobia* e com a presença das lagartas, observou-se que houve influência do condicionamento e do estado da planta (limpa ou infestada), bem como da interação desses fatores (condicionamento x planta) na porcentagem de recaptura de *P. nigrispinus* nas plantas (Tabela 1). A porcentagem de recaptura foi maior tanto em plantas limpas quanto sobre plantas infestadas para percevejos previamente

condicionados anteriormente em eucalipto com *T. arnobia* (Tabela 1). Em plantas limpas, a taxa de recaptura de fêmeas de *P. nigrispinus* condicionadas (fêmeas experientes) foi de 24,5% por planta e de 14,7% por planta para fêmeas provenientes da criação de laboratório (fêmeas inexperientes) (Figura 4). Em plantas infestadas, a taxa de recaptura foi de 44,0% para fêmeas condicionadas e de 21,1% para fêmeas não condicionadas (Figura 4). Fêmeas de *P. nigrispinus* condicionadas em eucalipto com *T. arnobia* apresentaram maior taxa total de recaptura (68,5%) do que aquelas de laboratório (35,8%) ($T = -8,5456$; $df = 6$; $P = 0,0001$) (Figura 5).

No segundo experimento, com plantas de eucalipto limpas e plantas injuriadas por *T. arnobia*, mas sem a presença das lagartas, também houve influência do condicionamento e do estado da planta (limpa ou injuriada), bem como da interação desses fatores (condicionamento x planta) na porcentagem de recaptura de *P. nigrispinus* nas plantas (Tabela 2). A porcentagem de recaptura também foi maior tanto em plantas limpas quanto sobre plantas injuriadas quando os percevejos foram previamente condicionados (Tabela 2). Em plantas limpas, a taxa de recaptura de fêmeas de *P. nigrispinus* condicionadas foi de 20,7% por planta e de 14,7% por planta para fêmeas provenientes de laboratório (Figura 6). Em plantas injuriadas por *T. arnobia* a taxa de recaptura desse predador por planta foi de 35,2% para fêmeas condicionadas e de 19,5% para fêmeas sem condicionamento (Figura 6). A taxa total de recaptura nesse experimento foi de 56,0% para fêmeas de *P. nigrispinus* condicionadas em planta + herbívoro e de 34,2% para aquelas provenientes de laboratório ($T = -6,2757$; $df = 6$; $P = 0,0007$) (Figura 7).

Discussão

A metodologia de criação em laboratório pode afetar o forrageamento de *P. nigrispinus*. Embora populações desse predador possam ser estabelecidas com relativa facilidade em laboratório, a alimentação com presa alternativa (*T. molitor*) por longos períodos, afeta a habilidade de *P. nigrispinus* na procura da sua presa. Mudanças comportamentais em inimigos naturais na busca de presa natural ocorrem como resultado de criação em presas/hospedeiros alternativos ou em meio artificial (van Lenteren, 1986; Molina-Rugama et al., 2001). O condicionamento do predador em presas alternativas pode produzir indivíduos inexperientes aos voláteis de plantas induzidos pelo herbívoro (VIH) e aos odores associados à própria presa natural (Molina-Rugama, 2002).

Neste trabalho foi verificado que o predador *P. nigrispinus* aprendeu a localizar a planta com a presa após um curto período de condicionamento (48 horas em planta + herbívoro). A experiência com presa, ou talvez apenas o contato com a mesma ou seus produtos, aumenta a resposta aos odores associados ao complexo planta/presa (Eiras & Gerk, 2001). As respostas de predadores aos voláteis são rápidas e estes podem aprender a responder aos VIH emitidos pela planta (Papaj & Lewis, 1993; Vet et al., 1995; Drukker et al., 1997; Margolies et al., 1997; Krips et al., 1999; Drukker et al., 2000a,b; Steinite & Levinsh, 2002). Além disso, evidências de aprendizagem têm sido relatadas para espécies de parasitóides das famílias Ichneumonidae, Braconidae e Tachinidae (Eiras & Gerk, 2001), ácaros (Drukker et al., 2000b) e aranhas predadoras (Morse, 2000).

O predador *P. nigrispinus* poderia, também, aprender a associar os VIH para o seu sucesso de busca em campo. Desta forma, em uma situação de manejo de pragas, interações anteriores com a praga que se deseja controlar podem contribuir para o

sucesso de forrageamento do predador (Eiras & Gerk, 2001). Isto deve ser considerado para *P. nigrispinus*, pois a aprendizagem de odores associados com a possível praga ou seus produtos poderia aumentar a preferência e/ou habilidade desse predador para forragear em ambientes específicos.

Indivíduos de *P. nigrispinus* condicionados são mais eficientes na localização da planta e do herbívoro, possivelmente por odores associados a esses organismos. Nesse sentido, é interessante salientar a importância da presença ou ausência do herbívoro na planta para a atração do predador. A planta é um componente importante em uma teia alimentar, pois os inimigos naturais localizam primeiro a mesma por voláteis liberados, para depois localizarem a presa (Vet & Dicke, 1992). Holtz et al. (dados não publicados) observaram que houve uma maior tendência de visitação de *P. nigrispinus* em plantas de eucalipto com *T. arnobia* em relação àquelas plantas injuriadas e sem as lagartas desse herbívoro.

Isto sugere que não é necessário, apenas, que o herbívoro injurie a planta, por tempo indeterminado, para que ela libere voláteis capazes de atrair inimigos naturais, mas que o herbívoro permaneça na planta, injuriando-a e estimulando-a a liberar continuamente esses voláteis. Além disso, pistas químicas produzidas por plantas (sinomônios) são informações indiretas da presença de herbívoros, não sendo estas tão confiáveis, embora essas sejam percebidas a distâncias mais longas (Vet & Dicke, 1992). Por outro lado, pistas químicas produzidas por herbívoros (caiomônios) são informações mais confiáveis da presença dos mesmos, apesar de serem menos detectáveis a longas distâncias (Du et al., 1996; DeMoraes et al., 1998). Cavalcanti et al. (2000) comentam que o percevejo predador *P. nigrispinus* localiza lagartas desfolhadoras de eucalipto, como *T. arnobia*, por meio da combinação de sinomônios de plantas e de caiomônios liberado pelas fezes e do corpo de sua presa.

Entretanto, mesmo sem a presença de lagartas nas plantas, observou-se atração de *P. nigrispinus* para as plantas de eucalipto injuriadas. Possivelmente, a atração desse predador se deu pelos VIH. Contudo, uma vez livre do ataque de herbívoros, por quanto tempo essas plantas continuariam liberando os VIH para atrair inimigos naturais? Com a ausência do dano, a liberação dos VIH tende a diminuir e até mesmo a parar, e conseqüentemente cessa a atração de inimigos naturais. Sabe-se, também, que a produção/liberação desses VIH tem um custo energético para as plantas, sendo este investimento em prol de sua própria defesa. Por isso, uma vez livre do ataque dos herbívoros, as plantas não são mais estimuladas a continuarem liberando esses voláteis (Dicke & Sabelis, 1989).

Quando foram oferecidas plantas de eucalipto limpas, sem a presença e injúria provocada por lagartas de *T. arnobia*, observou-se que também houve atração de *P. nigrispinus*, principalmente daqueles percevejos que foram condicionados nas plantas, sendo, porém, em menor quantidade quando comparado em planta + herbívoro e planta com injúria. A atração de *P. nigrispinus* por plantas limpas pode estar relacionada com os odores intrínsecos das mesmas ou por componentes visuais (coloração, arquitetura da planta, tamanho e formato das folhas) que podem ser importantes na atração desse predador para plantas de eucalipto (Cavalcanti et al., 2000). Possivelmente, *P. nigrispinus*, quando condicionado em planta + herbívoro, não só aprende a responder aos VIH, mas também consegue localizar as plantas, mesmo estas estando sem injúrias. Embora pistas químicas sejam as fontes principais de informação que conduzem os inimigos naturais, os formatos, cores e padrões da área ao redor da lagarta também são importantes para a localização da planta e, posteriormente, da presa (Eiras & Gerik, 2001).

O predador *P. nigrispinus*, após curto período de tempo condicionado na planta junto com a presa, torna-se eficaz na localização da planta e da presa. Se há aprendizado por esse predador, porque, então, seu estabelecimento e eficiência no controle de pragas em campo é uma incógnita? Uma hipótese pode ser o fato de que surtos de lepidópteros ocorrem de forma esporádica em plantios de eucalipto. Desta forma, se há escassez de presa para predadores, a manutenção dos mesmos em campo fica limitada, afetando seu estabelecimento e possivelmente sua eficiência no controle de pragas em surtos posteriores.

Outra hipótese é que plantas de eucalipto podem estar interagindo negativamente com predadores, ou seja, as lagartas ao se alimentarem de folhas de eucalipto seqüestrariam compostos tóxicos, tornando-se impalatáveis ou tóxicas a esses inimigos naturais. Ou, ainda, por apresentarem curta história co-evolutiva (inimigo natural e planta de eucalipto), as próprias plantas afetariam negativamente os percevejos devido às altas concentrações de compostos secundários, pois tais insetos também utilizam plantas para obterem água e nutrientes (Agrawal et al., 1999).

Os resultados obtidos no presente trabalho permitem concluir que *P. nigrispinus* condicionado em eucalipto e *T. arnobia* por um período de tempo curto aumenta a eficiência na localização de plantas infestadas, bem como consegue encontrar as plantas de eucalipto sem injúrias. A idéia mais antiga da aplicação de aleloquímicos (sinomônios e cairomônios), que evoca o comportamento de forrageamento de inimigos naturais, é a de identificar e sintetizar os compostos químicos e aplicá-los no campo (Eiras & Gerk, 2001). Estes mesmos autores comentam que outro método de se aumentar o comportamento de forrageamento de inimigos naturais é utilizar cultivares de plantas, que podem ser desenvolvidas pela engenharia genética, que aumentam a produção de sinomônios quando danificadas

pelo inseto-praga. Porém, a técnica de aprendizagem é a mais sugerida para a aplicação de semioquímicos, visando aumentar o forrageamento de inimigos naturais. Isto consiste em aumentar a resposta do inimigo natural ao estímulo alvo (presa/hospedeiro) e colocar esse inimigo em contato com o estímulo antes de sua liberação (Eiras & Gerk, 2001). Por isto, interações anteriores de *P. nigrispinus* com a planta e a presa (aprendizagem) devem ser feitas antes desse predador ser liberado em plantios de eucalipto para melhorar o sucesso de seu forrageamento. No entanto, novos estudos devem ser realizados para verificar o estabelecimento e eficiência desses predadores em campo, testando as hipóteses aqui formuladas.

Agradecimentos

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) e à Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado de Minas Gerais (FAPEMIG), pela concessão de bolsas.

Referências

- AGRAWAL, A.A.; KOBAYASHI, C.; THALER, J.S. Influence of prey availability and induced host-plant resistance on omnivory by western flower thrips. **Ecology**, v.80, p.518-523, 1999.
- BOER, J.G.; DICKE, M. Experience with methyl salicylate affects behavioural responses of a predatory mite to blends of herbivore-induced plant volatiles. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v.110, p.181-189, 2004.
- CAVALCANTI, M.G.; VILELA, E.F.; EIRAS, A.E.; ZANUNCIO, J.C.; PICANÇO, M.C. Interação tritrófica entre *Podisus nigrispinus* (Dallas) (Heteroptera: Pentatomidae), *Eucalyptus* e *Thyrintina arnobia* Stoll (Lepidoptera: Geometridae): I Visitação. **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, v.29, p.697-703, 2000.
- DE BOER, J.G.; SNOEREM, T.A.L.; DICKE, M. Predatory mites learn to discriminate between plant volatiles induced by prey and non prey herbivores. **Animal Behavior**, v.69, p.869-879, 2005.
- DEGENHARDT, J.; GERSHENZON, J.; BALDWIN, I.T.; KESSLER, A. Attracting friends to feast on foes: engineering terpene emission to make crop plant more attractive to herbivore enemies. **Current Opinion in Biotechnology**, v.14, p.169-176, 2003.
- DeMORAES, C.M.; LEWIS, W.J.; PARE, P.W.; ALBORN, H.T.; TUMLINSON, J.H. Herbivore-infested plants selectively attract parasitoids. **Nature**, v.393, p.570-573, 1998.
- DICKE, M.; SABELIS, M.W. Does it pay plants to advertize for bodyguards? In LAMBERS, H. *et al.* (eds.). **Causes and consequences of variation in growth rate and reciprocity of higher plants**. The Hague, The Netherlands, SBP Academic Publishing, p. 341-358, 1989.
- DRUKKER, B.; SCUTAREANU, P.; SABELIS, M.W. Do anthocorid predators respond to synomones from *Psylla* infested pear tress under field conditions? **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v.77, p.193-203, 1995.
- DRUKKER, B.; JANSSEN, A.; RAVENSBERG, W.; SABELIS, M.W. Improved control capacity of the mite predator *Phytoseiulus persimilis* (Acari: Phytoseiidae) on tomato. **Experimental & Applied Acarology**, v.21, p.507-518, 1997.
- DRUKKER, B.; BRUIN, J.; SABELIS, M.W. Anthocorid predators learn to associate herbivore-induced plant volatiles with presence or absence of prey. **Physiological Entomology**, v.25, p.260-265, 2000a.
- DRUKKER, B.; BRUIN, J.; JACOBS, G.; KROON, A.; SABELIS, W. How predatory mites learn to cope with variability in volatile plant signals in the environment of their herbivorous prey. **Experimental & Applied Acarology**, v.24, p.881-895, 2000b.

- DU, Y.J.; POPPY, G.M.; POWELL, W. Relative importance of semiochemicals from first and second trophic levels in host foraging behavior of *Aphidius ervi*. **Journal of Chemical Ecology**, v.22, p.1591-1605, 1996.
- EIRAS, A.E.; GERK, A.O. Cairomônios e aprendizagem em parasitóides, p.127-134. In VILELA, E.F.; DELLA LUCIA, T.M.C. (Ed.). **Feromônios de insetos: biologia, química e emprego no manejo de pragas**. Ribeirão Preto, Holos, 2001.
- GNANVOSSOU, D.; HANNA, R.; DICKE, M. Infochemical-mediated intraguild interactions among three predatory mites on cassava plants. **Oecologia**, v.135, p.145-162, 2003.
- GODFRAY, H.C.J. Parasitoids: behavioural and evolutionary ecology. Princeton, Princeton University Press, 437p. 1994.
- GOINGUENÉ, S.P.; TURLINGS, T.C.J. The effects of abiotic factors on induced volatile emissions in corn plants. **Plant Physiology**, v.129, p.1296-1307, 2002.
- GOINGUENÉ, S.P.; ALBORN, H.; TURLINGS, T.C.J. Induction of volatile emissions in maize by different larval instars of *Spodoptera littoralis*. **Journal of Chemical Ecology**, v.29, p.145-162, 2003.
- HÉRARD, F.; KELLER, M.A.; LEWIS, W.J.; TUMLINSON, J.H. Beneficial arthropod behavior mediated by airborne semiochemicals. IV – Influence of host diet on host oriented flight chamber responses of *Microplitis demolitor* Wilkinson. **Journal of Chemical Ecology**, v.14, p.1597-1606, 1988.
- HOLTZ, A.M. **Interações tritróficas afetando os surtos de pragas em Myrtaceae**. 2001. 104p. Dissertação (Mestrado em Entomologia) – Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG, 2001.
- JANSSEN, A. Plants with spider-mite prey attract more predatory mites than clean plants under greenhouse conditions. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v.90, p.191-198, 1999.
- KARBAN, R.; AGRAWAL, A.A. Herbivore offense. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v.33, p.641-664, 2002.
- KRIPS, O.E.; KLEIJN, P.W.; WILLEMS, P.E.L.; GOLS, G.J.Z.; DICKE, M. Leaf hairs influence searching efficiency and predation rate of the predatory mite *Phytoseilus persimilis* (Acari: Phytoseiidae). **Experimental & Applied Acarology**, v.23, p.119-131, 1999.
- LEWIS, W.J.; MARTIN, W.R. Semiochemicals for use with parasitoids: status and future. **Journal of Chemical Ecology**, v.16, p.3067-3089, 1990.
- MARGOLIES, D.C.; SABELIS, M.W.; BOYER, J.E. Response of a phytoseiid predator to herbivore-induced plant volatiles: Selection on attraction and effect on prey exploitation. **Journal of Insect Behaviour**, v.10, p.695-709, 1997.

- 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**, v.92, p.2036-2040, 1995.
- MOLINA-RUGAMA, A.J. **Localização da presa, reprodução, longevidade e desenvolvimento da glândula de feromônio do predador *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae), em resposta a privação de alimento.** 2002. 82p. Tese (Doutorado em Entomologia) – Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG, 2002.
- MOLINA-RUGAMA, A.J.; ZANUNCIO, J.C.; VINHA, E.; RAMALHO, F.S. Daily rate of egg laying of the predador *Podisus rostralis* (Stal) (Heteroptera: Pentatomidae) under different feeding intervals. **Revista Brasileira de Entomologia**, v.45, p.1-5, 2001.
- MORSE, D.H. The effect of experience on the hunting success of newly emerged spiderlings. **Animal Behaviour**, v.60, p.827-835, 2000.
- PALLINI, A.; JANSSEN, A.; SABELIS M.W. Odour-mediated responses of phytophagous mites to conspecific and heterospecific competitors. **Oecologia**, v.110, p.179-185, 1997.
- PAPAJ, D.R.; LEWIS, A.C. *Insect Learning: Ecological and Evolutionary Perspectives*. New York: Chapman and Hall. 1993.
- SABELIS, M.W.; JANSSEN, A.; PALLINI, A.; VENZON, M.; BRUIN, J.; DRUKKER, B.; SCUTAREANU, P. Behavioural responses of predatory and herbivorous arthropods to induced plant volatiles: from evolutionary ecology to agricultural applications. In AGRAWAL, A.A.; TUZUN, S.; BENT, E. **Induced Plant Defenses Against Pathogens and Herbivores**. APS Press, The American Phytopathological Society, St. Paul, Minnesota, 1999.
- SCUTAREANU, P.; DRUKKER, B.; BRUIN, J. Volatiles from *Psylla*-infested pear tress and their possible involvement in attraction of anthocorid predators. **Journal of Chemical Ecology**, v.23, p.2241-2260, 1997.
- SOKAL, R.R.; ROHLF, F.J. **Biometry**. 3rd ed. New York, Freeman, 1995.
- STEIDLE, J.L.M.; VAN LOON, J.J.A. Dietary specialization and infochemical use in carnivorous arthropods: testing a concept. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v.108, p.133-148, 2003.
- STEINITE, I.; LEVINSH, G. Wound-induced responses in leaves of strawberry cultivars differing in susceptibility to spider mite. **Journal of Plant Physiology**, v.159, p.491-497, 2002.
- TAKABAYASHI, J.; DICKE, M.; TAKAHASHI, S.; POSTHUMUS, M.; VAN BEEK, T.A. Leaf age affects composition of herbivore-induced synomones and attraction of predatory mites. **Journal of Chemical Ecology**, v.20, p.373-386, 1994a.

- TAKABAYASHI, J.; DICKE, M.; POSTHUMUS, M. Volatile herbivore-induced terpenoids in plant-mite interactions: variation caused by biotic and abiotic factors. **Journal of Chemical Ecology**, v.20, p.1329-1354, 1994b.
- TAKABAYASHI, J.; TAKAHASHI, S.; DICKE, M.; POSTHUMUS, M. Developmental stage of herbivore *Pseudaletia separata* affects production of herbivore-induced synomone by corn plants. **Journal of Chemical Ecology**, v.21, p.273-287, 1995.
- TAKASU, K.; LEWIS, W.J. Learning of host searching cues by the larval parasitoid *Microplitis croceipes*. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v.108, p.77-84, 2003.
- TURLINGS, T.C.J.; WÄCKERS, F.L.; VET, L.E.M.; LEWIS, W.J.; TUMLINSON, J.H. Learning of host-finding cues by hymenopterous parasitoids. In PAPA, D.R.; LEWIS, A.C. (eds.), **Insect Learning**. New York, Chapman & Hall, p. 51-78, 1993.
- TURLINGS, T.C.J.; LOUGHRIN, J.H.; McCALL, P.J. How caterpillar-damaged plants protect themselves by attracting parasitic wasps. **PNAS**, v.92, p.4169-4174, 1995.
- VAN DEN BOOM, C.E.M. **Plant defence in a tritrophic context. Chemical and behavioural analyses of the interactions between spider mites, predatory mites and various plant species**. 2003. Thesis (PhD) – Wageningen University, Netherlands, 2003.
- VAN LENTEREN, J.C. Parasitoids in the greenhouse: successes with seasonal inoculative release systems. In WAAGE, J.K. & GREATHEAD, D.J. (eds). **Insects parasitoids**. London, Academic Press, p. 342-374, 1986.
- VENZON, M.; JANSSEN, A.; SABELIS, M.W. Attraction of a generalist predator towards herbivore-infested plants. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v.93, p.305-314, 1999.
- VET, L.E.M.; DICKE, M. Ecology of infochemical use by natural enemies in a tritrophic context. **Annual Review of Entomology**, v.37, p.141-172, 1992.
- VET, L.E.M.; GROENEWOLD, A.W. Semiochemicals and learning in parasitoids. **Journal of Chemical Ecology**, v.16, p.3119-3135, 1990.
- VET, L.E.M.; LEWIS, W.J.; CARDE, R.T. Parasitoid foraging and learning. **Chemical Ecology of Insects 2** (ed. by R.T. Carde and W.J. Bell), Chapman, New York. p. 65-101, 1995.
- ZANUNCIO, J.C.; FAGUNDES, M.; ANJOS, N.; ZANUNCIO, T.V.; CAPITANI, L.C. Levantamento e flutuação populacional de lepidópteros associados à eucaliptocultura – V: Região de Belo Oriente, MG, junho de 1986 a maio de 1987. **Revista Árvore**, v.1, p.35-44, 1990.

ZANUNCIO, J.C.; ALVES, J.B.; ZANUNCIO, T.V.; GARCIA, J.F. Hemipterous predators of eucalypt desfoliators caterpillars. **Forest Ecology Management**, v. 65, p. 65-73, 1994.

Tabela 1. Análise de variância, com dados transformados em arcoseno da raiz quadrada dividido por 100, da porcentagem de recaptura de fêmeas de *P. nigrispinus*, com e sem experiência, em plantas de eucalipto limpas e infestadas por *T. arnobia*.

F.V.	G.L.	S.Q.	Q.M.	F	P
Condicionamento (C)	1	0,1130	0,1130	102,35	0,0000
Infestação (I)	1	0,0678	0,0678	61,44	0,0000
Posição	5	0,0041	0,0008	0,76	0,5877
C x I	1	0,0096	0,0096	8.72	0,0007
Resíduo	39	0,0429	0,0011		
Total	47				

Tabela 2. Análise de variância, com dados transformados em arcoseno da raiz quadrada dividido por 100, da porcentagem de recaptura de fêmeas de *P. nigrispinus* com e sem experiência, em plantas de eucalipto limpas e injuriadas por *T. arnobia*, mas sem a presença das lagartas.

F.V.	G.L.	S.Q.	Q.M.	F	P
Condicionamento (C)	1	0,0556	0,0556	123,12	0,0000
Infestação (I)	1	0,0429	0,0429	95,02	0,0000
Posição	5	0,0050	0,0010	2,31	0,0750
C x I	1	0,0071	0,0071	15.70	0,0006
Resíduo	39	0,0156	0,0004		
Total	47				

(A)



(B)



Figura 1. Criação de *T. arnobia* em plantas de eucalipto (A) e criação de *P. nigrispinus* sobre pupas de *T. molitor* (B).

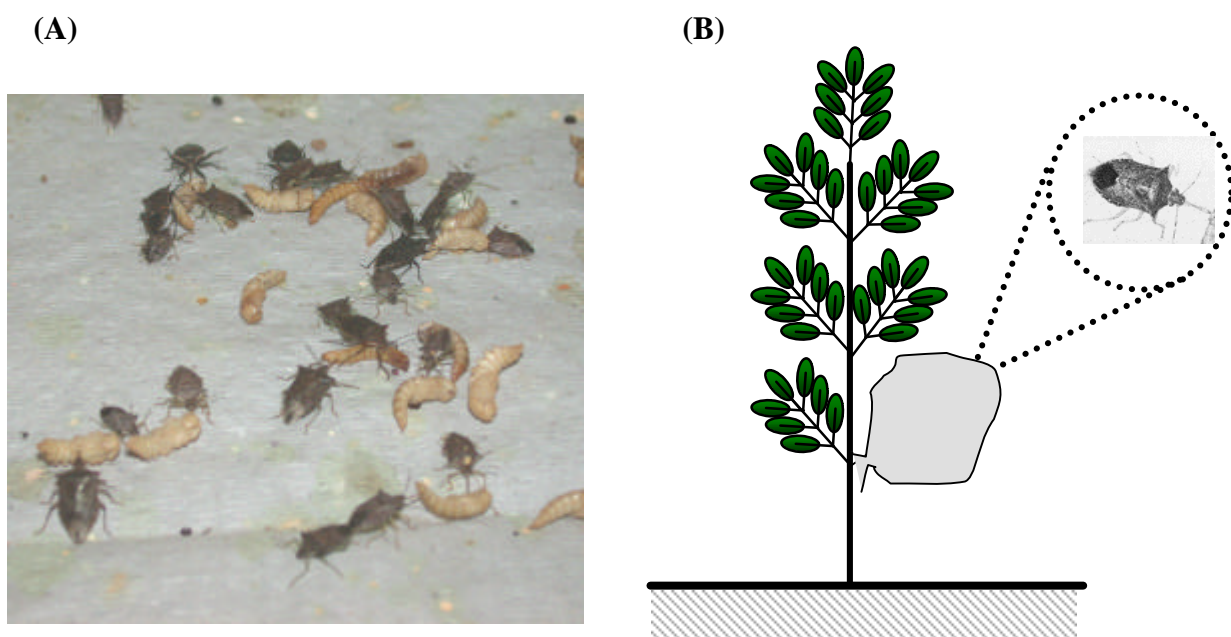


Figura 2. Condicionamento de *P. nigrispinus* em pupas de *T. molitor* (A) e em planta de *E. urophylla* com lagartas de *T. arnobia* (B).

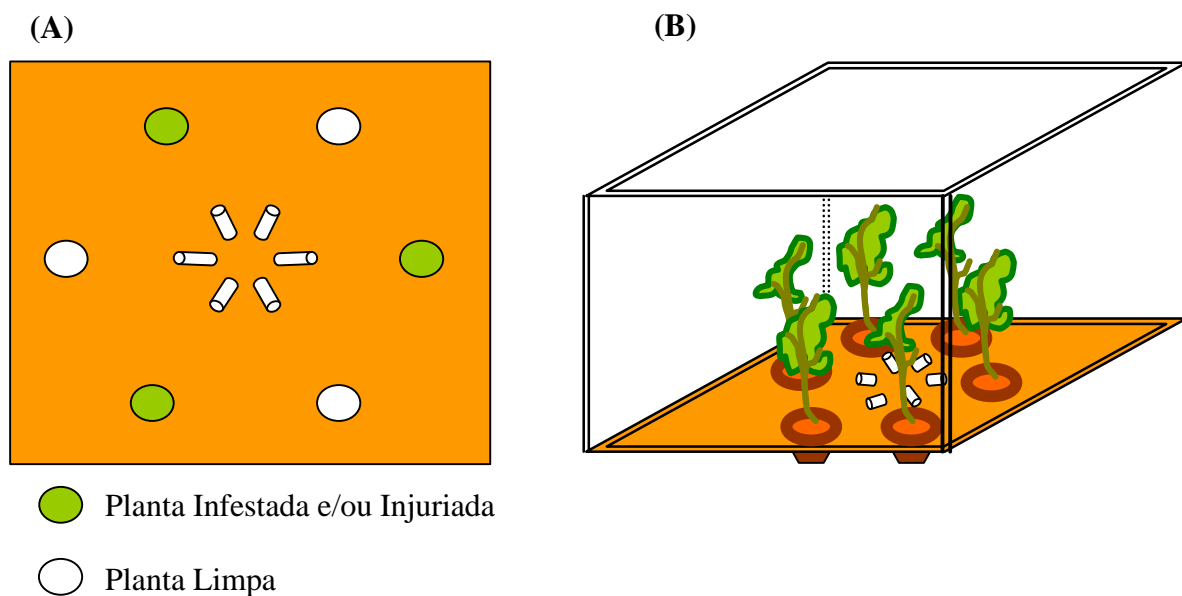


Figura 3. Representação da gaiola de observação (A e B) onde foram feitos os testes com plantas de eucalipto atacadas ou não por lagartas de *T. arnobia* para atração de *P. nigrispinus* com e sem experiência.

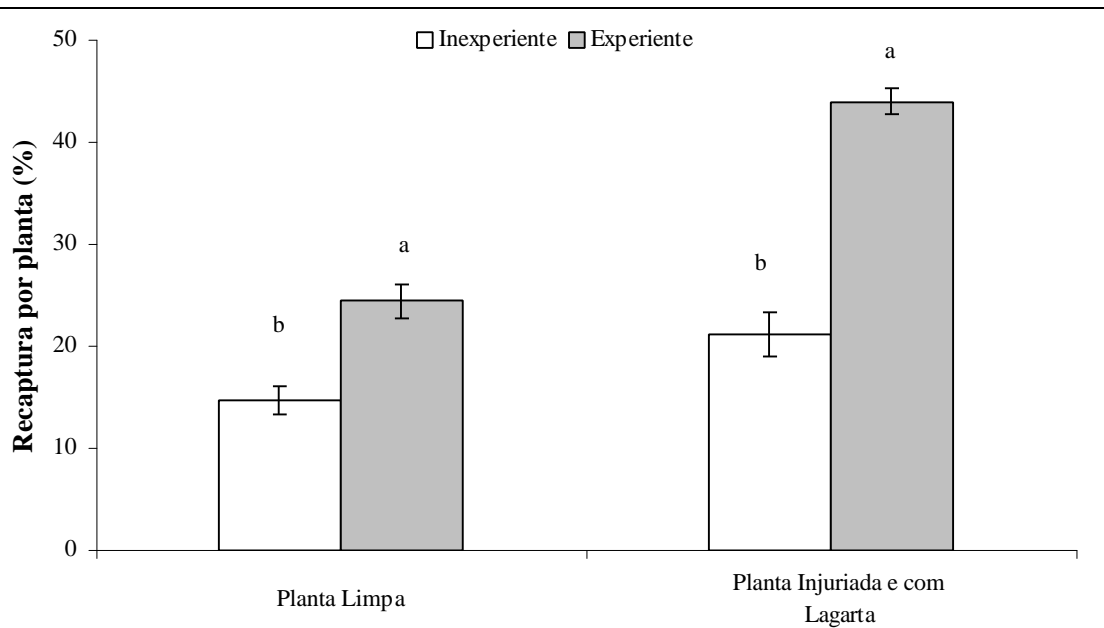


Figura 4. Porcentagem de recaptura de *P. nigrispinus* com e sem experiência, em plantas de *E. urophylla* limpas e infestadas por *T. arnobia*. (Teste F; * $P < 0,01$).

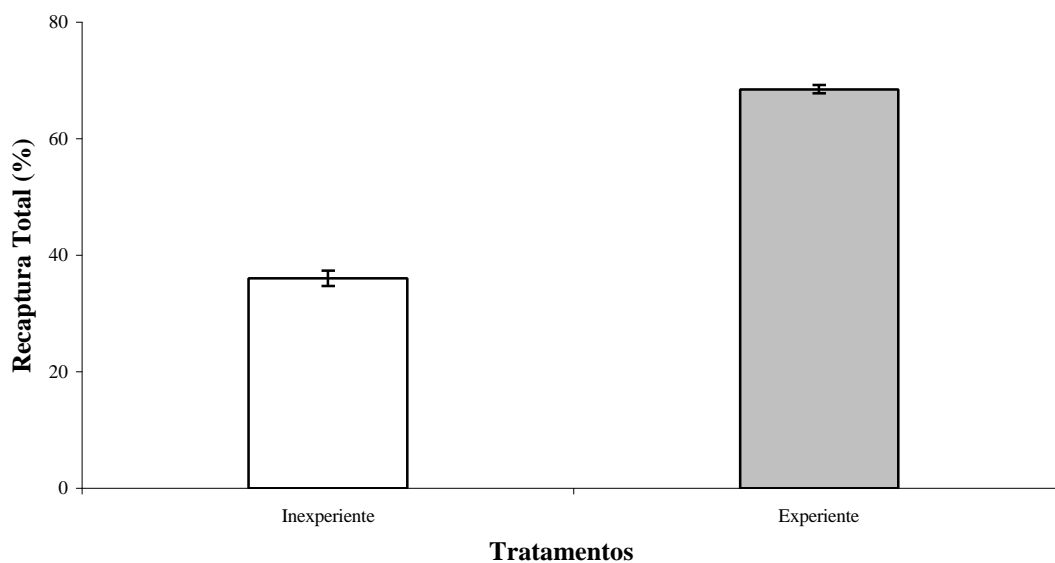


Figura 5. Porcentagem de recaptura total de *P. nigrispinus* com e sem experiência em plantas de *E. urophylla* limpas e infestadas por *T. arnobia*. (Teste T; * $P < 0,01$).

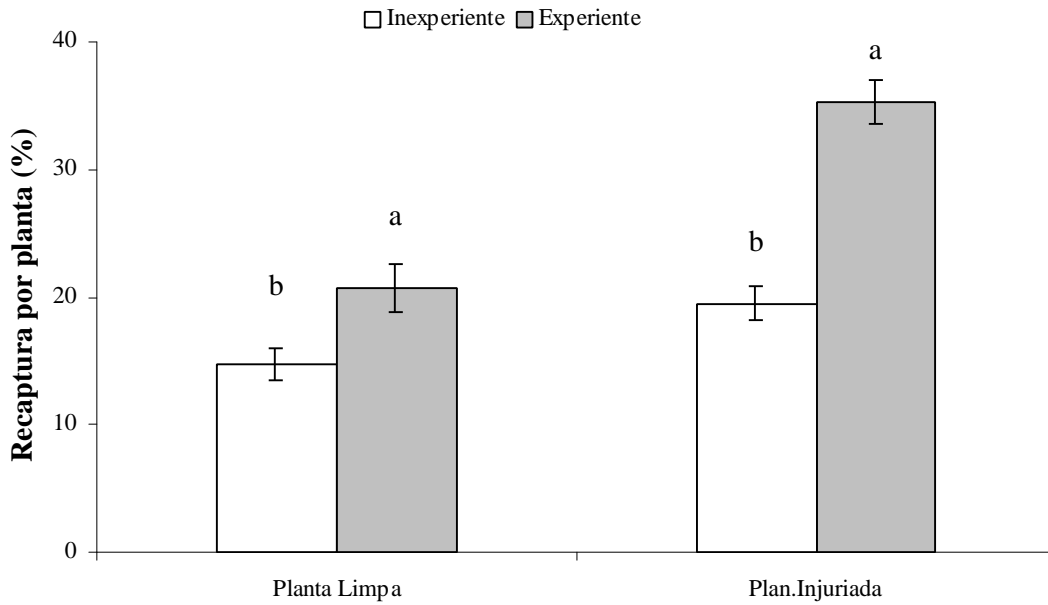


Figura 6. Porcentagem de recaptura de *P. nigrispinus* com e sem experiência, em plantas de *E. urophylla* limpas e injuriadas por *T. arnobia*. (Teste F; *P <0,01).

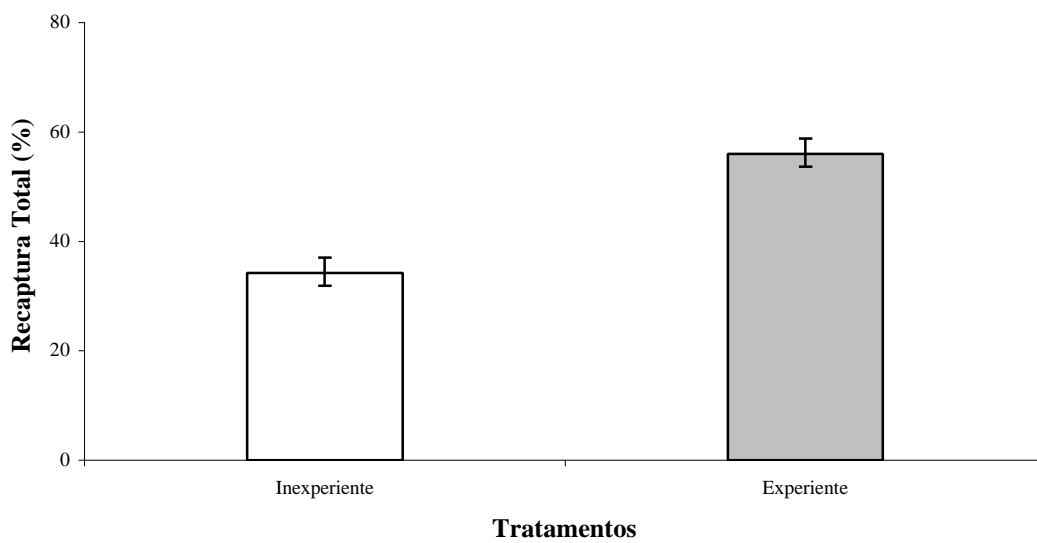


Figura 7. Porcentagem de recaptura total de *P. nigrispinus* com e sem experiência (aprendizado) em plantas de *E. urophylla* limpas e injuriadas pelo herbívoro *T. arnobia*. (Teste T; *P <0,01).

CAPÍTULO 2.

Efeito da Planta no Desempenho do Predador *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae): Quando os Compostos de Defesa da Planta Afetam a Performance do Terceiro Nível Trófico

Anderson Mathias Holtz

Resumo – Plantas apresentam compostos secundários que agem em sua defesa contra insetos herbívoros. Porém, muitos destes insetos conseguem se especializar nas plantas, seqüestrando tais compostos e os utilizando como defesa contra predadores. O eucalipto, essência florestal implantada recentemente no país em termos evolutivos, é rico em compostos secundários. Entretanto, há relatos de lepidópteros desfolhadores danificando plantas dessa essência florestal. O predador *P. nigrispinus* vem sendo utilizado contra insetos herbívoros em plantios de eucalipto, contudo não há dados sobre seu estabelecimento. Como insetos herbívoros seqüestram compostos secundários, e devido ao recente histórico evolutivo entre esses organismos (inimigo natural e planta), a eficiência desse predador pode estar sendo afetada de maneira indireta pelos compostos dessa essência florestal quando comparado com uma espécie de myrtaceae nativa, na qual os predadores já estariam mais adaptados. Assim, avaliou-se o desempenho de *P. nigrispinus* sobre lagartas de *Thyriniteina arnobia* (Lepidoptera: Geometridae) provenientes de plantas de eucalipto (espécie exótica) e lagartas criadas em plantas de goiaba (espécie nativa). A performance de *P. nigrispinus* (reprodução e sobrevivência) foi melhor sobre lagartas criadas em goiabeira do que naquelas provenientes de eucalipto. Essas lagartas poderiam estar seqüestrando compostos das plantas e, devido à curta história co-evolutiva (inimigo natural e planta de eucalipto), o predador está sendo afetado negativamente. Isto demonstra, que mesmo as plantas apresentando compostos químicos que auxiliariam na defesa contra herbívoros, podem afetar os inimigos naturais, principalmente quando a interação for com uma espécie de planta relativamente nova (evolutivamente) em termos de adaptação de um inimigo natural.

Palavras chave: Compostos secundários, *Thyriniteina arnobia*, predador, eucalipto.

Effect of the Plant on Development of the Predator *Podisus. nigrispinus*

(Heteroptera: Pentatomidae): When the Defense Compounds of the Plant

Affects the Performance of the Third Trophic Level

Abstract - Plants has secondary compounds that acts how defense against herbivorous insects. However, many insects get specialization in this plant, sequestering those compounds and using to defense against predators. The eucalyptus plant, forest essence recently introduced in Brazil, related to evolution, is rich in secondary compounds. But there are reports of defoliators species of Lepidoptera damaging eucalyptus plants. The predator *Podisus nigrispinus* Dallas have been used against herbivorous insects in eucalyptus plantations, but is necessary to study more about the establishment is this areas. The herbivorous insects can sequester secondary compounds, and due of the short co-evolutive history between this predator and the eucalyptus, the predation efficiency may be indirectly affected by these plants compounds, if compared with a native species of myrtaceae, because this insect are more adapted. Therefore, was evaluated the performance of *P. nigrispinus* fed with *Thyrinteina arnobia* Stoll caterpillars (Lepidoptera: Geometridae) from plants of eucalyptus (exotic species) and caterpillars reared with guava plants (native species). The performance of *P. nigrispinus* (reproduction and survival) was better when fed with caterpillars reared in guava plants than when fed with caterpillars from eucalyptus. Those caterpillars can be sequestering compounds of the plants and, due to the short co-evolutive history (natural enemies and eucalyptus plants), the predator can be negatively affected. So, we can conclude that even the plants has secondary compounds that helps themselves in the defense against herbivorous, these compounds may affect the natural enemies, mainly if the plant is relatively new (about evolution) to adaptation of a natural enemy.

Index terms: Secondary compost, *Thyrinteina arnobia*, predator, eucalyptus.

Introdução

No processo de co-evolução entre plantas e insetos, as plantas podem desenvolver mecanismos de defesa que levam à redução do efeito do ataque de herbívoros (Harbone, 1993). Esses mecanismos se expressam como defesa constitutiva e defesa induzida, com ação direta ou indireta sobre artrópodes herbívoros (Karban & Baldwin, 1997).

O sistema de defesa constitutiva das plantas inclui compostos químicos e estruturas morfológicas que dificultam o acesso dos herbívoros às plantas, podendo afetar parâmetros do ciclo biológico, como o desenvolvimento e a reprodução dos insetos (Karban & Baldwin, 1997; Gould, 1998). A defesa induzida, outro mecanismo de defesa das plantas, pode ser definida como qualquer mudança morfológica ou fisiológica resultante da ação de herbívoros sobre as plantas, resultando na não preferência de insetos por essas plantas em um subsequente ataque, melhorando assim o desempenho da planta (Karban & Baldwin, 1997; Agrawal, 1998).

Entretanto, em resposta a esses mecanismos de defesa das plantas, os insetos evoluem de forma a suplantá-los (Maurício & Rausher, 1997). Muitos insetos herbívoros conseguem se especializar em plantas com compostos secundários (taninos, fenóis, etc.), e também, em sequestrar e utilizar esses compostos, se tornando impalatáveis e/ou igualmente tóxicos aos inimigos naturais (Bowers, 1992; Agrawal et al., 1999; Trigo, 2000; Coll & Guershon, 2002; Vlieger et al., 2004).

O gênero *Eucalyptus*, mirtácea exótica proveniente da Austrália, inclui a espécie de planta mais utilizada para reflorestamento no Brasil (Zanuncio et al., 1993). Além de exótica, a eucaliptocultura é relativamente recente no país em termos de adaptação de um novo gênero ou espécie em um novo ambiente, pois, somente a partir de 1966, com a lei de incentivos fiscais, o reflorestamento tomou impulso no Brasil (Zanuncio et al., 1995; Santos et al., 2000).

As espécies de eucalipto apresentam em sua composição altas concentrações de compostos secundários como taninos, fenóis e óleos essenciais (Ohmart & Edwards, 1991), que poderiam auxiliar na defesa contra ataque de herbívoros (Anjos et al., 1986; Bragança et al., 1998). Entretanto, insetos da ordem Lepidoptera provenientes de mirtáceas nativas (ex.: goiabeira), entre outras ordens, estão danificando plantas de eucalipto (Anjos et al., 1986; Zanuncio et al., 1994; Bragança et al., 1998).

Percevejos predadores, como *Podisus nigrispinus* (Dallas), *Brontocoris tabidus* (Signoret) e *Supputius cincticeps* (Stål) (Heteroptera: Pentatomidae), são considerados importantes para programas de Manejo Integrado de Pragas em áreas de reflorestamento (Lemos et al., 2005). Contudo, *P. nigrispinus* vem sendo criado em laboratório com presas alternativas e liberado em plantios de eucalipto (Zanuncio et al., 1990), mas, não se têm dados sobre seu estabelecimento e eficiência.

O sucesso de programas de controle biológico depende da produção uniforme de inimigos naturais com elevado desempenho biológico e reprodutivo, bem como eficiência após a liberação em campo (Lemos et al., 2005). A eficiência de inimigos naturais pode dever-se ao fato de que além de presas ou hospedeiros, esses inimigos necessitariam de certas condições para acasalamento e de espécies de plantas

alternativas para complementar a alimentação de adultos (ex.: pólen, néctar, etc.), fato que não ocorre em maciços florestais (Solomon, 1980; Schowalter et al., 1986; Risch, 1988; Degenhardt et al., 2003; DeBoer et al., 2005).

Contudo, por ser o eucalipto uma essência florestal implantada recentemente no Brasil, outro fator pode estar afetando o desempenho de predadores no controle de pragas nessa cultura. Herbívoros poderiam estar seqüestrando compostos tóxicos provenientes das plantas de eucalipto, pois as mesmas têm altas concentrações de compostos secundários, e tornando-se impalatáveis ou tóxicos aos inimigos naturais. Assim, objetivou-se estudar aspectos biológicos de *P. nigrispinus* sobre lagartas de *T. arnobia* criadas em plantas de eucalipto e de goiaba (planta nativa). Como a eucaliptocultura é, relativamente recente, os inimigos naturais teriam dificuldade em assimilar os possíveis compostos secundários seqüestrados pelas lagartas sendo, então, afetados negativamente no ato da predação. Enquanto, em plantas de goiaba (planta nativa), com uma história co-evolutiva mais longa (planta e predador), os mesmos estariam adaptados aos possíveis compostos seqüestrados por herbívoros.

Materiais e Métodos

Instalações, criação e manutenção de *T. arnobia*

Adultos de *T. arnobia*, coletados em plantios de eucalipto no estado de Minas Gerais, foram levados para o laboratório e mantidos à temperatura de $25 \pm 2^\circ\text{C}$, umidade relativa de $70 \pm 10\%$ e fotofase de 12 horas. Casais de *T. arnobia* foram individualizados e colocados em potes plásticos (500 ml) com tampa plástica, com uma abertura central, vedada com tela de malha fina, tipo organza. Nesses potes, foram colocadas tiras de papel presas à tampa para que nelas fossem efetuadas as

posturas. Logo após a eclosão dos ovos, as lagartas de *T. arnobia* foram colocadas em sacos de tecido tipo organza (0,70 x 0,40m) envolvendo galhos de plantas de eucalipto (*Eucalyptus urophylla*) ou goiaba (*Psidium guajava*) com folhas sem danos (Figura 1A e 1B). As lagartas foram criadas e mantidas exclusivamente em folhas de eucalipto (Figura 1A) e de goiaba (Figura 1B) por três gerações. Nos primeiros estádios, as lagartas foram removidas para outros galhos com sacos de organza quando as folhas começavam a secar. A troca de galhos foi mais freqüente a partir do quarto estágio, período em que as lagartas de *T. arnobia* alimentam-se mais vorazmente (Holtz, 2001).

Criação de *Podisus nigrispinus* e desenvolvimento dos experimentos

Os testes foram conduzido na Universidade Federal de Viçosa (UFV), em Viçosa, Minas Gerais, com *P. nigrispinus*, sob condições de laboratório ($25 \pm 2^\circ \text{C}$, $70 \pm 10\%$ de U.R. e fotoperíodo de 12 h), em lagartas de *T. arnobia* criadas em *E. urophylla* (eucalipto) (Figura 2A) e *P. guajava* (goiabeira) (Figura 2B).

Ninfas de primeiro estágio de *P. nigrispinus* foram obtidas da criação massal do Laboratório de Entomologia Florestal do Departamento de Biologia Animal da UFV. As ninfas foram criadas, sob as mesmas condições laboratoriais, até a fase adulta, em grupos de cinco por placa de Petri (15,0 x 1,2 cm). No interior das placas, foi colocado um chumaço de algodão, o qual foi diariamente umedecido com água destilada. Os predadores foram alimentados, com pupas de *Tenebrio molitor* L., 1758 (Coleoptera: Tenebrionidae), seguindo-se metodologia de Zanuncio et al. (1994).

No início da fase adulta, os percevejos foram pesados em balança com precisão de 0,1 mg, e sexados pela aparência externa da genitália e tamanho do

corpo. No primeiro dia da fase adulta, *P. nigrispinus* foram acasalados e distribuídos em placas de Petri, sendo um casal por placa. As placas com os predadores foram divididos em dois grupos. Um grupo foi alimentado com lagartas de *T. arnobia* provenientes de eucalipto (Figura 2A) e outro grupo foi alimentado com lagartas provenientes de goiaba (Figura 2B). Foi oferecida diariamente uma lagarta de *T. arnobia* de quinto ou sexto estágio por placa de Petri (15,0 x 1,2 cm). Foram realizadas 25 repetições por tratamento.

Foram avaliados o número de posturas e o número de ovos por dia, a longevidade dos machos e das fêmeas e o período de oviposição, de pré-oviposição e pós-oviposição de *P. nigrispinus*. As posturas desse predador foram retiradas das placas de Petri e transferidas para outras placas (9,0 x 1,2 cm), para se observar a fertilidade dos ovos e o número de ninfas por fêmea desse predador. A taxa de postura e a oviposição diária por fêmea de *P. nigrispinus* foram calculadas dividindo-se o número de posturas e o número de ovos pelo período de oviposição, respectivamente.

Após a eclosão, as ninfas de primeiro estágio de *P. nigrispinus* foram separadas em grupos de cinco e colocadas em placas de Petri (15,0 x 1,2 cm). As ninfas foram separadas em dois grupos, sendo um alimentado com lagartas de *T. arnobia* provenientes de eucalipto e outro com lagartas proveniente de goiaba (Figura 3A e 3B). As ninfas receberam, diariamente, uma lagarta de *T. arnobia* de quarto ou quinto estágio por placa. Foram avaliadas a mortalidade e a mudança de estágio das ninfas. Foram realizadas 25 repetições em cada tratamento.

Os resultados foram transformados em arcoseno, por não terem apresentado homogeneidade de variância e normalidade nos dados. Posteriormente, os dados

foram submetidos ao teste F a 5% de significância. Os dados de longevidade foram usados no modelo de distribuição de Weibull, a fim de se estimar o modelo de sobrevivência de *P. nigrispinus* (Sgrillo, 1982).

Resultados

Analisando-se os parâmetros reprodutivos de *P. nigrispinus* sobre lagartas de *T. arnobia* provenientes de plantas de eucalipto (espécie exótica) e lagartas criadas em plantas de goiaba (espécie nativa), observou-se diferença significativa ($P < 0,05$) entre esses tratamentos para alguns parâmetros.

O número de posturas foi significativamente maior para fêmeas de *P. nigrispinus* alimentadas com lagartas de *T. arnobia* provenientes de goiaba do que para as fêmeas alimentadas com lagartas provenientes de eucalipto (Tabela 1).

O número total de ovos, também, foi significativamente maior para fêmeas de *P. nigrispinus* alimentadas com lagartas de *T. arnobia* provenientes de goiaba (97,27) do que fêmeas alimentadas com lagartas provenientes de eucalipto (57,00) (Figura 4). De forma semelhante, o número de ovos férteis (94,33) também foi maior no tratamento com lagartas criadas em plantas de goiaba do que em eucalipto (52,36) (Tabela 1). Conseqüentemente, o número de ovos viáveis foi maior (93,07) para fêmeas desse predador alimentadas com lagartas provenientes de goiaba do que para fêmeas alimentadas com lagartas provenientes de eucalipto (51,00) (Figura 5).

O período de oviposição também foi maior ($P < 0,05$) para fêmeas de *P. nigrispinus* alimentadas com lagartas de *T. arnobia* provenientes de goiaba (12,94) do que aquelas alimentadas com lagartas criadas com eucalipto (4,56) (Tabela 1).

O número de ovos/postura, a taxa de oviposição, oviposição diária, pré-oviposição e pós-oviposição de *P. nigrispinus* foram semelhantes ($P > 0,05$) entre os tratamentos (lagartas de *T. arnobia* criadas em plantas de eucalipto e em plantas de goiaba) (Tabela 1).

A duração e a sobrevivência nos segundo, terceiro e quarto estádios, e o período ninfal total também foram semelhantes entre os tratamentos para ninfas de *P. nigrispinus* alimentadas com lagartas de *T. arnobia* provenientes de goiaba e de eucalipto ($P > 0,05$) (Tabela 2 e Figura 6). Porém, a duração dos primeiro e quinto estádios diferiram significativamente entre os tratamentos ($P < 0,05$). A duração do primeiro estágio de *P. nigrispinus* alimentado com lagartas de *T. arnobia* provenientes de eucalipto foi de 2,25 dias, enquanto para as ninfas de *P. nigrispinus* alimentadas com lagartas criadas em plantas de goiaba foi de 2,03 dias (Tabela 2). A duração do quinto estágio foi de 7,40 dias para *P. nigrispinus* alimentado com lagartas de *T. arnobia* provenientes eucalipto e de 6,20 dias para *P. nigrispinus* alimentado com lagartas criadas em plantas de goiaba (Tabela 2).

A sobrevivência nos primeiro e quinto estádios foi maior para *P. nigrispinus* alimentado com lagartas de *T. arnobia* criadas em plantas de goiaba do que aqueles alimentados com lagartas criadas em plantas de eucalipto ($P < 0,05$). A porcentagem de sobrevivência foi de 96,80 e 19,20 contra 68,80 e 4,00 para ninfas de primeiro e quinto estádios alimentadas com lagartas de *T. arnobia* provenientes de goiabeira e eucalipto, respectivamente (Tabela 2 e Figura 7).

A curva de sobrevivência de adultos de *P. nigrispinus* (Figura 8A), mostra sobrevivência aproximada de 85% em torno dos oito dias quando o predador foi alimentado com lagartas de *T. arnobia* criadas em plantas de goiaba, e de 53% com

plantas de eucalipto (Figura 8A). A longevidade de *P. nigrispinus* foi de 45 dias com lagartas de *T. arnobia* provenientes de plantas de goiaba e de 28 dias para indivíduos desse predador alimentados com lagartas provenientes de plantas de eucalipto (Figura 8A).

A curva de sobrevivência de ninfas de *P. nigrispinus* (Figura 8B) foi de, aproximadamente, 70% em torno dos cinco dias com lagartas de *T. arnobia* criadas com plantas de goiaba, e de 43% no mesmo período para os indivíduos alimentados com lagartas desse herbívoro criadas com eucalipto (Figura 8B). A sobrevivência da fase ninfal de *P. nigrispinus* foi de 19% e 4% com lagartas de *T. arnobia* provenientes de plantas de goiaba e de eucalipto, respectivamente (Figura 8B).

Discussão

Lagartas de *T. arnobia* provenientes de eucalipto afetam negativamente alguns aspectos biológicos e reprodutivos de *P. nigrispinus* em relação às que são provenientes de goiaba. Provavelmente, este resultado está relacionado com o fator co-evolutivo. Devido ao recente histórico evolutivo (predador e planta de eucalipto), esses predadores, provavelmente, não estão conseguindo assimilar os compostos secundários das plantas de eucalipto, enquanto em plantas de goiaba (planta nativa), com uma história co-evolutiva maior (planta e predador), os mesmos já estariam mais adaptados aos possíveis compostos existentes nas estruturas da mesma.

Segundo Sznajder & Harvey (2003) o efeito das plantas na qualidade da presa e/ou hospedeiro, e subsequentemente no desenvolvimento de inimigos naturais, pode ser devido à presença de aleloquímicos no tecido hospedeiro via seqüestro. As

plantas de eucalipto apresentam altas concentrações de compostos secundários (taninos, fenóis e óleos essenciais) (Ohmart & Edwards, 1991). Contudo, os insetos herbívoros podem se especializar, seqüestrar e utilizar os compostos secundários de plantas como defesa contra diversos agentes predadores (Trigo, 2000; Vlieger et al., 2004). Schenk & Bacher (2002) e Müller & Brakefield (2003) argumentam que insetos herbívoros que não apresentem proteção química podem ser altamente afetados pelos seus inimigos naturais.

Desta forma, herbívoros que se alimentam de folhas de eucalipto poderiam estar seqüestrando os compostos tóxicos dessas plantas e tornando-se impalatáveis ou tóxicos aos inimigos naturais. Oliveira (2001) demonstrou que espécies de parasitóides do gênero *Trichogramma* não parasitaram ovos de *T. arnobia*, além de apresentarem mortalidade de 100% após 24 horas de contato com os ovos do hospedeiro. Porém, apresentaram melhor performance quando os ovos desse herbívoro foram lavados com uma solução de xilol a 0,1%. Isto indica que esse herbívoro, provavelmente, seqüestrou substâncias químicas das plantas de eucalipto e depositou sobre seus ovos. Segundo Nishida (2002) herbívoros seqüestram compostos secundários como estratégia de defesa contra inimigos naturais e, também, para proteção das fases mais vulneráveis, como os ovos, permitindo a esses insetos enfrentarem seus inimigos naturais durante cada estágio vulnerável.

De Clercq & Degheele (1992), Wiedenmann et al. (1996) e De Clercq et al. (2000) argumentam que aleloquímicos de plantas podem influenciar, direta e indiretamente, a performance de predadores, como os do gênero *Podisus*. Diretamente, porque estes predadores utilizam as plantas para a retirada de nutrientes e água, ou indiretamente, através de suas presas, que seqüestram compostos

secundários, e, se os mesmos não estiverem adaptados àquela espécie de planta, podem ter seu desempenho afetado negativamente. Weiser & Stamp (1998) mostraram que adicionando aleloquímicos, retirados de plantas de tomate, em uma dieta artificial para *Manduca sexta* L., causou efeito negativo sobre a performance e desenvolvimento do predador *Podisus maculiventris*. Estes mesmos autores argumentam que a sobrevivência no quinto estágio desse predador foi afetada quando receberam lagartas de *M. sexta* criadas em dieta com aleloquímicos provenientes de tomate. No trabalho realizado por Montillor et al. (1991) foi observado que a vespa *Mischocyttarus flavitarsis* foi afetada, negativamente, por alcalóides seqüestrados por lagartas de suas plantas hospedeiras.

T. arnobia é considerado o principal lepidóptero praga em plantios de eucalipto, devido aos seus surtos periódicos e danos causados aos plantios dessa essência florestal (Santos et al., 1996). Em trabalhos realizados por Holtz et al. (2003a, b), observou-se que o desempenho desse herbívoro foi melhor em plantas de eucalipto do que em plantas de goiaba. Desta forma, observa-se que *T. arnobia* está mais especializada em plantas de eucalipto do que em plantas de goiaba. Dobler (2001) comenta que uma óbvia pré-condição para o seqüestro de compostos secundários de plantas está na freqüência que determinado herbívoro se alimenta da planta. Insetos herbívoros especializados em uma determinada planta são mais passíveis de seqüestrarem compostos que insetos herbívoros generalistas, que se alimentam de diferentes espécies de plantas (Dobler, 2001). Os insetos herbívoros especialistas são conhecidos por exibirem adaptações aos compostos secundários e até mesmo em utilizarem esses compostos como estimulantes na sua alimentação (Renwick & Lopez, 1999; Roessingh et al., 2000; Stadler, 2000).

Segundo Nishida (2002) e Sznajder & Harvey (2003) uma vez ingerido pelos insetos herbívoros, a substância seqüestrada é reabsorvida através da membrana intestinal, transportada para a hemolinfa e depositada em diversas partes do corpo e, desta forma, tornando os mesmos tóxicos ou impalatáveis a seus inimigos naturais (Wink et al., 2000; Müller et al., 2001; Harvey et al., 2003).

Vários estudos têm relatado que aleloquímicos em presas e/ou hospedeiros afetam negativamente o crescimento, desenvolvimento, sobrevivência e morfologia de predadores e parasitóides (Duffey et al., 1986; Gunasena et al., 1990; Paradise & Stampe, 1993; Havill & Raffa, 2000). Contudo, em muitos casos estes efeitos são mais freqüentes em inimigos naturais generalistas (como em herbívoros generalistas), enquanto que os inimigos naturais especialistas estão, aparentemente, mais adaptados às toxinas das plantas (Barbosa et al., 1991; Paradise & Stamp, 1993; Vinson, 1999; Harvey et al., 2003). Desta forma, por ser *P. nigrispinus* um predador generalista e com curta história co-evolutiva com plantas de eucalipto, estaria exposto aos compostos secundários dessa essência florestal.

Os resultados obtidos no presente trabalho permitem concluir que *P. nigrispinus* foi afetado por lagartas de *T. arnobia* provenientes de eucalipto. Isto indica que este predador não estaria adaptado aos compostos secundários dessa essência florestal, provavelmente, devido à curta história co-evolutiva entre esses dois organismos (planta e predador). Desta forma, compostos de defesa da planta que inicialmente agiriam em benefício da própria planta estariam afetando negativamente populações de inimigos naturais, ainda mais se os mesmos não estiverem adaptados a esses compostos.

Agradecimentos

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) e à Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado de Minas Gerais (FAPEMIG) pela concessão de bolsas.

Referências

- AGRAWAL, A.A. Induced responses to herbivory and increased plant performance. **Science**, v.279, p.1201-1202, 1998.
- AGRAWAL, A.A.; KOBAYASHI, C.; THALER, J.S. Influence of prey availability and induced host-plant resistance on omnivory by western flower thrips. **Ecology**, v.80, p.518-523, 1999.
- ANJOS, N.; SANTOS, G.P.; ZANUNCIO, J.C. Pragas do eucalipto e seu controle. **Informe Agropecuário**, v.12, p.50-58, 1986.
- BARBOSA, P.; GROSS, P.; KEMPER, J. Influence of plant allelochemicals on the performance of the tobacco hornworm and its parasitoid *Cotesia congregata*. **Ecology**, v.72, p.1567-1575, 1991.
- BRAGANCA, M.A.L.; ZANUNCIO, J.C.; PICANÇO, M.; LARANJEIRO, A.J. Effects of environmental heterogeneity on Lepidoptera and Hymenoptera populations in *Eucalyptus* plantations in Brazil. **Forest Ecology and Management**, v.103, p.287-292, 1998.
- BOWERS, M.D. The evolution of unpalatability and the cost of chemical defense in insects. In ROITBERG, B.D.; ISMAN, M.B. (Eds) Insect chemical ecology. **Annual Evolutionary Approach**. New York, Chapman and Hall, p.216-244, 1992.
- COLL, M.; GUERSHON, M. Omnivory in terrestrial arthropods: mixing plant and prey diets. **Annual Review of Entomology**, v.47, p.267-297, 2002.
- DE BOER, J.G.; SNOEREM, T.A.L.; DICKE, M. Predatory mites learn to discriminate between plant volatiles induced by prey and non prey and non prey herbivores. **Animal Behavior**, v.69, p.869-879, 2005.
- DE CLERCQ, P.; DEGHEELE, D. Plant feeding by two species of predatory bugs of the genus *Podisus* (Heteroptera: Pentatomidae). **Medelin van de Faculteit Landbouwwetenschappen Universiteit Gent**, v.57, p.591-596, 1992.
- DE CLERCQ, P.; MOHAGHEGH, J.; TIRRY, L. Effect of host plants in the functional response of the predator *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae). **Biological Control**, v.18, p.65-70, 2000.
- DEGENHARDT, J.; GERSHENZON, J.; BALDWIN, I.T.; KESSLER, A. Attracting friends to feast on foes: engineering terpene emission to make crop plant more attractive to herbivore enemies. **Current Opinion in Biotechnology**, v.14, p.169-176, 2003.
- DOBLER, S. Evolutionary aspects of defense by recycled plant compounds in herbivorous insects. **Basic and Applied Ecology**, v.2, p.15-26, 2001.
- DUFFEY, S.S.; BLOEM, K.A.; CAMPBELL, B.C. Consequences of sequestration of plant natural products in plant-insect-parasitoid interactions. In BOETHEL, D.J.; EIKENBARY, R.D. **Interactions of plant resistance and parasitoids and predators of insects**. Horwood, Chichester, UK, p.31-60, 1986.

- GOULD, F. Sustainability of transgenic insecticidal cultivars: Integrating pest genetics and ecology. **Annual Review of Entomology**, v.43, p.701-726, 1998.
- GUNASENA, G.H.; VINSON, S.B.; WILLIAMS, H.J. Effects of nicotine on growth, development and survival of the tobacco budworm (Lepidoptera: Noctuidae) and the parasitoid *Campoletis sonorensis* (Hymenoptera: Ichneumonidae). **Journal of Economic Entomology**, v.83, p.1777-1782, 1990.
- HARBORNE, J.B. Introduction to ecological biochemistry. London, Academic Press, 574p., 1993.
- HARVEY, J.A.; VAN DAM, N.M.; GOLS, R. Interactions over four trophic levels: foodplant quality affects development of a hyperparasitoid as mediated through a herbivore and its primary parasitoid. **Journal of Animal Ecology**, v.72, p.520-531, 2003.
- HAVILL, N.P.; RAFFA, K.F. Compound effects of induced plant responses on insect herbivores and parasitoids: implications for tritrophic interactions. **Ecological Entomology**, v.25, 171-179, 2000.
- HOLTZ, A.M. **Interações tritróficas afetando os surtos de pragas em Myrtaceae**. 2001. 104p. Dissertação (Mestrado em Entomologia) – Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG, 2001.
- HOLTZ, A.M.; OLIVEIRA, H.G.; PALLINI, A.; MARINHO, J.S.; ZANUNCIO, J.C.; OLIVEIRA, C.L. Adaptação de *Thyrinteina arnobia* em novo hospedeiro e defesa induzida por herbívoros em eucalipto. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.38, p.453-458, 2003a.
- HOLTZ, A.M.; OLIVEIRA, H.G.; PALLINI, A.; VENZON, M.; ZANUNCIO, J.C.; OLIVEIRA, C.L.; MARINHO, J.S.; ROSADO, M.C. Desempenho de *Thyrinteina arnobia* Stoll (Lepidoptera: Geometridae) em eucalipto e goiaba: o hospedeiro nativo não é um bom hospedeiro? **Neotropical Entomology**, v.32, p.427-431, 2003b.
- KARBAN, R.; BALDWIN, I.T. Induced responses to herbivory. Chicago, University of Chicago Press, 275p., 1997.
- LEMOES, W.P.; RAMALHO, F.S.; SERRÃO, J.E.; ZANUNCIO, J.C. Morphology of female reproductive tract of the predator *Podisus nigrispinus* (Dallas) (Heteroptera: Pentatomidae) fed on different diets. **Brazilian Archive Biological and Technological**, v.45, p.129-138, 2005.
- MAURICIO, R.; RAUSHER, M.D. Variation in the defense strategies of plants: are resistance and tolerance mutually exclusive? **Ecology**, v.78, p.1301-1311, 1997.
- MONTILLOR, C.B.; BERNAYS, E.A.; CORNELIUS, M.L. Responses of two hymenopteran predators to surface chemistry of their prey: significance for an alkaloid-sequestering caterpillar. **Journal of Chemical Ecology**, v.17, p.391-399, 1991.
- MÜLLER, C.; AGERBIRK, N.; OLSEN, C.E.; BOEVE, J.L.; SCHAFFNER, U.; BRAKEFIELD, P.M. Sequestration of host plant glucosinolates in the defensive hemolymph of the sawfly *Athalia rosae*. **Journal of Chemical Ecology**, v.27, p.2505-2516, 2001.

- MÜLLER, C.; BRAKEFIELD, P.M. Analysis of a chemical defense in sawfly larvae: easy bleeding targets predatory wasps in late summer. **Journal of Chemical Ecology**, v.29, p.2683-2694, 2003.
- NISHIDA, R. Sequestration of defensive substances from plants by Lepidoptera. **Annual Review of Entomology**, v.47, p.57-92, 2002.
- OHMART, C.P.; EDWARDS, P.B. Insect herbivory on *Eucalyptus*. **Annual Review of Entomology**, v.36, p.637-657, 1991.
- OLIVEIRA, H.N. **Potencial de uso de *Trichogramma* como agente de controle biológico de lepidópteros desfolhadores de *Eucalyptus* e sua associação com percevejos predadores**. 2001. 80p. Dissertação (Doutorado em Entomologia) – Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG, 2001.
- PARADISE, C.J.; STAMP, N.E. Episodes of unpalatable prey reduce consumption and growth of juvenile praying mantids. **Journal of Insect Behavior**, v.6, p.155-166, 1993.
- RENWICK, J.A.A.; LOPEZ, K. Experience-based food consumption by larvae of *Pieris rapae*: addiction to glucosinolates? **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v.91, p.51-58, 1999.
- RISCH, S.J. Insect herbivore abundance in tropical monocultures and polycultures: an experimental test of two hypothesis. **Ecology**, v.62, p.1325-1340, 1988.
- ROESSINGH, P.; HORA, K.H.; FUNG, S.Y.; PELTENBURG, A.; MENKEN, S.B.J. Host acceptance behaviour of the small ermine moth *Yponomeuta cagnagellus*: larvae and adults use different stimuli. **Chemoecology**, v.10, p.41-47, 2000.
- SANTOS, G.P.; ZANUNCIO, J.C.; ZANUNCIO, T.V. Pragas do Eucalipto. **Informe Agropecuário**, v.9, p.63-71, 1996.
- SANTOS, G.P.; ZANUNCIO, T.V.; ZANUNCIO, J.C. Desenvolvimento de *Thyrinteina arnobia* Stoll (Lepidoptera: Geometridae) em folhas de *Eucalyptus urophylla* e *Psidium guajava*. **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, v.29, p.13-22, 2000.
- SCHENK, D.; BACHER, S. Functional response of a generalist insect predator to one of its prey species in the field. **Journal of Animal Ecology**, v.71, p.524-531, 2002.
- SCHOWALTER, T.D.; HARGROVE, W.W.; CROSSLEY JR, D.A. Herbivory in forested ecosystems. **Annual Review of Entomology**, v.31, p.177-196, 1986.
- SGRILLO, R.B. A distribuição de Weibull como modelo de sobrevivência de insetos. **Ecossistema**, Espírito Santo do Pinhal, v.7, p. 9-13, 1982.
- SOLOMON, M.E. Dinâmica de populações. São Paulo, E.P.U., 78p. 1980.
- STADLER, E. Secondary sulphur metabolites influencing herbivorous insects. In BRUNOLD, S. **Sulfur nutrition and sulphur assimilation in higher plants**. Paul Haupt, Bern, Switzerland, p.187-202, 2000.

- SZNAJDER, B.; HARVEY, J.A. Second and third trophic level effects of differences in plant species reflect dietary specialisation of herbivores and their endoparasitoids. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v.109, p.73-82, 2003.
- TRIGO, J.R. The chemistry of antipredator defense by secondary compounds in neotropical Lepidoptera: facts, perspectives and caveats. **Journal of the Brazilian Chemical Society**, v.11, p.551-561, 2000.
- VLIEGER, L.; BRAKEFIELD, P.M.; MÜLLER, C. Effectiveness of the defence mechanism of the turnip sawfly, *Athalia rosae* (Hymenoptera: Tenthredinidae), against predation by lizards. **Bulletin of Entomological Research**, v.94, p.283-289, 2004.
- VINSON, S.B. Parasitoid manipulation as a plant defense strategy. **Annals of the Entomological Society of America**, v.92, p.812-828, 1999.
- WEISER, L.A.; STAMP, N.E. Combined effects of allelochemicals, prey availability and supplemental plant material on growth of a generalist insect predator. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v.87, p.181-189, 1998.
- WIEDENMANN, R.N.; LEGASPI, J.C.; O'NEIL, R.J. Impact of prey density and facultative plant feeding on the life history of the predator *Podisus maculiventris* (Heteroptera: Pentatomidae). In ALOMAR, O.; WIEDENMANN, R.N. **Zoophytophagous Heteroptera: Implications for life history and integrated pest management**. Annals of the Entomological Society of America, p. 94-118, 1996.
- WINK, M.; GRIMM, C.; KOSCHMIEDER, C.; SPORER, F.; BERGEOT, O. Sequestration of phorbol esters by the aposematically coloured bug *Pachycoris klugii* (Heteroptera: Scutelleridae) feeding on *Jatropha* (Euphorbiaceae). **Chemoecology**, v.10, p.179-184, 2000.
- ZANUNCIO, J.C.; FAGUNDES, M.; ANJOS, N.; ZANUNCIO, T.V.; CAPITANI, L.C. Levantamento e flutuação populacional de lepidópteros associados à eucaliptocultura – V: Região de Belo Oriente, MG, junho de 1986 a maio de 1987. **Revista Árvore**, v.1, p.35-44, 1990.
- ZANUNCIO, J.C.; SANTOS, G.P.; BATISTA, L.G.; GASPERAZZO, W.L. Alguns aspectos da biologia de *Dirphia rosacordis* (Lepidoptera: Saturniidae) em folhas de eucalipto. **Revista Árvore**, v.36, p.112-117, 1993.
- ZANUNCIO, J.C.; DO NASCIMENTO, E.C.; GARCIA, J.F.; ZANUNCIO, T.V. Major lepidopterous defoliators of eucalypt in southeast Brazil. **Forest Ecology and Management**, v.65, p.53-63, 1994.
- ZANUNCIO, T.V.; ZANUNCIO, J.C.; TORRES, J.B.; LARANJEIRO, A.J. Biologia de *Euselasia hygenius* (Lepidoptera; Riodinidae) e seu consumo foliar em *Eucalyptus urophylla*. **Revista Brasileira de Entomologia**, v.3, p.487-492, 1995.

Tabela 1. Aspectos reprodutivos de adultos de *P. nigrispinus* criado com lagartas de *T. arnobia* provenientes de goiaba ou eucalipto.

Parâmetros	Goiaba	Eucalipto
Número de posturas	5,82 ± 2,12 a	2,44 ± 0,50 b
Número de ovos/postura	19,07 ± 5,23 a	25,04 ± 9,22 a
Número de ovos férteis	94,33 ± 52,97 a	52,36 ± 41,49 b
Taxa de oviposição	0,37 ± 0,31 a	0,53 ± 0,46 a
Oviposição diária	7,16 ± 6,58 a	13,51 ± 14,06 a
Período de pré-oviposição	6,76 ± 5,43 a	6,28 ± 5,90 a
Período de oviposição	12,94 ± 8,26 a	4,56 ± 4,90 b
Período de pós-oviposição	4,00 ± 3,11 a	5,58 ± 4,95 a

Médias seguidas pela mesma letra na linha não diferem entre si, pelo teste F, ao nível de 5% de significância.

Tabela 2. Duração (dias) e sobrevivência (%) de ninfas de *P. nigrispinus* criadas com lagartas de *T. arnobia* provenientes de goiaba ou eucalipto.

Estádio	Duração		Sobrevivência	
	Goiaba	Eucalipto	Goiaba	Eucalipto
Primeiro	2,03 ± 0,40 b	2,25 ± 0,34 a	96,80 ± 7,33 a	68,80 ± 22,68 b
Segundo	5,84 ± 0,82 a	6,20 ± 1,04 a	61,60 ± 36,63 a	32,80 ± 32,93 a
Terceiro	5,86 ± 1,42 a	6,19 ± 0,42 a	42,40 ± 36,36 a	18,40 ± 21,85 a
Quarto	6,68 ± 1,91 a	6,17 ± 0,67 a	31,20 ± 35,81 a	10,40 ± 18,00 a
Quinto	6,20 ± 0,30 b	7,40 ± 0,73 a	19,20 ± 8,00 a	4,00 ± 1,30 b

Médias seguidas pela mesma letra nas linhas não diferem entre si, pelo teste F, ao nível de 5% de significância.

(A)



(B)



Figura 1. Criação de *T. arnobia* em plantas de eucalipto (A) e de goiaba (B).

(A)



(B)



Figura 2. Adultos de *P. nigrispinus* alimentados com lagartas de *T. arnobia* provenientes de plantas de eucalipto (A) e de plantas de goiaba (B).

(A)



(B)



Figura 3. Ninfas de *P. nigrispinus* alimentadas com lagartas de *T. arnobia* provenientes de plantas de eucalipto (A) e de plantas de goiaba (B).

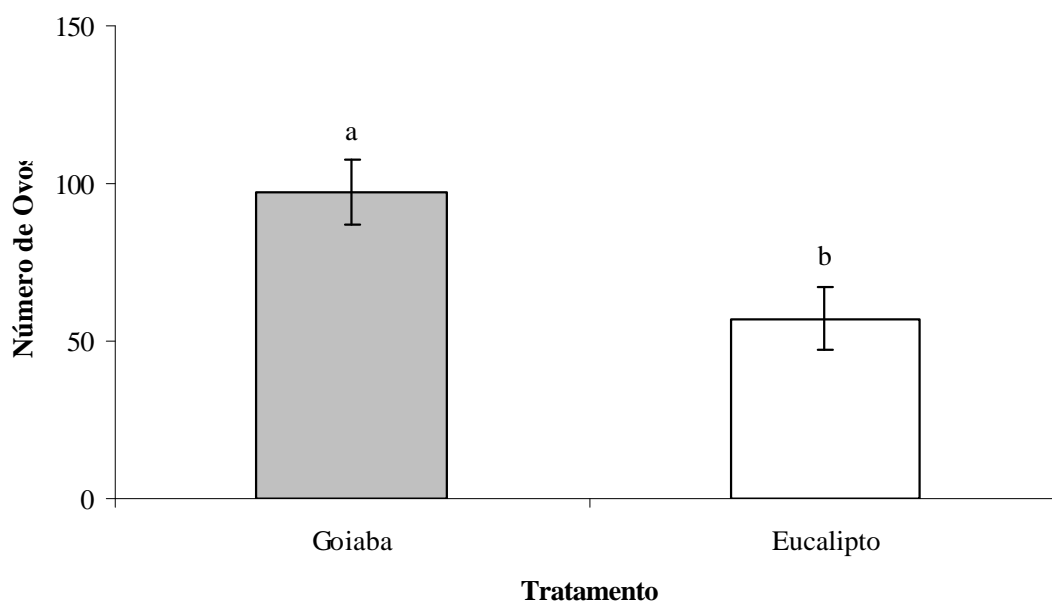


Figura 4. Número de ovos de *P. nigrispinus* criado sobre lagartas de *T. arnobia* provenientes de goiabeira e eucalipto. Médias com letras diferentes diferem entre si, pelo teste F, a 5% de significância.

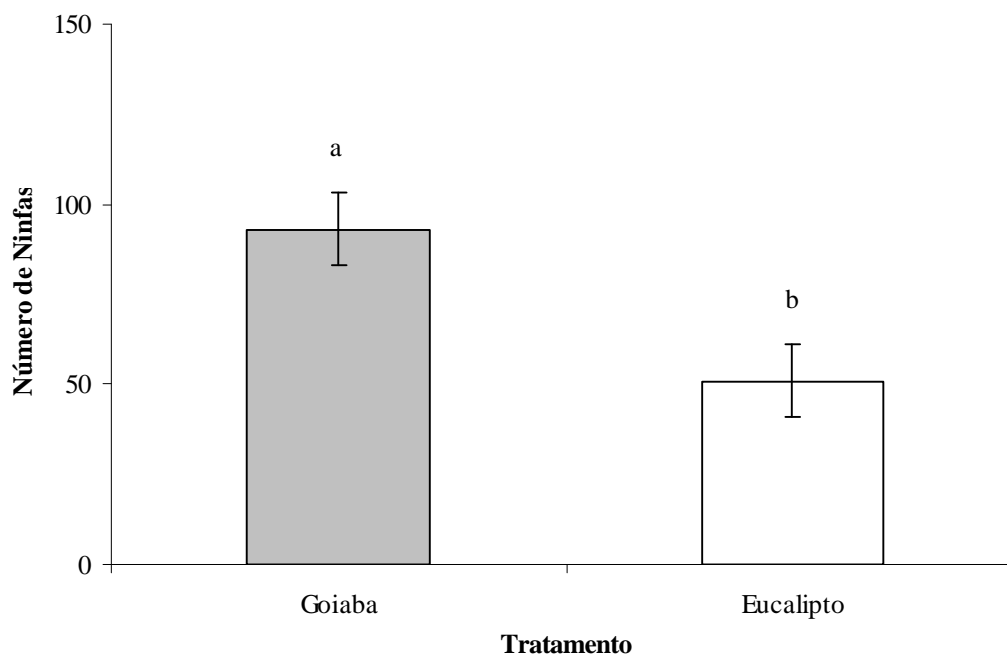


Figura 5. Número médio de ovos viáveis de *P. nigrispinus* criado sobre lagartas de *T. arnobia* provenientes de goiabeira e eucalipto. Médias com letras diferentes diferem entre si, pelo teste F, a 5% de significância.

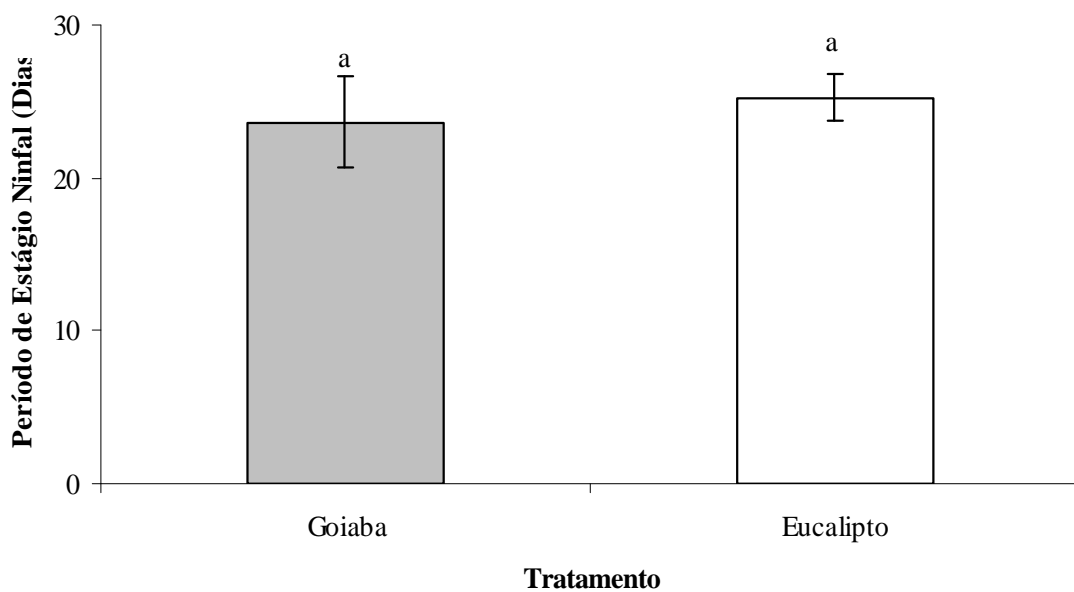


Figura 6. Duração da fase ninfal de *P. nigrispinus* criado sobre lagartas de *T. arnobia* provenientes de goiabeira e eucalipto. Médias com letras diferentes diferem entre si, pelo teste F, a 5% de significância.

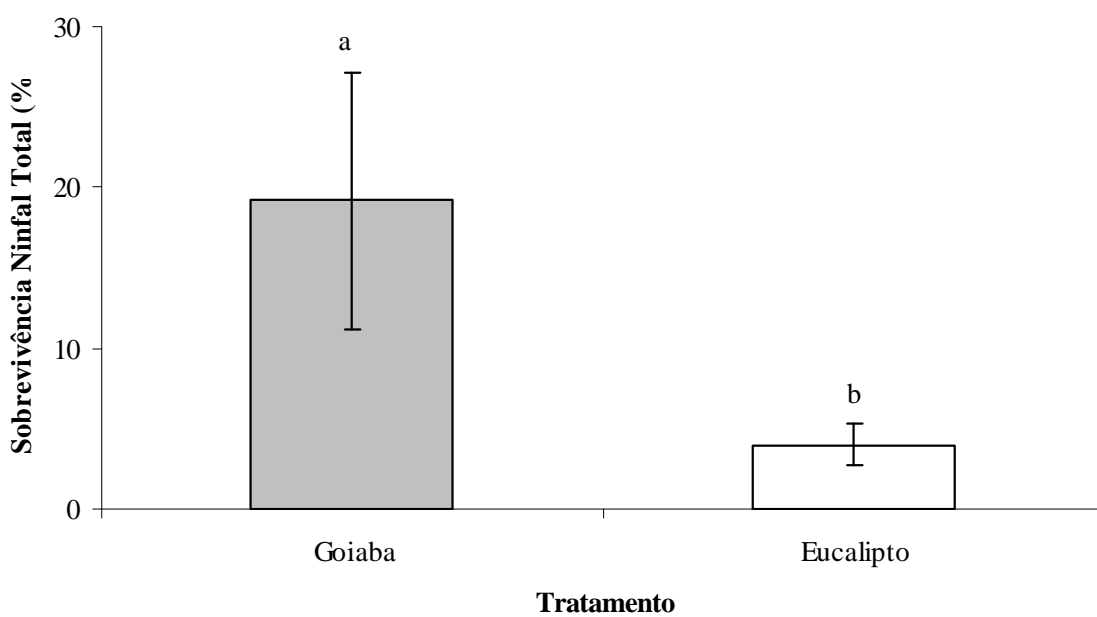
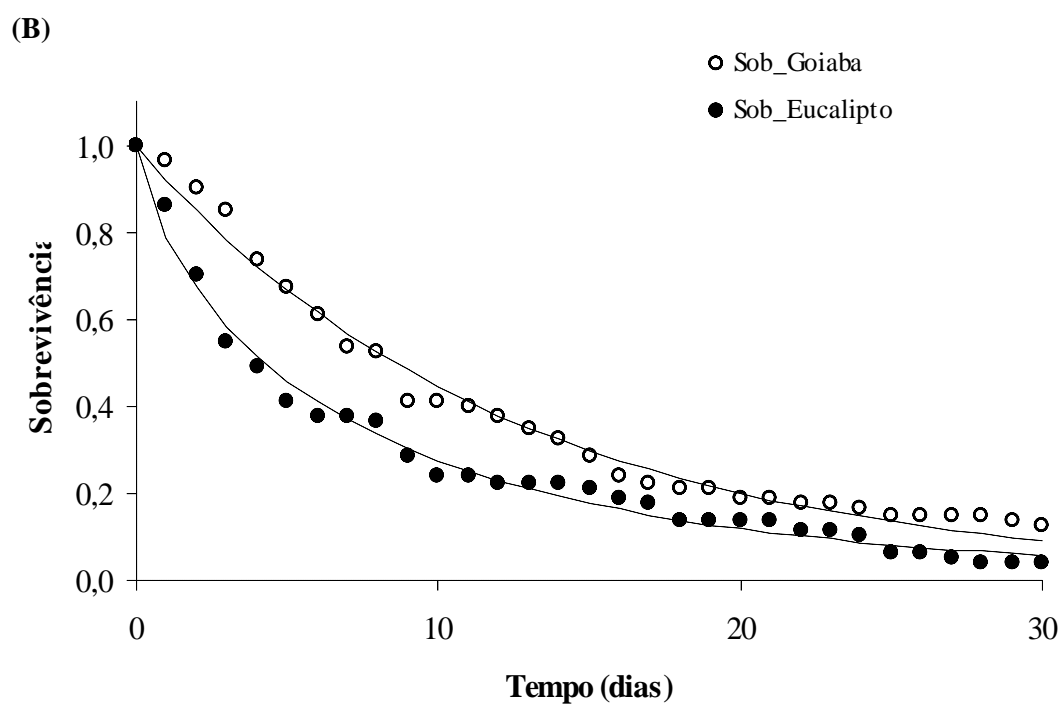
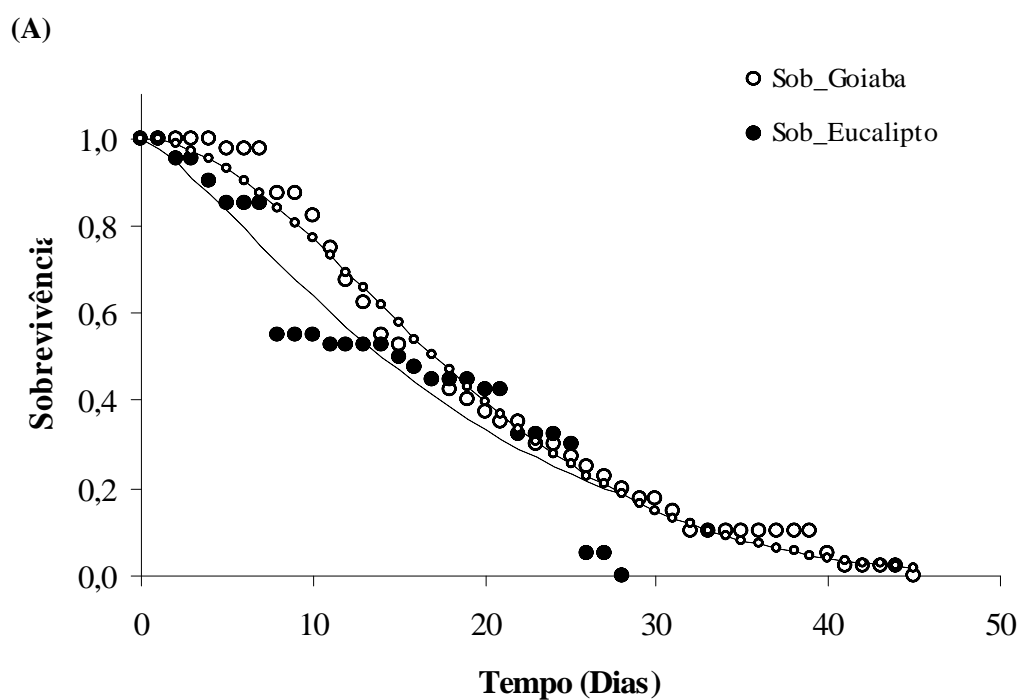


Figura 7. Porcentagem de sobrevivência ninfal total de *P. nigrispinus* criado sobre lagartas de *T. arnobia* provenientes de goiabeira e eucalipto. Médias com letras diferentes diferem entre si, pelo teste F, a 5% de significância.



Figuras 8. Curva de sobrevivência (distribuição de Weibull) de adultos (A) e de ninfas (B) de *P. nigrispinus* criado sobre lagartas de *T. arnobia* provenientes de goiabeira e eucalipto.

CAPÍTULO 3.

Sistema de Defesa Direta de Plantas de Eucalipto Agindo Negativamente Sobre Aspectos Biológicos de *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae)

Anderson Mathias Holtz

Resumo – As plantas apresentam compostos secundários que agem em sua defesa contra insetos herbívoros. Alguns predadores têm o hábito de sugar a seiva de plantas e, se os mesmos não estiverem adaptados a estas plantas podem ser afetados negativamente pelos compostos secundários das mesmas. O predador *P. nigrispinus* vem sendo utilizado em plantios de eucalipto contra insetos herbívoros, porém não há dados sobre seu estabelecimento nessas áreas. Por apresentarem curta história co-evolutiva (predador e planta de eucalipto), os compostos de defesa que agiriam em benefício da planta e do predador, podem estar afetando negativamente a eficiência desse inimigo natural. Sendo assim, estudou-se a reprodução, a sobrevivência e o desenvolvimento de *P. nigrispinus* sobre plantas de eucalipto (exótico) e goiaba (nativo), para verificar se o eucalipto oferece restrições alimentares ao predador em relação a uma planta nativa (goiaba). *P. nigrispinus* apresentou melhor desempenho em plantas de goiaba do que em plantas de eucalipto. O número de ovos viáveis e a taxa de sobrevivência ninfal foram de 48,5 e 12,8% em plantas de goiaba e de 19,0 e 1,3% em plantas de eucalipto, respectivamente. A longevidade de *P. nigrispinus* foi de 115 dias em plantas de goiaba e de 98 dias em plantas de eucalipto. Como plantas de eucalipto apresentam altas concentrações de compostos secundários e, devido à curta história co-evolutiva entre esses organismos, o predador não estaria conseguindo assimilar os compostos secundários. Enquanto que em plantas de goiaba (planta nativa), com uma história co-evolutiva maior (planta e predador), o mesmo já estaria adaptado aos possíveis compostos existentes nas estruturas da mesma.

Palavras chave: Controle biológico, compostos secundários, predador, eucalipto, goiaba.

Negative effects of direct defense of Eucalyptus plants on life-history of *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae)

Abstract - Plants possess secondary metabolites that serve as defence against herbivores. Omnivorous predators feed on plant saps and could therefore be negatively affected by such secondary plant compounds. The predator *Podisus nigrispinus* is being used as natural enemy to control herbivorous insects in eucalyptus plantations, but there no evidence of its establishment in these plantations. Because of the short co-evolutionary history of the predator with this imported plant species, the defensive compounds of eucalyptus possibly have a negative effect on the life history of the predator. Therefore, the survival and development of *P. nigrispinus* was studied on eucalyptus (exotic host plant) and guava (native host plant). The performance of *P. nigrispinus* was indeed better on guava plants than on eucalyptus. The number of viable eggs and nymphal survival were 48.5 and 12.8% on guava and 19.0 and 1.3% on eucalyptus, respectively. The longevity of *P. nigrispinus* was 115 days on guava and 98 days on eucalyptus. This shows that the predator is not yet fully adapted to the exotic host plant and this could explain the lack of establishment in eucalyptus plantations.

Index terms: Biological control, secondary plant compounds, predator, eucalyptus, guava

Introdução

As plantas possuem compostos químicos e atributos morfológicos, denominado mecanismos de defesa, que influenciam diretamente na escolha alimentar do herbívoro e nas suas características biológicas (Price, 1981; Agrawal, 2000). Esses mecanismos podem ter ação direta sobre o herbívoro ou indireta, no caso da atração de inimigos naturais (Karban & Baldwin, 1997).

Contudo, muitos insetos predadores também têm o hábito de fitofagia, principalmente os heteroptera (Coll, 1998; Eubanks & Denno, 1999; Gillespie & McGregor, 2000; Coll & Guershon, 2002; Ferreira, 2003; Evangelista Jr. et al., 2004; Sinia et al., 2004) e, este hábito pode ser considerado uma forma especial de onivoria, denominada zoofitofagia (insetos onívoros que são carnívoros e, eventualmente, se alimentam de plantas) (Coll, 1998; Coll & Guershon, 2002).

A onivoria se expressa quando uma espécie alimenta-se em dois ou mais níveis tróficos (Coll & Guershon, 2002) e geralmente, resulta em teias alimentares complexas e altamente interconectadas (Sinia et al., 2004). Isto fornece flexibilidade ecológica para predadores, pois a alimentação em mais de um nível trófico oferece recursos complementares para que sobrevivam quando os recursos em um nível trófico são de baixa qualidade ou indisponíveis (Gillespie & McGregor, 2000). Onívoros desempenham papel importante na dinâmica de comunidade de insetos (McCann et al., 1998), pois a variação na disponibilidade de alimento vegetal (planta) ou animal (presa) tem efeito dramático na sobrevivência, dispersão e dinâmica populacional desses organismos. Mais de quarenta famílias da classe Insecta e de doze ordens, possuem, pelo menos, uma espécie onívora (Coll & Guershon, 2002).

O papel de insetos predadores generalistas, muito dos quais onívoros, tem sido reconhecido para o controle biológico (Armer et al., 1998; Gillespie & McGregor, 2000; Symondson et al., 2002; Evangelista Jr. et al., 2004; Sinia et al., 2004).

A alimentação mista com plantas vem sendo estudada, especialmente visando explicar seus efeitos na sobrevivência e longevidade de insetos predadores (Armer et al., 1998). Essa combinação de alimentos (planta e presa), aparentemente, fornece aos predadores nutrientes essenciais ou aminoácidos não encontrados nesses alimentos isoladamente (Eubanks & Denno, 1999). Por isso, insetos predadores têm apresentado efeitos positivos nas suas características biológicas e reprodutivas com a utilização de plantas na sua dieta (Coll, 1998; Armer et al., 1998; Eubanks & Denno, 1999; Coll & Guershon, 2002).

Contudo, na utilização da seiva por predadores, principalmente os generalistas (gênero *Podisus*, por exemplo), os compostos secundários de plantas, que, inicialmente auxiliariam na defesa da mesma, poderiam afetar negativamente o desempenho desses inimigos naturais devido à ação antibiótica que os mesmos têm (De Clercq & Degheele, 1992; Wiedenmann et al., 1996; De Clercq et al., 2000).

O gênero *Eucalyptus* é rico em compostos secundários como taninos, fenóis e óleos essenciais (Ohmart & Edwards, 1991). Além de exótica, a eucaliptocultura é relativamente recente no país em termos de adaptação de um novo gênero ou espécie em um novo ambiente, pois, somente a partir de 1966, o reflorestamento tomou impulso no Brasil (Zanuncio et al., 1995; Santos et al., 2000).

Podisus nigrispinus (Dallas) (Heteroptera: Pentatomidae) vem sendo utilizado como agente de controle biológico contra lepidópteros desfolhadores em

plantios de eucalipto (*Thyrinteina arnobia*, por exemplo), porém não há relatos sobre seu estabelecimento em campo.

Como espécies de predadores também utilizam seiva para retirarem água e nutrientes, plantas de eucalipto poderiam estar afetando negativamente a performance de predadores, pois, além de apresentarem altas concentrações de compostos secundários, evolutivamente esta essência florestal tem uma história recente com predadores quando comparado a mirtáceas nativas como, por exemplo, a goiabeira. Assim, o objetivo desse trabalho foi comparar aspectos biológicos de *P. nigrispinus* sobre plantas de eucalipto e de goiaba sem presa e testar a hipótese se o predador sofre ação biológica negativa ao se alimentar de plantas com histórico co-evolutivo recente (eucalipto) em comparação com planta com uma história evolutiva mais longa (goiaba).

Materiais e Métodos

O trabalho foi conduzido na Universidade Federal de Viçosa (UFV), em Viçosa, Minas Gerais, com *P. nigrispinus*, no campo, em plantas de eucalipto (*Eucalyptus urophylla*) e goiaba (*Psidium guajava*).

Ninfas de primeiro estágio de *P. nigrispinus* foram obtidas da criação massal do Laboratório de Entomologia Florestal do Departamento de Biologia Animal, a $25 \pm 2^\circ$ C de temperatura, $70 \pm 10\%$ de U.R. e fotoperíodo de 12 h. Essas ninfas foram criadas do primeiro estágio à fase adulta em grupos de cinco por placas de Petri (15,0 x 1,2 cm) com um chumaço de algodão no seu interior, sendo diariamente umedecido

com água destilada. Esses insetos foram alimentados, com pupas de *Tenebrio molitor* L., 1758 (Coleoptera: Tenebrionidae), seguindo-se metodologia de Zanuncio et al. (1994).

No início da fase adulta, os percevejos foram pesados em balança com precisão de 0,1 mg, e sexados pela aparência externa da genitália e tamanho do corpo. No primeiro dia após passarem para a fase adulta, *P. nigrispinus* foram acasalados e distribuídos em plantas de eucalipto (*E. urophylla*) e em plantas de goiaba (*P. guajava*) (Figura 1). Foram colocados cinco sacos de organza de 31 x 21cm em galhos de cada planta de *E. urophylla* e/ou *P. guajava* (Figura 1). Em cada saco foi acondicionado um casal de predador, o qual foi mantido sem presa. Foram utilizadas cinco plantas de cada hospedeiro.

Foram avaliados o número de posturas e o número de ovos por dia, a longevidade dos machos e das fêmeas e o período de oviposição, de pré-oviposição e pós-oviposição de *P. nigrispinus*. As posturas foram retiradas dos sacos de organza e colocadas em placas de Petri (15,0 x 1,2 cm), para se observar a fertilidade dos ovos e o número de ninfas por fêmea desse predador. A taxa de postura e a oviposição diária por fêmea de *P. nigrispinus* foram calculadas dividindo-se o número de posturas e o número de ovos pelo período oviposição, respectivamente.

Ocorrendo eclosão dos ovos provenientes de campo e de cada tratamento, ninfas de primeiro estágio foram separadas e distribuídas novamente nas plantas de eucalipto e de goiaba (Figura 1). Foram colocados cinco sacos de organza de 31 x 21cm em galhos de cada planta de *E. urophylla* e/ou *P. guajava* (Figura 1). Em cada

saco foram acondicionadas cinco ninfas de *P. nigrispinus*, as quais foram mantidas sem presa. Foram utilizadas cinco plantas por hospedeiro. Diariamente, foram observadas a mortalidade e a mudança de estágio das ninfas.

Os resultados foram transformados em arco-seno, por não terem apresentado homogeneidade de variância e normalidade nos dados. Posteriormente, os dados foram submetidos ao teste F a 5% de significância. Os dados de longevidade foram usados no modelo de distribuição de Weibull, a fim de se estimar o modelo de sobrevivência de *P. nigrispinus* (Sgrillo, 1982).

Resultados

Analisando-se parâmetros reprodutivos, sobrevivência e desenvolvimento de *P. nigrispinus* criados sobre plantas de eucalipto (espécie exótica) e plantas de goiaba (espécie nativa), observou-se diferença significativa ($P < 0,05$) entre esses tratamentos para alguns parâmetros.

O número de posturas, taxa de oviposição, oviposição diária, pré-oviposição, oviposição e pós-oviposição foram semelhantes ($P > 0,05$) entre os tratamentos (plantas de eucalipto e de goiaba) (Tabela 1). Porém, o número de ovos foi significativamente maior para fêmeas de *P. nigrispinus* sobre plantas de goiaba em relação àquelas fêmeas criadas sobre plantas de eucalipto (Figura 2), bem como o número de ovos/postura (Tabela 1).

O número de ovos férteis também foi significativamente maior ($P < 0,05$) para fêmeas de *P. nigrispinus* sobre plantas de goiaba (52,60) do que fêmeas criadas sobre plantas de eucalipto (20,00) (Tabela 1). Conseqüentemente, o número de ovos

viáveis por fêmea desse predador foi maior sobre plantas de goiaba (48,50) do que em plantas de eucalipto (19,00) (Figura 3).

A duração dos terceiro e quarto estádios, bem como o período ninfal total e a sobrevivência nos primeiro, terceiro e quarto estádios foram semelhantes entre os tratamentos para ninfas de *P. nigrispinus* criados sobre plantas de goiaba e de eucalipto ($P > 0,05$) (Tabela 2 e Figura 4). Porém, observa-se que houve diferença significativa ($P < 0,05$) entre os tratamentos no desenvolvimento ninfal no primeiro, segundo e quinto estádios. A duração dos primeiro e segundo estádios de *P. nigrispinus* foi maior sobre plantas de eucalipto (4,46 e 6,54 dias, respectivamente) que sobre plantas de goiaba (2,91 e 5,91 dias, respectivamente) (Tabela 2). Entretanto, a duração do quinto estágio foi significativamente maior em plantas de goiaba (12,45 dias) do que em plantas de eucalipto (6,00 dias) (Tabela 2).

A sobrevivência no segundo estágio de *P. nigrispinus* foi significativamente maior ($P < 0,05$) em plantas de eucalipto (55,20) do que em plantas de goiaba (45,60) (Tabela 2). Entretanto, *P. nigrispinus* apresentou maior sobrevivência no quinto estágio em plantas de goiaba (12,80) do que em plantas de eucalipto (1,30) (Tabela 2). Desta forma, a sobrevivência na fase ninfal de *P. nigrispinus* foi significativamente maior ($P < 0,05$) em plantas de goiaba (12,80%) do que em plantas de eucalipto (1,30%) (Figura 5).

A curva de sobrevivência de adultos de *P. nigrispinus* (Figura 6A), mostra sobrevivência aproximada de 95% em torno dos 28 dias para esse predador criado em plantas de goiaba, e de 65% para indivíduos criados em plantas de eucalipto (Figura 6A). A longevidade de *P. nigrispinus* foi de 115 dias em plantas de goiaba e de 98 dias em plantas de eucalipto (Figura 6A).

A curva de sobrevivência de ninfas de *P. nigrispinus* (Figura 6B) foi de, aproximadamente, 58% em torno dos nove dias para indivíduos criados em plantas de goiaba, e de 40% para indivíduos criados em plantas de eucalipto (Figura 6B). Os indivíduos de *P. nigrispinus* na fase ninfal apresentaram uma sobrevivência final de 12% em plantas de goiaba, e de 0,8% em plantas de eucalipto (Figura 6B).

Discussão

P. nigrispinus apresentou melhor desenvolvimento sobre plantas de goiaba do que em plantas de eucalipto. O número de ovos do predador foi de 57,4 em plantas de goiaba e de 21,8 em plantas de eucalipto. O número de ovos viáveis e a sobrevivência ninfal foram de 48,5 e 12,8% em plantas de goiaba e de 19,0 e 1,3% em plantas de eucalipto, respectivamente. A longevidade de *P. nigrispinus* foi de 115 dias em plantas de goiaba e de 98 dias em plantas de eucalipto. Provavelmente, devido à curta história co-evolutiva entre o predador e a planta (eucalipto), os compostos secundários existentes na estrutura da mesma estariam afetando negativamente o predador. A alimentação em plantas por onívoros é ainda pouco entendida (Coll, 1998; Coll & Guershon, 2002). Estudos com plantas e percevejos predadores mostram que estes podem apresentar diferenças nas características biológicas de acordo com o tipo de planta utilizada, embora a maioria das pesquisas com *P. nigrispinus* tenham avaliado o efeito isolado de espécies de planta, especialmente folhas ou mudas de eucalipto (Oliveira et al., 2002).

Segundo Grazia & Hildebrand (1987), Zanuncio et al. (1993), Moreira et al. (1996) o suplemento vegetal poderia compensar a baixa qualidade nutricional de algumas espécies de presas. Os heterópteros predadores retiram água e nutrientes das

plantas, o que poderia aumentar o peso, reprodução, bem como a longevidade desses inimigos naturais (Stoner, 1970; Valicente & O'Neil, 1993; Molina-Rugama et al., 1998; Assis Jr. et al., 1999; Coll & Guershon, 2002).

Lemos et al. (2001) argumentam que o suplemento vegetal pode ser usado como fonte alternativa de alimento em laboratório e campo em casos de escassez ou ausência de presas. Através do suplemento vegetal, predadores podem manter-se ou até mesmo aumentar sua população pela maior taxa reprodutiva e sobrevivência que os mesmos apresentam quando criados sobre plantas (Ruberson et al., 1986). *Supputius cincticeps* (Stal) e *Brontocoris tabidus* (Heteroptera: Pentatomidae), por exemplo, apresentaram melhor desenvolvimento sobre plantas de eucalipto e pupas de *T. molitor* do que somente com as pupas dessas presas, sem o suplemento vegetal (Assis Jr. et al., 1999; Zanuncio et al., 2000).

Predadores fitófagos são, usualmente, capazes de trocar, facultativamente, a alimentação entre presa e planta dependendo da disponibilidade de presa (Alomar & Albajes, 1996; Coll, 1998; Eubanks & Denno, 1999; Coll & Guershon, 2002). Esse comportamento é importante para o controle biológico por permitir a manutenção de populações de predadores durante períodos de escassez de presas (Naranjo & Gibson, 1996; Cocuzza et al., 1997; Evangelista Jr. et al., 2004). Isto é possível pelo fato dos nutrientes estarem disponíveis para insetos fitófagos em diferentes partes das plantas (Armer et al., 1998). Resinas e lipídeos são armazenados no mesófilo, enquanto o floema fornece alta concentração de açúcares e baixa concentração de proteínas e aminoácidos (Giaquinta, 1983).

Segundo Gillespie & McGregor (2000) existem, pelo menos, três explicações funcionais para a alimentação em plantas por organismos fitófagos,

incluindo: (1) equivalência - o material vegetal fornece nutrição suficiente que pode substituir o tecido animal quando este é escasso, sendo as plantas consideradas uma fonte alimentar sub-ótima; (2) facilitação - o material vegetal fornece componentes nutricionais essenciais que suplementam a carnivoría (água pode ser exigida para a digestão extra oral em Heteroptera predadores); e (3) independência - tecidos de plantas fornecem nutrientes essenciais não disponíveis nos tecidos animais.

Entretanto, quando se comparam os aspectos biológicos de *P. nigrispinus* sobre plantas de goiaba (espécie nativa) e eucalipto (espécie exótica) observa-se que a performance desse predador foi mais afetada sobre plantas de eucalipto do que plantas de goiaba. Por essa espécie de planta apresentar em sua estrutura altas concentrações de compostos secundários como taninos, fenóis e óleos essenciais (Ohmart & Edwards, 1991), esses predadores provavelmente não estariam conseguindo assimilar/degradar tais compostos devido ao recente histórico evolutivo entre o eucalipto e o predador. No entanto, em plantas de goiaba (planta nativa), com uma história co-evolutiva maior, *P. nigrispinus* já estaria mais adaptados aos possíveis compostos secundários existentes nas estruturas da mesma.

A defesa química de plantas geralmente tem um impacto negativo nas características de inimigos naturais, tais como crescimento, desenvolvimento, sobrevivência e morfologia de predadores e parasitóides (Duffey et al., 1986; Gunasena et al., 1990; Paradise & Stampe, 1993; Havill & Raffa, 2000; De Clercq et al. 2000; Ode et al. 2004). Contudo, em muitos casos estes efeitos são mais frequentes em inimigos naturais generalistas, enquanto que os inimigos naturais especialistas estão, aparentemente, mais adaptados às toxinas das plantas (Barbosa et al., 1991; Paradise & Stamp, 1993; Vinson, 1999; Harvey et al., 2003). Desta forma,

por ser *P. nigrispinus* um predador generalista e com curta história co-evolutiva com plantas de eucalipto, estaria exposto aos compostos secundários dessa essência florestal.

Stoner et al. (1974), Valicente & O'Neil (1995) e Crum et al. (1998) argumentam que variações nas características da história de vida de *Podisus* são observadas entre espécies no mesmo tipo de planta ou entre cultivares. Os efeitos nas características da história de vida desses predadores podem ser positivas ou mesmo negativas, como no caso de plantas de tomate, onde os aleloquímicos tomatina e ácido clorogênico afetaram negativamente as características biológicas de *Podisus* (Crum et al., 1998; Weiser & Stamp, 1998).

Weiser & Stamp (1998) observaram que o suplemento vegetal (feijão) afetou negativamente a taxa de desenvolvimento, ganho de peso e o crescimento de ninfas de *Podisus maculiventris* quando comparado aos indivíduos desse predador alimentados apenas com pupas de *T. molitor*. Segundo estes autores, compostos de defesa da planta afetaram o desenvolvimento do predador. De forma semelhante, a adição de suplemento vegetal para *Orius insidiosus* provocou efeitos negativos sobre o desenvolvimento desse predador (Kiman & Yeargan, 1985).

Plantas apresentam em suas estruturas compostos secundários que auxiliam na sua defesa contra herbívoros (Karban & Baldwin, 1997). Como espécies de predadores tem o hábito de fitofagia (por exemplo, os Pentatomidae), os mesmos podem ser afetados negativamente se não estiverem totalmente adaptados às plantas hospedeiras de suas presas. Desta forma, através dos resultados obtidos no presente estudo, pode-se concluir que plantas de goiaba são melhores que as de eucalipto para o desenvolvimento de *P. nigrispinus*. Devido às altas concentrações de compostos

secundários (Ohmart & Edwards, 1991) e ao curto período de adaptação que *P. nigrispinus* tem com plantas de eucalipto, esses predadores provavelmente não estariam conseguindo assimilar os compostos secundários das plantas de eucalipto, enquanto em plantas de goiaba (planta nativa), com uma história co-evolutiva maior (planta e predador), os mesmos já estariam mais adaptados aos possíveis compostos existentes nas estruturas da mesma.

Agradecimentos

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) e à Fundação de Amparo a Pesquisa do Estado de Minas Gerais (FAPEMIG) pela concessão de bolsas.

Referências

- AGRAWAL, A.A. Specificity of induced resistance in wild radish: causes e consequences for two specialist and two generalist caterpillars. **Oikos**, v.89, p.493-500, 2000.
- ALOMAR, O.; ALBAJES, R. Greenhouse whitefly (Homoptera: Aleyrodidae) predation and tomato fruit injury by the zoophytophagous predator *Dicyphus tamaninii* (Heteroptera: Miridae). In ALOMAR, O.; WIEDENMANN, R.N. Zoophytophagous Heteroptera: implications for life history and integrated pest management. Lanham: **Entomological Society of America**, v.9, p.155-177, 1996.
- ARMER, C.A.; WIEDENMANN, R.T.N.; BUSH, D.R. Plant feeding site selection on soybean by the facultatively phytophagous predator *Orius insidiosus*. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v.86, p.109-118, 1998.
- ASSIS JR., S.L.; ZANUNCIO, T.V.; SANTOS, G.P.; ZANUNCIO, J.C. Efeito da suplementação de folhas de *Eucalyptus urophylla* no desenvolvimento e reprodução do predador *Supputius cincticeps* (Stal) (Heteroptera: Pentatomidae). **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, v.27, p.245-253, 1999.
- BARBOSA, P.; GROSS, P.; KEMPER, J. Influence of plant allelochemicals on the performance of the tobacco hornworm and its parasitoid *Cotesia congregata*. **Ecology**, v.72, p.1567-1575, 1991.
- COCUZZA, G.E.; DE CLERCQ, P.; VAN DE VEIRE, M.; COCK, A.; DEGHEELE, D.; VACANTE, V. Reproduction of *Orius laevigatus* and *Orius albidipennis* on pollen and *Ephestia kuehniella* eggs. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v.82, p.101-104, 1997.
- COLL, M. Living and feeding on plants in predatory Heteroptera. In **COLL, M.; RUBERSON, J.R. (Eds). Predatory Heteroptera: their ecology and use in biological control**. Lanham, Entomological Society of America, p.89-129, 1998.
- COLL, M.; GUERSHON, M. Omnivory in terrestrial arthropods: mixing plant and prey diets. **Annual Review of Entomology**, v.47, p.267-297, 2002.
- CRUM, D.A.; WEISER, L.A.; STAMP, N.E. Effects of prey scarcity and plant material as a dietary supplement on an insect predator. **Oikos**, v.83, p.549-557, 1998.
- DE CLERCQ, P.; DEGHEELE., D. Plant feeding by two species of predatory bugs of the genus *Podisus* (Heteroptera: Pentatomidae). Medelin van de Faculteit Landbouwwetenschappen Universiteit Gent, v.57, p.591-596, 1992.
- DE CLERCQ, P.; MOHAGHEGH, J.; TIRRY, L. Effect of host plant on the functional response of the predator *Podisus nigrispinus* (Heteroptera: Pentatomidae). **Biological Control**, v.18, p.65-70, 2000.

- DUFFEY, S.S.; BLOEM, K.A.; CAMPBELL, B.C. Consequences of sequestration of plant natural products in plant-insect-parasitoid interactions. In BOETHEL, D.J.; EIKENBARY, R.D. **Interactions of plant resistance and parasitoids and predators of insects**. Horwood, Chichester, UK, p.31-60, 1986.
- EUBANKS, M.; DENNO, R.F. The ecological consequences of variation in plants and prey for an omnivorous insect. **Ecology**, v.80, p.1253-1266, 1999.
- EVANGELISTA JÚNIOR, W.S.; GONDIM JUNIOR, M.G.C.; TORRES, J.B.; MARQUES, E.J. Fitofagia de *Podisus nigrispinus* em algodoeiro e plantas daninhas. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v.39, p.413-420, 2004.
- FERREIRA, A.M.R.M. **Desenvolvimento e reprodução do predador *Brontocoris tabidus* (Heteroptera: Pentatomidae) em planta e presa no campo**. Viçosa, UFV, 80p, 2003. (Tese de Doutorado).
- GIAQUINTA, R.T. Phloem loading of sucrose. **Annual Review Plant Physiological**, v.34, p.347-387, 1983.
- GILLESPIE, D.R.; MCGREGOR, R.R. The functions of plant feeding in the omnivorous predator *Dicyphus hesperus*: water places limits on predation. **Ecology Entomology**, v.25, p.380-386, 2000.
- GRAZIA, J.; HILDEBRAND, R. Hemípteros predadores de insetos. In **Encontro Sul Brasileiro de Controle Biológico de Pragas**, 1, Passo Fundo, AEAPF-CNPT-EMBRAPA, p.21-37, 1987.
- GUNASENA, G.H.; VINSON, S.B.; WILLIAMS, H.J. Effects of nicotine on growth, development and survival of the tobacco budworm (Lepidoptera: Noctuidae) and the parasitoid *Campoletis sonorensis* (Hymenoptera: Ichneumonidae). **Journal of Economic Entomology**, v.83, p.1777-1782, 1990.
- HARVEY, J.A.; VAN DAM, N.M.; GOLDS, R. Interactions over four trophic levels: foodplant quality affects development of a hyperparasitoid as mediated through a herbivore and its primary parasitoid. **Journal of Animal Ecology**, v.72, p.520-531, 2003.
- HAVILL, N.P.; RAFFA, K.F. Compound effects of induced plant responses on insect herbivores and parasitoids: implications for tritrophic interactions. **Ecological Entomology**, v.25, p.171-179, 2000.
- KARBAN, R.; BALDWIN, I.T. Induced responses to herbivory. Chicago, University of Chicago Press, 275p., 1997.
- KIMAN, Z.B.; YEARGAN, K.V. Development and reproduction of the predator *Orius insidiosus* (Hemiptera: Anthocoridae) reared on diets of selected plant material and arthropod prey. **Annals of the Entomological Society of America**, v.78, p.464-467, 1985.
- LEMOS, W.P.; MEDEIROS, R.S.; RAMALHO, F.S.; ZANUNCIO, J.C. Effects of plant feeding on the development, survival and reproduction of *Podisus nigrispinus* (Dallas) (Heteroptera: Pentatomidae). **International Journal of Pest Management**, v.47, p.89-93, 2001.

- McCANN, K.; HASTINGS, A.; HUXEL, G. Weak trophic interactions and the balance of nature. **Nature**, v.395, p.794-798, 1998.
- MOLINA-RUGAMA, A.J.; ZANUNCIO, J.C.; CECON, P.R.; MENIN, E. Efecto de la escasez de alimento en la reproducción y longevidad de *Podisus rostralis* (Stal) (Heteroptera: Pentatomidae: Asopinae). **Tropical Ecology**, v.39, p.185-191, 1998.
- MOREIRA, L.A.; ZANUNCIO, J.C.; PICANÇO, M.C.; GUEDES, R.N.C. Effect of *Eucalyptus urophylla* feeding in the development, survival and reproduction of the predator *Tynacantha marginata* Dallas, 1851 (Heteroptera: Pentatomidae). **Revista de Biologia Tropical**, v.45, p.253-257, 1996.
- NARANJO, S.E.; GIBSON, R.L. Phytophagy in predaceous Heteroptera: effects on life history and population dynamics. In ALOMAR, O.; WIEDENMANN, R.N. **Zoophytophagous Heteroptera: Implications for Life History and Integrated Pest Management**. Lanham: Entomological Society of America, 1996.
- ODE, P.J.; BERENBAUM, M.R.; ZANGERL, A.R.; HARDY, I.C.W. Host plant, host plant chemistry and the polyembryonic parasitoid *Copidosoma sosares*: indirect effects in a tritrophic interaction. **Oikos**, v.104, p.388-400, 2004.
- OHMART, C.P.; EDWARDS, P.B. Insect herbivory on *Eucalyptus*. **Annual Review of Entomology**, v.36, p.637-657, 1991.
- OLIVEIRA, J.E.M.; TORRES, J.B.; CARRANO-MOREIRA, A.F.; BARROS, R. Efeito das plantas do algodoeiro e do tomateiro, como complemento alimentar, no desenvolvimento e na reprodução do predador *Podisus nigrispinus* (Dallas) (Heteroptera: Pentatomidae). **Biological Control**, v.31, p.101-108, 2002.
- PARADISE, C.J.; STAMP, N.E. Episodes of unpalatable prey reduce consumption and growth of juvenile praying mantids. **Journal of Insect Behavior**, v.6, p.155-166, 1993.
- PRICE, P.W. Semiochemicals in evolutionary time. In D.A. Norlund, R.L. Jones & W.J. Lewis (eds.), *Semiochemicals - their role in pest control*. New York, Wiley, p.251-279, 1981.
- RUBERSON, J.R.; TAUBER, J.M.; TAUBER, C.A. Plant feeding by *Podisus maculiventris* (Heteroptera: Pentatomidae): effect on survival, development, and preoviposition period. **Environmental Entomology**, v.15, p.894-897, 1986.
- SANTOS, G.P.; ZANUNCIO, T.V.; ZANUNCIO, J.C. Desenvolvimento de *Thyrinteina arnobia* Stoll (Lepidoptera: Geometridae) em folhas de *Eucalyptus urophylla* e *Psidium guajava*. **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, v.29, p.13-22, 2000.
- SGRILLO, R.B. A distribuição de Weibull como modelo de sobrevivência de insetos. **Ecossistema**, Espírito Santo do Pinhal, v.7, p. 9-13, 1982.
- SINIA, A.; ROITBERG, B.; MCGREGOR, R.R.; GILLESPIE, D.R. Prey feeding increases water stress in the omnivorous predator *Dicyphus hesperus*. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v.110, p.243-248, 2004.
- STONER, A. Plant feeding by a predaceous insect, *Geocoris punctipes*. **Journal of Economic Entomology**, v.63, p.1911-1915, 1970.

- STONER, A.; METCALFE, A.M.; WEERS, R.E. Plant feeding by a predaceous insect, *Podisus acutissimus*. **Environment Entomology**, v.3, p.187-189, 1974.
- SYMONDSON, W.O.C.; SUNDERLAND, K.D.; GREENSTONE, M.H. Can generalist predators be effective biocontrol agents? **Annual Review of Entomology**, v.47, p.561-594, 2002.
- VALICENTE, F.H.; O'NEIL, R.J. Effect of two host plants on selected life history characteristics of *Podisus maculiventris* (Say) (Heteroptera: Pentatomidae). 1. Without access to prey. **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, v.22, p.513-519, 1993.
- VALICENTE, F.H.; O'NEIL, R.J. Effect of host plants and feeding regimes on selected life history characteristics of *Podisus maculiventris* (Say) (Heteroptera: Pentatomidae). **Biological Control**, v.5, p.449-461, 1995.
- VINSON, S.B. Parasitoid manipulation as a plant defense strategy. **Annals of the Entomological Society of America**, v.92, p.812-828, 1999.
- WEISER, L.A.; STAMP, N.E. Combined effects of allelochemicals, prey availability and supplemental plant material on growth of a generalist insect predator. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v.87, p.181-189, 1998.
- WIEDENMANN, R.N.; LEGASPI, J.C.; O'NEIL, R.J. Impact of prey density and facultative plant feeding on the life history of the predator *Podisus maculiventris* (Heteroptera: Pentatomidae). In ALOMAR, O.; WIEDENMANN, R.N. **Zoophytophagous Heteroptera: Implications for life history and integrated pest management**. Annual Entomology Society America, p. 94-118, 1996.
- ZANUNCIO, J.C.; FERREIRA, A.T.; ZANUNCIO, T.V.; GARCIA, J.F. Influence of feeding on *Eucalyptus urophylla* seedlings on the development of the predatory bug *Podisus connexivus* (Heteroptera: Pentatomidae). **Medelin van de Faculteit Landbouwwetenschappen Universiteit Gent**, v.58, p.469-475, 1993.
- ZANUNCIO, J.C.; DO NASCIMENTO, E.C.; GARCIA, J.F.; ZANUNCIO, T.V. Major lepidopterous defoliators of eucalypt in southeast Brazil. **Forest Ecology and Management**, v.65, p.53-63, 1994.
- ZANUNCIO, T.V.; ZANUNCIO, J.C.; TORRES, J.B.; LARANJEIRO, A.J. Biologia de *Euselasia hygenius* (Lepidoptera; Riodinidae) e seu consumo foliar em *Eucalyptus urophylla*. **Revista Brasileira de Entomologia**, v.3, p.487-492, 1995.
- ZANUNCIO, J.C.; ZANUNCIO, T.V.; GUEDES, R.N.C.; RAMALHO, F.S. Effect of feeding on three *Eucalyptus* species on the development of *Brontorix tabidus* (Heteroptera: Pentatomidae) fed with *Tenebrio molitor* (Coleoptera: Tenebrionidae). **Biocontrol Science and Technology**, v.10, p.443-450, 2000.

Tabela 1. Aspectos reprodutivos de adultos de *P. nigrispinus* criado sobre plantas de *P. guajava* (goiaba) e *E. urophylla* (eucalipto).

Parâmetros	Goiaba	Eucalipto
Número de posturas	2,50 ± 0,50 a	2,43 ± 0,50 a
Número de ovos/postura	23,06 ± 1,58 a	13,13 ± 4,95 b
Número de ovos férteis	52,60 ± 22,77 a	20,00 ± 10,86 b
Taxa de oviposição	0,18 ± 0,30 a	0,14 ± 0,32 a
Oviposição diária	10,59 ± 7,62 a	9,81 ± 7,28 a
Período de pré-oviposição	3,64 ± 5,13 a	2,32 ± 4,67 a
Período de oviposição	9,45 ± 8,39 a	5,80 ± 6,40 a
Período de pós-oviposição	45,20 ± 23,22 a	27,20 ± 7,73 a

Médias seguidas de, pelo menos, uma mesma letra nas linhas, não diferem entre si, pelo teste F, ao nível de 5% de significância.

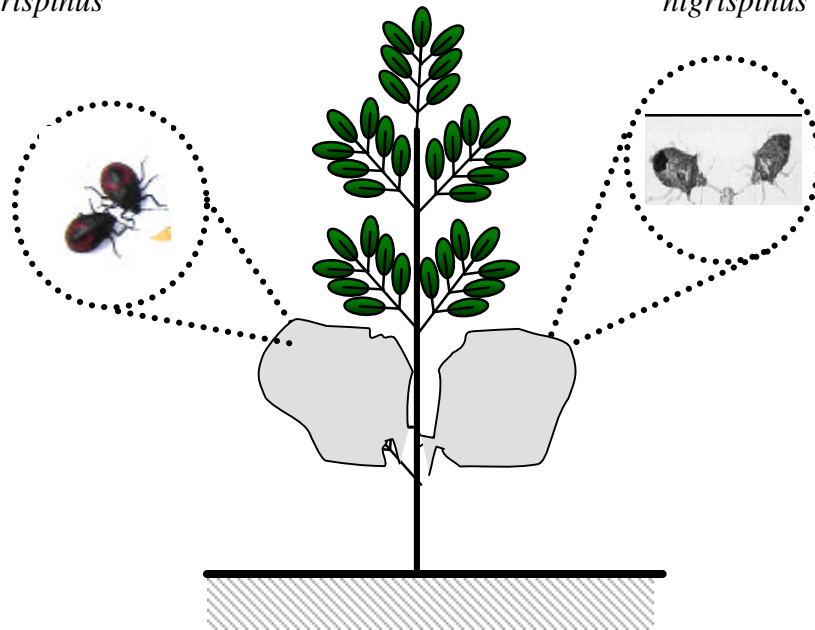
Tabela 2. Duração (dias) e sobrevivência (%) de ninfas de *P. nigrispinus* criado sobre plantas de *P. guajava* (goiaba) e *E. urophylla* (eucalipto).

Estádio	Duração		Sobrevivência	
	Goiaba	Eucalipto	Goiaba	Eucalipto
Primeiro	2,91 ± 0,90 b	4,46 ± 0,87 a	95,02 ± 8,54 a	97,60 ± 6,50 a
Segundo	5,91 ± 0,95 b	6,54 ± 1,15 a	45,60 ± 37,74 b	55,20 ± 22,82 a
Terceiro	5,65 ± 0,86 a	5,72 ± 1,15 a	24,80 ± 24,84 a	19,20 ± 18,31 a
Quarto	10,00 ± 3,68 a	6,75 ± 1,93 a	17,60 ± 20,65 a	9,60 ± 15,09 a
Quinto	12,45 ± 3,44 a	6,00 ± 2,73 b	12,80 ± 4,76 a	1,30 ± 0,50 b

Médias seguidas de, pelo menos, uma mesma letra nas linhas, não diferem entre si, pelo teste F, ao nível de 5% de significância.

Ninfas de *P. nigrispinus*

Adultos de *P. nigrispinus*



Eucalipto



Goiabeira

Figura 1. Adultos e/ou ninfas de *P. nigrispinus* em sacos de tecido tipo organza sobre plantas de eucalipto e/ou goiaba.

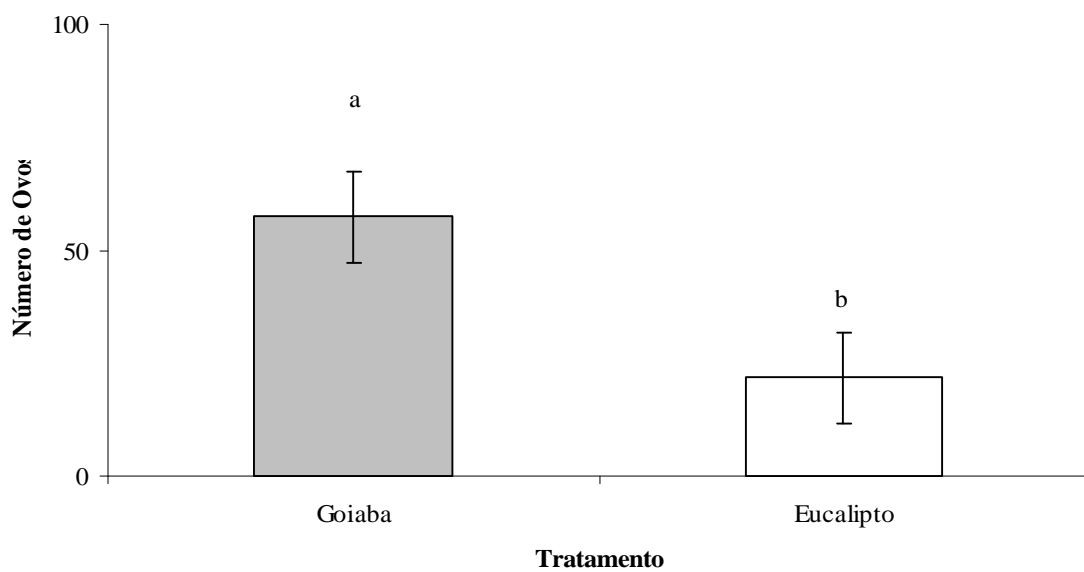


Figura 2. Número de ovos de *P. nigrispinus* criado sobre plantas *P. guajava* (goiaba) e *E. urophylla* (eucalipto). Médias com letras diferentes diferem entre si, pelo teste F, a 5% de significância.

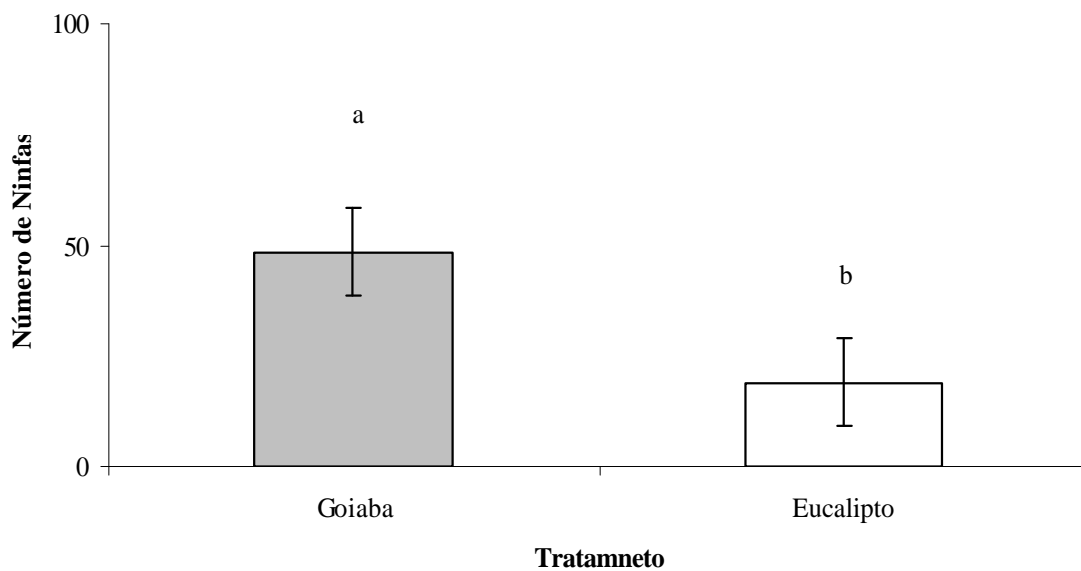


Figura 3. Número médio de ovos viáveis de *P. nigrispinus* criado sobre plantas *P. guajava* (goiaba) e *E. urophylla* (eucalipto). Médias com letras diferentes diferem entre si, pelo teste F, a 5% de significância.

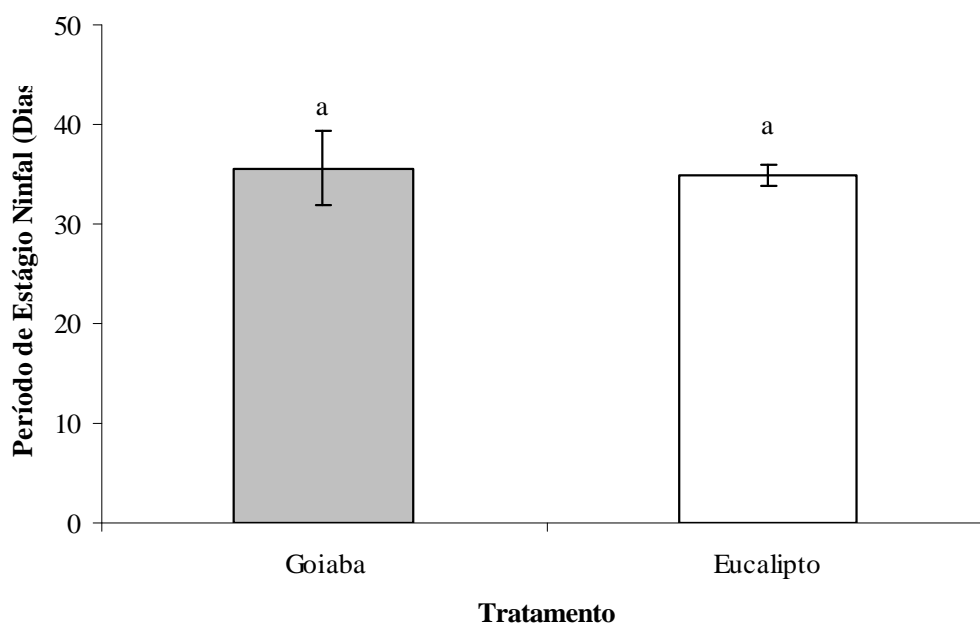


Figura 4. Duração do ciclo ninfal de *P. nigrispinus* criado sobre plantas *P. guajava* (goiaba) e *E. urophylla* (eucalipto). Médias com letras diferentes diferem entre si, pelo teste F, a 5% de significância.

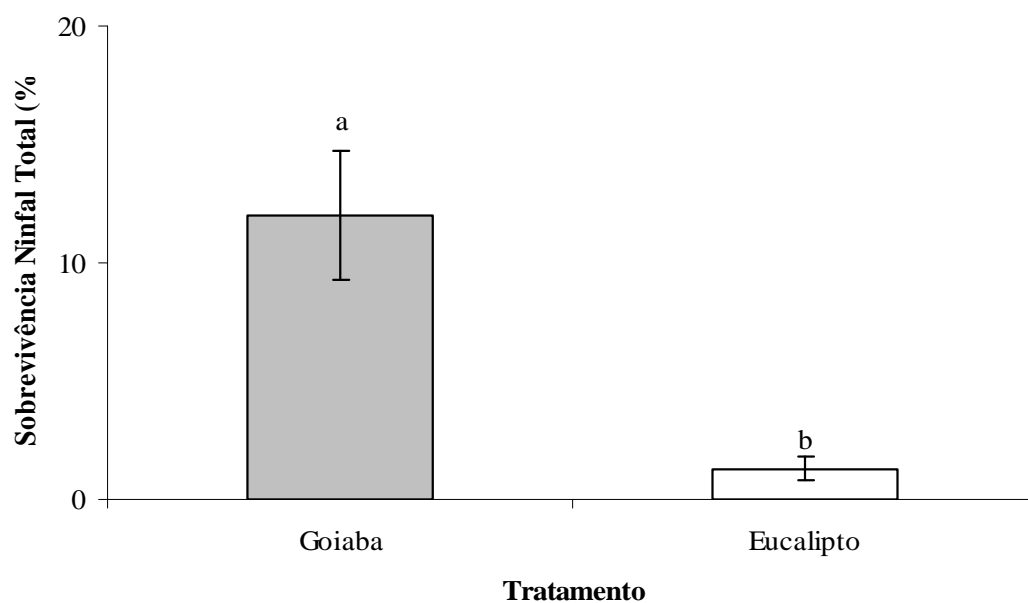
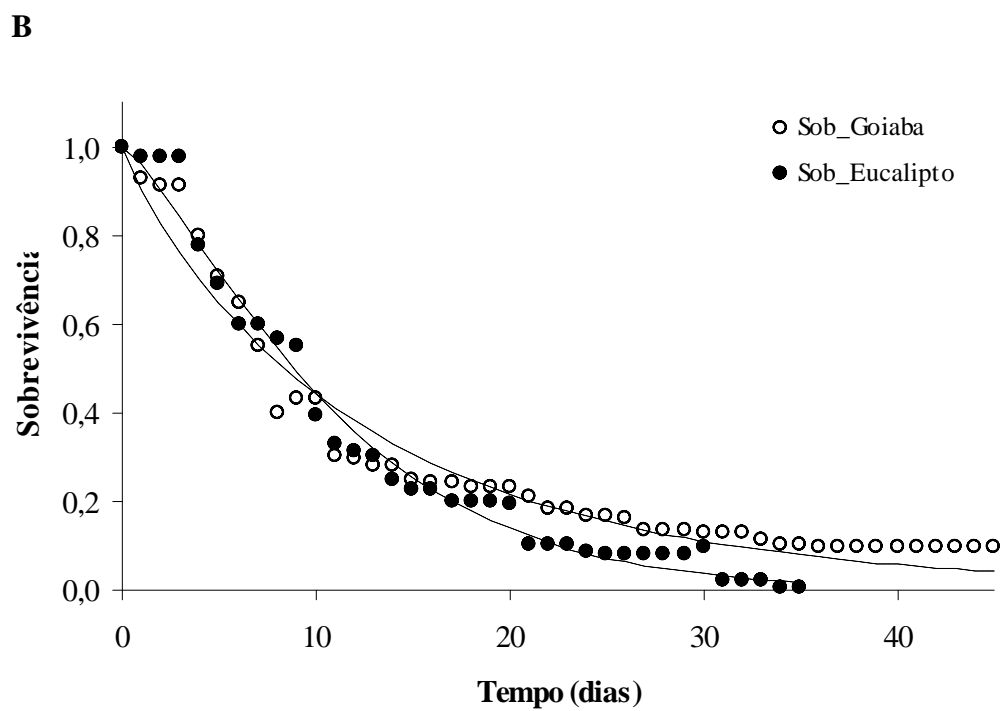
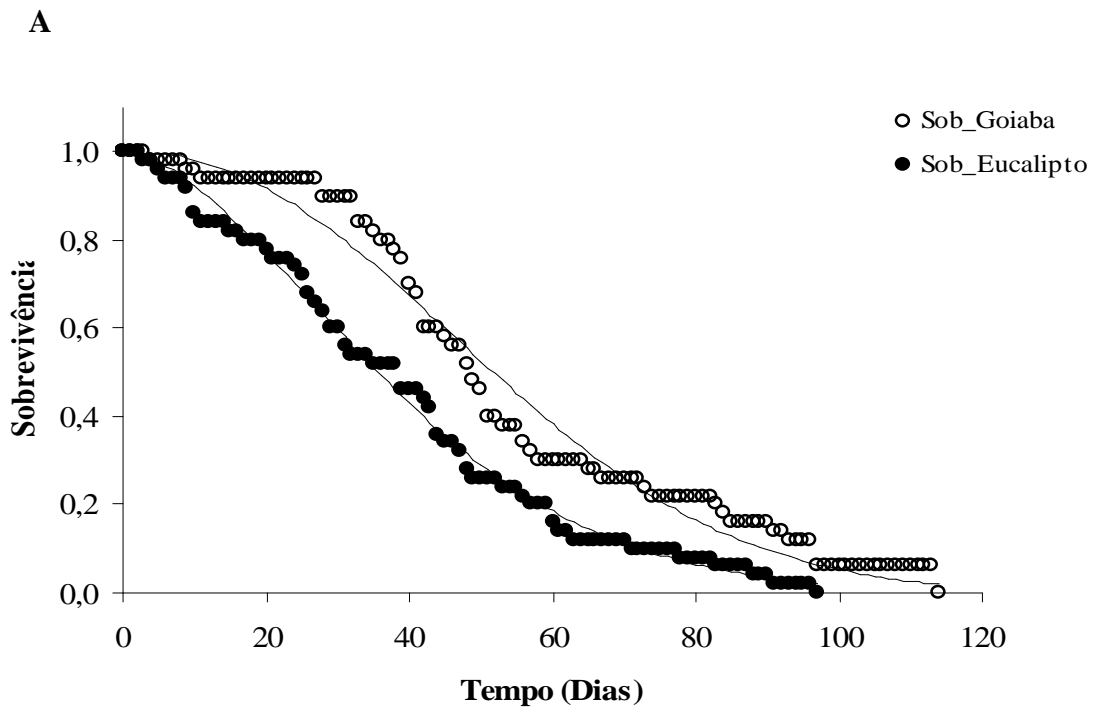


Figura 5. Porcentagem de sobrevivência da fase ninfal de *P. nigrispinus* criado sobre plantas *P. guajava* (goiaba) e *E. urophylla* (eucalipto). Médias com letras diferentes diferem entre si, pelo teste F, a 5% de significância.



Figuras 6. Curva de sobrevivência (distribuição de Weibull) de adultos (A) e de ninfas (B) de *P. nigrispinus* criado sobre plantas de *P. guajava* (goiaba) e *E. urophylla* (eucalipto).

CONCLUSÃO GERAL

Fêmeas de *P. nigrispinus*, provenientes de criação massal em laboratório, quando condicionadas em plantas de eucalipto com lagartas de *T. arnobia* adquiriram experiência para localizar a planta e a presa posteriormente. Isto demonstra que predadores conseguem aumentar sua eficiência na localização da planta onde se encontram suas presas. Por isto, interações anteriores de *P. nigrispinus* com a planta e a presa devem ser feitas antes desse predador ser liberado em plantios de eucalipto para melhorar o sucesso de seu forrageamento. Contudo, quando foram oferecidas lagartas de *T. arnobia* provenientes de plantas de eucalipto e lagartas criadas em plantas de goiaba, *P. nigrispinus* apresentou melhor desempenho (reprodução e sobrevivência) quando alimentado com lagartas provenientes de goiaba. Como herbívoros não são apenas passíveis aos compostos secundários das plantas, seqüestrando e utilizando em sua defesa, *P. nigrispinus* estaria sendo afetado pelas lagartas provenientes de eucalipto. Plantas de eucalipto apresentam altas concentrações de compostos secundários e, como a história co-evolutiva entre predador e planta de eucalipto é recente, *P. nigrispinus* não estaria conseguindo assimilar tais compostos, enquanto em plantas de goiaba (planta nativa) com uma história co-evolutiva mais longa, o mesmo já estaria adaptado aos possíveis compostos seqüestrado pelas lagartas de *T. arnobia*. Semelhantemente, *P. nigrispinus* quando criado sobre plantas de eucalipto e goiaba, mas sem presa, apresentou melhor performance sobre as plantas de goiaba. Isto demonstra que esse predador é afetado negativamente pelas plantas de eucalipto. De acordo com os

resultados apresentados nesse trabalho, é possível concluir que *P. nigrispinus*, após curto período de condicionamento, consegue localizar plantas de eucalipto e as lagartas de *T. arnobia*. Entretanto, os aspectos biológicos desse predador foram afetados negativamente quando criado sobre plantas ou lagartas provenientes de eucalipto em relação aos indivíduos de *P. nigrispinus* criado com plantas e lagartas provenientes de goiaba. Isto demonstra que plantas de goiaba são melhores que as de eucalipto para o desenvolvimento de *P. nigrispinus* e, indica que este predador não estaria adaptado aos compostos secundários de eucalipto, provavelmente, devido às altas concentrações de compostos secundários e ao curto período de adaptação que *P. nigrispinus* tem com plantas de eucalipto. Desta forma, compostos de defesa da planta que inicialmente agiriam em benefício da própria planta estariam afetando negativamente populações de inimigos naturais, ainda mais se os mesmos não estiverem adaptados a esses compostos.

Através dos resultados obtidos observa-se que *P. nigrispinus* não está adaptado aos possíveis compostos de defesa de plantas de eucalipto. Desta forma, a liberação dessa espécie de predador em plantios de eucalipto deve ser feita em focos localizados de herbívoros através de liberações inundativas, uma vez que este tipo de liberação utiliza organismos que são criados massalmente em laboratório, sendo liberados, periodicamente, em grandes quantidades. O objetivo dessas liberações é promover um controle imediato de pragas sem nenhuma previsão sobre gerações subsequentes. Como *P. nigrispinus* provavelmente não conseguiria manter gerações em plantios de eucalipto, devido à falta de adaptação aos compostos secundários dessas plantas, liberações inundativas parecem ser o melhor método de utilização dessa espécie predador.